

POLITECNICO DI MILANO

Scuola di Ingegneria Civile, Ambientale e Territoriale

Corso di Laurea Magistrale in Ingegneria per l'Ambiente e il Territorio



POLITECNICO
MILANO 1863

Dinamica demografica delle popolazioni ittiche
nell'AMP di Tavolara-Punta Coda Cavallo: effetti
della protezione e dipendenza da densità

Relatore: Professore Paco Melià

Tesi Magistrale di:

Germano Gualandi

Matricola: 995860

Anno Accademico 2025/2026

Sommario

Le aree marine protette rappresentano uno degli strumenti di gestione più importanti per la conservazione degli ecosistemi marini. Riducendo la mortalità da pesca, esse favoriscono il recupero delle popolazioni sfruttate e ne aumentano l'abbondanza locale. In tale contesto, densità di popolazione elevate consentono l'emergere di meccanismi di regolazione densità-dipendente altrimenti difficilmente osservabili. Nel presente lavoro di tesi vengono analizzate le dinamiche demografiche di cinque specie ittiche, monitorate lungo un periodo di 19 anni all'interno dell'AMP di Tavolara - Punta Coda Cavallo, con l'obiettivo di valutare come i diversi regimi di protezione influenzino la densità di popolazione e l'intensità dei meccanismi di autoregolazione. Tramite un confronto tra differenti modelli demografici, sia densità-dipendenti che densità-indipendenti, è stato possibile mettere in evidenza un supporto empirico sistematicamente superiore per i primi in tutte le zone considerate, con un segnale particolarmente forte e stabile in quella a protezione integrale. In seguito, la costruzione di un modello multi-zona applicato a *Diplodus vulgaris* ha permesso di identificare la forma di tali dinamiche: di tipo Ricker nella zona a protezione integrale e Gompertz nelle zone a protezione parziale e nell'area esterna alla riserva. Le densità di equilibrio stimate risultano circa doppie nella zona maggiormente protetta rispetto alle altre, suggerendo che la protezione non si limiti ad aumentare l'abbondanza degli individui, ma alteri più profondamente le condizioni ecologiche incrementando anche la capacità portante locale. Infine, è stata quantificata la mortalità dovuta alla pesca nelle aree esterne alla riserva, dalla quale risulta una rimozione annuale pari a circa il 53% della popolazione.

Abstract

Marine protected areas are one of the most important management tools for the conservation of marine ecosystems. By reducing fishing mortality, they promote the recovery of exploited populations and increase their local abundance. Under these circumstances, high population densities allow the emergence of density-dependent regulation mechanisms that would otherwise be difficult to observe. This thesis analyses the population dynamics of five fish species monitored over a 19-year period within the Tavolara - Punta Coda Cavallo marine protected area, with the aim of assessing how different protection regimes influence population density and the intensity of self-regulation mechanisms. By comparing different demographic models, both density-dependent and density-independent, it was possible to demonstrate systematically stronger empirical support for the former across all zones considered, with a particularly strong and stable signal in the no-take zone. Subsequently, a multi-zone model applied to *Diplodus vulgaris* allowed the identification of the form of these dynamics: Ricker in the no-take zone and Gompertz in the partially protected and unprotected ones. The estimated equilibrium densities are approximately double in the no-take zone compared with the others, suggesting that protection does not merely increase individual abundance, but more profoundly alters ecological conditions, thereby also increasing the local carrying capacity. Finally, fishing mortality was quantified in the areas outside the reserve, revealing an annual removal of approximately 53% of the population.

Indice dei contenuti

Sommario	3
Abstract.....	4
Indice delle figure.....	7
Indice delle tabelle	9
1 Introduzione	10
2 Aree marine protette	12
2.1 Il contesto del Mar Mediterraneo: pressioni e minacce agli ecosistemi costieri	12
2.1.1 Sfruttamento delle popolazioni ittiche ed effetti sulla catena trofica	13
2.1.2 Inquinamento costiero e sviluppo urbanistico	15
2.1.3 Cambiamenti climatici e acidificazione	16
2.1.4 Specie aliene invasive	17
2.2 Implementazione e funzionamento delle aree marine protette	18
2.3 Difficoltà gestionali delle AMP	20
2.3.1 Sfide operative e accettazione locale	21
2.3.2 Risposte non lineari delle popolazioni ittiche alla protezione	22
2.4 Il caso studio: AMP Tavolara - Punta Coda Cavallo	23
3 Analisi esplorative dei dati.....	27
3.1 Disegno di campionamento e modalità di raccolta dati.....	27
3.2 Specie analizzate	30
3.3 Analisi demografica: confronto tra zone e dipendenza da densità	34
3.4 Analisi delle tendenze temporali di abbondanza.....	41
4 Modelli demografici	44
4.1 Scelta dei modelli demografici	44
4.1.1 Criteri di selezione dei modelli: AICc e pesi di Akaike	47
4.2 Approccio per zona singola: focus su <i>D. vulgaris</i>	48
4.3 Analisi multi-specie e indice di dipendenza da densità.....	53
4.3.1 Indice di dipendenza da densità.....	56
5 Inferenza multi-zona, previsioni e stima della mortalità da pesca.....	58

5.1	Modello multi-zona	59
5.1.1	Costruzione dello spazio dei modelli e procedura di selezione.....	59
5.1.2	Risultati della model selection	61
5.2	Previsioni e capacità descrittiva dei modelli	63
5.2.1	Previsioni one-step-ahead.....	64
5.2.2	Previsioni multi-modello	66
5.3	Stima della mortalità indotta dalla pesca	68
5.3.1	Un modello ecologicamente vincolato.....	69
5.3.2	Stima della frazione di popolazione rimossa.....	73
6	Conclusioni e prospettive future	76
	Bibliografia	80
	APPENDICE A	89

Indice delle figure

Figura 2.1: Rappresentazione schematica della cascata trofica associata alla formazione dei barren sottomarini.....	14
Figura 2.2: Esempio di barren sottomarino (foto di Pawel Kostelnik).	14
Figura 2.3: Mappa delle AMP formalmente designate nei Paesi del Mediterraneo. (Modificato da Gomei et al., 2019)	19
Figura 2.4: Mappa dell'AMP di Tavolara con la relativa divisione in zone di protezione (modificato da AMPTavolara).	25
Figura 3.1: Organizzazione spaziale del disegno di campionamento nelle diverse zone di protezione dell'AMP di Tavolara.....	28
Figura 3.2: Distribuzione, negli anni, del numero di transetti UVC delle campagne di raccolta dati.....	29
Figura 3.3: A sinistra, esemplari di <i>Diplodus sargus</i> (foto di Keith DP Wilson), a destra, <i>Diplodus vulgaris</i> (foto di Holger Krisp).	31
Figura 3.4: A sinistra, esemplare di <i>Coris julis</i> (foto di Dan Wrench), a destra, <i>Thalassoma pavo</i> (foto di Matthieu Sontag).	33
Figura 3.5: Esemplari di <i>Sarpa salpa</i> (foto di Guido and Carrara family).....	34
Figura 3.6: Andamento temporale della densità media (ind./125 m ² , pannelli a sinistra) e della biomassa media (g/125 m ² , pannelli a destra) per le cinque specie analizzate nelle quattro zone di protezione.....	37
Figura 3.7: Andamento del tasso finito di crescita osservato $\lambda(t)$ (a sinistra) e relazione tra tasso finito di crescita e densità con relativa regressione lineare (a destra), per tutte e cinque le specie considerate.	40
Figura 4.1: Pesi di Akaike per ciascuno dei quattro modelli demografici relativi alle varie zone di protezione, calcolati sulla serie temporale di densità di <i>D. vulgaris</i>	50
Figura 4.2: Confronto tra serie temporale osservata e previsioni del modello migliore (quello con il valore di AICc più basso) per ciascuna zona, <i>D. vulgaris</i>	52
Figura 4.3: Pesi di Akaike per ciascuno dei quattro modelli demografici nelle varie zone di protezione. Ogni pannello riporta i risultati di una delle specie analizzate, quelli relativi a <i>D. vulgaris</i> sono riportati separatamente nella Figura 4.1.	55
Figura 4.4: Distribuzione del DD index nelle quattro zone di protezione, aggregando i valori relativi alle cinque specie target (rappresentata tramite boxplot).	57

Figura 5.1: Previsioni one-step-ahead del modello 374 confrontate con le densità osservate nelle quattro zone di protezione.	66
Figura 5.2: Curve di previsione multi-modello nelle quattro zone di protezione, ottenute tramite model averaging e simulazione Monte Carlo. La linea continua indica la mediana delle simulazioni, le bande ombreggiate l'intervallo interquartile.....	67
Figura 5.3: Previsioni one-step-ahead del modello ecologicamente vincolato (modello 591) nelle quattro zone di protezione.	71
Figura 5.4: Curve di previsione multi-modello nelle quattro zone di protezione, per il modello ecologicamente vincolato (mod 591). La linea continua indica la mediana delle simulazioni, le bande ombreggiate l'intervallo interquartile.	72

Indice delle tabelle

Tabella 3.1: Risultati del test di correlazione di Pearson per ciascuna combinazione specie-zona. Sono evidenziate in rosso le combinazioni con una tendenza significativa di decrescita e in verde quelle con una tendenza significativa di crescita.	42
Tabella 4.1: Valori di AICc per ciascun modello e ciascuna zona di protezione, <i>Diplodus vulgaris</i> . Il valore dell'AICc corrispondente al miglior modello di ogni zona è evidenziato in azzurro.	49
Tabella 4.2: Valori del DD index per ogni combinazione specie-zona.....	56
Tabella 5.1: Supporto empirico aggregato (%) nelle quattro zone di protezione per <i>Diplodus vulgaris</i> . I valori rappresentano la somma percentuale dei pesi di Akaike di tutti i modelli appartenenti alla stessa famiglia funzionale.	61
Tabella 5.2: I dieci modelli con il valore medio di AICc più basso e i relativi indicatori. I modelli appartenenti al confidence set ($\Delta AICc \leq 2$) sono evidenziati in azzurro.	62
Tabella 5.3: Struttura funzionale e parametrica dei modelli nel confidence set. RL = Ricker; GL = Gompertz. Parametri con lo stesso pedice sono condivisi tra le zone indicate.	63
Tabella 5.4: I tre modelli ecologicamente vincolati con il miglior supporto empirico. Tutti condividono una dinamica di tipo Ricker e un parametro β comune tra le zone, l'ultima colonna indica quali zone condividono la stima del tasso di crescita intrinseco.	69
Tabella 5.5: Parametri stimati del modello ecologicamente vincolato (modello 591) e valori derivati per la stima della mortalità da pesca. λ_A e λ_{EXT} rappresentano i tassi finiti di crescita ottenuti a partire dai corrispondenti valori di r	74
Tabella A.1: Densità media (n° individui/125 m ²) e biomassa media (g/125 m ²) calcolate sull'intero periodo di studio (2005–2023) per ciascuna combinazione specie-zona di protezione. I valori rappresentano la media annuale aggregata su tutti gli anni disponibili.	89
Tabella A.2: Valori di AICc per ciascun modello, specie e zona di protezione. Il miglior modello per ogni combinazione è indicato nella colonna finale.	90

1 Introduzione

Gli ecosistemi marini costieri costituiscono alcuni degli habitat più ecologicamente importanti e ricchi di biodiversità dell'intero pianeta, in grado di fornire servizi ecosistemici fondamentali per il benessere umano. Nonostante la loro importanza ecologica ed economica, tali ecosistemi sono da tempo soggetti a pressioni antropiche crescenti. Il sovrasfruttamento delle risorse ittiche, il degrado degli habitat, l'inquinamento e gli effetti del cambiamento climatico stanno infatti determinando profonde alterazioni nella struttura e nel funzionamento degli ecosistemi marini a scala globale, con conseguenze particolarmente evidenti nel bacino del Mediterraneo (UNEP/MAP and Plan Bleu, 2020; Coll et al., 2010).

In risposta a tali minacce, le aree marine protette (AMP) sono attualmente considerate uno degli strumenti gestionali più efficaci e importanti per la salvaguardia degli ambienti marini. Il loro obiettivo è preservare la biodiversità, favorire il recupero delle popolazioni sfruttate e promuovere la resilienza degli ecosistemi nei confronti delle perturbazioni antropiche. Numerosi studi hanno dimostrato che, quando adeguatamente progettate e gestite, le AMP possono determinare incrementi significativi della densità, della biomassa e della dimensione media degli organismi rispetto alle aree non protette (Edgar et al., 2014; Halpern, 2003; Lester et al., 2009). Tuttavia, molti studi condotti su queste tematiche si concentrano sulla descrizione dei pattern osservati, utilizzando densità, biomassa e struttura di taglia come principali indicatori degli effetti della protezione. Sebbene tali metriche siano essenziali per valutare lo stato delle popolazioni, esse forniscono informazioni limitate sui processi ecologici e demografici che generano i *pattern* osservati. Comprendere questi processi è invece fondamentale non solo per interpretare correttamente la risposta delle popolazioni alla protezione, ma anche per prevederne l'evoluzione futura e valutare la capacità degli ecosistemi di mantenersi stabili nel tempo.

Tra i processi che regolano la dinamica delle popolazioni naturali, la dipendenza da densità occupa una posizione centrale nella teoria ecologica. Secondo questo principio, il tasso di crescita pro capite tende a diminuire all'aumentare dell'abbondanza della popolazione a causa di meccanismi quali la competizione per le risorse, la limitazione dello spazio disponibile, l'aumento della trasmissione di patogeni o la riduzione del successo riproduttivo (Turchin, 2003). La sua identificazione empirica nelle popolazioni marine risulta tuttavia complessa, poiché le dinamiche osservate riflettono l'azione simultanea di processi biologici, variabilità ambientale e pressioni antropiche che possono mascherare i segnali demografici sottostanti. Per questo motivo, la sua rilevazione richiede generalmente serie temporali lunghe e metodologicamente omogenee, ancora relativamente rare per le specie ittiche.

In questo contesto, le aree marine protette offrono un'opportunità particolarmente interessante per studiare tali meccanismi. La riduzione o l'eliminazione della mortalità da pesca favorisce infatti il raggiungimento di densità elevate, creando condizioni nelle quali i processi dipendenti dalla densità possono emergere con maggiore chiarezza rispetto alle aree soggette a sfruttamento. Comprendere se e come la protezione favorisca l'emergere di tali meccanismi rappresenta una questione fondamentale per comprendere i processi attraverso cui le AMP influenzano la dinamica delle popolazioni nel lungo periodo.

L'Area Marina Protetta di Tavolara - Punta Coda Cavallo (TAMP), localizzata lungo la costa nord-orientale della Sardegna, costituisce un sistema ideale per studiare questi meccanismi. La disponibilità di una delle più lunghe serie temporali di monitoraggio ittico del Mediterraneo, che comprende dati raccolti nelle diverse zone di protezione, offre infatti un'opportunità unica per investigare gli effetti della protezione sui processi demografici.

Studi precedenti hanno documentato incrementi di biomassa e modifiche nella struttura delle popolazioni ittiche nelle zone maggiormente protette (A. Di Franco et al., 2009; Guidetti et al., 2008; Sahyoun et al., 2013), confermando l'efficacia della TAMP. La disponibilità, ad oggi, di una serie temporale molto più estesa offre tuttavia l'opportunità di andare oltre la descrizione dei *pattern* osservati, andando ad approfondire i meccanismi demografici che ne sono alla base.

L'obiettivo generale di questa tesi è quindi indagare il ruolo della dipendenza da densità nelle popolazioni ittiche della TAMP e valutare come tale meccanismo vari lungo il gradiente di protezione presente all'interno della riserva. A tal fine vengono analizzate le serie temporali di cinque specie ittiche mediante un approccio che integra analisi esplorative, inferenza statistica e modellizzazione demografica. Più specificamente, il presente lavoro si propone di identificare la presenza di segnali compatibili con la regolazione densità-dipendente nelle diverse zone di protezione, confrontare formalmente modelli dipendenti e indipendenti dalla densità, stimare i principali parametri demografici delle popolazioni monitorate e quantificare la mortalità associata alla pesca nelle aree esterne alla riserva.

Per rispondere a queste domande, l'elaborato è stato organizzato come segue. Nel Capitolo 2 viene introdotto il quadro teorico ed ecologico, descrivendo le caratteristiche delle AMP mediterranee, le principali pressioni sugli ecosistemi costieri e il caso studio della TAMP. Nel Capitolo 3 sono presentati il *dataset* e le analisi esplorative preliminari. Nel Capitolo 4 viene sviluppato un confronto formale tra modelli demografici alternativi applicati alle cinque specie *target*. Infine, il Capitolo 5, approfondisce l'analisi attraverso un modello multi-zona, produce previsioni demografiche che incorporano l'incertezza strutturale dei modelli e stima la mortalità da pesca nelle aree esterne alla riserva.

2 Aree marine protette

Il presente capitolo delinea il quadro teorico, ecologico e geografico entro cui si colloca questo lavoro di tesi. Prima di approfondire le metodologie adottate e i risultati ottenuti, è infatti opportuno introdurre il ruolo delle aree marine protette (AMP), considerate tra i principali strumenti per la conservazione degli ecosistemi marini.

Nei paragrafi successivi verranno quindi analizzati le principali pressioni che minacciano gli ecosistemi costieri del Mar Mediterraneo, le caratteristiche e il funzionamento delle AMP, e il contributo che tali strumenti di tutela possono offrire nel contrastarle. Infine, sarà presentato il caso studio dell'area marina protetta di Tavolara - Punta Coda Cavallo, in Sardegna, oggetto delle analisi sviluppate nei capitoli successivi.

2.1 Il contesto del Mar Mediterraneo: pressioni e minacce agli ecosistemi costieri

Il Mar Mediterraneo rappresenta uno dei principali *hotspot* di biodiversità marina a livello globale. Pur rappresentando meno dello 0,82% dell'intera superficie oceanica, ospita, secondo alcune stime, tra il 4% e il 18% della biodiversità marina mondiale (United Nations, 2017). Tale ricchezza biologica risulta ancora più rilevante se si considera che tra il 20% e il 30% delle oltre 17.000 specie marine presenti nel bacino sono endemiche, ossia distribuite esclusivamente all'interno di quest'area geografica (UNEP/MAP and Plan Bleu, 2020).

Nonostante questo straordinario valore ecologico, gli ecosistemi mediterranei sono sottoposti a crescenti pressioni di origine antropica e agli effetti del cambiamento climatico. Le aree costiere, e in particolare gli habitat rocciosi superficiali, risultano tra gli ambienti maggiormente esposti a tali fattori di stress. Comprendere la natura e l'intensità di queste pressioni è indispensabile per valutare il ruolo che le aree marine protette possono svolgere nella conservazione degli ecosistemi e nella gestione sostenibile delle popolazioni ittiche. Nei paragrafi seguenti verranno quindi analizzati i principali fattori di rischio che interessano la biodiversità del Mar Mediterraneo.

2.1.1 Sfruttamento delle popolazioni ittiche ed effetti sulla catena trofica

L'eccessiva pressione di pesca rappresenta attualmente una delle minacce più rilevanti per la salute degli ecosistemi marini mediterranei. Nonostante negli ultimi anni siano emersi segnali di miglioramento, si stima che nel 2025 circa il 52% degli *stock ittici* del Mediterraneo e del Mar Nero sia ancora sfruttato oltre i livelli biologicamente sostenibili (FAO, 2025).

Le conseguenze dell'*overfishing* non si limitano alle specie bersaglio, ma si propagano all'intero ecosistema attraverso meccanismi distinti. A livello di habitat, l'impiego di attrezzi non selettivi come le reti a strascico contribuisce al degrado dei fondali bentonici e causa un'elevata mortalità accidentale (*bycatch*) di specie non intenzionalmente ricercate (Tudela, 2004). A livello di rete trofica, la diminuzione delle prede disponibili può innescare dei meccanismi che portano ad un declino dei predatori apicali, tra cui i mammiferi marini (Reeves & Notarbartolo di Sciara, 2006). A ciò si aggiunge la tendenza, comune sia nella pesca professionale sia in quella ricreativa, a cercare di catturare soprattutto gli individui di taglia maggiore, generalmente caratterizzati da un più elevato potenziale riproduttivo (Giakoumi et al., 2012). Sottraendo sistematicamente questi individui dalle popolazioni ittiche, la pressione di pesca contribuisce ad alterarne la struttura demografica e ne riduce la capacità di recupero.

Nel complesso, gli effetti legati alla pesca non agiscono quindi solo sulle singole popolazioni, ma si propagano lungo la rete trofica, innescando una serie di effetti a cascata sull'intero ecosistema. Un esempio particolarmente significativo, centrale per questo lavoro, è quello del declino dei predatori dei ricci di mare e delle sue conseguenze sugli ecosistemi dei fondali rocciosi. Specie come i saraghi del genere *Diplodus*, di elevato interesse per la pesca professionale, e diversi labridi, tra cui *Thalassoma pavo* e *Coris julis*, frequentemente catturati dalla pesca ricreativa (Milazzo et al., 2016), svolgono infatti un ruolo importante nel controllo delle popolazioni di ricci di mare, in particolare *Paracentrotus lividus* e *Arbacia lixula*. La riduzione dell'abbondanza di questi predatori può favorire una rapida espansione delle popolazioni di echinoidi, con conseguente incremento della pressione di pascolo sulle macroalghe erette. Se tale pressione supera la capacità di rigenerazione delle foreste algali, può innescarsi una transizione ecologica, che conduce alla formazione dei cosiddetti *barren* sottomarini, visibili in *Figura 2.2*: habitat rocciosi nei quali le foreste algali vengono sostituite da distese dominate da alghe incrostanti a bassa complessità strutturale e ridotta ricchezza biologica (Guidetti, 2006b; Guidetti & Sala, 2007; Sala et al., 1998). Tale meccanismo è illustrato schematicamente in *Figura 2.1*.

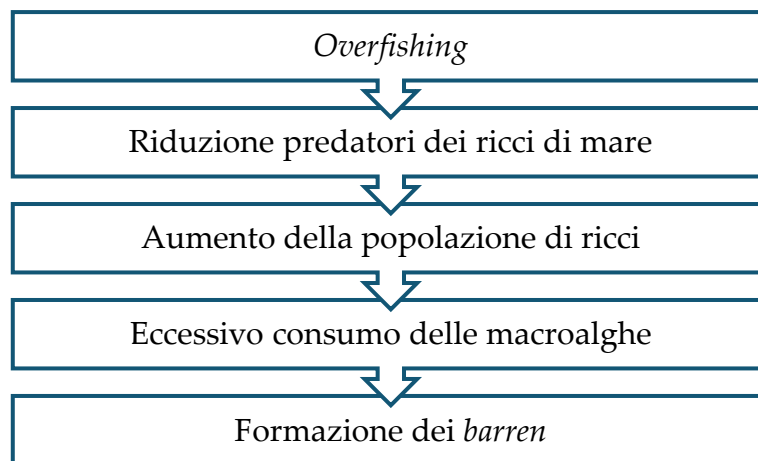


Figura 2.1: Rappresentazione schematica della cascata trofica associata alla formazione dei barren sottomarini.

È importante sottolineare che questa transizione può determinare cambiamenti difficilmente reversibili, rendendo il recupero delle foreste algali estremamente complesso, anche in seguito alla riduzione delle pressioni che l'hanno originata (Filbee-Dexter & Scheibling, 2014).



Figura 2.2: Esempio di barren sottomarino (foto di Pavel Kostelnik).

Questo effetto a cascata costituisce uno dei principali fondamenti ecologici che motivano la scelta delle specie che sono state analizzate nel presente lavoro: la loro rilevanza non risiede solo nel ruolo trofico, ma anche nel fatto che, nelle zone a protezione integrale, le loro popolazioni raggiungono densità sufficientemente elevate da rendere osservabili i meccanismi di regolazione legati alla dipendenza da densità che costituiscono l'oggetto principale di questa analisi. L'elenco, insieme ad una descrizione dettagliata, delle specie considerate è riportato nel Capitolo 3.

2.1.2 Inquinamento costiero e sviluppo urbanistico

Le coste mediterranee sono soggette da decenni a una crescente pressione urbanistica e turistica, spesso non sostenibile e incompatibile con la tutela ambientale. Nel periodo 1965–2015, le pressioni urbane sono aumentate nel 75% dei Paesi mediterranei, mentre le superfici edificate entro un chilometro dalla costa sono raddoppiate o più che raddoppiate (UNEP/MAP and Plan Bleu, 2020). Tali dinamiche esercitano un impatto significativo sugli ecosistemi costieri, aumentando il rischio di perdita di biodiversità e di riduzione dei servizi ecosistemici da essi forniti.

Le forme di inquinamento associate a questi processi sono molteplici e possono essere distinte, in prima approssimazione, in chimiche e fisiche.

L'inquinamento chimico deriva in larga misura dall'apporto in mare di acque contaminate provenienti da attività agricole, industriali e civili. Tra i contaminanti di maggiore rilevanza figurano metalli pesanti e composti organoclorurati, che possono accumularsi nei tessuti di macroalghe e pesci e trasferirsi lungo la catena trofica attraverso processi di biomagnificazione, con potenziali rischi anche per la salute umana.

Tra le criticità emergenti va segnalata la crescente presenza di rifiuti plastici e microplastiche negli ambienti marini. Secondo lo *State of the Environment and Development Report 2020* (SoED 2020), circa 730 tonnellate di rifiuti plastici raggiungono quotidianamente il Mar Mediterraneo, costituendo il 95–100% dei rifiuti galleggianti e circa il 50% di quelli presenti sui fondali (UNEP/MAP and Plan Bleu, 2020). Oltre al danno fisico diretto causato agli organismi che li ingeriscono, le microplastiche possono veicolare metalli pesanti e composti tossici, aggravando ulteriormente la contaminazione degli ecosistemi costieri.

Altrettanto rilevante è l'inquinamento organico, che può contribuire al verificarsi di fenomeni di eutrofizzazione costiera. Questo processo promuove anche la proliferazione di specie opportuniste più tolleranti al degrado ambientale, a discapito delle specie più sensibili. È il caso, ad esempio, del riccio di mare *Paracentrotus lividus*, che è in grado di trarre vantaggio dalla maggiore disponibilità di materia organica nella colonna d'acqua, aumentando la propria diffusione (Klaoudatos et al., 2022).

All'inquinamento chimico si affianca quello fisico, rappresentato soprattutto dal rumore subacqueo generato dal traffico marittimo costiero. Questo tipo di inquinamento acustico, come evidenziato in recenti studi, può avere effetti negativi sul reclutamento larvale di numerose specie ittiche, incluse quelle che abitualmente predano i ricci di mare, con possibili ripercussioni sulla struttura delle comunità bentoniche (E. Di Franco et al., 2023).

2.1.3 Cambiamenti climatici e acidificazione

Il Mediterraneo è considerato uno degli *hotspot* globali del cambiamento climatico. Le temperature superficiali delle sue acque aumenteranno, secondo le proiezioni, da tre a sei volte più rapidamente rispetto alla media degli oceani (Bevilacqua et al., 2021). Mentre la temperatura media dell'aria a livello globale è aumentata di circa 1,1°C rispetto ai livelli preindustriali, nel Mediterraneo l'incremento supera già 1,5°C. Secondo le proiezioni IPCC, ulteriori aumenti compresi tra 2 e 3°C potrebbero verificarsi entro il 2050, raggiungendo i 3–5°C entro il 2100 (UNEP/MAP and Plan Bleu, 2020).

L'aumento delle temperature agisce direttamente sulla fisiologia, sulla distribuzione geografica e sulle interazioni ecologiche delle specie marine. Consentendo, ad esempio, l'espansione di specie termofile come *Thalassoma pavo* e andando a penalizzare specie adatte ad acque più fredde, come *Coris julis*. Inoltre, l'aumento delle temperature favorisce la crescita e la riproduzione dei ricci di mare, andando ad incrementare la pressione di pascolo sulle foreste di macroalghe (Roma et al., 2021). Negli ultimi decenni, l'aumento delle temperature e la crescente frequenza delle ondate di calore negli ambienti marini hanno già alterato in modo significativo la composizione e la struttura delle comunità bentoniche mediterranee (Garrabou et al., 2009; Gómez-Gras et al., 2019). Gli episodi di calore estremo possono inoltre portare al verificarsi di eventi di mortalità di massa, soprattutto negli habitat rocciosi, colpendo organismi sensibili quali gorgonie, coralli, spugne e altri invertebrati bentonici (Coma et al., 2009; Garrabou et al., 2009).

Parallelamente, il Mar Mediterraneo è interessato da un progressivo processo di acidificazione dovuto all'assorbimento di CO₂ atmosferica, che comporta una riduzione del pH e della disponibilità di ioni carbonato, indispensabili per la calcificazione degli organismi marini. Nonostante la variabilità delle risposte tra specie, l'acidificazione è stata associata a una riduzione della biomassa e della complessità trofica delle comunità bentoniche. Negli scenari più gravi, questi effetti possono portare a una perdita di biodiversità e a un deterioramento del funzionamento ecosistemico (Kroeker et al., 2011).

Gli effetti dell'acidificazione sugli ecosistemi mediterranei spesso si intrecciano con quelli del riscaldamento, causando impatti sinergici. Nel complesso, l'azione combinata di questi due fattori amplifica lo stress fisiologico degli organismi marini e aumenta la vulnerabilità

degli ecosistemi mediterranei, contribuendo a profonde alterazioni nella struttura e nel funzionamento delle comunità biologiche (Harley et al., 2006).

2.1.4 Specie aliene invasive

Il numero di specie alloctone introdotte nel Mediterraneo è in costante aumento, con nuove segnalazioni registrate ogni anno. Il loro arrivo è stato favorito da diversi fattori, tra cui l'apertura del Canale di Suez, il traffico marittimo, il commercio di organismi acquatici per fini commerciali o ornamentali e il progressivo riscaldamento delle acque (Katsanevakis et al., 2013).

Alcune di queste specie alloctone si sono adattate con successo alle condizioni del Mediterraneo, divenendo invasive e producendo impatti rilevanti sia sul piano ecologico sia su quello socioeconomico. Nel primo caso, questi effetti derivano principalmente dalle interazioni con le specie native e possono manifestarsi con intensità molto variabile: dalla riduzione della fitness individuale al declino delle popolazioni, fino alle estinzioni locali e alle alterazioni nella composizione delle comunità e nel funzionamento degli ecosistemi.

Sul piano economico, le specie aliene invasive possono compromettere i servizi ecosistemici e le attività legate allo sfruttamento delle risorse marine, sia attraverso la competizione con specie di interesse commerciale sia per la modificazione degli *habitat*.

Tra le specie alloctone di maggiore interesse per il presente lavoro spiccano i pesci coniglio *Siganus luridus* e *Siganus rivulatus*, introdotti attraverso il Canale di Suez e successivamente diffusisi verso il Mediterraneo occidentale. Si tratta di specie erbivore altamente efficienti, capaci di esercitare una forte pressione di pascolo sulle macroalghe. Nelle aree in cui raggiungono elevate densità possono contribuire in modo significativo alla degradazione delle foreste algali e alla formazione di habitat impoveriti simili ai *barren*, anche indipendentemente dalla presenza dei ricci di mare (Sala et al., 2012).

L'azione combinata di queste pressioni, antropiche e naturali, rende il Mediterraneo un contesto particolarmente sfidante per la conservazione marina, evidenziando la necessità di strumenti di gestione efficaci per garantire la tutela degli ecosistemi e della biodiversità. In questo scenario, le aree marine protette rappresentano uno dei principali strumenti di gestione per mitigare gli effetti delle pressioni antropiche. Tuttavia, come discusso nei paragrafi successivi, la loro efficacia è strettamente legata alla qualità della loro gestione e alla capacità di affrontare le criticità operative che ne limitano il funzionamento.

2.2 Implementazione e funzionamento delle aree marine protette

Le aree marine protette (AMP) sono porzioni delimitate di ambiente marino nelle quali le attività umane, in particolare quelle connesse allo sfruttamento delle risorse ittiche, vengono regolamentate o vietate con l'obiettivo di favorire la conservazione degli ecosistemi e il recupero delle popolazioni sovrasfruttate. A livello internazionale, la loro istituzione è attualmente riconosciuta come uno degli strumenti di gestione più efficaci per contrastare il declino della biodiversità marina e salvaguardare gli ecosistemi maggiormente vulnerabili (E. Di Franco et al., 2021; Gaines et al., 2010).

Le prime aree marine protette sono state istituite a partire dagli anni Settanta del Novecento, prevalentemente in risposta alla crescente preoccupazione per il declino delle risorse ittiche e per la perdita degli habitat costieri.

Per quanto riguarda l'Italia, invece, il quadro normativo di riferimento è stato definito dalla Legge n. 979 del 31 dicembre 1982, che ha avviato il processo di identificazione e designazione delle aree marine da sottoporre a tutela. Il percorso di istituzione formale delle AMP italiane si è tuttavia protratto per diversi decenni: molte riserve sono state istituite con decreto ministeriale soltanto negli anni Novanta e Duemila. In numerosi casi, inoltre, l'effettiva entrata in vigore del regime di protezione è avvenuta con ulteriore ritardo rispetto alla data di istituzione ufficiale. Tale aspetto sarà approfondito anche nel Paragrafo 2.4 in riferimento al caso dell'AMP di Tavolara - Punta Coda Cavallo.

La diffusione delle AMP è cresciuta considerevolmente negli ultimi decenni. Attualmente, a livello globale, sono state istituite 16.649 aree marine protette, che coprono il 9,65% della superficie oceanica (World Database on Protected Areas, 2024). Una percentuale analoga si riscontra nel mar Mediterraneo, dove le aree protette coprono circa il 9,7% della superficie complessiva, con una distribuzione però fortemente eterogenea tra i diversi paesi costieri, come mostrato in *Figura 2.3*.

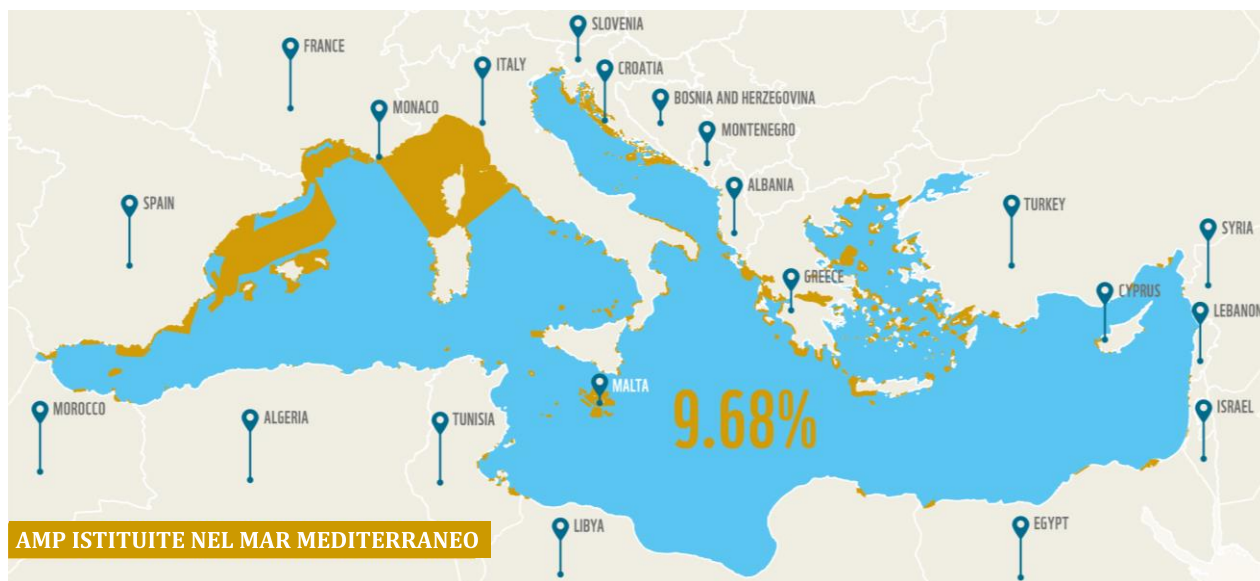


Figura 2.3: Mappa delle AMP formalmente designate nei Paesi del Mediterraneo. (Modificato da Gomei et al., 2019)

Nonostante il significativo incremento registrato negli ultimi anni, i livelli di protezione attuali risultano ancora insufficienti rispetto agli obiettivi internazionali di conservazione della biodiversità marina. I più recenti accordi globali prevedono infatti un significativo ampliamento delle superfici protette. In particolare, il *Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework*, adottato durante la COP15 delle Nazioni Unite, stabilisce il raggiungimento della tutela di almeno il 30% delle aree marine entro il 2030 (CBD, 2022), obiettivo condiviso anche dalla Strategia Europea per la Biodiversità al 2030 (European Commission, 2020).

L'efficacia delle AMP, tuttavia, non dipende esclusivamente dalla loro estensione, ma anche dalle modalità con cui la protezione viene applicata all'interno delle aree designate. Per questo motivo le AMP sono generalmente organizzate secondo una zonazione interna basata su diversi livelli di tutela, che consente di poter modulare il grado di protezione in funzione della sensibilità degli *habitat* e dell'intensità delle pressioni antropiche presenti. Le zone di riserva integrale, comunemente denominate *no-take* o Zona A, costituiscono il nucleo centrale dell'area protetta. In esse sono vietate tutte le attività in grado di arrecare danno o disturbo all'ambiente marino, ad eccezione della ricerca scientifica e delle attività di sorveglianza svolte dal personale autorizzato. Attorno al nucleo integralmente protetto si trovano zone a protezione parziale, che svolgono una funzione di fascia tampone tra le aree di maggior valore naturalistico e i settori esterni. Tra queste rientrano le zone di riserva generale (Zona B), dove sono consentite e spesso regolamentate, dall'organismo di gestione, una serie di attività che, pur permettendo una fruizione dell'ambiente, influiscono con il minor impatto possibile. Più esternamente si collocano le zone di riserva parziale (Zona C), dove sono generalmente ammesse attività di fruizione e utilizzo sostenibile delle risorse marine caratterizzate da un ridotto impatto ambientale (Ministero dell'Ambiente e della Sicurezza Energetica, MASE).

Tuttavia, è importante sottolineare che l'istituzione formale di un'AMP non garantisce automaticamente benefici ecologici. Uno degli aspetti più critici riguarda l'effettiva applicazione del regime di protezione, che spesso non coincide temporalmente con la data di istituzione ufficiale della riserva. Molte AMP, specialmente nei primi anni dopo la loro entrata in vigore, soffrono infatti di una sorveglianza insufficiente, risorse umane ed economiche limitate e conflitti con le comunità locali. In questi casi si parla di "*paper reserves*", ossia aree formalmente protette ma prive di reale efficacia gestionale (Edgar et al., 2014; Mora et al., 2006). Soltanto quando le restrizioni vengono effettivamente applicate e rispettate e la sorveglianza effettuata efficacemente, si possono osservare i benefici attesi sulla fauna ittica e sul funzionamento dell'ecosistema (Guidetti et al., 2008).

Quando le AMP funzionano correttamente, la riduzione delle pressioni antropiche, specialmente quella legata alla pesca, consente generalmente un aumento della densità, della biomassa e delle dimensioni medie degli individui (Guidetti et al., 2014). Un ulteriore beneficio frequentemente documentato è legato al fenomeno dello *spillover*, ovvero la dispersione di individui dalle zone protette verso le aree adiacenti non protette, con potenziali ricadute positive anche sulle attività di pesca locali (Harmelin-Vivien et al., 2008). L'insieme di questi effetti, comunemente definito *effetto riserva*, tende a manifestarsi con maggiore intensità nelle zone a protezione integrale rispetto alle aree circostanti (Guidetti et al., 2014).

Gli effetti delle AMP non si limitano alle popolazioni ittiche, ma possono propagarsi ai livelli inferiori della rete trofica, influenzando la struttura e il funzionamento dell'intero ecosistema. Un esempio particolarmente rilevante è rappresentato dai meccanismi di cascata trofica associati alla formazione dei *barren* sottomarini, descritti nel paragrafo precedente.

2.3 Difficoltà gestionali delle AMP

Nel contesto mediterraneo, nonostante circa il 10% della superficie marina sia formalmente designato come area marina protetta, solo lo 0,03% ricade sotto regimi di protezione integrale e meno di un quinto delle AMP esistenti dispone di un piano di gestione attivo (Gomei et al., 2019). Questi numeri rendono evidente come il problema non sia soltanto ampliare la rete delle AMP, ma soprattutto rendere realmente efficaci quelle già esistenti.

L'istituzione di un'AMP rappresenta infatti soltanto il primo passo nel percorso di conservazione degli ecosistemi marini. La sua efficacia dipende dal superamento di numerose criticità operative, sociali e scientifiche, che possono vanificarne i benefici anche in presenza di un quadro normativo formalmente adeguato. Tali difficoltà si manifestano su più livelli: da quello immediato della sorveglianza e del coinvolgimento delle comunità

locali, fino a quello più complesso delle dinamiche demografiche interne alle popolazioni ittiche, la cui risposta alla protezione può risultare lenta, non lineare e difficile da interpretare. A ciò si aggiunge una dimensione ulteriore e trasversale: la vulnerabilità delle AMP a pressioni ambientali esterne, quali riscaldamento climatico, acidificazione e specie invasive, che agiscono su scale spaziali molto più ampie dei confini di qualsiasi riserva e che possono limitarne l'efficacia indipendentemente dalla qualità della gestione interna.

2.3.1 Sfide operative e accettazione locale

La gestione efficace delle aree marine protette si scontra spesso con criticità operative e gestionali che ne riducono la capacità di produrre benefici ecologici concreti. Tra queste, una delle più rilevanti riguarda la difficoltà di garantire un adeguato livello di sorveglianza ed *enforcement*. Negli ambienti marini, il controllo delle attività illecite è reso complesso dalla natura stessa del sistema: i confini delle aree protette non sono delimitati fisicamente, le superfici da monitorare possono essere molto estese e le risorse disponibili per il personale di vigilanza risultano frequentemente insufficienti. In molti casi, inoltre, il personale dell'AMP non dispone di poteri sanzionatori diretti e deve fare affidamento sulla collaborazione con le autorità marittime competenti, con possibili ritardi negli interventi e minore efficacia operativa.

In questo contesto, la pesca illegale, in particolare nelle zone a protezione integrale, rappresenta una delle principali minacce all'efficacia delle AMP. Anche violazioni episodiche possono compromettere gli equilibri ecologici che la protezione mira a ristabilire, in particolare negli ecosistemi più sensibili. Diversi studi hanno infatti mostrato come il livello di *enforcement* costituisca uno dei fattori maggiormente associati al successo ecologico delle AMP, talvolta più della loro estensione o della loro età (Edgar et al., 2014; Giakoumi et al., 2017).

L'efficacia della sorveglianza è tuttavia strettamente connessa anche al grado di accettazione sociale delle restrizioni imposte. Quando pescatori, residenti e autorità locali non vengono adeguatamente coinvolti nei processi decisionali, il rispetto delle regole tende a diminuire e il rischio di conflitti ad aumentare. Al contrario, approcci di gestione partecipativa, basati sul coinvolgimento attivo degli *stakeholder*, favoriscono un maggiore rispetto delle restrizioni e contribuiscono al funzionamento a lungo termine delle misure di protezione (Pollnac et al., 2010).

Un'ulteriore criticità riguarda la disponibilità e la qualità dei dati ecologici necessari per valutare l'efficacia delle AMP. La raccolta di serie temporali sufficientemente lunghe e metodologicamente coerenti è spesso ostacolata da vincoli economici e logistici, nonché da possibili variazioni nei protocolli di monitoraggio o nel personale incaricato della raccolta dati. Inoltre, la frequente mancanza di dati raccolti prima dell'istituzione delle riserve rende

molto difficile svolgere analisi demografiche robuste, riducendo notevolmente le possibilità di distinguere gli effetti della protezione dalle normali fluttuazioni ecologiche.

Infine, occorre considerare che le AMP sono esposte a pressioni ambientali che agiscono su scale molto più ampie rispetto ai loro confini, come discusso nel Paragrafo 2.1. Ciò evidenzia come la conservazione marina non possa fondarsi esclusivamente su strumenti normativi, ma richieda un approccio integrato capace di affrontare anche le pressioni di carattere globale.

2.3.2 Risposte non lineari delle popolazioni ittiche alla protezione

Anche in condizioni di gestione efficace, la risposta delle popolazioni ittiche alla protezione non è necessariamente immediata né lineare. Questo rappresenta uno degli aspetti più complessi nell'interpretazione dei risultati delle AMP e costituisce un elemento centrale nella valutazione della loro efficacia. Il recupero delle popolazioni può avvenire su scale temporali molto diverse, in funzione delle caratteristiche biologiche delle specie e del livello di sfruttamento a cui erano sottoposte prima dell'istituzione della riserva. Specie caratterizzate da crescita rapida e maturità precoce tendono generalmente a mostrare risposte relativamente veloci, mentre specie a crescita lenta e con una lunga aspettativa di vita possono richiedere decenni prima di mostrare segnali di recupero apprezzabili (Claudet et al., 2008; Micheli et al., 2004). Questa variabilità rende difficile trarre conclusioni basandosi su serie temporali limitate o su un numero ristretto di specie.

Un ulteriore elemento di complessità è rappresentato dai meccanismi di regolazione densità-dipendenti, che sono in grado di influenzare il tasso di crescita delle popolazioni in funzione della loro densità. All'interno delle aree protette, la riduzione della mortalità da pesca tende generalmente a favorire un aumento dell'abbondanza, questo incremento tuttavia può attivare processi di competizione per le risorse, riducendo la crescita individuale o il successo riproduttivo. In alcuni casi, tali dinamiche possono determinare una stabilizzazione o persino una temporanea riduzione dell'abbondanza, generando traiettorie demografiche non monotone. In assenza di un adeguato inquadramento teorico, queste risposte non lineari possono essere erroneamente interpretate come un segnale di inefficacia della protezione, mentre in realtà possono essere dovute a processi di autoregolazione tipici delle popolazioni che si avvicinano alla capacità portante dell'ambiente.

A questa complessità si aggiungono i fenomeni di *spillover* e di connettività tra aree protette e non protette, che rendono le popolazioni delle diverse zone reciprocamente interdipendenti, complicando ulteriormente l'interpretazione dei dati e la stima degli effetti della protezione.

Inoltre, è stato osservato come popolazioni appartenenti alla stessa specie possano rispondere in modo differente alla tutela in funzione delle condizioni locali, della struttura dell'habitat e dell'intensità della pesca nelle aree adiacenti (Edgar et al., 2014; Guidetti et al., 2008). Questo rende necessario adottare approcci analitici che considerino simultaneamente più zone e che siano in grado di distinguere gli effetti della protezione dalle variazioni ambientali condivise.

Tutte queste considerazioni rendono evidente come la valutazione dell'efficacia delle AMP richieda strumenti modellistici capaci di integrare la complessità delle dinamiche ecologiche e di quantificare le diverse fonti di incertezza. Per affrontare questa problematica, il presente lavoro introduce nei Capitoli 4 e 5 un approccio multi-zona e multi-modello, con l'obiettivo di quantificare l'intensità della dipendenza dalla densità nelle diverse zone di protezione, stimare la mortalità da pesca e produrre previsioni demografiche che incorporino l'incertezza strutturale dei modelli.

2.4 Il caso studio: AMP Tavolara - Punta Coda Cavallo

L'Area Marina Protetta di Tavolara - Punta Coda Cavallo (di seguito TAMP) è situata nella Sardegna nord-orientale, nel settore meridionale della Gallura, lungo il Tirreno settentrionale. Con una superficie complessiva di 15.357 ettari e circa 76 chilometri di costa, ricade nei territori comunali di Olbia, Loiri Porto San Paolo e San Teodoro ed è gestita da un consorzio costituito dai tre comuni in collaborazione con il Ministero dell'Ambiente e della Sicurezza Energetica (MASE). Per la posizione geografica, l'elevato pregio naturalistico e la varietà degli habitat presenti, la TAMP rappresenta uno dei principali sistemi costieri protetti del Mediterraneo occidentale.

L'istituzione dell'AMP si inserisce nel processo di sviluppo delle politiche di conservazione marina avviato in Italia a partire dagli anni Ottanta. Il sito fu infatti individuato tra le aree di interesse prioritario dalla Legge n. 979 del 31 dicembre 1982, per poi essere formalmente istituito come Area Marina Protetta con decreto ministeriale nel 1997. Come avvenuto in numerosi altri contesti nel Mediterraneo, tuttavia, la designazione normativa non coincise immediatamente con la piena efficacia gestionale. L'effettiva entrata in vigore del regime di protezione si può far risalire soltanto ai primi anni duemila, con un progressivo rafforzamento delle attività di sorveglianza e regolamentazione.

Il caso di Tavolara conferma quindi come gli effetti ecologici delle AMP dipendano non solo dalla loro istituzione formale, ma anche dalla concreta capacità di applicare nel tempo le misure di tutela previste. Nonostante ciò, attualmente, il livello di protezione della TAMP viene classificato come Medio-Alto (Guidetti et al., 2008; Sala et al., 2012). Dal 2006, inoltre,

l'area è riconosciuta come Sito di Interesse Comunitario (SIC) nell'ambito della rete Natura 2000.

La riserva è caratterizzata da una marcata eterogeneità geomorfologica e litologica. Le coste risultano prevalentemente granitiche, come tipico del paesaggio gallurese, mentre l'isola di Tavolara e il promontorio di Capo Figari presentano substrati calcareo-dolomitici in continuità con il basamento granitico circostante (Piano di Gestione SIC Tavolara, 2014). Tale variabilità si riflette sulla distribuzione degli habitat bentonici e, indirettamente, sulla struttura delle comunità ittiche associate. Studi condotti nell'area hanno evidenziato come alcune specie possano mostrare differenze di densità in relazione al tipo di substrato, suggerendo che la componente geologica possa essere un fattore da tenere in considerazione nell'interpretazione dei pattern ecologici osservati (Canessa et al., 2020; Guidetti et al., 2004).

I fondali della TAMP ospitano diversi *habitat* di elevato valore conservazionistico. Tra questi, risultano di primaria importanza le praterie di *Posidonia oceanica*, diffuse in ampi settori dell'area marina e generalmente caratterizzate da un buono stato di conservazione. Tali praterie costituiscono habitat essenziali per numerose specie marine, fornendo aree di *nursery*, rifugio e alimentazione, oltre a svolgere un ruolo nel contenimento dell'erosione costiera e nel sequestro di carbonio. Oltre a queste praterie, la riserva racchiude al suo interno scogliere rocciose, fondali sabbiosi, habitat coralligeni e altre comunità bentoniche di elevato valore ecologico, che ospitano un'elevata biodiversità e complesse interazioni trofiche. Il Piano di Gestione SIC segnala tuttavia diverse pressioni che gravano su questi *habitat*, tra cui sovrasfruttamento delle risorse ittiche, attività nautiche e subacquee, nonché la diffusione di specie aliene.

Il territorio circostante è inoltre interessato da una forte vocazione turistica, favorita dalla vicinanza con la città di Olbia e dalla notorietà della costa nord-orientale della Sardegna come destinazione balneare. Durante la stagione estiva, l'area è soggetta a un'intensa frequentazione a scopi ricreativi, con un'elevata presenza di imbarcazioni da diporto, attività subacquee e afflussi turistici. Tali dinamiche possono esercitare pressioni significative sugli ecosistemi costieri, in particolare attraverso ancoraggi sulle praterie di *Posidonia oceanica*, disturbo fisico dei fondali e un generale aumento della pressione antropica nelle zone più accessibili. La gestione della TAMP si colloca pertanto in un contesto nel quale la tutela ambientale deve necessariamente conciliarsi con una forte domanda di fruizione turistica del territorio.

La struttura zonale dell'AMP, visibile in *Figura 2.4*, segue il classico schema a tre livelli concentrici:

- La **Zona A** (529 ettari, 3,4% della superficie totale) costituisce il nucleo a protezione integrale. È consentito esclusivamente l'accesso al personale dell'ente gestore, alle forze dell'ordine e ai ricercatori autorizzati, con possibilità di visite subacquee

guidate in aree e percorsi prefissati. Sono assolutamente vietate pesca, navigazione autonoma e ancoraggio.

- La **Zona B** (3.113 ettari, 20,3%), o riserva generale, ammette la pesca artigianale professionale con attrezzi selettivi non lesivi del fondale, prevalentemente tramagli e palangari, riservata ai pescatori residenti nei comuni costieri dell'AMP e soggetta a un carico giornaliero regolamentato dall'ente gestore. È consentita anche la navigazione a bassa velocità e la balneazione.
- La **Zona C** (11.715 ettari, 76,3%), o riserva parziale, consente la navigazione, l'ormeggio regolamentato, le immersioni subacquee compatibili con la tutela dei fondali, la pesca sportiva con lenze e canne da fermo e la pesca professionale con attrezzi selettivi.

In tutte le zone dell'AMP è invece vietata la pesca in apnea, consentita esclusivamente nelle aree esterne (Piano di Gestione SIC Tavolara, 2014).

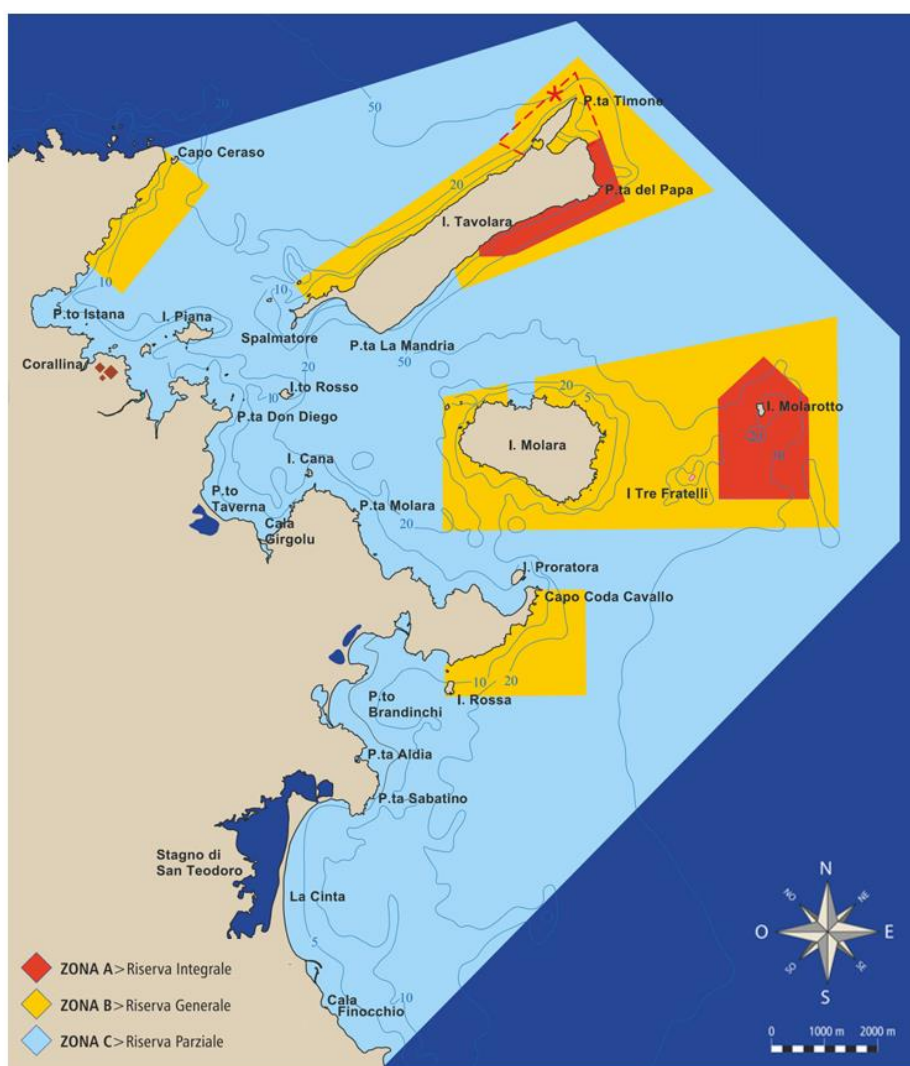


Figura 2.4: Mappa dell'AMP di Tavolara con la relativa divisione in zone di protezione (modificato da AMPTavolara).

Gli studi condotti nella TAMP nel corso degli anni forniscono un quadro di riferimento essenziale per contestualizzare le analisi sviluppate in questa tesi. La letteratura disponibile mostra come gli effetti della protezione si manifestino soprattutto nelle aree soggette a tutela integrale. In particolare, diversi studi hanno documentato nella Zona A incrementi significativi di biomassa, abbondanza e dimensione media degli individui per numerose specie ittiche rispetto alle zone a protezione parziale o alle aree esterne alla riserva (A. Di Franco et al., 2009; Guidetti et al., 2008; Sala et al., 2012). Ciò conferma che, anche nel caso di Tavolara, i benefici ecologici delle AMP tendono a manifestarsi con maggiore intensità all'aumentare del livello di tutela e dell'effettiva applicazione delle misure di conservazione. Nelle zone a protezione parziale, invece, i risultati appaiono più eterogenei, suggerendo che regimi intermedi non siano sempre sufficienti a produrre un recupero biologico chiaramente rilevabile, soprattutto in presenza di pressioni antropiche persistenti o limiti nella sorveglianza.

Analizzando più nel dettaglio i risultati di questi studi, Di Franco et al. (2009), sulla base dei dati raccolti nel periodo 2005–2007, evidenziarono una risposta positiva della protezione integrale in termini di biomassa e struttura di taglia delle popolazioni ittiche. Successivamente, Sahyoun et al. (2013), concentrandosi sul biennio 2007–2008, confermarono tale quadro generale, mettendo però in luce una marcata variabilità interna tra siti appartenenti alla medesima zona di protezione, sottolineando come la risposta alla protezione dipenda anche da caratteristiche ambientali locali. Inoltre, in un'analisi di più ampia prospettiva, non prettamente incentrata sulla riserva, Sala et al. (2012) collocarono la TAMP al primo posto per biomassa ittica totale tra tutti i siti esaminati, comprendenti 14 Aree Marine Protette e 18 aree non protette distribuite nell'intero Mediterraneo, riconoscendola come uno dei casi di maggiore successo ecologico del bacino.

Tutti questi risultati confermano la rilevanza della TAMP come caso studio di riferimento per l'analisi degli effetti di lungo periodo della protezione marina. Su queste basi si inserisce il presente lavoro, che considera l'intera serie storica disponibile (2005–2023) con l'obiettivo di andare oltre la semplice documentazione degli effetti della protezione su densità e biomassa, per analizzare le traiettorie dinamiche delle popolazioni nel tempo e quantificare il ruolo della dipendenza dalla densità come meccanismo regolatore.

3 Analisi esplorative dei dati

Il presente capitolo illustra le basi metodologiche su cui si fondano le analisi sviluppate nei capitoli successivi. Come discusso nel Capitolo 2, la valutazione dell'efficacia di un'AMP è un processo complesso, soggetto a molteplici fonti di variabilità e incertezza. Per distinguere gli effetti della protezione dalle normali fluttuazioni ambientali sono necessari dati ecologici raccolti con continuità nel tempo, metodologicamente coerenti e strutturati secondo un disegno di campionamento che permetta confronti spaziali e temporali robusti.

L'AMP di Tavolara - Punta Coda Cavallo costituisce, sotto questo profilo, un caso di studio di eccezionale valore. La serie storica di dati di abbondanza a nostra disposizione copre diciannove anni di monitoraggio, dal 2005 al 2023 con la sola interruzione del 2015, ed è basata su censimenti visivi subacquei condotti con regolarità in tutte e quattro le zone della riserva, caratterizzate da differenti livelli di protezione. Tale estensione temporale rappresenta il principale valore aggiunto del *dataset* rispetto a quelli impiegati negli studi precedentemente condotti nella stessa area (A. Di Franco et al., 2009; Sahyoun et al., 2013), rendendo possibile un'analisi delle dinamiche di popolazione che non si limita a documentare effetti di breve periodo, ma consente di seguire le traiettorie demografiche delle specie nel tempo.

Nei paragrafi che seguono verranno descritti il disegno di campionamento adottato, le cinque specie selezionate per le analisi, le procedure di preparazione del *dataset* e i principali risultati delle analisi esplorative. L'insieme di queste informazioni costituisce il punto di partenza per la costruzione dei modelli demografici presentati nel Capitolo 4.

3.1 Disegno di campionamento e modalità di raccolta dati

I dati analizzati in questo lavoro di tesi sono stati cortesemente forniti da Paolo Guidetti e Antonio Di Franco, ricercatori della stazione Zoologica Anton Dohrn. Essi sono stati raccolti tramite censimenti visivi subacquei (Underwater Visual Census, UVC), il metodo *standard* più diffuso per stimare in modo non invasivo la densità e la struttura in classi di taglia delle comunità ittiche in ambienti rocciosi sublitorali (Edgar et al., 2004). Ogni censimento prevede l'immersione di un operatore addestrato che percorre a velocità costante un transetto di dimensioni fisse, 25 m di lunghezza per 5 m di larghezza, pari ad una superficie di 125 m², registrando su apposita lavagnetta subacquea tutti gli individui appartenenti alle specie *target* osservati lungo il percorso e assegnandoli a classi di taglia con intervalli di 2 cm. Nel caso della AMP il campionamento è stato condotto esclusivamente su substrato

roccioso, escludendo i transetti nei quali la copertura di altri tipi di substrato supera il 5% della superficie campionata.

È opportuno considerare alcune limitazioni intrinseche della tecnica UVC, rilevanti ai fini dell'interpretazione dei risultati. I censimenti visivi subacquei possono infatti essere influenzati da diverse fonti di variabilità, tra cui le condizioni ambientali al momento del rilievo (ad esempio visibilità e moto ondoso), il comportamento delle specie censite e gli errori osservatore-dipendenti. Tra questi ultimi rientrano, in particolare, le incertezze nella stima delle taglie, che possono variare sia in funzione dell'esperienza dell'operatore sia della dimensione degli individui osservati (Davis et al., 2015; Edgar et al., 2004).

Nella fase di raccolta dati e di costruzione del presente *dataset* sono state adottate diverse strategie volte a ridurre tali fonti di errore, tra cui la replicazione del campionamento, la selezione di siti caratterizzati da condizioni ambientali relativamente omogenee e, ove possibile, la continuità del personale incaricato dei censimenti nel corso degli anni (Bellù, 2023).

Il disegno spaziale, rappresentato schematicamente in *Figura 3.1*, è articolato su quattro livelli di protezione: Zona A (protezione integrale), Zona B (riserva generale), Zona C (riserva parziale) e una zona esterna all'AMP priva di restrizioni di pesca, indicata come EXT e utilizzata come controllo. Per ciascuna zona sono state individuate due località di campionamento fisse, per un totale di otto località distribuite sull'intero territorio della riserva: **Tavolara Punta Papa** e **Molarotto** in Zona A; **Capo Ceraso** e **Molara** in Zona B; **Monte Petrosu** e **Capo Coda Cavallo** in Zona C; **Capo Figari** e **Capo Ceraso Ext** nella zona di controllo.

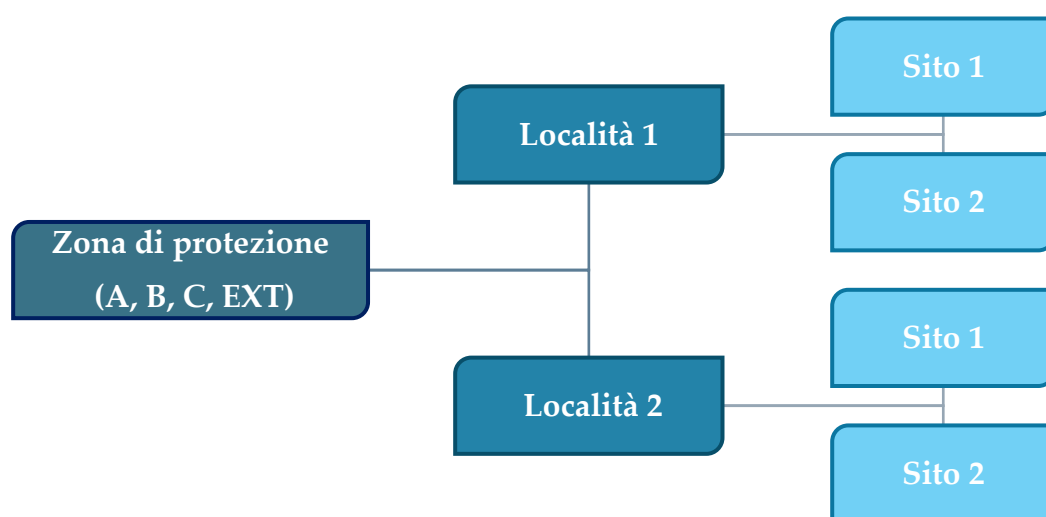


Figura 3.1: Organizzazione spaziale del disegno di campionamento nelle diverse zone di protezione dell'AMP di Tavolara.

All'interno di ciascuna località sono stati selezionati più siti di campionamento, per un totale complessivo di 43 siti monitorati nel corso dell'intera serie storica. Pur mantenendo costanti le località nel tempo, alcuni siti sono stati modificati per ragioni operative, senza tuttavia compromettere la coerenza complessiva del dataset.

In ogni sito i censimenti sono stati effettuati su due fasce batimetriche distinte, una superficiale e una più profonda, raggiungendo una profondità massima di circa 19 m. Per ciascuna combinazione sito-profondità sono state realizzate quattro repliche di ogni transetto, per un totale di 128 UVC per campagna.

Nel corso del periodo di monitoraggio sono state condotte complessivamente 30 campagne di campionamento. In dodici dei diciotto anni monitorati sono state effettuate due uscite stagionali distinte, generalmente una estiva e una autunnale, mentre nei restanti sei è stata realizzata una sola campagna. Il numero complessivo di transetti per ciascun anno è riportato nella *Figura 3.2*.

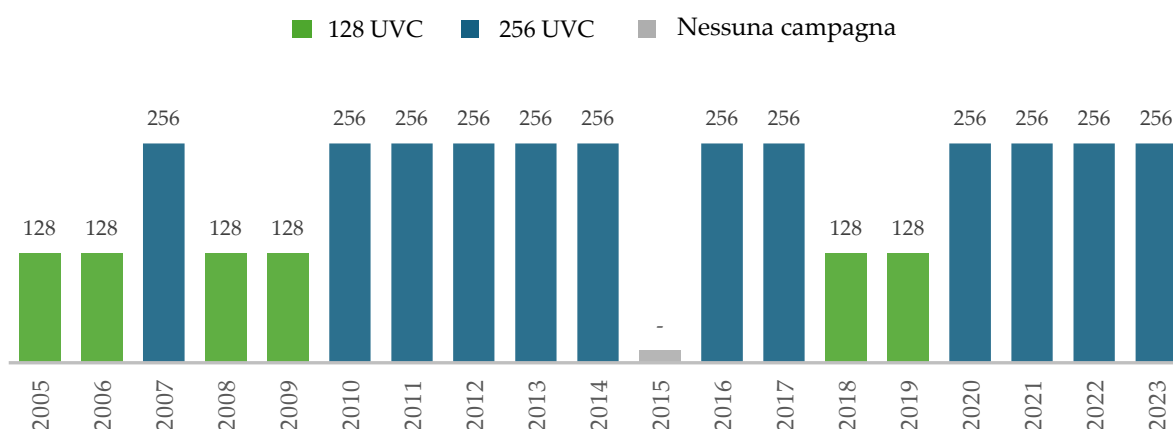


Figura 3.2: Distribuzione, negli anni, del numero di transetti UVC delle campagne di raccolta dati.

Il *dataset* fornito dai ricercatori riporta, per ogni transetto, sia i conteggi di densità, suddivisi per classe di taglia (numero di individui per 125 m²) sia i corrispondenti valori di biomassa (grammi per 125 m²), convertiti applicando relazioni lunghezza-peso specifiche calibrate su ogni specie.

$$W = aL^b \quad (3.1)$$

Queste relazioni seguono il classico modello allometrico, illustrato nell'*equazione 3.1*, dove W è il peso corporeo in grammi e L la lunghezza totale in centimetri, mentre i parametri a e b dipendono dalla specie considerata e sono stati ricavati dalla letteratura scientifica o stimati a partire da campioni di riferimento nel bacino del Mediterraneo. Entrambe le variabili verranno impiegate nelle analisi esplorative descritte nel Paragrafo 3.3. La scelta

della serie temporale da utilizzare nella costruzione dei modelli demografici sarà invece discussa nel Capitolo 4.

3.2 Specie analizzate

Il presente studio si concentra su cinque specie ittiche selezionate per la loro rilevanza ecologica nei fondali rocciosi superficiali del Mediterraneo e per il ruolo che svolgono nella cascata trofica associata alla formazione dei *barren*, descritta nel Capitolo 2. Le specie considerate sono *Diplodus sargus* (sarago maggiore), *Diplodus vulgaris* (sarago fasciato), *Coris julis* (donzella comune), *Thalassoma pavo* (donzella pavonina) e *Sarpa salpa* (salpa). Tutte e cinque rientrano tra le prime dieci specie per densità e biomassa rilevate nell'area, sulla base dei dati relativi al periodo 2022-2023, a conferma della loro rilevanza anche nell'ambito della comunità ittica della TAMP.

Predatori di ricci di mare

Tra le specie considerate, *D. sargus* e *D. vulgaris*, visibili nella Figura 3.3, rivestono un ruolo centrale nelle dinamiche trofiche dei fondali rocciosi mediterranei, in quanto tra i principali predatori ittici dei ricci di mare. Entrambe appartengono alla famiglia *Sparidae* e rientrano tra le specie costiere di maggiore interesse commerciale nel Mediterraneo (FAO, 2004). Possono raggiungere lunghezze prossime ai 45 cm, sebbene le taglie più comunemente osservate siano inferiori, generalmente intorno ai 30 cm, con dimensioni massime più frequenti in *D. sargus* (FishBase).

Entrambe le specie prediligono habitat costieri rocciosi e misti roccia-sabbia, fino a circa 50 m di profondità per *D. sargus* e 30 m per *D. vulgaris*, mostrando una marcata residenzialità e movimenti generalmente contenuti, compatibili con *home range* relativamente limitati (Abecasis et al., 2009; Sala & Ballesteros, 1997).

Dal punto di vista alimentare, entrambe sono specie onnivore a prevalente componente carnivora. La dieta comprende molluschi, crostacei, policheti ed echinodermi, mentre la componente vegetale tende a variare in funzione della disponibilità locale delle risorse. Nonostante la similarità delle loro diete, le due specie mostrano una sostanziale spartizione dell'*habitat*, con *D. sargus* che sfrutta preferenzialmente le zone più superficiali e *D. vulgaris* che tende a occupare acque più profonde, riducendo la competizione diretta tra le due specie (Osman & Mahmoud, 2009; Sala & Ballesteros, 1997).

La loro presenza è particolarmente rilevante per il controllo delle popolazioni di ricci di mare. *D. sargus* preda preferenzialmente *Paracentrotus lividus*, attaccando individui fino a 5

cm di diametro, mentre *D. vulgaris* aggredisce individui più piccoli, con diametro non superiore ai 3 cm (Boudouresque & Verlaque, 2013; Guidetti, 2006a). È stato inoltre evidenziato come gli individui di taglia maggiore siano predatori più efficaci e capaci di sfruttare una gamma più ampia di dimensioni delle prede, contribuendo in misura più marcata al controllo *top-down* delle popolazioni di echinoidi (Giakoumi et al., 2017).

Dal punto di vista riproduttivo, la biologia sessuale degli Sparidi risulta complessa e variabile tra specie e contesti ambientali (Buxton & Garratt, 1990; Mann & Buxton, 1998; Morato et al., 2003). Il periodo riproduttivo varia in funzione della specie e dell'area geografica. In Mediterraneo, *D. vulgaris* si riproduce prevalentemente nei mesi invernali, mentre *D. sargus* presenta generalmente una deposizione concentrata tra la fine dell'inverno e la primavera (Mouine et al., 2011). Inoltre, in entrambe le specie è stata descritta una forma di protandria parziale, nella quale gli individui maturano inizialmente come maschi e una quota della popolazione cambia sesso successivamente, al raggiungimento di determinate classi dimensionali o di età. Di conseguenza, le femmine risultano più frequenti tra gli individui di taglia maggiore. Questo assetto biologico rende la struttura demografica di questi sparidi particolarmente sensibile alla pressione di pesca: la rimozione selettiva degli individui più grandi può ridurre notevolmente il numero di femmine adulte e compromettere il potenziale riproduttivo della popolazione.

Per questi motivi, *D. sargus* e *D. vulgaris* sono tra le specie che più beneficiano della protezione all'interno delle AMP e rappresentano indicatori chiave dell'efficacia gestionale di una riserva marina.



Figura 3.3: A sinistra, esemplari di *Diplodus sargus* (foto di Keith DP Wilson), a destra, *Diplodus vulgaris* (foto di Holger Krisp).

C. julis e *T. pavo* (Figura 3.4) appartengono alla famiglia *Labridae*, un gruppo tipico delle comunità ittiche costiere dei fondali rocciosi del Mediterraneo. Entrambe sono specie diurne, strettamente legate al fondale, che frequentano prevalentemente zone rocciose e

praterie di *Posidonia oceanica*, con movimenti prevalentemente costieri e di breve raggio e un comportamento territoriale o semi-territoriale particolarmente marcato durante la stagione riproduttiva.

Dal punto di vista trofico, entrambe sono predatori opportunisti che si alimentano principalmente di piccoli invertebrati bentonici, tra cui crostacei, molluschi, policheti e altri organismi associati al substrato (Sinopoli et al., 2017). In questo contesto, svolgono un ruolo complementare rispetto ai saraghi nel controllo delle popolazioni di ricci di mare: predano infatti principalmente individui giovanili di piccola taglia, generalmente con diametro del guscio inferiore a 1 cm (Guidetti, 2006b; Milazzo et al., 2016). Sebbene il loro impatto sugli individui adulti sia limitato, la predazione sui primi stadi vitali può influenzare significativamente la sopravvivenza degli echinoidi e, indirettamente, le dinamiche che regolano l'equilibrio tra foreste algali e *barren*.

La riproduzione avviene prevalentemente nella stagione calda, tra tarda primavera ed estate, con variazioni geografiche legate alla temperatura locale. Entrambe le specie presentano ermafroditismo sequenziale di tipo protogino: gli individui maturano inizialmente come femmine e una parte della popolazione cambia successivamente sesso diventando maschio, al raggiungimento di determinate dimensioni corporee e in risposta alla struttura sociale del gruppo (Sara et al., 2005; Škeljo et al., 2012).

Dal punto di vista biogeografico ed ecologico, le due specie mostrano preferenze termiche differenti che si riflettono nella loro distribuzione spaziale lungo il gradiente di profondità. *T. pavo* è una specie termofila, più abbondante nelle acque superficiali e calde, mentre *C. julis* presenta una maggiore tolleranza a condizioni termiche più basse e tende a mantenere abbondanze relativamente più elevate anche a profondità maggiori (Guidetti & D'Ambrosio, 2004; Milazzo et al., 2016). Coerentemente con tali differenze ecologiche, è stata documentata per *T. pavo* una progressiva espansione verso nord e verso *habitat* più profondi, associata al riscaldamento delle acque mediterranee, mentre *C. julis* mostra in alcune aree una riduzione nelle zone più superficiali, dove può essere parzialmente soppiantata dalla specie termofila (Milazzo et al., 2016).

Le due specie costituiscono pertanto indicatori ecologici complementari dei cambiamenti climatici in atto negli ecosistemi costieri mediterranei e introducono una complessità interpretativa nelle serie temporali di abbondanza, in cui le dinamiche legate alla protezione si intrecciano con quelle indotte dall'aumento della temperatura delle acque.

Entrambe le specie sono soggette a prelievi legati principalmente alla pesca ricreativa. Di conseguenza, la risposta alla protezione all'interno delle AMP tende a essere meno marcata rispetto a specie maggiormente sfruttate come gli Sparidi, pur restando osservabili, nei contesti a protezione più elevata, incrementi di biomassa e una più marcata presenza delle classi di taglia maggiori.



Figura 3.4: A sinistra, esemplare di *Coris julis* (foto di Dan Wrench), a destra, *Thalassoma pavo* (foto di Matthieu Sontag).

Erbivori

S. salpa, visibile nella Figura 3.5, è una delle poche specie ittiche strettamente erbivore del Mediterraneo (Buñuel et al., 2020) e la principale responsabile della pressione di pascolo sulle praterie di *Posidonia oceanica* e le foreste di macroalghe dei fondali rocciosi. La sua dieta si basa quasi esclusivamente su macroalghe e fanerogame marine, in particolare *Posidonia oceanica*, di cui *S. salpa* è il principale consumatore vertebrato, contribuendo fino al 75% del consumo totale su tale pianta (Cebrián et al., 1996).

A differenza delle specie precedentemente descritte, *S. salpa* non svolge un ruolo diretto nel controllo delle popolazioni di ricci di mare, ma la sua abbondanza e il suo impatto sulle comunità di macroalghe la rendono rilevante per la comprensione delle dinamiche trofiche complessive dell'ecosistema.

La specie è un ermafrodita protandrica: gli individui maturano inizialmente come maschi e successivamente vanno incontro a inversione sessuale, generalmente compresa tra 24 e 31 cm di lunghezza totale (Criscoli et al., 2006). I maschi presentano tipicamente taglie comprese tra 15 e 30 cm, mentre le femmine prevalgono nelle classi dimensionali superiori, generalmente oltre i 30 cm (Jadot et al., 2006).

Dal punto di vista comportamentale, *S. salpa* forma banchi di individui spesso omogenei per taglia, la cui struttura influenza in modo significativo le dinamiche di alimentazione. I gruppi giovanili, meno numerosi, tendono a pascolare in modo più diffuso, mentre i banchi di adulti mostrano un comportamento più coordinato e concentrato, con modalità di alimentazione sequenziale che ottimizzano lo sfruttamento delle risorse disponibili (Buñuel et al., 2020).

Questo comportamento gregario introduce una variabilità marcata nei dati ricavati dai censimenti. La presenza o l'assenza di un banco durante un transetto produce valori di

densità molto variabili, con distribuzioni caratterizzate da numerosi zeri alternati a picchi elevati. Tale struttura dei dati richiede che siano adottati accorgimenti metodologici specifici nella fase di interpretazione dei risultati delle analisi statistiche, come verrà approfondito nel Paragrafo 3.3.

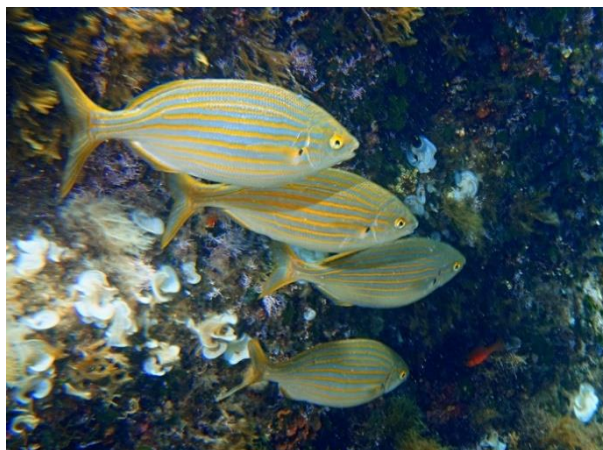


Figura 3.5: Esemplici di *Sarpa salpa* (foto di Guido and Carrara family).

3.3 Analisi demografica: confronto tra zone e dipendenza da densità

Prima di procedere alla costruzione dei modelli demografici, descritti nel Capitolo 4, è stata condotta un'analisi esplorativa volta a individuare *pattern* preliminari negli effetti della protezione e a valutare la presenza di possibili meccanismi di regolazione densità-dipendenti nelle popolazioni delle cinque specie considerate.

Il *dataset* grezzo, organizzato a livello di singolo transetto, è stato inizialmente elaborato in Microsoft Excel e successivamente importato in MATLAB, il software utilizzato per tutte le analisi statistiche e la valutazione dei modelli presentati nei capitoli successivi. I dati di ciascuna specie sono stati aggregati calcolando la media aritmetica di densità e biomassa su tutti i transetti della stessa zona e dello stesso anno, accorpendo sia le repliche interne ai siti sia le due fasce batimetriche. In questo modo, per ciascuna combinazione zona-anno è stato ottenuto un unico valore medio di densità e di biomassa. Questa scelta operativa consente di ridurre la variabilità associata al campionamento su scala locale e di ottenere stime rappresentative delle due variabili per ciascuna zona, che costituiscono le unità di analisi delle elaborazioni successive.

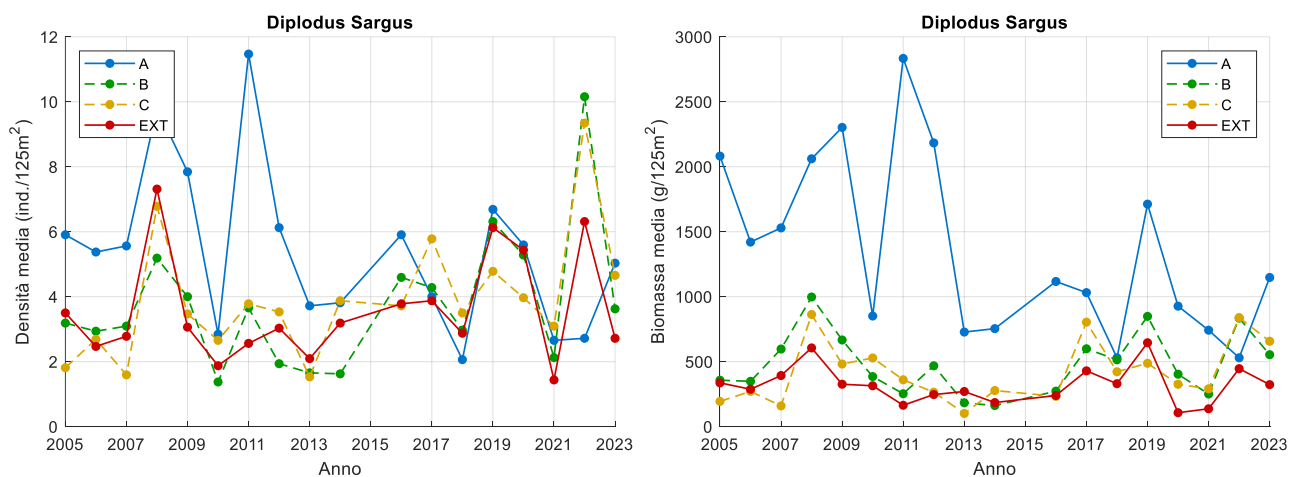
Come anticipato nel Paragrafo 3.1, negli anni in cui erano disponibili due campagne di campionamento è stata sistematicamente selezionata la prima, generalmente coincidente con il periodo primaverile/estivo, al fine di garantire la massima coerenza stagionale tra gli anni ed evitare la variabilità legata ai cicli riproduttivi e ai movimenti stagionali delle specie.

Confronto di densità e biomassa tra le zone di protezione

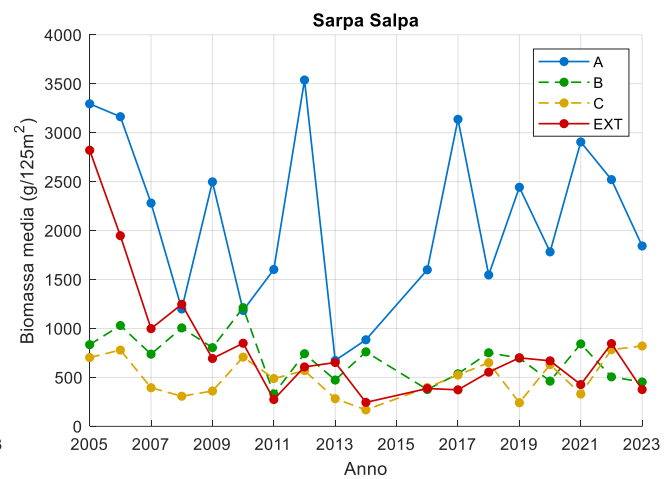
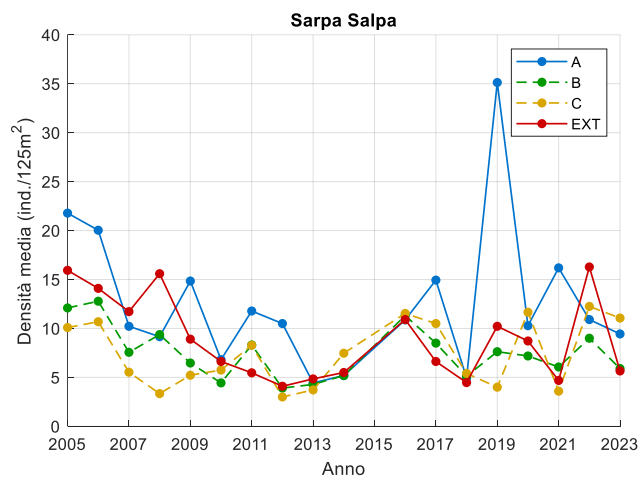
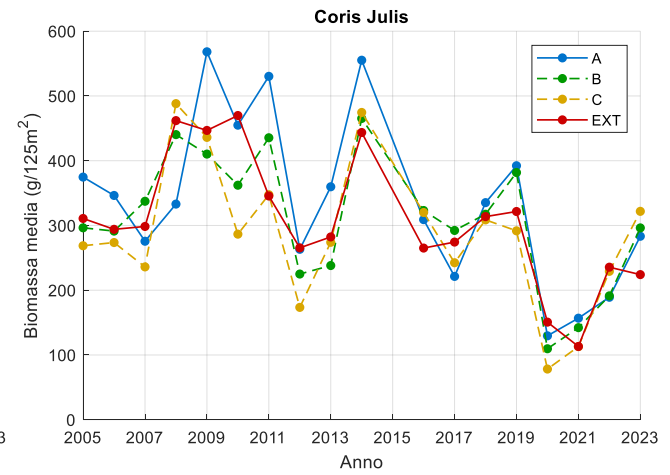
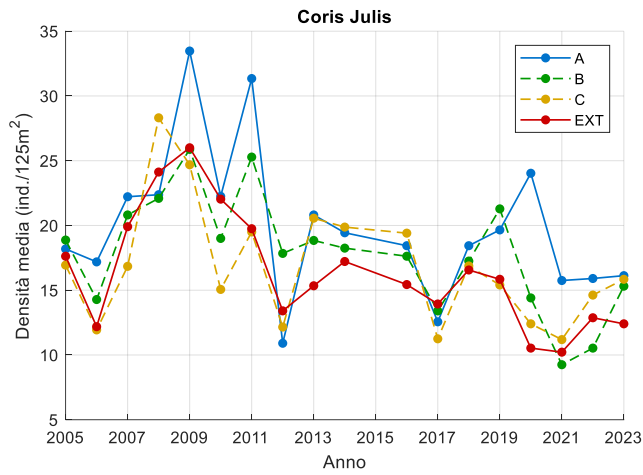
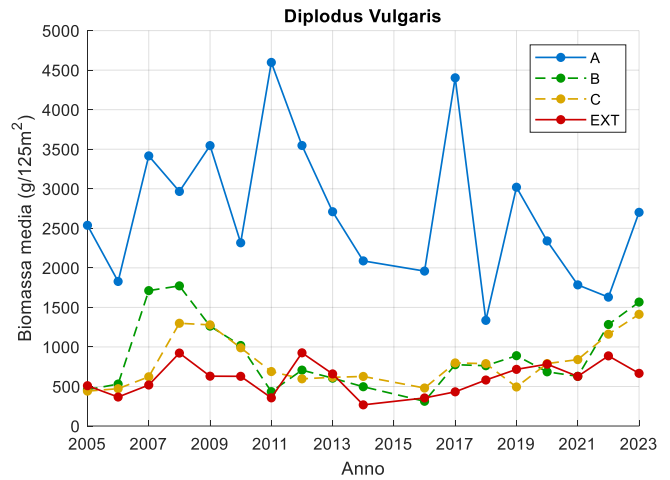
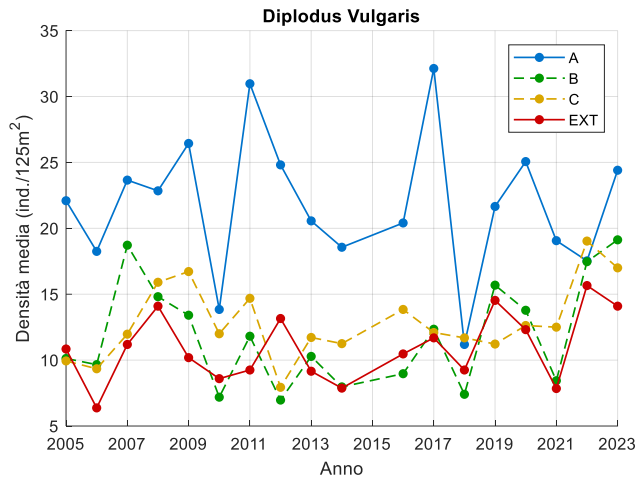
Per ciascuna delle cinque specie, l'evoluzione temporale della densità e della biomassa medie annuali nelle quattro zone di protezione è stata rappresentata mediante serie temporali sovrapposte per il periodo 2005–2023. Questo confronto consente una valutazione preliminare dell'efficacia della protezione: ci si attende che le zone sottoposte a tutela più stringente presentino valori mediamente più elevati, in particolare per le specie maggiormente soggette alla pressione di pesca.

La Figura 3.6 mostra i risultati di questa analisi. Il quadro complessivo è coerente con tale aspettativa: la Zona A presenta valori di biomassa sistematicamente più elevati rispetto alle zone a protezione parziale e all'area esterna (EXT), con differenze particolarmente marcate per *D. sargus* e *D. vulgaris*. Il segnale è invece meno evidente per la densità, suggerendo che l'effetto della protezione agisca principalmente attraverso un incremento della taglia media degli individui piuttosto che del loro numero assoluto, risultato coerente con quanto già osservato in questa e in altre aree marine protette del Mediterraneo (A. Di Franco et al., 2009; Giakoumi et al., 2017; Guidetti et al., 2014). Infine, le zone B e C mostrano spesso valori non dissimili da quelli della zona EXT, confermando la limitata efficacia dei regimi di protezione parziale già evidenziata in letteratura (Giakoumi et al., 2017).

I valori medi di densità e biomassa per specie e zona, relativi all'intero periodo di studio, sono riportati in Appendice A, nella Tabella A.1.



Analisi esplorative dei dati



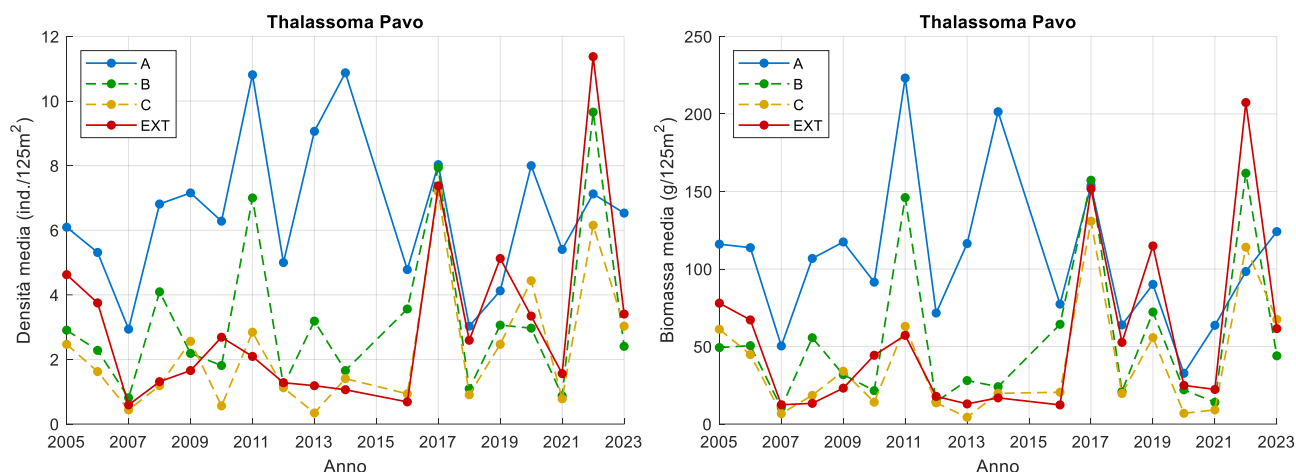


Figura 3.6: Andamento temporale della densità media (ind./125 m², pannelli a sinistra) e della biomassa media (g/125 m², pannelli a destra) per le cinque specie analizzate nelle quattro zone di protezione.

Scendendo al livello delle singole specie emergono alcune differenze rilevanti. *D. sargus* mostra un marcato contrasto tra la Zona A e le altre aree, soprattutto in termini di biomassa: sebbene la densità in Zona A superi quella della Zona EXT di circa il 50%, è la biomassa a mostrare le differenze più marcate, con valori in Zona A superiori di oltre tre volte rispetto alla Zona EXT e di circa il doppio rispetto alle zone B e C.

D. vulgaris presenta la risposta più netta dell'intero dataset, con una densità media in Zona A circa doppia rispetto alle altre zone e differenze ancora più accentuate in termini di biomassa, risultando la specie più rappresentativa dei benefici della protezione nella AMP analizzata. In entrambe le specie di Sparidi, questi risultati potrebbero riflettere l'effetto della rimozione selettiva da parte della pesca degli individui di maggiore taglia nelle aree non protette, con conseguente riduzione della biomassa media molto più marcata rispetto alla densità.

C. julis non evidenzia differenze sostanziali tra le zone né in termini di densità né di biomassa, suggerendo un effetto della protezione difficilmente distinguibile dalla variabilità naturale del sistema. *T. pavo* mostra, invece, una chiara risposta alla protezione, con valori medi di densità in Zona A circa doppi rispetto alle altre zone e differenze comparabili anche nel caso della biomassa.

Per *S. salpa*, infine, si osserva una risposta più evidente in termini di biomassa rispetto alla densità. Come già discusso nel Paragrafo 3.2, tuttavia, il comportamento gregario della specie introduce una variabilità intrinseca nei conteggi che impone cautela nell'interpretazione di questi risultati.

Relazione tra tasso di crescita e densità

Un aspetto centrale di questo lavoro è verificare se nelle popolazioni studiate siano presenti processi di regolazione densità-dipendenti e, in caso affermativo, valutarne l'intensità. Nelle popolazioni ittiche tali processi si manifestano principalmente attraverso la competizione intraspecifica per risorse e spazio, con effetti che incidono soprattutto sulle fasi giovanili, attraverso un aumento della mortalità, ma che possono influenzare anche la crescita e la sopravvivenza degli individui adulti (Charnov, 1986; Lorenzen & Enberg, 2002). Nelle specie soggette a elevata pressione di pesca, le densità vengono spesso mantenute a livelli relativamente bassi, rendendo questi meccanismi difficilmente rilevabili sul piano statistico. Al contrario, all'interno delle AMP la riduzione del prelievo può consentire alle popolazioni di raggiungere densità sufficientemente elevate da rendere nuovamente osservabili processi di regolazione legati alla dipendenza da densità (Lorenzen & Camp, 2019; Rose et al., 2001).

Alla luce di queste considerazioni, come primo approccio esplorativo è stata analizzata la relazione tra il tasso finito di crescita annuo λ_t , calcolato secondo l'equazione 3.2, e la densità osservata N_t , limitatamente alla Zona A, dove le popolazioni ittiche raggiungono generalmente i valori più elevati.

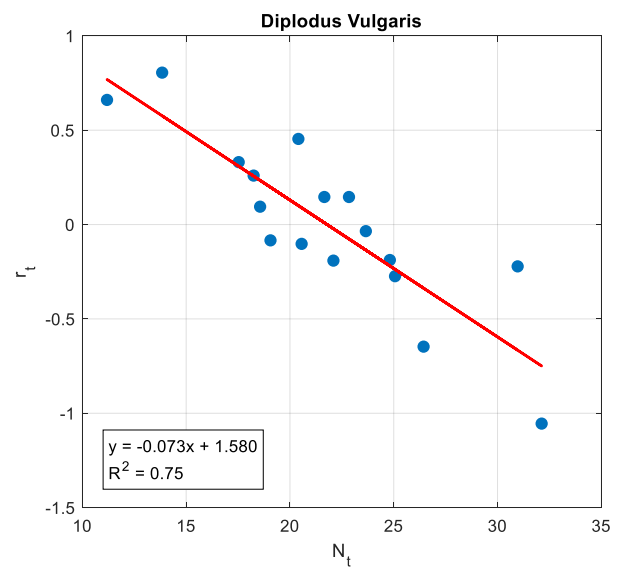
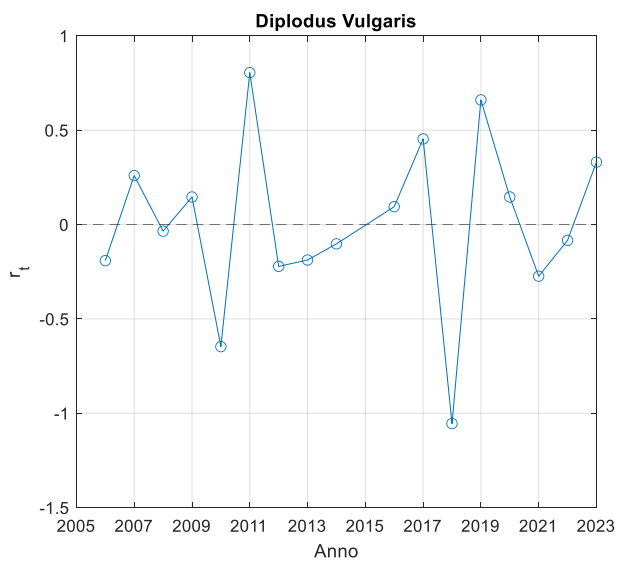
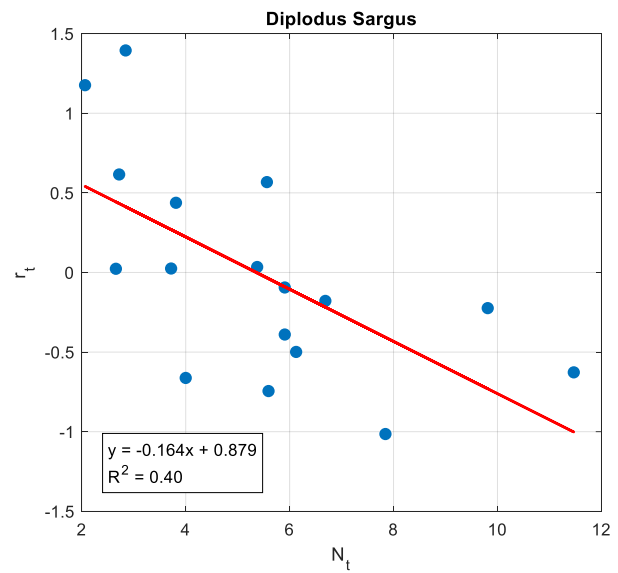
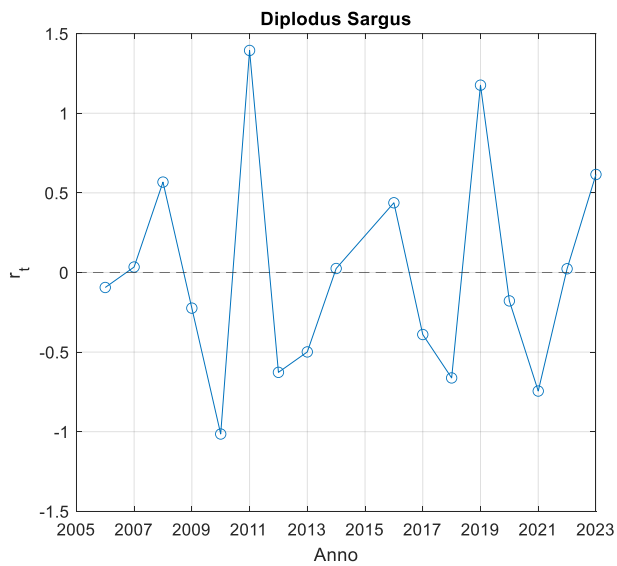
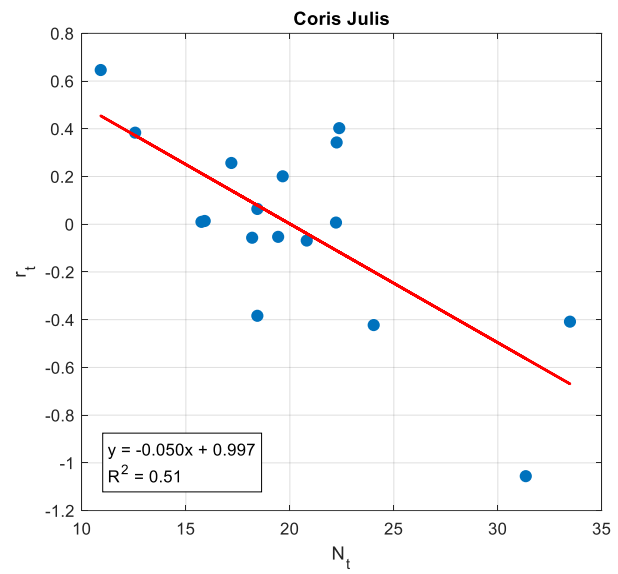
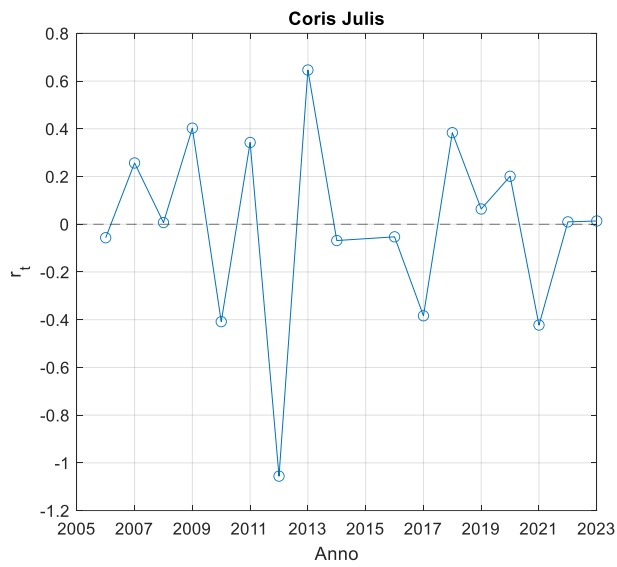
$$\lambda_t = \log \left(\frac{N_{t+1}}{N_t} \right) \quad (3.2)$$

Per ciascuna specie, i valori del tasso finito di crescita sono stati messi in relazione con la densità tramite regressione lineare, dalla quale ci si attende una pendenza negativa in presenza di dipendenza da densità, poiché il tasso finito di crescita tende a diminuire all'aumentare dell'abbondanza per effetto della competizione intraspecifica. Il coefficiente di determinazione R^2 della regressione fornisce un'indicazione preliminare dell'intensità di tale relazione: valori elevati suggeriscono che una parte consistente della variabilità del tasso finito di crescita sia spiegata dalla densità, mentre valori bassi indicano dinamiche prevalentemente indipendenti dalla densità o influenzate da altri fattori.

La Figura 3.7 mostra, per ciascuna specie, l'andamento temporale del tasso finito di crescita osservato e la relazione tra tasso finito di crescita e densità con la relativa regressione lineare. Tutte e cinque le specie presentano in Zona A una pendenza negativa, coerente con l'ipotesi di dipendenza da densità.

Il segnale più forte emerge per *D. vulgaris* ($R^2=0.75$) con una relazione negativa netta che suggerisce che le fluttuazioni della popolazione possano essere influenzate in larga misura dalla densità stessa. Anche *T. pavo* mostra una risposta marcata, con una pendenza accentuata che indica una sensibilità elevata alle variazioni di densità. Per *S. salpa* e *D. sargus* i valori di R^2 sono più moderati, suggerendo la possibilità che una quota rilevante della variabilità nel tasso finito di crescita non sia spiegata dalla densità e riflette probabilmente l'influenza di altri fattori. *C. julis* mostra, invece, il segnale più debole dell'intero dataset.

Analisi esplorative dei dati



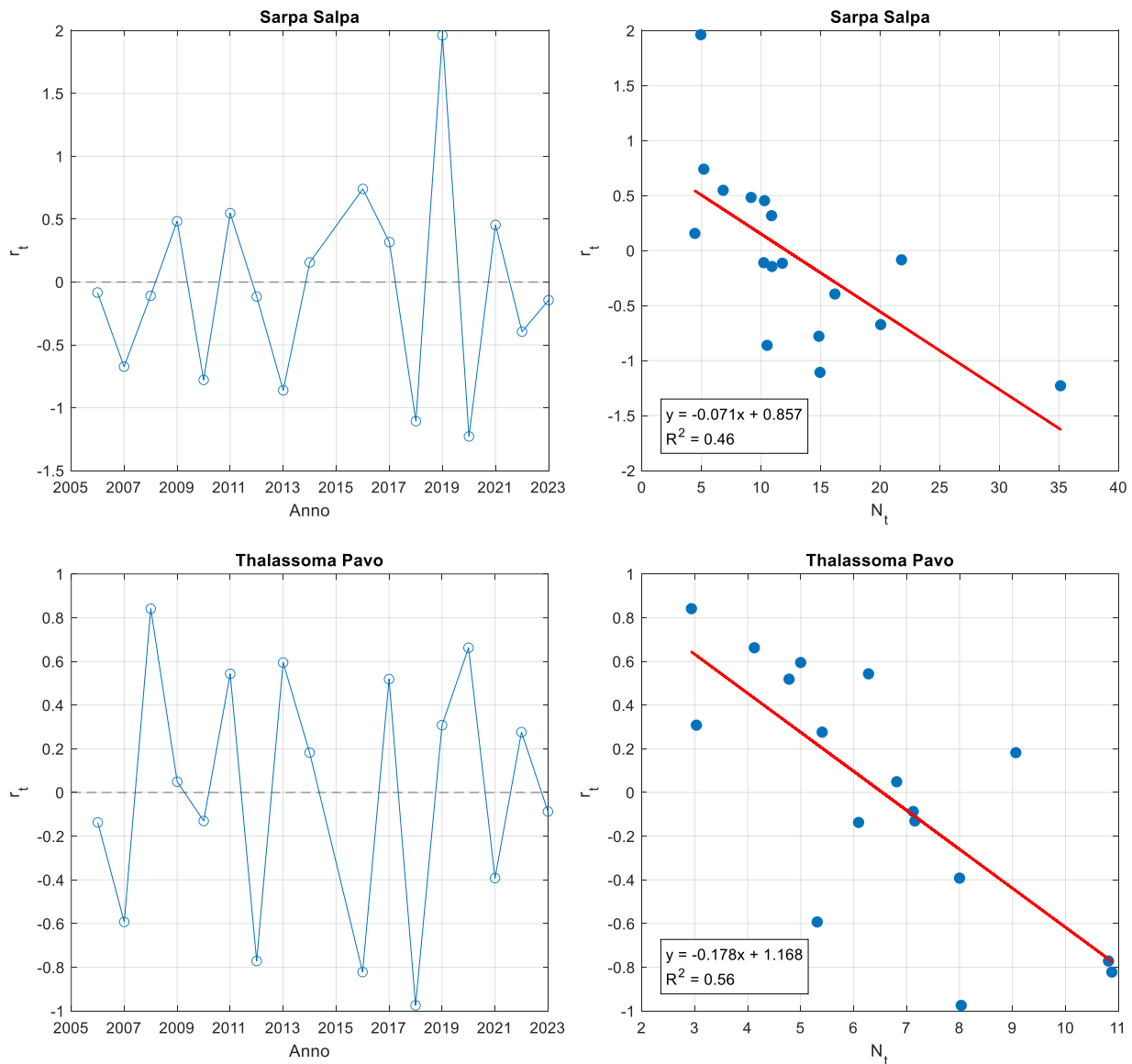


Figura 3.7: Andamento del tasso finito di crescita osservato $\lambda(t)$ (a sinistra) e relazione tra tasso finito di crescita e densità con relativa regressione lineare (a destra), per tutte e cinque le specie considerate.

Questi risultati orientano le scelte metodologiche del Capitolo 4, nel quale la valutazione formale della dipendenza da densità viene condotta mediante il confronto tra quattro modelli demografici alternativi applicati alle specie considerate. Tra queste, *D. vulgaris* emerge dalle analisi preliminari come la specie caratterizzata dal segnale più chiaro e coerente della presenza di dinamiche di regolazione densità-dipendenti.

3.4 Analisi delle tendenze temporali di abbondanza

Nei paragrafi precedenti sono stati esplorati l'andamento demografico delle specie *target* e la relazione tra tasso finito di crescita e densità. L'analisi dei *trend* temporali mira invece a verificare se, nel corso dei diciotto anni di monitoraggio, le popolazioni considerate mostrino tendenze nette di crescita o di declino.

Per ciascuna combinazione specie-zona è stato applicato il test di correlazione di Pearson tra la variabile temporale (anno di campionamento) e la densità media annuale (N_t). Il test è stato impiegato con finalità esplorativa, per evidenziare eventuali associazioni lineari tra tempo e densità, attese in presenza di *trend* demografici persistenti nel periodo di studio. Va tuttavia riconosciuto che dinamiche non lineari, o successioni di crescita iniziale e successiva stabilizzazione, potrebbero non essere catturate da questo approccio. I risultati devono quindi essere interpretati con cautela, andando a considerare prevalentemente i segnali più robusti e coerenti.

La direzione dei *trend* temporali è stata valutata sulla base del segno della pendenza della regressione lineare (*slope*). In presenza di significatività statistica ($p < 0.05$), valori positivi della pendenza indicano una tendenza crescente, mentre valori negativi indicano una tendenza decrescente. In assenza di significatività statistica ($p > 0.05$), la serie è stata considerata priva di *trend* temporale.

La *Tabella 3.1* riassume i risultati di questa analisi per tutte le combinazioni specie-zona. Il quadro complessivo è di sostanziale stabilità demografica, interrotto da pochi segnali direzionali netti e biologicamente interpretabili.

Il risultato più evidente riguarda *C. julis*, che mostra un declino nelle zone B ed EXT, possibilmente compatibile con il progressivo riscaldamento delle acque costiere documentato a scala mediterranea e già discusso nel Paragrafo 3.2. Il fatto che il declino risulti statisticamente rilevabile soprattutto nelle zone meno protette suggerisce che la protezione integrale possa contribuire a mitigare, almeno parzialmente, questa pressione ambientale.

Per *D. sargus* si osserva un debole incremento limitato alla Zona C. Considerata la prossimità del *p-value* alla soglia di significatività e l'assenza di un segnale concorde nelle altre zone, questo risultato deve tuttavia essere interpretato con cautela e potrebbe riflettere dinamiche locali o variabilità di campionamento più che un reale cambiamento demografico strutturale.

Per *D. vulgaris*, *S. salpa* e *T. pavo* non emergono invece tendenze significative in alcuna zona, indicando dinamiche complessivamente stazionarie alla scala temporale considerata.

Tabella 3.1: Risultati del test di correlazione di Pearson per ciascuna combinazione specie-zona. Sono evidenziate in rosso le combinazioni con una tendenza significativa di decrescita e in verde quelle con una tendenza significativa di crescita.

Specie	Zona	Slope	P value	r_Pearson	Trend
<i>C. julis</i>	A	-0.335	0.165	-0.342	No trend
<i>C. julis</i>	B	-0.450	0.011	-0.582	Decrescita
<i>C. julis</i>	C	-0.310	0.115	-0.385	No trend
<i>C. julis</i>	EXT	-0.485	0.005	-0.622	Decrescita
<i>D. sargus</i>	A	-0.184	0.075	-0.429	No trend
<i>D. sargus</i>	B	0.145	0.101	0.399	No trend
<i>D. sargus</i>	C	0.160	0.042	0.484	Crescita
<i>D. sargus</i>	EXT	0.051	0.472	0.181	No trend
<i>D. vulgaris</i>	A	-0.075	0.747	-0.082	No trend
<i>D. vulgaris</i>	B	0.149	0.390	0.216	No trend
<i>D. vulgaris</i>	C	0.178	0.141	0.361	No trend
<i>D. vulgaris</i>	EXT	0.171	0.123	0.377	No trend
<i>S. salpa</i>	A	-0.040	0.900	-0.032	No trend
<i>S. salpa</i>	B	-0.145	0.203	-0.315	No trend
<i>S. salpa</i>	C	0.136	0.348	0.235	No trend
<i>S. salpa</i>	EXT	-0.257	0.157	-0.348	No trend
<i>T. pavo</i>	A	0.006	0.953	0.015	No trend
<i>T. pavo</i>	B	0.101	0.351	0.233	No trend
<i>T. pavo</i>	C	0.138	0.090	0.411	No trend
<i>T. pavo</i>	EXT	0.180	0.117	0.383	No trend

Nel complesso, la prevalente assenza di *trend* direzionali non deve essere interpretata come un risultato neutro o negativo. Al contrario, potrebbe suggerire che la maggior parte delle popolazioni monitorate abbia raggiunto, nel periodo di studio, una condizione di relativo equilibrio dinamico. Tale evidenza è compatibile con l'ipotesi che l'AMP di Tavolara abbia raggiunto un grado di maturità ecologica sufficiente a sostenere popolazioni demograficamente stabili, le cui fluttuazioni annuali sembrano riflettere prevalentemente processi compensatori interni, piuttosto che tendenze persistenti di crescita o declino.

Le analisi condotte in questo capitolo restituiscono quindi un quadro coerente, nel quale la Zona A emerge come l'area in cui l'effetto riserva si manifesta con maggiore intensità, sia nei valori assoluti di densità e biomassa sia nella regolarità delle oscillazioni interannuali. Tra le specie considerate, *D. vulgaris* emerge come quella con le caratteristiche più adatte per un'analisi modellistica: una risposta alla protezione netta e coerente, una dinamica densità-

dipendente chiaramente identificabile e una sostanziale stabilità demografica nel tempo. Per queste ragioni è stata selezionata come specie di riferimento per la prima fase del Capitolo 4, nella quale l'approccio esplorativo è stato formalizzato attraverso la costruzione e il confronto di modelli demografici applicati separatamente a ciascuna zona, prima di essere esteso all'insieme delle cinque specie considerate.

4 Modelli demografici

I risultati delle analisi esplorative condotte nel Capitolo 3 delineano un quadro coerente con gli effetti attesi dal regime di protezione imposto dall'AMP. La Zona A mostra sistematicamente valori più elevati di densità e biomassa, mentre i pattern osservati lasciano ipotizzare la presenza di processi di regolazione densità-dipendenti nelle popolazioni monitorate, particolarmente evidenti nel caso di *D. vulgaris*.

Tali evidenze devono tuttavia essere interpretate con cautela e considerate esclusivamente come indicazioni preliminari della possibile presenza di questi processi. L'analisi della relazione tra tasso di crescita e densità può infatti rivelare associazioni negative coerenti con la dipendenza da densità, ma non consente di stimarne in modo affidabile l'intensità né di distinguere tra forme diverse di questo meccanismo demografico. Inoltre, poiché N_t compare sia al denominatore del tasso di crescita sia come variabile predittiva nella regressione, eventuali errori di misura possono propagarsi con segno opposto nei due termini, inducendo artificialmente una correlazione negativa anche in assenza di un reale processo di regolazione dipendente dalla densità (Freckleton et al., 2006).

Per superare questi limiti, nel presente capitolo viene adottato un approccio più strutturato, basato sul confronto tra modelli demografici caratterizzati da dinamiche densità-dipendenti (DD) e densità-indipendenti (DI). L'obiettivo di questa analisi non è individuare un singolo modello "corretto", bensì valutare quali ipotesi ecologiche risultino maggiormente supportate dai dati osservati. Un'eventuale preferenza sistematica dei modelli DD rispetto a quelli DI verrebbe quindi interpretata come un'evidenza della possibile presenza di meccanismi di regolazione dipendenti dalla densità. L'applicazione del processo di selezione dei modelli separatamente per ciascuna zona di protezione consentirà inoltre, come verrà discusso nel Paragrafo 4.3, di verificare se l'intensità di tali processi segua un gradiente coerente con il livello di protezione, uno degli aspetti centrali di questo lavoro.

Nel Paragrafo 4.2, come primo passo dell'analisi, l'approccio metodologico verrà introdotto attraverso l'applicazione dei modelli a *D. vulgaris*. Successivamente, nel Paragrafo 4.3, l'analisi verrà estesa all'insieme delle cinque specie considerate.

4.1 Scelta dei modelli demografici

L'approccio modellistico adottato per le analisi presentate in questo capitolo si ispira a *framework* già utilizzati in letteratura per lo studio della dinamica di popolazioni ittiche in

contesti ecologici analoghi, con particolare riferimento ai lavori di Brook & Bradshaw (2006) e di Melià et al. (2020) sulle popolazioni di *D. sargus* nell'AMP di Torre Guaceto.

Sono stati selezionati quattro modelli demografici alternativi, non strutturati per età o classi di taglia: due densità-indipendenti e due densità-dipendenti. Considerata la limitata estensione della serie temporale disponibile (18 anni), l'introduzione di una struttura per età o taglia avrebbe comportato un sostanziale aumento del numero di parametri da stimare, con un notevole aumento della complessità computazionale e una riduzione dell'affidabilità delle stime. Inoltre, un ampliamento dello spazio dei modelli candidati avrebbe reso il processo di confronto meno robusto e più difficilmente interpretabile. La scelta di limitare l'analisi a quattro modelli consente quindi di mantenere un equilibrio tra interpretabilità ecologica e robustezza statistica, preservando al tempo stesso la possibilità di confrontare ipotesi alternative sulle dinamiche demografiche delle popolazioni considerate.

I quattro modelli considerati, insieme alle rispettive formulazioni matematiche, sono i seguenti:

Random Walk (RW):

Il modello più semplice tra quelli considerati, assume che le variazioni annuali di abbondanza siano interamente determinate da fluttuazioni stocastiche, quali variabilità ambientale e processi casuali, in assenza sia di una tendenza verso uno stato di equilibrio sia di meccanismi di regolazione DD.

$$N_{t+1} = N_t + \varepsilon_t \quad (4.1a)$$

Il modello Random Walk costituisce quindi un importante riferimento nullo, utile per verificare se i *pattern* osservati possano emergere anche in assenza di processi regolatori.

Crescita esponenziale (EX):

Il modello esponenziale introduce un tasso finito di crescita costante (λ), indipendente dalla densità raggiunta dalla popolazione.

$$N_{t+1} = \lambda N_t + \varepsilon_t \quad (4.1b)$$

Dal punto di vista ecologico, questo modello descrive una situazione in cui le risorse disponibili non costituiscono un fattore limitante e la crescita non è influenzata dalla competizione intraspecifica. Sebbene raramente sostenibile nel lungo periodo per popolazioni naturali, esso rappresenta un termine di confronto DI più realistico rispetto al

Random Walk, poiché prevede una traiettoria sistematica della popolazione, di crescita o declino, anziché una dinamica guidata esclusivamente dalla variabilità stocastica.

Ricker (RL):

Nel modello di Ricker (Ricker-logistic in Brook & Bradshaw, 2006) entra invece in gioco la regolazione densità-dipendente, che agisce attraverso un termine esponenziale in grado di ridurre il tasso di crescita all'aumentare della densità.

$$N_{t+1} = \lambda N_t e^{-\beta N_t} + \varepsilon_t \quad (4.1c)$$

Questa formulazione descrive popolazioni nelle quali la competizione intraspecifica per risorse, spazio o rifugi diventa progressivamente più intensa all'aumentare dell'abbondanza. A densità elevate l'effetto della competizione può superare la crescita intrinseca, inducendo oscillazioni della popolazione attorno allo stato di equilibrio.

Gompertz (GL):

Il modello di Gompertz (Gompertz-logistic in Brook & Bradshaw, 2006) introduce la dipendenza da densità in modo analogo al modello di Ricker, ma assume che l'intensità della regolazione aumenti con il logaritmo dell'abbondanza anziché con l'abbondanza stessa.

$$N_{t+1} = \lambda N_t e^{-\beta \log(N_t)} + \varepsilon_t \quad (4.1d)$$

Questa formulazione produce generalmente dinamiche più smorzate rispetto al modello di Ricker, con traiettorie che tendono più stabilmente verso uno stato di equilibrio. Il modello risulta quindi particolarmente adatto a descrivere popolazioni soggette a processi di regolazione densità-dipendente relativamente deboli o gradualisti.

In tutte le equazioni, N_t e N_{t+1} rappresentano la densità media nella zona considerata in due osservazioni consecutive; λ indica il tasso di crescita finito densità-indipendente, mentre β quantifica l'intensità della regolazione densità-dipendente. Il termine ε_t rappresenta invece un errore additivo gaussiano, con media nulla e varianza σ_ε^2 .

La scelta di utilizzare un termine di errore additivo, anziché moltiplicativo, riflette una specifica interpretazione ecologica del sistema studiato. Le quattro zone considerate non costituiscono infatti popolazioni chiuse, ma sistemi aperti connessi attraverso processi di

dispersione larvale e movimenti di individui. Parte delle fluttuazioni osservate può quindi derivare da scambi con aree circostanti, piuttosto che da processi regolatori interni legati alla densità della popolazione locale. In questo contesto, un errore moltiplicativo, che implicherebbe una variabilità proporzionale all'abbondanza, risulterebbe biologicamente meno giustificato.

Un ulteriore modello considerato nel lavoro di Brook & Bradshaw (2006), ovvero il modello Theta-logistic (una generalizzazione del modello di Ricker) è stato escluso dall'analisi. Esso introduce un esponente θ per modulare la non linearità della dipendenza da densità, come visibile nell'equazione 4.2.

$$N_{t+1} = \lambda N_t e^{-\beta N_t^\theta} + \varepsilon_t \quad (4.2)$$

Sebbene questo modello sia più flessibile, la stima di θ su serie temporali brevi è notoriamente instabile: quando i dati sono pochi, θ e β tendono a compensarsi a vicenda durante l'ottimizzazione, producendo stime ai limiti del dominio ammissibile e rendendo i parametri difficilmente interpretabili (Clark et al., 2010). Considerata la limitata lunghezza delle serie disponibili per l'AMP, con sole 17 transizioni annuali disponibili, l'aggiunta di questo parametro avrebbe aumentato la complessità del modello senza un corrispondente guadagno informativo.

4.1.1 Criteri di selezione dei modelli: AICc e pesi di Akaike

Una volta definiti i modelli candidati, è necessario adottare un criterio formale per confrontarne il supporto empirico. A questo scopo è stato utilizzato il criterio di informazione di Akaike (AIC), uno degli strumenti più diffusi in ecologia per il confronto tra modelli alternativi (Aho et al., 2014; Burnham & Anderson, 2002). Valori più bassi di AIC indicano modelli maggiormente supportati dai dati.

L'AIC, calcolato tramite l'equazione 4.3, si basa sul principio secondo cui un buon modello deve raggiungere un equilibrio tra capacità descrittiva e semplicità strutturale: l'aggiunta di parametri tende infatti a migliorare l'adattamento ai dati osservati, ma aumenta al tempo stesso il rischio di *overfitting*, ovvero di andare a descrivere il rumore anziché il segnale biologicamente rilevante. Per tenere conto di questo compromesso, l'AIC introduce una penalizzazione esplicita della complessità parametrica pari a $2k$.

$$AIC = n \log \left(\frac{RSS}{n} \right) + 2k \quad (4.3)$$

dove k rappresenta il numero di parametri del modello, n il numero di osservazioni e RSS la somma dei quadrati dei residui.

Quando il campione è piccolo rispetto al numero di parametri, la penalizzazione introdotta dall'AIC tende a risultare insufficiente, favorendo sistematicamente modelli eccessivamente complessi. In questi casi è preferibile ricorrere all'AICc, ovvero alla versione corretta per piccoli campioni, che penalizza ulteriormente la complessità parametrica (Burnham & Anderson, 2002):

$$AICc = AIC + \frac{2k(k+1)}{(n-k-1)} \quad (4.4)$$

Nel caso di questo studio, con $n=17$ transizioni annuali e modelli caratterizzati da un massimo di tre parametri, il rapporto n/k risulta ampiamente inferiore alla soglia di 40 comunemente adottata in letteratura, rendendo quindi l'AICc il criterio più appropriato. Il numero dei parametri è stato calcolato contando il numero di parametri strutturali del modello (λ e β), più la varianza residua σ_ϵ^2 , per un totale di $k=1$ per il Random Walk, $k=2$ per il modello esponenziale e $k=3$ per Ricker e Gompertz.

A partire dai valori di AICc sono stati quindi calcolati i pesi di Akaike, utilizzando la formula dell'equazione 4.5, che quantificano il supporto relativo fornito dai dati a ciascun modello:

$$w_i = \frac{e^{(-\frac{1}{2}\Delta_i)}}{\sum_k e^{(-\frac{1}{2}\Delta_k)}} \quad (4.5)$$

dove $\Delta_i = AICc_i - AICc_{\min}$ rappresenta la differenza rispetto al modello con il valore minimo di AICc. I pesi sommano a 1 sull'insieme dei modelli considerati e possono essere interpretati come una misura del supporto relativo associato a ciascun modello. Tali pesi costituiranno anche la base per l'indice sintetico di dipendenza da densità che verrà introdotto nel Paragrafo 4.3.

4.2 Approccio per zona singola: focus su *D. vulgaris*

Come primo passo, i quattro modelli sono stati applicati separatamente a ciascuna zona di protezione, utilizzando *D. vulgaris* come specie di riferimento. La scelta è motivata dai risultati del Capitolo 3, dove questa specie aveva mostrato la risposta più netta ai gradienti di protezione e il segnale di dipendenza da densità più chiaro e consistente dell'intero dataset. La sua ecologia la rende inoltre un caso di studio particolarmente adatto: il comportamento relativamente territoriale e la forte competizione intraspecifica per risorse e rifugi rendono plausibile l'emergere di meccanismi regolatori alle densità raggiunte nella Zona A.

La stima dei parametri è stata effettuata tramite regressione ai minimi quadrati, con un approccio leggermente diverso a seconda del tipo di modello. Per i modelli DD, entrambe le formulazioni sono state linearizzate riscrivendo il tasso di crescita (r_t) come funzione lineare della densità o del suo logaritmo. In seguito, λ e β possono quindi essere stimati direttamente dall'intercetta e dalla pendenza della retta interpolante, tramite regressione ordinaria. Per il modello esponenziale è stato invece scelto un approccio diverso, stimando λ tramite minimizzazione diretta della somma dei quadrati dei residui, evitando così la regressione sul logaritmo del rapporto di crescita che avrebbe reintrodotta la *bias* da errore di censimento introdotto all'inizio del presente capitolo. Vale la pena, tuttavia, sottolineare che questo approccio riduce ma non elimina completamente la *bias*: N_t compare ancora sia come predittore nei modelli DD sia nella costruzione delle coppie (N_t, N_{t+1}). I risultati di questo paragrafo vanno quindi interpretati come indicativi, consapevoli che il *framework* di stima per massima verosimiglianza presentato nel Capitolo 5 consente una stima più robusta dei parametri.

I modelli sono stati calibrati separatamente per ciascuna zona, senza condivisione di parametri, e il confronto tra modelli è stato effettuato tramite AICc e pesi di Akaike come descritto nel Paragrafo 4.1.

Risultati

La *Figura 4.1* riporta i pesi di Akaike associati ai quattro modelli demografici nelle diverse zone di protezione, mentre la *Tabella 4.1* mostra i corrispondenti valori di AICc. Da questi risultati si nota che in tutte le zone i modelli DD raccolgono un supporto maggiore, ma la forma funzionale più supportata non è uniforme e varia tra le diverse aree di protezione.

Tabella 4.1: Valori di AICc per ciascun modello e ciascuna zona di protezione, Diplodus vulgaris. Il valore dell'AICc corrispondente al miglior modello di ogni zona è evidenziato in azzurro.

Zona	Modello				Modello vincitore
	RW	EXP	RL	GL	
A	76.70	78.71	60.24	61.83	Ricker
B	56.84	59.33	56.86	55.13	Gompertz
C	41.60	44.19	41.13	40.78	Gompertz
EXT	46.78	49.16	42.38	40.85	Gompertz

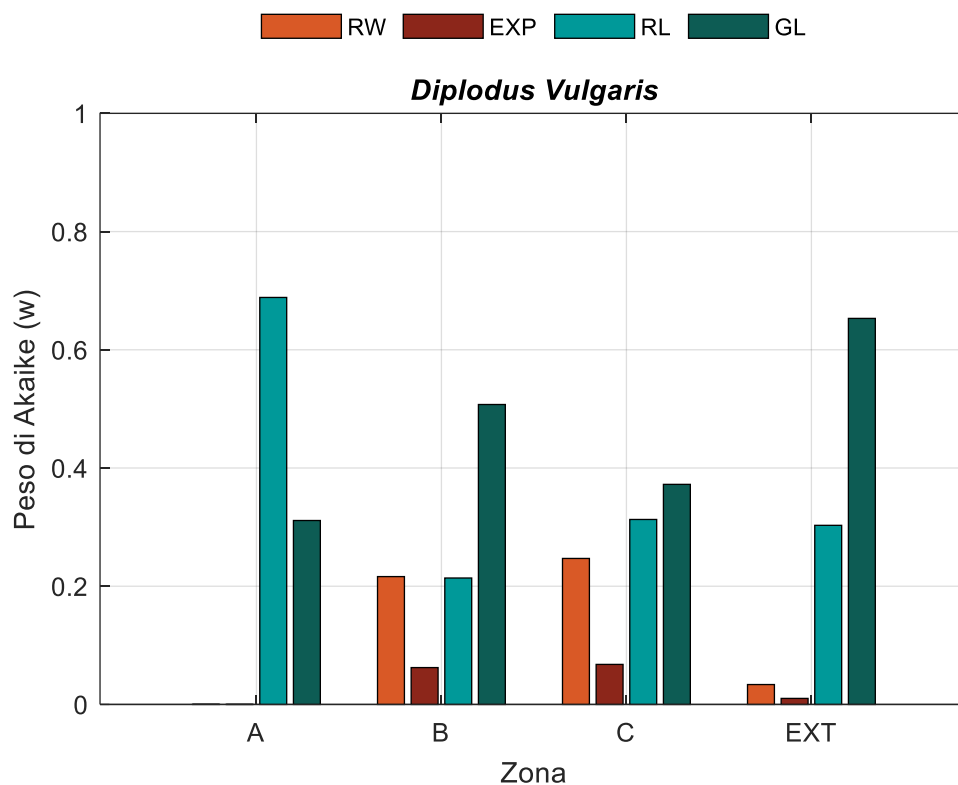


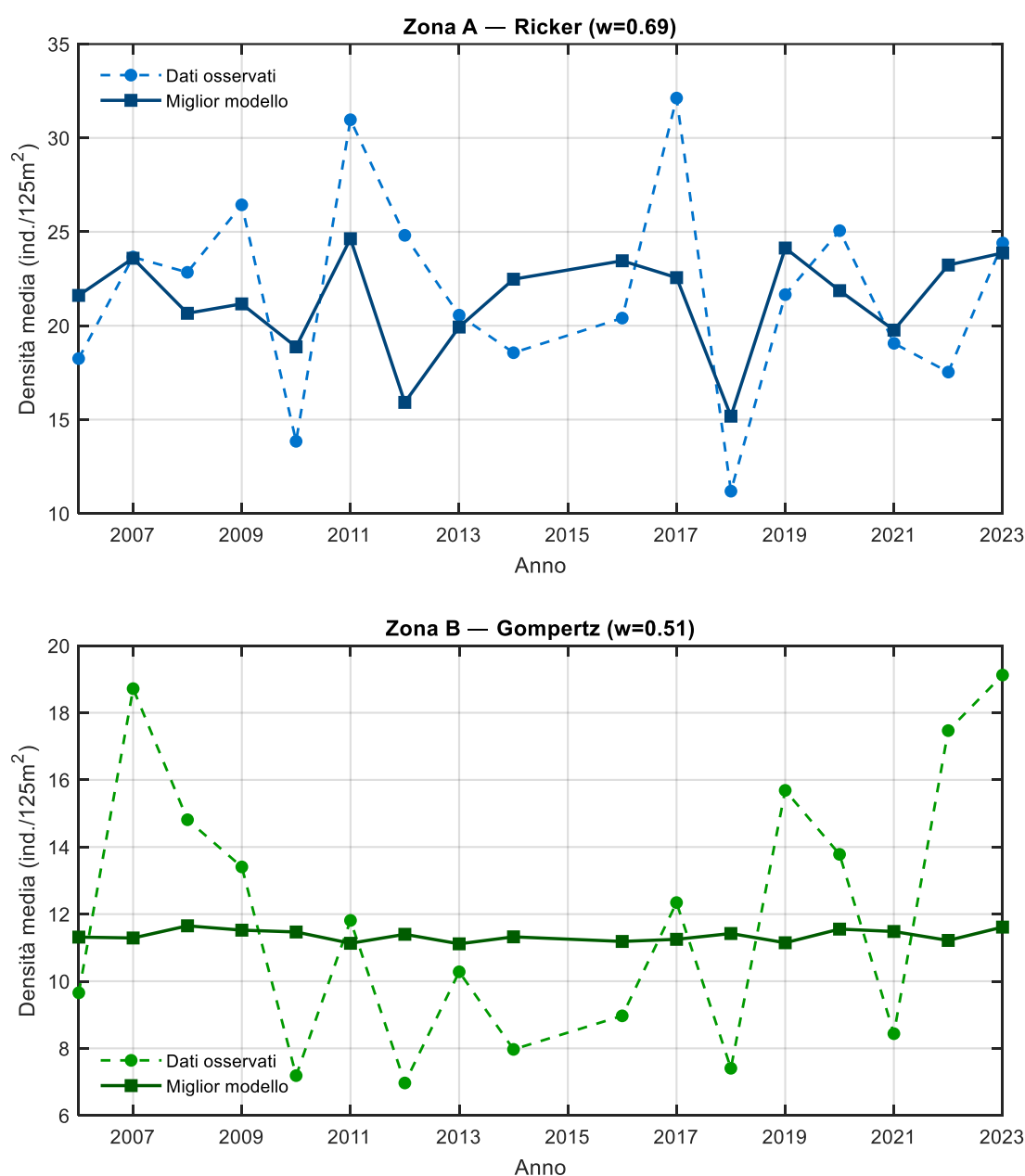
Figura 4.1: Pesi di Akaike per ciascuno dei quattro modelli demografici relativi alle varie zone di protezione, calcolati sulla serie temporale di densità di *D. vulgaris*.

Nella Zona A il supporto empirico converge quasi interamente sui modelli DD, con una netta prevalenza del modello di Ricker rispetto a quello di Gompertz, mentre i modelli DI presentano pesi trascurabili. Questo risultato è ecologicamente interpretabile: la Zona A è il contesto di maggiore abbondanza dell'intero *dataset*, e quando le popolazioni raggiungono densità elevate la competizione intraspecifica si intensifica al punto da poter superare la crescita intrinseca. In queste condizioni il modello di Ricker, con la sua risposta compensatoria più brusca rispetto a quello di Gompertz, riesce a descrivere meglio le dinamiche osservate.

Nelle Zone B e C il supporto per i modelli DD rimane prevalente, ma risulta distribuito in modo meno netto. In entrambe le aree aumenta infatti il contributo dei modelli DI, in particolare del Random Walk. Tra le quattro zone analizzate, la Zona C rappresenta il caso più ambiguo di questa analisi: nessun modello risulta prevalere in modo netto e le differenze di AICc tra Ricker e Gompertz risultano molto ridotte. Questa distribuzione dei pesi riflette una maggiore incertezza nella struttura delle dinamiche demografiche, coerente con popolazioni in cui i processi di regolazione densità-dipendente potrebbero essere presenti ma operare con intensità inferiore rispetto alla Zona A, rendendo il segnale meno distinguibile dalla variabilità stocastica.

Infine, nella Zona EXT si torna ad avere una netta prevalenza dei modelli DD, con i modelli DI che tornano ad avere pesi trascurabili e il Gompertz che raccoglie il supporto empirico più alto dell'intero *dataset* ($w=0.65$).

La *Figura 4.2* mostra il confronto tra le serie temporali osservate e le previsioni generate dal modello con il valore di AICc più basso per ciascuna zona. L'adattamento migliore si osserva nella Zona A, mentre nelle altre zone le curve predette tendono a smorzare la variabilità osservata, allineandosi al valore medio delle serie temporali, con discrepanze particolarmente evidenti nelle Zone B ed EXT.



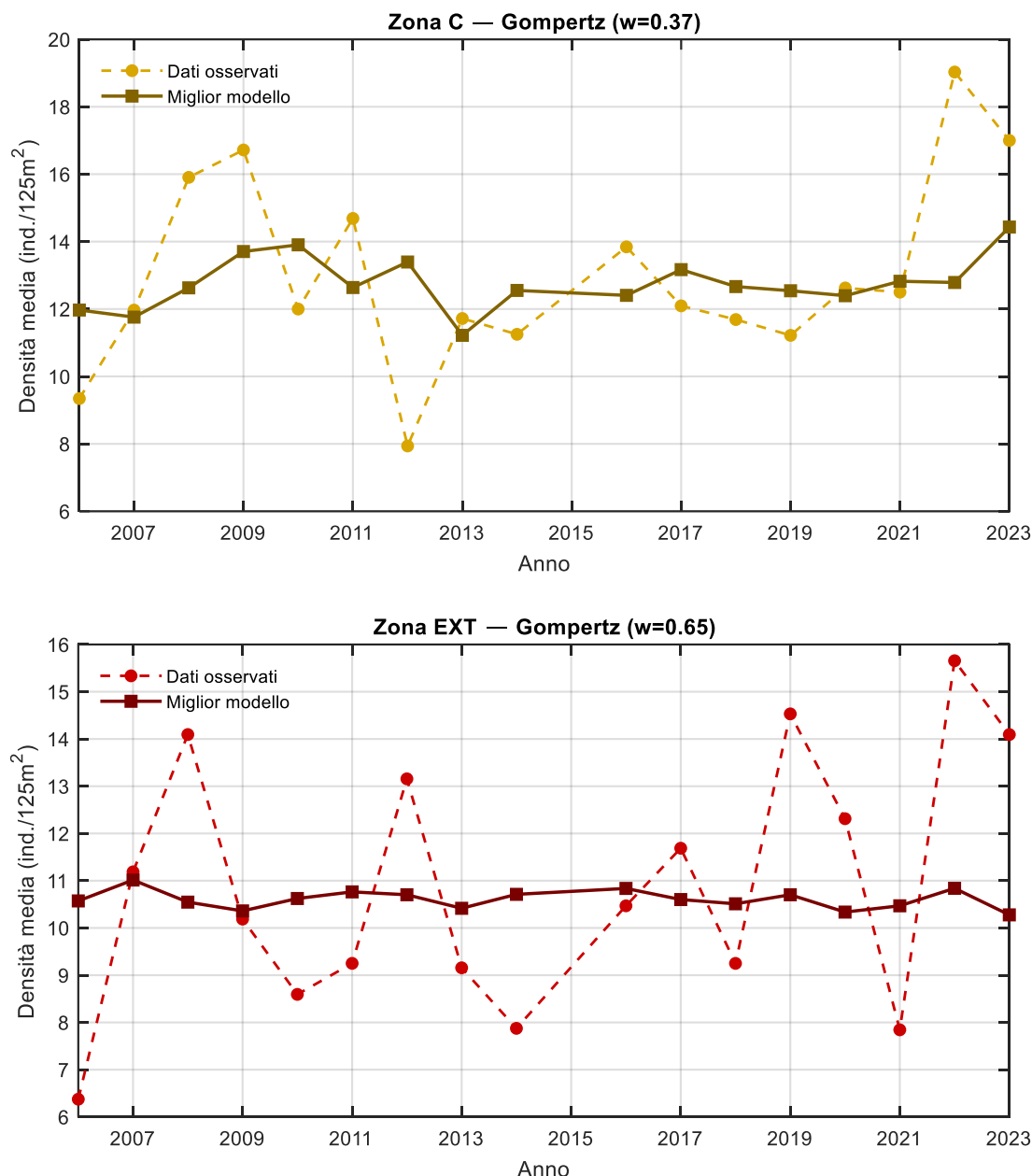


Figura 4.2: Confronto tra serie temporale osservata e previsioni del modello migliore (quello con il valore di AICc più basso) per ciascuna zona, *D. vulgaris*.

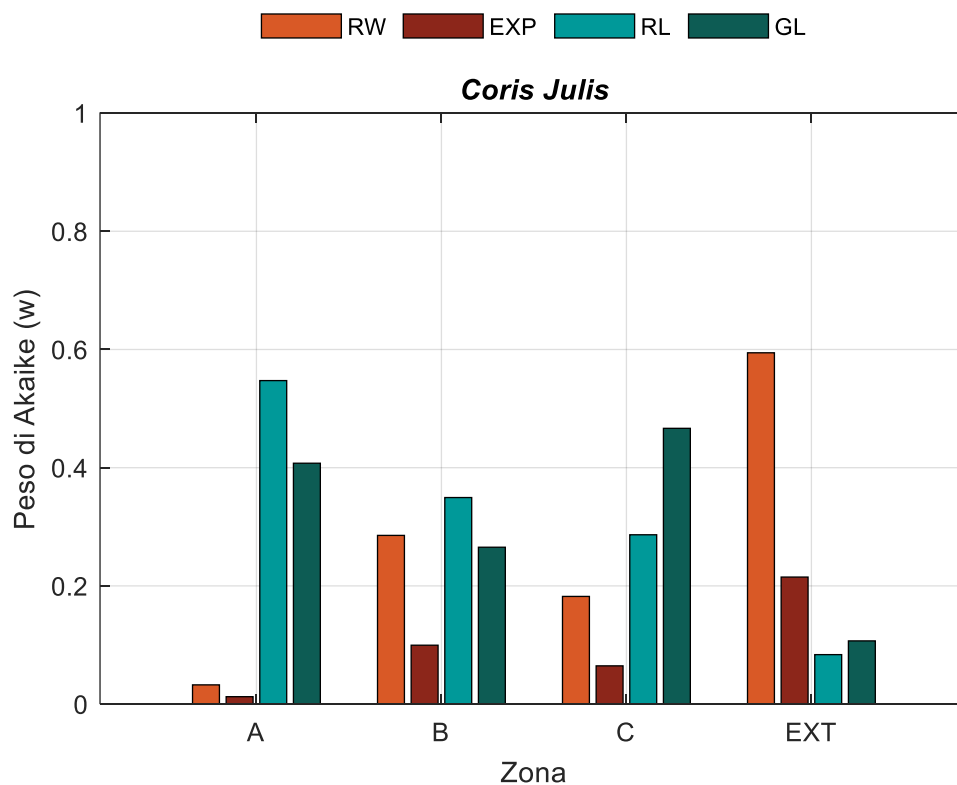
Nel complesso, l'analisi su *D. vulgaris* fornisce una prima evidenza della presenza di meccanismi di regolazione densità-dipendente nelle popolazioni della TAMP e suggerisce che l'intensità e la forma di tali processi possano variare lungo il gradiente di protezione. In particolare, le dinamiche osservate nella Zona A risultano compatibili con una regolazione più intensa e strutturata, mentre nelle Zone B e C aumenta il peso relativo della variabilità stocastica. La Zona EXT mostra invece un segnale DD strutturato nonostante l'assenza di protezione diretta, suggerendo che anche in quest'area possano operare processi regolatori, eventualmente influenzati da scambi demografici con le zone protette.

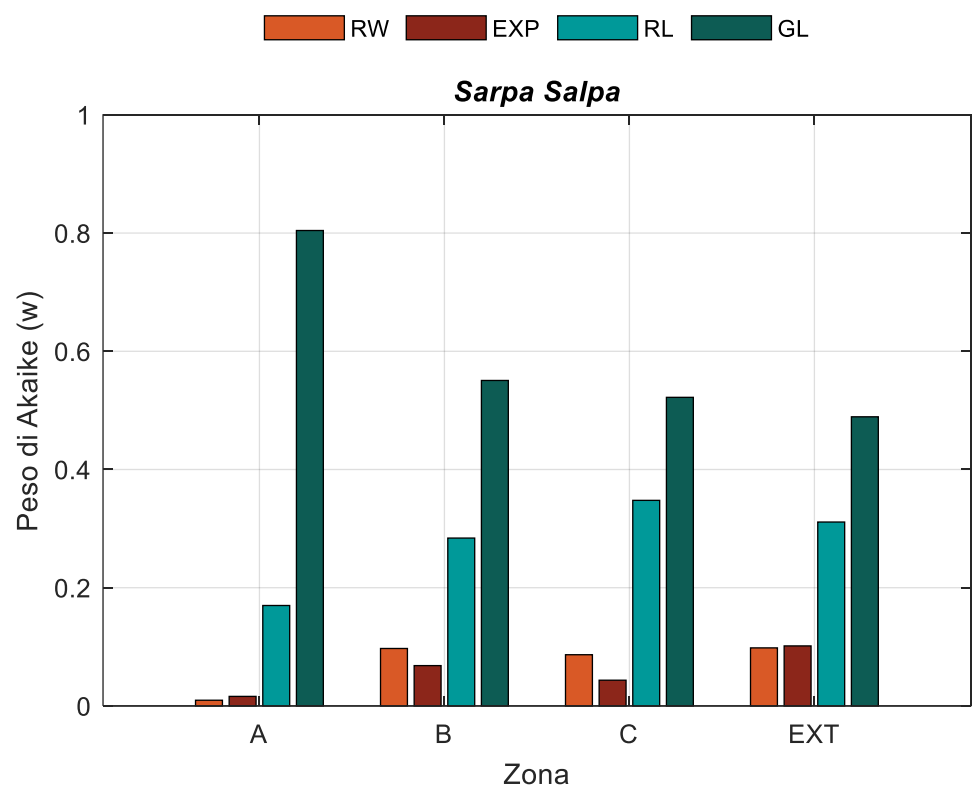
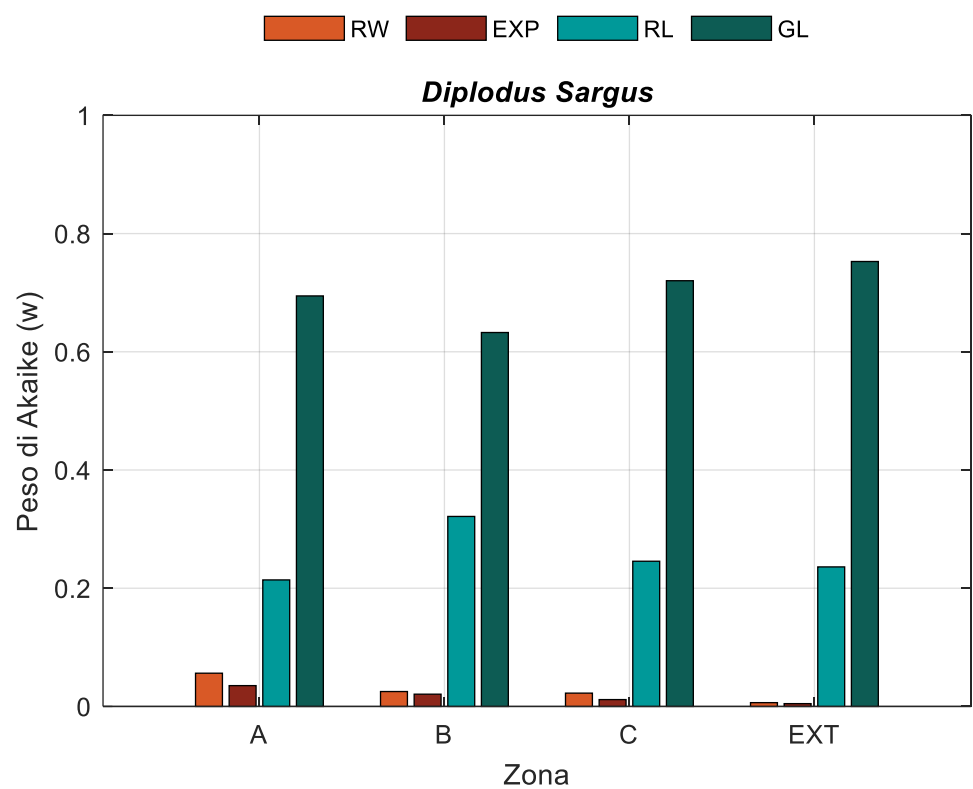
Questo approccio presenta tuttavia un limite strutturale rilevante: trattare le quattro zone come sistemi completamente indipendenti non consente di sfruttare l'informazione potenzialmente comune tra di esse né di verificare formalmente se alcune condividano la stessa struttura demografica. Nel paragrafo successivo lo stesso approccio viene esteso a tutte e cinque le specie target, mentre il Capitolo 5 affronterà questi limiti attraverso la costruzione di un modello multi-zona.

4.3 Analisi multi-specie e indice di dipendenza da densità

In questo paragrafo lo stesso approccio adottato per *D. vulgaris* è stato esteso alle cinque specie *target*, calibrando e confrontando i quattro modelli per ogni combinazione specie-zona, con l'obiettivo di verificare se il *pattern* osservato rifletta una dinamica generale delle popolazioni ittiche dell'AMP o sia specifico di questa specie.

La Figura 4.3 riporta, per le quattro specie aggiuntive considerate in questo paragrafo, i pesi di Akaike per ciascun modello e zona di protezione. I valori di AICc corrispondenti sono riportati in Appendice A, nella Tabella A.2.





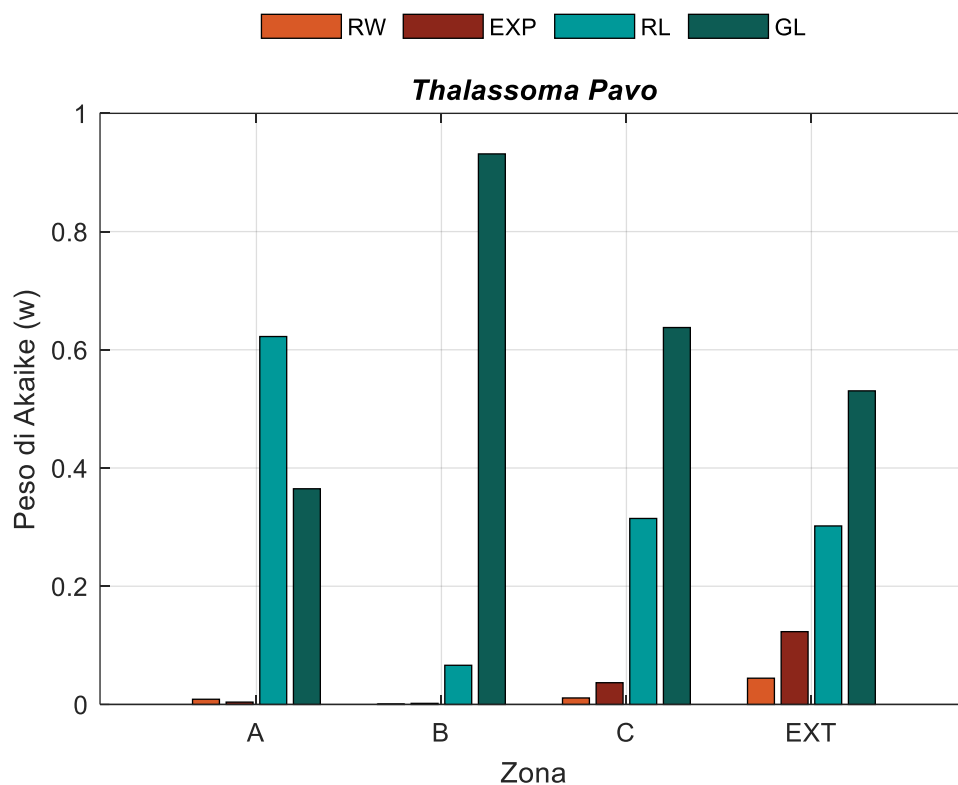


Figura 4.3: Pesi di Akaike per ciascuno dei quattro modelli demografici nelle varie zone di protezione. Ogni pannello riporta i risultati di una delle specie analizzate, quelli relativi a *D. vulgaris* sono riportati separatamente nella Figura 4.1.

Tra i due modelli densità-dipendenti, il Gompertz risulta essere la forma funzionale più frequentemente selezionata, risultando il modello migliore in 15 combinazioni su 20, con una forte prevalenza nelle zone a protezione parziale e nell'area di controllo. Questo *pattern* è coerente con dinamiche di popolazione caratterizzate da densità relativamente basse in cui i processi di regolazione densità-dipendente non sono ancora particolarmente rilevanti. Il modello di Ricker risulta invece più supportato nelle situazioni a densità più elevate, in particolare nella Zona A per *D. vulgaris* e *T. pavo*.

Due casi meritano un approfondimento interpretativo. Il primo riguarda *D. sargus*, che presenta valori a supporto dei modelli DD molto elevati in tutte le zone, inclusa la EXT. In quest'ultima, tuttavia, le fluttuazioni particolarmente marcate della serie temporale potrebbero essere catturate dal modello di Gompertz, non necessariamente come espressione di una reale regolazione densità-dipendente locale, ma come semplice risposta della forma funzionale a una dinamica altamente variabile. Un'ulteriore possibilità è che gli scambi tra zone, attraverso processi di *spillover* dalla AMP, inducano nella Zona EXT oscillazioni correlate alla densità della zona sorgente, conferendo alla serie una struttura apparentemente compatibile con la dipendenza da densità locale.

Il secondo caso riguarda *C. julis*, che mostra il *pattern* meno coerente rispetto alla tendenza generale osservata nelle altre specie. Nella Zona EXT, infatti, il modello Random Walk risulta il più supportato, mentre nelle zone interne all'AMP il supporto per i modelli densità-dipendenti rimane presente ma meno netto rispetto alle altre specie analizzate.

4.3.1 Indice di dipendenza da densità

Per sintetizzare in modo comparabile i risultati dell'analisi multi-specie è stato definito un indice di dipendenza da densità (DD index), calcolato come somma dei pesi di Akaike associati ai due modelli densità-dipendenti (equazione 4.6):

$$DD_index = w_{RL} + w_{GL} \quad (4.6)$$

dove w_{RL} e w_{GL} rappresentano i pesi di Akaike rispettivamente del modello di Ricker e di Gompertz. Il DD index assume valori compresi tra 0 e 1: valori prossimi a 1 indicano che l'evidenza empirica converge quasi interamente sui modelli DD, mentre valori prossimi a 0 suggeriscono che la densità svolga un ruolo marginale nella regolazione della popolazione.

Rispetto all' R^2 utilizzato nell'analisi esplorativa del Paragrafo 3.3, il DD index sintetizza il supporto per le dinamiche densità-dipendenti attraverso un confronto formale tra modelli alternativi, risultando più adatto a cogliere forme non lineari di regolazione e meno sensibile al *bias* introdotto dagli errori di censimento. È importante sottolineare, tuttavia, che questo indice non rappresenta una misura diretta dell'intensità biologica della competizione, ma quantifica, in termini relativi, il grado di coerenza delle dinamiche osservate con i modelli densità-dipendenti.

La Figura 4.4 mostra la distribuzione del DD index per zona, ottenuta aggregando i valori relativi alle cinque specie considerate, riportati nella Tabella 4.2.

Tabella 4.2: Valori del DD index per ogni combinazione specie-zona.

	DD _{index}				
Zona	<i>C. julis</i>	<i>D. sargus</i>	<i>D. vulgaris</i>	<i>S. salpa</i>	<i>T. pavo</i>
A	0.955	0.909	1.000	0.974	0.987
B	0.615	0.954	0.721	0.835	0.998
C	0.753	0.966	0.685	0.870	0.952
EXT	0.191	0.989	0.956	0.800	0.832

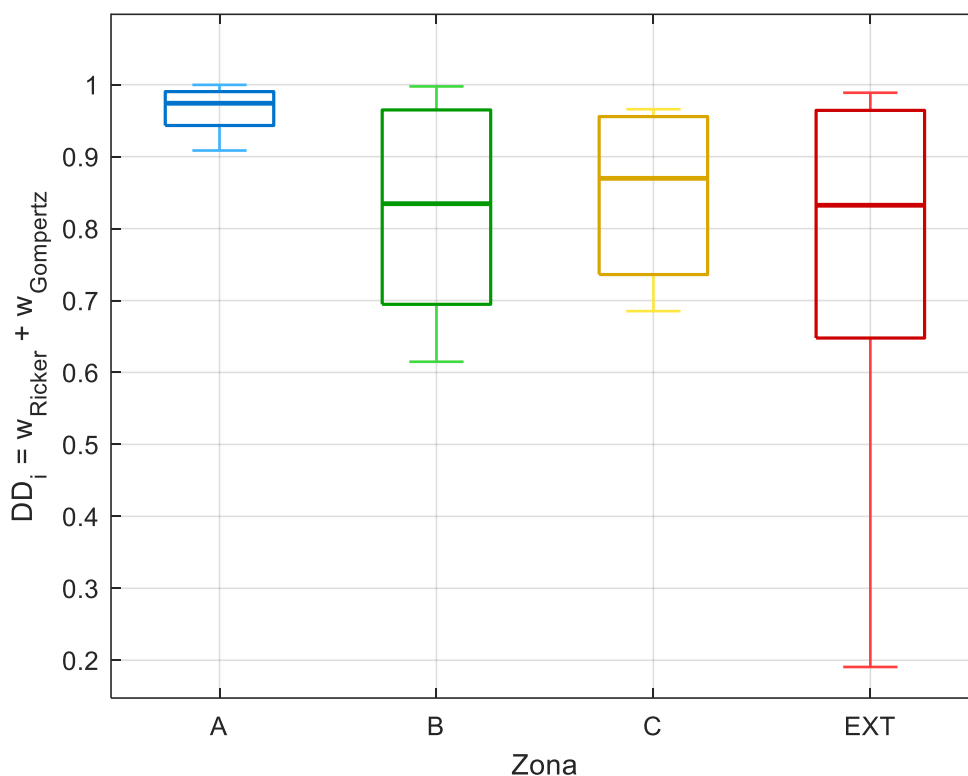


Figura 4.4: Distribuzione del DD index nelle quattro zone di protezione, aggregando i valori relativi alle cinque specie target (rappresentata tramite boxplot).

La Zona A presenta valori sistematicamente elevati e una variabilità ridotta, con tutte le specie che convergono verso un supporto quasi totale per i modelli DD. Nelle zone a protezione parziale e nell'area di controllo il quadro diventa invece più eterogeneo: i valori medi rimangono relativamente elevati, ma la dispersione aumenta sensibilmente, riflettendo risposte più variabili tra le specie. Nel complesso, questo *pattern* è coerente con l'ipotesi che la protezione favorisca il raggiungimento di densità alle quali i meccanismi di autoregolazione diventano più chiaramente distinguibili dalla variabilità stocastica.

L'analisi multi-specie consolida quanto osservato per *D. vulgaris* e suggerisce che il gradiente di dipendenza da densità tra zone di protezione sia una caratteristica generale delle popolazioni ittiche della TAMP, non limitata a una singola specie.

Rimangono tuttavia i limiti già discussi per il Paragrafo 4.2: la stima basata su regressione non elimina completamente il *bias* associato all'errore di osservazione, e i modelli sono trattati come indipendenti tra zone, senza sfruttare l'informazione condivisa. Questi aspetti verranno affrontati nel Capitolo 5 mediante la costruzione di un modello globale che considera simultaneamente tutte le zone e implementa la stima per massima verosimiglianza.

5 Inferenza multi-zona, previsioni e stima della mortalità da pesca

Le analisi sviluppate nel Capitolo 4 hanno permesso di confrontare quattro modelli demografici alternativi applicati alle serie temporali delle cinque specie target della TAMP. I risultati hanno evidenziato un supporto empirico sistematicamente maggiore per i modelli densità-dipendenti, con forma funzionale e supporto relativo variabili lungo il gradiente di protezione. Nel complesso, tali evidenze suggeriscono che le dinamiche osservate siano influenzate da meccanismi di competizione intraspecifica in grado di modulare il tasso di crescita delle popolazioni in funzione della loro abbondanza.

L'approccio adottato nel capitolo precedente era tuttavia finalizzato principalmente all'identificazione della forma funzionale delle dinamiche demografiche e alla valutazione del supporto empirico per l'ipotesi di regolazione densità-dipendente. Tale impostazione presenta alcune limitazioni che rendono opportuno un ulteriore sviluppo del *framework* modellistico, per poter fornire una base più solida in grado di permettere lo sviluppo di analisi ecologiche più specifiche.

La prima riguarda l'impostazione della struttura dell'analisi: i modelli sono stati calibrati separatamente per ciascuna zona, assumendo implicitamente che le popolazioni presenti nelle diverse aree costituissero sistemi indipendenti. Sebbene tali popolazioni siano soggette a differenti livelli di protezione, esse appartengono alla medesima specie, condividono condizioni ambientali simili e possono essere connesse da processi di dispersione larvale e *spillover*, ampiamente documentati nelle AMP del Mediterraneo (A. Di Franco et al., 2012; Di Lorenzo et al., 2020; Goñi et al., 2008). È quindi plausibile che, dal punto di vista modellistico, alcuni parametri demografici possano essere condivisi tra più zone. Ignorare questa possibilità strutturale può comportare una perdita di informazione a livello statistico e una riduzione nella precisione delle stime.

Una seconda limitazione riguarda il metodo di stima adottato. Nel Capitolo 4 i parametri sono stati stimati mediante procedure basate sulla minimizzazione dell'errore quadratico residuo, un approccio adeguato al confronto preliminare tra modelli differenti ma che non consente di descrivere esplicitamente l'errore di osservazione all'interno del processo di stima. L'impiego della massima verosimiglianza permette invece di stimare formalmente la varianza dell'errore e di valutare il supporto empirico dei modelli candidati attraverso una funzione di verosimiglianza unica costruita congiuntamente su tutte le zone.

Il presente capitolo affronta entrambe le limitazioni attraverso la costruzione di un modello multi-zona applicato esclusivamente a *D. vulgaris*, selezionato come specie di riferimento per le ragioni già illustrate nei capitoli precedenti.

Oltre a fornire un quadro inferenziale più robusto, il modello multi-zona costituisce la base per due applicazioni di particolare interesse per la comprensione delle dinamiche delle popolazioni all'interno della AMP: la generazione di previsioni multi-modello, nelle quali viene incorporata esplicitamente l'incertezza associata alla selezione dei modelli, e la quantificazione della mortalità indotta dalla pesca nelle zone esterne all'AMP. Questi aspetti sono sviluppati rispettivamente nei Paragrafi 5.2 e 5.3, mentre il Paragrafo 5.1 descrive la costruzione del modello complessivo e la procedura di selezione tra i modelli candidati.

5.1 Modello multi-zona

Nel Capitolo 4 i modelli demografici sono stati calibrati in maniera indipendente, consentendo di identificare le forme funzionali maggiormente supportate dai dati. Sebbene tale approccio sia utile per descrivere accuratamente le dinamiche locali, esso non permette di confrontare formalmente ipotesi ecologiche alternative relative all'intera area protetta, quali l'indipendenza completa tra zone o la condivisione parziale o totale degli stessi processi demografici.

Per superare questo limite è stato sviluppato un modello multi-zona, nel quale le dinamiche di popolazione vengono analizzate simultaneamente per tutte le aree di studio. Questo approccio consente di valutare esplicitamente quali componenti della dinamica siano comuni all'intero sistema e quali differiscano lungo il gradiente di protezione. Il confronto tra modelli alternativi avviene quindi a livello dell'intero sistema e non più delle singole zone, utilizzando un unico valore globale di AICc ottenuto dalla verosimiglianza congiunta di tutte le osservazioni.

5.1.1 Costruzione dello spazio dei modelli e procedura di selezione

Per la costruzione dei modelli candidati sono state considerate le quattro forme funzionali descritte nel Paragrafo 4.1: Random Walk (RW), crescita esponenziale (EXP), Ricker (RL) e Gompertz (GL), ciascuna assegnabile liberamente a ognuna delle quattro zone.

La struttura di ciascun modello è stata quindi definita combinando due componenti: la forma funzionale associata a ciascuna zona e il grado di condivisione dei parametri tra le diverse aree. Per quanto riguarda questo secondo livello, ciascun parametro può essere stimato separatamente per ogni zona oppure condiviso tra sottoinsiemi di aree. In pratica,

le zone appartenenti allo stesso gruppo parametrico condividono il medesimo valore del parametro considerato, mentre le zone assegnate a gruppi differenti possiedono valori indipendenti.

Considerando tutte le combinazioni ammissibili di struttura funzionale e condivisione parametrica tra le quattro zone, lo spazio dei modelli candidati ottenuto risulta composto complessivamente da 1968 configurazioni distinte.

Come anticipato nell'introduzione del capitolo, i parametri di ciascuna configurazione sono stati stimati mediante massima verosimiglianza (*Maximum Likelihood Estimation*, MLE), un metodo che identifica l'insieme di valori parametrici che rende massima la probabilità di riprodurre le serie temporali osservate, data la struttura del modello considerato. Per ciascun set di parametri candidati, il modello produce una previsione per ogni transizione temporale da t a $t+1$ nella zona i , e l'errore di previsione associato è definito come:

$$\varepsilon_{i,t} = N_{i,t+1} - f(N_{i,t}) \quad (\text{eq 5.1})$$

dove $N_{i,t}$ rappresenta la densità osservata nella zona i all'anno t e $f(\cdot)$ rappresenta la funzione demografica associata al modello considerato. Assumendo che gli errori di previsione siano indipendenti e distribuiti secondo una gaussiana a media nulla e deviazione standard σ_ε , la log-verosimiglianza totale (L) del sistema multi-zona è ottenuta sommando i contributi di tutte le transizioni e di tutte le zone. L'insieme dei parametri che massimizza tale funzione costituisce la stima MLE del modello e il valore di log-verosimiglianza così ottenuto è quindi stato utilizzato per calcolare un unico valore globale di AICc, tramite l'applicazione dell'equazione 5.2:

$$AICc = -2 \log(L) + 2k \cdot \frac{n}{n-k-1} \quad (\text{eq. 5.2})$$

dove L è la verosimiglianza massimizzata, k il numero di parametri stimati e n il numero totale di osservazioni.

Questo valore totale consente di confrontare modelli con strutture funzionali e parametriche differenti: se la condivisione di un parametro non riduce apprezzabilmente la capacità descrittiva del modello, l'AICc tenderà a favorire la soluzione più parsimoniosa; al contrario, quando le differenze tra zone sono sufficientemente marcate, verranno preferiti modelli con parametri distinti.

Per valutare la robustezza dei risultati rispetto alla variabilità del campionamento, la procedura di calibrazione è stata inserita all'interno di un *bootstrap* stratificato eseguito per 1.000 iterazioni. In ciascuna di esse, i transetti sono stati ricampionati con rimpiazzo separatamente per ogni combinazione anno-zona, le densità medie ricalcolate e i parametri del modello stimati tramite MLE. Questo approccio consente di ottenere una distribuzione empirica dei principali indicatori di interesse per ciascun modello, dalla quale è possibile

derivare misure di tendenza centrale e di variabilità che incorporano, non solo l'incertezza nella stima dei parametri, ma anche quella associata al processo di campionamento dei dati.

Poiché la valutazione completa di tutti i 1968 modelli per ciascuna delle iterazioni *bootstrap* avrebbe comportato un costo computazionale proibitivo, l'analisi è stata articolata in due fasi. In una prima fase, tutti i modelli sono stati valutati una singola volta sui dati originali, senza *bootstrap*, e ordinati in base al valore di AICc ottenuto. I 250 modelli con il miglior supporto empirico sono stati infine sottoposti alla procedura di *bootstrap* completa.

Questa scrematura preliminare implica che modelli con AICc iniziale elevato, e quindi con scarso supporto empirico sui dati originali, vengano esclusi dalla fase *bootstrap*. Tale scelta è giustificata dal fatto che modelli con prestazioni molto inferiori al migliore sui dati originali difficilmente risulterebbero competitivi nelle iterazioni *bootstrap*, dove la struttura dei dati non cambia in modo sostanziale ma solo in modo stocastico.

Infine, per ciascun modello è stato calcolato il valore medio di AICc, insieme al peso medio di Akaike e alla frequenza con cui ciascun modello è risultato il migliore nelle diverse iterazioni, come misure complementari della robustezza della selezione.

5.1.2 Risultati della model selection

La *Tabella 5.1* riporta il supporto empirico associato alle quattro famiglie di modelli considerate, calcolato come somma dei pesi di Akaike di tutti i modelli appartenenti alla stessa struttura funzionale.

In tutte le zone emerge un supporto estremamente elevato per i modelli densità-dipendenti, con valori complessivi superiori al 95%. In Zona A il modello di Ricker raccoglie la quota maggiore del supporto empirico disponibile, mentre nelle Zone B, C ed EXT il modello di Gompertz rappresenta la struttura maggiormente supportata. I modelli densità-indipendenti ricevono invece un supporto trascurabile in tutte le aree considerate.

*Tabella 5.1: Supporto empirico aggregato (%) nelle quattro zone di protezione per *Diplodus vulgaris*. I valori rappresentano la somma percentuale dei pesi di Akaike di tutti i modelli appartenenti alla stessa famiglia funzionale.*

	Pesi di Akaike aggregati (%)			
	Zona A	Zona B	Zona C	Zona EXT
Random Walk	0.00	0.36	1.20	0.00
Esponenziale	0.00	0.03	0.18	0.00
Ricker	62.16	25.77	22.29	19.98
Gompertz	37.84	73.31	73.62	80.02

Nel complesso, questi risultati confermano in modo robusto quanto già emerso nel Capitolo 4: le dinamiche di *D. vulgaris* nell'AMP di Tavolara risultano coerenti con la presenza di processi di regolazione densità-dipendente indipendentemente dal livello di protezione.

La Tabella 5.2 riporta invece i dieci modelli con il valore medio di AICc più basso ottenuto nelle 1.000 iterazioni *bootstrap*. Il *confidence set* comprende cinque modelli con valori di AICc medio compresi tra -261.98 e -261.11. Esso è definito come l'insieme dei modelli con $\Delta AICc$ medio inferiore a 2 rispetto al modello con AICc medio minimo, soglia convenzionalmente adottata per identificare i modelli con supporto empirico comparabile al migliore (Burnham & Anderson, 2002).

Tabella 5.2: I dieci modelli con il valore medio di AICc più basso e i relativi indicatori. I modelli appartenenti al *confidence set* ($\Delta AICc \leq 2$) sono evidenziati in azzurro.

N° modello	AICc _{medio}	AICc _{mediana}	$\Delta AICc_{medio}$	W _{medio}	Frequenza
374	-261.98	-262.51	0.00	0.051	0.27
376	-261.48	-262.2	0.50	0.038	0.06
384	-261.27	-262.06	0.71	0.043	0.15
375	-261.22	-261.99	0.76	0.034	0.00
378	-261.11	-261.85	0.87	0.038	0.01
379	-259.68	-260.22	2.30	0.016	0.00
386	-259.64	-260.21	2.34	0.016	0.00
281	-259.29	-259.53	2.69	0.021	0.06
495	-258.84	-259.29	3.14	0.015	0.02
561	-258.83	-260.21	3.15	0.028	0.10

Un risultato particolarmente robusto emerge dall'analisi della struttura dei modelli appartenenti al *confidence set*, riportata nella Tabella 5.3: in tutte e cinque le configurazioni la Zona A è descritta da un modello di Ricker, mentre le Zone B, C ed EXT sono descritte da un modello di Gompertz. La forma funzionale delle dinamiche nelle diverse zone risulta pertanto identificata in modo univoco, indipendentemente dall'incertezza parametrica residua.

L'incertezza tra i modelli del *confidence set* riguarda infatti esclusivamente la struttura parametrica associata alle Zone B, C ed EXT. In particolare, le diverse configurazioni differiscono unicamente per il grado di condivisione dei parametri r e β tra tali zone. Il modello con il miglior supporto empirico assume che tutte e tre le zone condividano

entrambi i parametri, mentre i modelli successivi introducono progressivamente maggiore flessibilità consentendo a una singola zona di possedere un valore indipendente di r o di β .

Tabella 5.3: Struttura funzionale e parametrica dei modelli nel confidence set. RL = Ricker; GL = Gompertz. Parametri con lo stesso pedice sono condivisi tra le zone indicate.

Modello	Zona A	Zona B	Zona C	Zona EXT
374	RL (r_1, β_1)	GL (r_2, β_2)	GL (r_2, β_2)	GL (r_2, β_2)
375	RL (r_1, β_1)	GL (r_2, β_2)	GL (r_2, β_2)	GL (r_2, β_3)
376	RL (r_1, β_1)	GL (r_2, β_2)	GL (r_2, β_2)	GL (r_3, β_2)
378	RL (r_1, β_1)	GL (r_2, β_2)	GL (r_2, β_3)	GL (r_2, β_2)
384	RL (r_1, β_1)	GL (r_2, β_2)	GL (r_3, β_2)	GL (r_2, β_2)

Il fatto che queste configurazioni alternative presentino valori di AICc molto simili suggerisce che il *dataset* disponibile non possieda un potere discriminante sufficiente a distinguere in modo robusto tra tali ipotesi. In altre parole, le eventuali differenze biologiche tra le varie zone risultano troppo piccole rispetto all'incertezza associata alle osservazioni e alla lunghezza della serie temporale disponibile, per essere identificate in modo definito.

Questa incertezza strutturale è confermata anche dai valori dei pesi di Akaike e delle frequenze di selezione dei differenti modelli candidati, visibili nella *Tabella 5.2*. Nessun modello riceve infatti un supporto dominante: il modello migliore risulta selezionato soltanto nel 27% delle iterazioni bootstrap e presenta un peso medio di Akaike relativamente contenuto ($W_{\text{medio}} = 0.05$).

5.2 Previsioni e capacità descrittiva dei modelli

Per verificare la capacità dei modelli selezionati di rappresentare i dati osservati e per esplorarne graficamente le implicazioni demografiche, i modelli individuati nel Paragrafo 5.1 sono stati utilizzati per generare previsioni esplicite della densità attesa nelle diverse zone di protezione.

Data l'assenza di un modello nettamente dominante, emersa dalle analisi del paragrafo precedente, basare le previsioni esclusivamente sul modello con il valore minimo di AICc potrebbe portare a sottostimare l'incertezza associata alla struttura del sistema, trascurando il contributo di modelli alternativi ugualmente compatibili con i dati osservati.

L'analisi previsionale è stata quindi articolata in due fasi complementari. In una prima fase è stata valutata la capacità descrittiva del modello con il miglior supporto empirico attraverso delle previsioni *one-step-ahead*. Successivamente sono state costruite delle previsioni multi-modello mediante una procedura di *model averaging* che incorpora esplicitamente l'incertezza derivante dalla selezione dei modelli.

Le due analisi rispondono a obiettivi differenti. Le prime consentono di valutare la capacità del modello di riprodurre le transizioni effettivamente osservate nella serie temporale, mentre le previsioni multi-modello descrivono la dinamica attesa del sistema lungo l'intero intervallo di densità osservato, andando ad incorporare sia l'incertezza parametrica sia quella strutturale.

Per eseguire entrambe le analisi appena descritte sono stati utilizzati i valori mediani dei parametri ottenuti dalle iterazioni *bootstrap* presentate nel paragrafo precedente.

5.2.1 Previsioni one-step-ahead

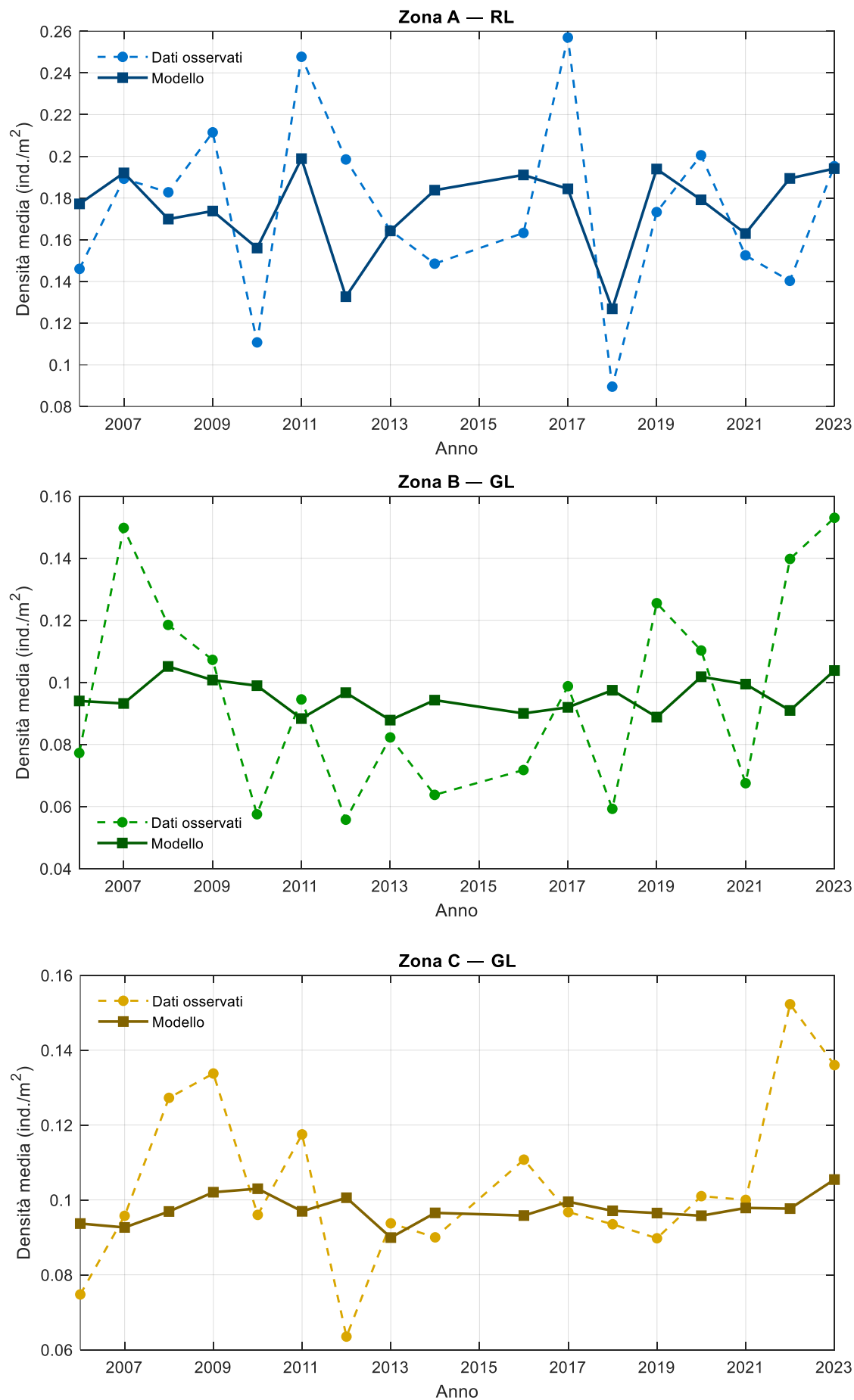
Come verifica preliminare della capacità descrittiva dei modelli ottenuti, sono state generate delle previsioni *one-step-ahead* a partire esclusivamente dal modello con il valore medio di AICc più basso (*mod 374*). Per ciascuna osservazione, la densità prevista all'anno $t+1$ è stata ottenuta applicando la funzione demografica stimata al valore di densità osservato all'anno t , come visibile nella *equazione 5.3*.

$$N_{t+1}^{pred} = f(N_t) \quad (\text{eq. 5.3})$$

Questo tipo di previsione rappresenta il confronto più diretto tra modello e dati osservati, poiché consente di valutare quanto la dinamica stimata dal modello riesca a riprodurre le variazioni effettivamente osservate.

La *Figura 5.1* mostra il confronto tra le serie temporali osservate e le corrispondenti previsioni *one-step-ahead* nelle quattro zone di protezione. Nel complesso, il modello segue l'andamento generale delle serie temporali, pur mostrando notevoli differenze tra zone nella capacità di riprodurre le oscillazioni interannuali osservate. Nella Zona A le previsioni risultano maggiormente aderenti alle variazioni della serie, mentre nelle Zone B, C ed EXT le traiettorie previste risultano più regolari e descrivono principalmente la tendenza media delle osservazioni, senza riprodurre l'andamento delle fluttuazioni annuali.

Queste differenze riflettono probabilmente sia le caratteristiche dei dati disponibili sia la diversa struttura funzionale dei modelli selezionati per le varie zone, come discusso anche nel Capitolo 4, dove erano già emerse dinamiche comparabili. Nonostante ciò, il modello sembra riprodurre in modo abbastanza soddisfacente le principali caratteristiche delle serie osservate in tutte le aree considerate.



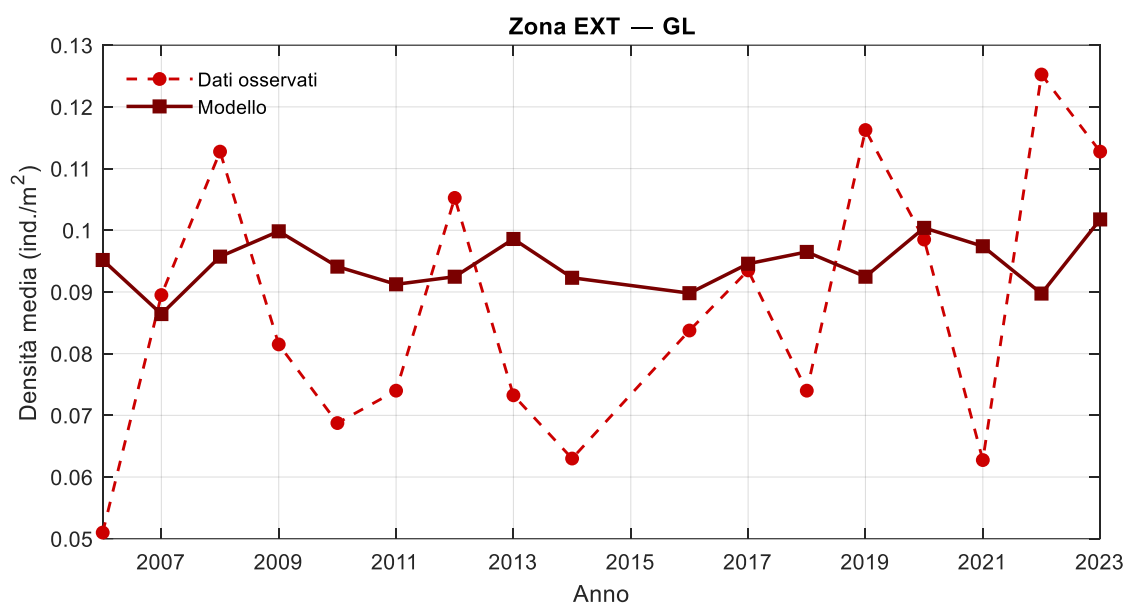


Figura 5.1: Previsioni one-step-ahead del modello 374 confrontate con le densità osservate nelle quattro zone di protezione.

5.2.2 Previsioni multi-modello

Per incorporare esplicitamente l'incertezza strutturale emersa dalla procedura di *model selection*, le previsioni presentate in questo paragrafo sono state ottenute mediante una procedura di *multi-model averaging* basata sui tre modelli con il maggiore supporto empirico (*modelli 374, 376 e 384*). Anziché affidarsi a una singola configurazione, le previsioni finali sono state costruite combinando le proiezioni dei tre modelli alternativi tramite una media pesata in cui i pesi sono stati derivati dai valori di AICc ricalcolati sul sottoinsieme selezionato.

Per ottenere le previsioni finali, le simulazioni sono state condotte mediante un approccio Monte Carlo (10^5 iterazioni), generando per ciascuna iterazione un insieme di valori iniziali di densità distribuiti lungo l'intervallo osservato nelle diverse zone di studio. Per ogni valore iniziale, la dinamica attesa della popolazione è stata proiettata all'istante temporale successivo utilizzando ciascuno dei tre modelli selezionati. Come ultimo passo, per ogni iterazione, le previsioni dei singoli modelli sono state quindi combinate tramite media pesata con i pesi di Akaike, producendo una singola previsione aggregata di N_{t+1} condizionata a N_t .

L'incertezza complessiva delle previsioni deriva quindi congiuntamente dalla variabilità delle condizioni iniziali e dalla selezione del modello, ed è stata propagata attraverso l'intero processo di simulazione. La distribuzione risultante è stata riassunta, per ciascuna zona, attraverso la mediana come indice di tendenza centrale e l'intervallo interquartile come misura della variabilità predittiva.

La Figura 5.2 mostra le relazioni previste tra le densità ad anni successivi nelle quattro zone di protezione. La linea continua rappresenta la mediana mentre le bande semitrasparenti indicano l'intervallo interquartile delle simulazioni. Come riferimento è riportata anche la retta identità ($N_{t+1} = N_t$), la cui intersezione con la curva di previsione identifica la densità di equilibrio deterministica implicita prevista dal modello nelle varie zone di protezione.

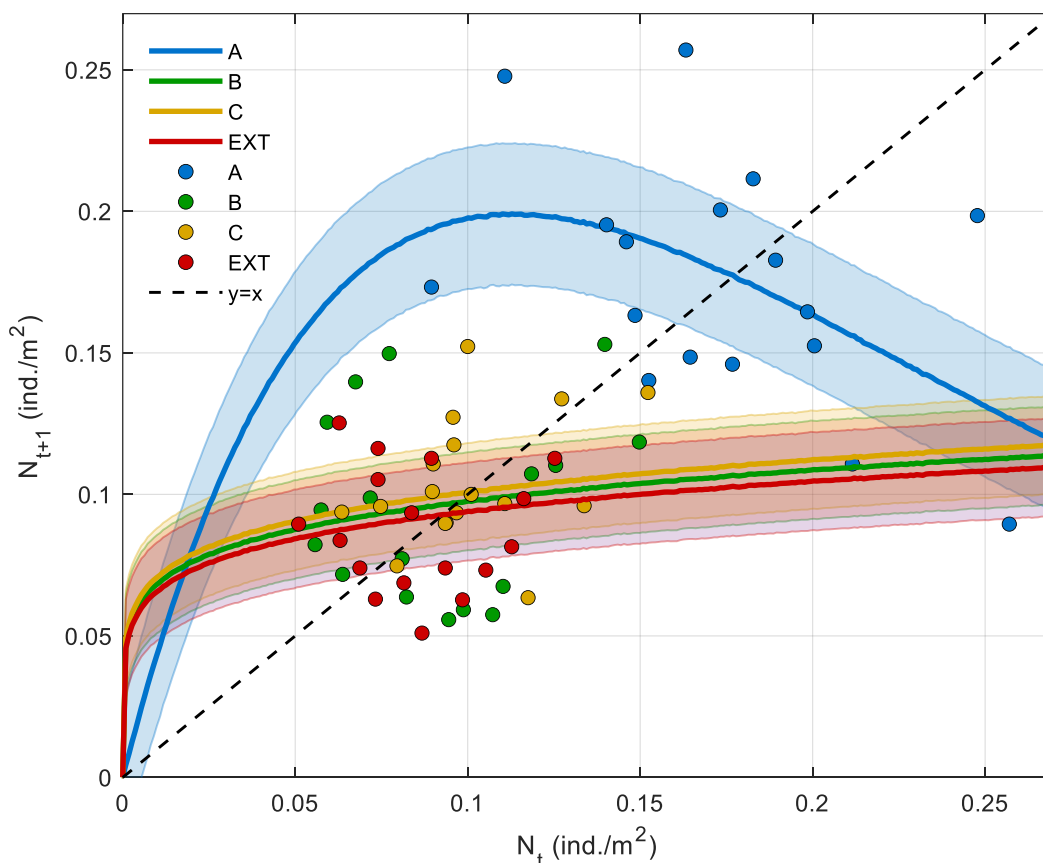


Figura 5.2: Curve di previsione multi-modello nelle quattro zone di protezione, ottenute tramite model averaging e simulazione Monte Carlo. La linea continua indica la mediana delle simulazioni, le bande ombreggiate l'intervallo interquartile.

Le curve ottenute nelle diverse zone risultano coerenti con le forme funzionali che hanno ricevuto maggiore supporto empirico nella fase di *model selection*. In Zona A la relazione mostra il caratteristico andamento teorico del modello di Ricker: il tasso di crescita aumenta rapidamente alle basse densità, raggiunge un massimo e successivamente diminuisce all'aumentare dell'abbondanza a causa dell'intensificarsi dei processi di regolazione densità-dipendente. Al contrario, nelle Zone B, C ed EXT le curve risultano più graduali e monotone, coerentemente con la dinamica del Gompertz. In queste aree la regolazione dovuta alla dipendenza da densità appare meno brusca e mostra una convergenza asintotica verso la densità di equilibrio, tipica di questa forma funzionale.

Un'altra considerazione importante riguarda le densità di equilibrio ottenute dall'analisi grafica: esse risultano sistematicamente più elevate nella Zona A (0.18 ind./m^2) rispetto alle aree parzialmente protette e alla zona esterna (rispettivamente circa 0.10 ind./m^2 e 0.09 ind./m^2), in accordo con il gradiente osservato nell'AMP durante le analisi preliminari svolte nel Capitolo 3. In particolare, la Zona A mostra una capacità di mantenere densità di equilibrio circa doppie rispetto alle aree soggette a maggiore pressione antropica diretta o indiretta, suggerendo anche un effetto positivo della protezione sulla capacità portante locale del sistema.

5.3 Stima della mortalità indotta dalla pesca

L'obiettivo di questo paragrafo è stimare la componente di mortalità associata alla pesca confrontando le dinamiche osservate nella Zona A, dove il prelievo ittico è assente, con quelle della Zona EXT, soggetta a sfruttamento. Poiché tale stima deriva dal confronto dei tassi di crescita intrinseci tra le due zone, è necessario che questi parametri vengano stimati all'interno di una struttura modellistica comune. In questo modo, le differenze osservate possono essere attribuite con maggiore affidabilità alle diverse condizioni di sfruttamento, riducendo l'ambiguità interpretativa derivante dall'utilizzo di forme funzionali differenti.

La configurazione emersa dalla procedura di *model selection*, che descrive la Zona A mediante una dinamica di tipo Ricker e le Zone B, C ed EXT mediante una dinamica di tipo Gompertz, rappresenta la migliore sintesi statistica delle informazioni contenute nel *dataset*. Tuttavia, essa non è necessariamente la più appropriata per eventuali applicazioni ecologiche del modello, come quelle affrontate in questo paragrafo.

Nelle zone a protezione parziale e nella zona esterna all'AMP, le densità osservate coprono un intervallo di variazione relativamente ristretto e non comprendono né valori sufficientemente elevati da rendere evidente il rallentamento del tasso di crescita alle alte densità, né valori sufficientemente bassi da consentire una stima affidabile della dinamica in prossimità dell'origine. In queste condizioni, la stima del tasso di crescita intrinseco (r) risulta particolarmente incerta e fortemente dipendente dalla struttura del modello adottato.

Di conseguenza, il confronto diretto dei valori di r ottenuti mediante modelli differenti può risultare fuorviante, poiché le differenze osservate potrebbero riflettere la diversa struttura matematica dei modelli piuttosto che reali differenze biologiche tra le popolazioni. Questa criticità può condurre a risultati apparentemente paradossali, dal punto di vista biologico, come la stima di valori di r nelle zone sfruttate uguali o addirittura superiori a quelli osservati nella zona a protezione integrale. Tali risultati non devono essere interpretati come evidenza di una maggiore capacità di crescita delle popolazioni soggette a pesca, ma

piuttosto come una conseguenza dell'elevata incertezza strutturale associata alla stima del parametro.

Per ovviare a questo limite si è scelto di adottare un modello ecologicamente vincolato nel quale tutte le zone condividono la stessa forma funzionale e il medesimo parametro di regolazione densità-dipendente (β). Questa scelta comporta una rinuncia parziale all'ottimalità statistica individuata tramite AICc, ma garantisce una maggiore coerenza biologica e rende i parametri necessari alla stima della mortalità da pesca più facilmente interpretabili.

5.3.1 Un modello ecologicamente vincolato

Per identificare una struttura modellistica più adatta agli obiettivi di questa analisi, sono stati estratti dall'insieme dei 250 modelli risultanti dalla prima fase della *model selection* tutti quelli caratterizzati da una dinamica di tipo Ricker in tutte e quattro le zone e da un parametro β condiviso a livello dell'intero sistema. I tre modelli con il valore medio di AICc più basso sono riportati nella *Tabella 5.4*. Tra questi è stato selezionato il modello 591 che, pur non essendo quello con il miglior supporto statistico, presenta una struttura parametrica particolarmente coerente con la zonazione gestionale dell'AMP.

Tabella 5.4: I tre modelli ecologicamente vincolati con il miglior supporto empirico. Tutti condividono una dinamica di tipo Ricker e un parametro β comune tra le zone, l'ultima colonna indica quali zone condividono la stima del tasso di crescita intrinseco.

N° modello	AICc medio	Grado di condivisione di r
589	-256.95	$r_A, r_B = r_C = r_{EXT}$
591	-255.70	$r_A, r_B = r_C, r_{EXT}$
606	-254.99	$r_A, r_B = r_{EXT}, r_C$

In tale configurazione, tutte le zone sono descritte mediante una dinamica alla Ricker con un unico parametro di regolazione densità-dipendente (β) condiviso a livello dell'intero sistema. Il tasso di crescita intrinseco (r) viene invece stimato separatamente per la Zona A e per la Zona EXT, mentre le Zone B e C condividono un unico valore del parametro.

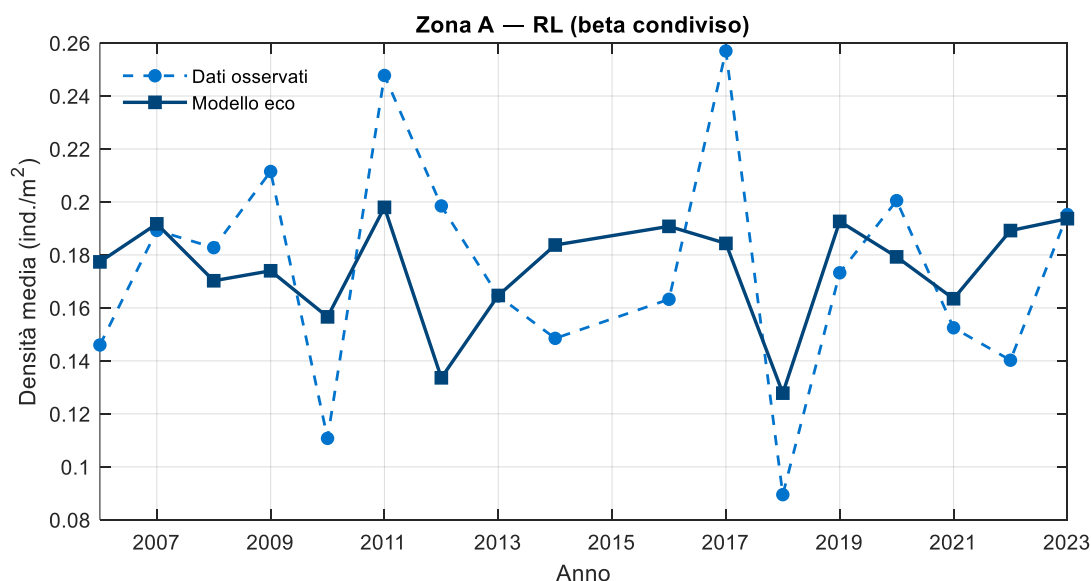
Questa struttura è coerente con due ipotesi ecologiche complementari. La prima è che il meccanismo di regolazione densità-dipendente sia sostanzialmente condiviso tra popolazioni appartenenti allo stesso sistema ecologico: poiché le zone condividono *habitat* comparabili e sono connesse da processi di dispersione larvale, è plausibile che la competizione intraspecifica operi con intensità analoga indipendentemente dal regime di tutela. La seconda è che le differenze osservate tra zone siano principalmente riconducibili

alle diverse condizioni di sfruttamento: l'effetto della pressione di pesca riduce il tasso di crescita effettivo della popolazione, per cui a parità di densità una popolazione non soggetta a prelievo cresce più rapidamente di una soggetta ad esso. Di conseguenza, r non rappresenta esclusivamente la capacità di crescita intrinseca della specie, ma incorpora anche la componente di mortalità associata al prelievo ittico.

Dal punto di vista statistico, il modello 591 presenta un AICc pari a -255.70, circa 6 unità superiore rispetto al miglior modello del *confidence set* (AICc = -261.98). Tale differenza indica una moderata riduzione della capacità descrittiva rispetto alla configurazione statisticamente ottimale, compensata tuttavia da una maggiore coerenza biologica e da una più agevole interpretazione dei parametri necessari alle applicazioni ecologiche sviluppate in questo capitolo.

La Figura 5.3 mostra le previsioni *one-step-ahead* ottenute con il modello 591 nelle quattro zone di protezione. Rispetto al modello 374 (Figura 5.1), la differenza più evidente riguarda le Zone B e EXT, dove la curva di previsione risulta meno appiattita, pur non riuscendo a riprodurre correttamente il segno delle fluttuazioni interannuali osservate. Nelle Zona C, le previsioni risultano molto simili a quelle del modello migliore, condividendo la stessa tendenza a catturare l'andamento medio delle osservazioni. Nel complesso, l'imposizione di una struttura funzionale comune e di un parametro β condiviso non comporta, quindi, una perdita sostanziale della capacità del modello di descrivere le dinamiche osservate.

È inoltre importante sottolineare che il modello 591 non rappresenta una scelta arbitraria ma appartiene esso stesso all'insieme dei modelli candidati valutati mediante il criterio AICc. La sua selezione riflette quindi un compromesso esplicito tra supporto statistico e interpretabilità ecologica.



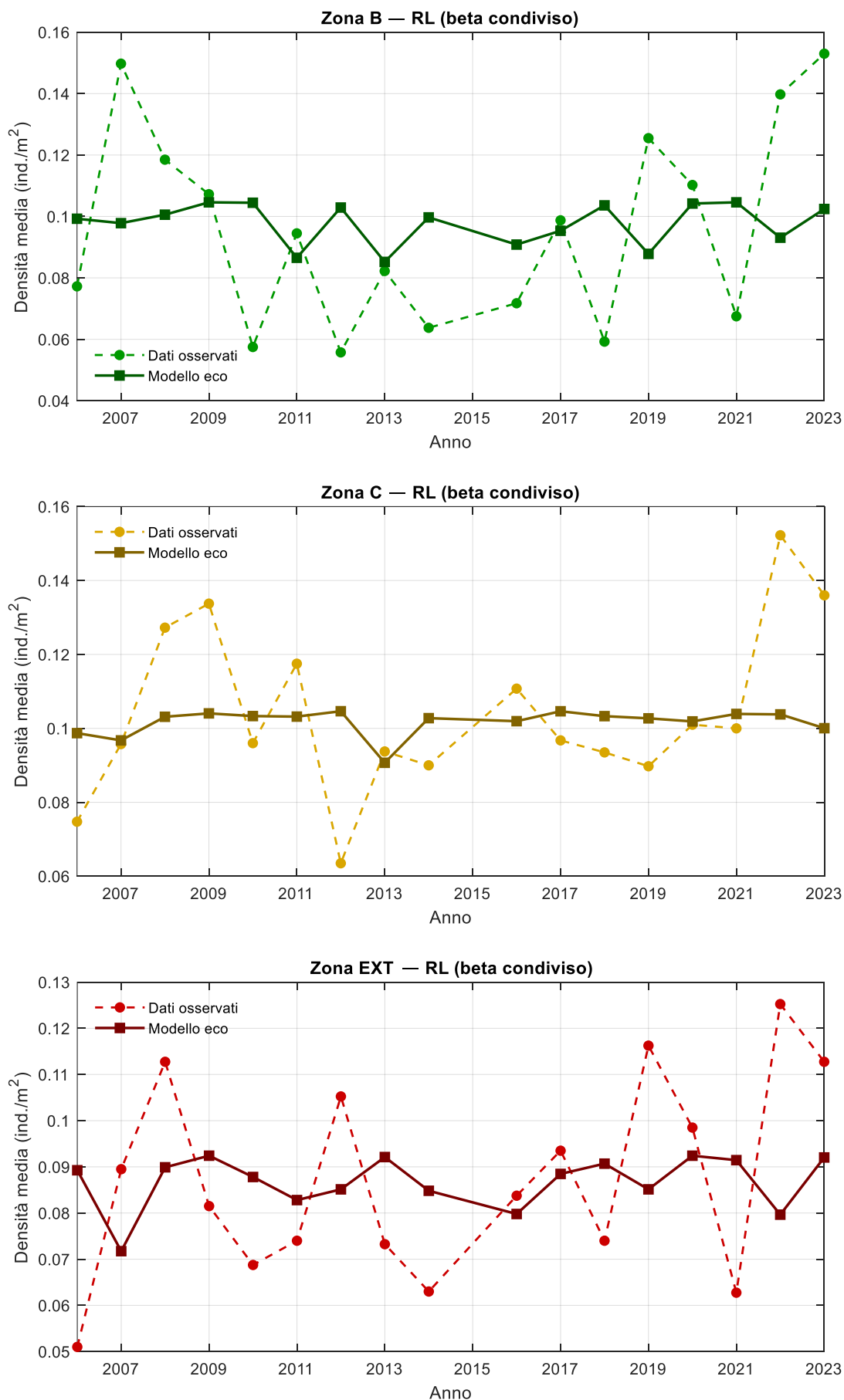


Figura 5.3: Previsioni one-step-ahead del modello ecologicamente vincolato (modello 591) nelle quattro zone di protezione.

Le curve di previsione ottenute con il modello ecologicamente vincolato, visibili nella *Figura 5.4*, confermano sostanzialmente i risultati emersi dall'analisi basata sui tre modelli con il miglior supporto empirico. In particolare, le densità di equilibrio per la Zona A risultano nuovamente circa doppie rispetto a quelle delle aree soggette a pressione di pesca, indicando che il marcato gradiente di abbondanza osservato all'interno dell'AMP è robusto rispetto alla struttura modellistica adottata.

Questo risultato assume particolare rilevanza poiché, nel modello 591, tutte le zone condividono lo stesso parametro di regolazione densità-dipendente (β). Di conseguenza, le differenze nelle densità di equilibrio non possono essere attribuite a una diversa intensità dei processi di autoregolazione delle popolazioni, ma derivano principalmente dalle differenze nei tassi di crescita effettivi associati ai diversi regimi di sfruttamento.

La struttura comune imposta dal modello si riflette anche nella forma delle curve di previsione, tutte le zone mostrano infatti il caratteristico andamento del modello di Ricker. La condivisione del parametro β produce curve caratterizzate da una curvatura molto simile, mentre le differenze osservate nell'ampiezza delle traiettorie e nella posizione dei punti di equilibrio sono determinate esclusivamente dalle diverse stime del parametro r , facendo sì che le curve delle Zone B, C risultino sovrapposte.

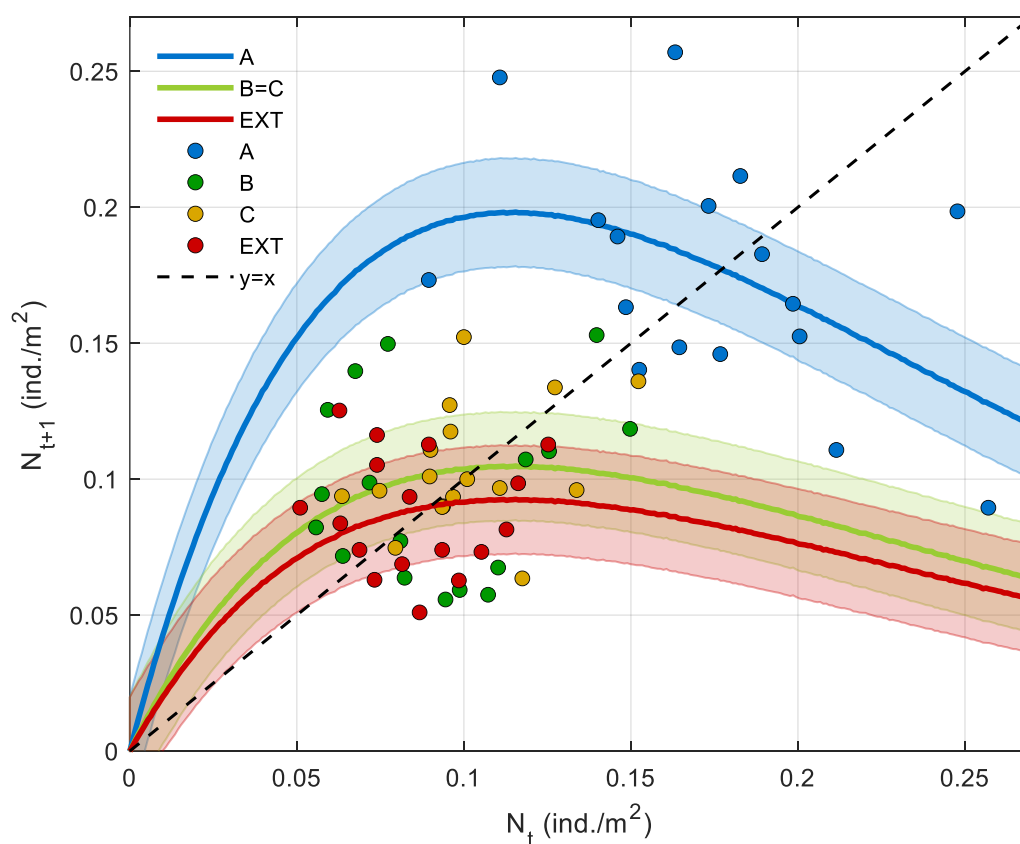


Figura 5.4: Curve di previsione multi-modello nelle quattro zone di protezione, per il modello ecologicamente vincolato (mod 591). La linea continua indica la mediana delle simulazioni, le bande ombreggiate l'intervallo interquartile.

Nel complesso, queste analisi suggeriscono che alcune differenze demografiche tra le zone dell'AMP siano spiegabili in larga misura dalle diverse condizioni di sfruttamento piuttosto che da cambiamenti nella forma della regolazione densità-dipendente. Tale interpretazione suggerisce la possibilità che la protezione integrale favorisca il mantenimento di densità di popolazione più elevate principalmente attraverso la riduzione della mortalità da pesca.

5.3.2 Stima della frazione di popolazione rimossa

Una delle principali applicazioni ecologiche del modello demografico sviluppato in questa tesi consiste nella stima della mortalità associata al prelievo ittico. Quantificare la frazione di popolazione rimossa annualmente dalla pesca consente infatti di valutare l'intensità dello sfruttamento a cui sono esposte le popolazioni esterne all'AMP e di interpretare quantitativamente le differenze osservate nei tassi di crescita lungo il gradiente di protezione.

A partire dai parametri stimati dal modello 591, la mortalità da pesca è stata ricavata confrontando i tassi di crescita della Zona A, dove il prelievo ittico è assente, con quelli della Zona EXT, soggetta a sfruttamento.

In una popolazione sfruttata, il tasso istantaneo di mortalità totale (Z) può essere espresso come:

$$Z = M + F$$

dove M rappresenta il tasso istantaneo di mortalità naturale e F quello dovuto alla pesca. Nella Zona A la mortalità totale coincide pertanto con la sola mortalità naturale, mentre nella Zona EXT comprende entrambe le componenti.

Assumendo che la mortalità naturale sia identica nelle due zone, ipotesi giustificata dall'omogeneità dell'*habitat* e dalla continuità spaziale dell'area di studio, la mortalità da pesca può essere ricavata direttamente dal confronto tra i tassi finiti di crescita stimati dal modello secondo l'equazione 5.4:

$$F = \ln\left(\frac{\lambda_A}{\lambda_{EXT}}\right) = r_A - r_{EXT} \quad (5.4)$$

I parametri stimati e i valori derivati, utilizzati per il calcolo della mortalità, sono riportati nella *Tabella 5.5*. Dalla differenza tra i tassi di crescita stimati nella Zona A e nella Zona EXT si ottiene una mortalità da pesca pari a 0.76 anni^{-1} , corrispondente a una rimozione annuale di circa il 53% della popolazione.

Tabella 5.5: Parametri stimati del modello ecologicamente vincolato (modello 591) e valori derivati per la stima della mortalità da pesca. λ_A e λ_{EXT} rappresentano i tassi finiti di crescita ottenuti a partire dai corrispondenti valori di r .

Parametro	Valore
r_A (anni ⁻¹)	1.55
r_{EXT} (anni ⁻¹)	0.79
λ_A	4.71
λ_{EXT}	2.20
β	-8.75
F (anni ⁻¹)	0.76
Popolazione rimossa annualmente (%)	53.3

Questo valore si colloca nella fascia medio-alta delle stime disponibili in letteratura per *D. vulgaris* e specie congeneri nel Mediterraneo. Il risultato appare coerente con il contesto delle coste rocciose del Tirreno settentrionale, dove la pesca artigianale e ricreativa rappresentano una componente importante dell'utilizzo delle risorse costiere.

Applicando lo stesso approccio comparativo all'AMP di Torre Guaceto, Melià et al. (2020) hanno stimato per *D. sargus* valori di F compresi tra 0.56 e 1.13 anni⁻¹, corrispondenti a frazioni annue rimosse del 43% e del 68%. Valori più contenuti sono stati riportati per popolazioni soggette a minore pressione di sfruttamento: Pajuelo & Lorenzo (2004) ed esempio stimano $F = 0.37$ anni⁻¹ per *D. sargus cadenati* nelle Isole Canarie, Froese et al. (2016) riportano un valore analogo per *D. sargus* nel Mar Egeo, infine Mahmoud et al. (2010) stimano $F = 0.49$ anni⁻¹ per popolazioni della Baia di Abu Qir.

Sebbene tali confronti debbano essere interpretati con cautela, sia per le differenze tra specie e contesti geografici sia per le diverse metodologie di stima impiegate nei vari studi, essi forniscono un utile riferimento per contestualizzare l'ordine di grandezza del valore ottenuto. Nel complesso, la stima di F ricavata per l'AMP di Tavolara suggerisce che le popolazioni di *D. vulgaris* presenti nelle aree esterne alla riserva siano soggette a livelli di mortalità da pesca comparabili a quelli osservati in altri sistemi mediterranei caratterizzati da una pressione di sfruttamento significativa.

È infine importante sottolineare che il valore di F ottenuto deve essere interpretato come una stima indiretta e probabilmente conservativa della reale mortalità da pesca. L'approccio adottato assume infatti che la mortalità naturale sia identica tra Zona A e Zona EXT, un'ipotesi ecologicamente plausibile ma non verificabile direttamente con i dati disponibili. Differenze nella struttura demografica o nella disponibilità di rifugi tra le due aree potrebbero introdurre una componente di mortalità differenziale che il modello non è in grado di distinguere dalla mortalità dovuta alla pesca. Inoltre, parte della differenza

osservata tra i tassi finiti di crescita potrebbe riflettere processi di dispersione o contributi di reclutamento provenienti dalle zone circostanti, anziché essere interamente attribuibile al prelievo ittico. Questi limiti sono tuttavia intrinseci agli approcci comparativi basati sul confronto tra aree protette e non protette e caratterizzano la maggior parte delle analisi analoghe condotte in AMP mediterranee.

6 Conclusioni e prospettive future

Comprendere in che modo le aree marine protette influenzino la dinamica delle popolazioni marine rappresenta una questione centrale per valutare l'efficacia delle strategie di conservazione all'interno delle AMP del Mediterraneo. Sebbene gli effetti della protezione vengano spesso misurati in termini di variazioni di densità e biomassa, tali indicatori rappresentano solamente il risultato finale di processi demografici più complessi che regolano nel tempo le dinamiche delle popolazioni. In questo contesto, il presente lavoro ha analizzato le dinamiche demografiche di cinque specie ittiche monitorate nell'AMP di Tavolara - Punta Coda Cavallo nel corso di diciannove anni, combinando un approccio esplorativo con un *framework* modellistico progressivamente più strutturato, con l'obiettivo di indagare i meccanismi demografici che regolano le popolazioni ittiche e valutare come essi varino lungo il gradiente di protezione della riserva.

Nel complesso, i risultati ottenuti mostrano che la protezione integrale esercita effetti profondi e persistenti sulle popolazioni ittiche, favorendo il raggiungimento di densità elevate e il manifestarsi di meccanismi di regolazione dipendente dalla densità che risultano meno evidenti nelle aree soggette a sfruttamento. Tali evidenze emergono in modo coerente attraverso le diverse analisi sviluppate nel corso della tesi e costituiscono il principale risultato del presente studio.

Le analisi esplorative delle serie temporali hanno evidenziato come le popolazioni monitorate all'interno dell'area protetta abbiano raggiunto una condizione di sostanziale equilibrio demografico, senza mostrare tendenze direzionali marcate nel corso del periodo considerato. Fa eccezione *Coris julis*, il cui declino nelle zone meno protette appare compatibile con gli effetti del progressivo riscaldamento delle acque del Mediterraneo. Allo stesso tempo, densità e biomassa risultano sistematicamente più elevate nella Zona A rispetto alle aree a protezione parziale e all'area esterna, con differenze particolarmente evidenti nel caso della biomassa, in accordo con quanto riportato da studi precedenti condotti nella stessa AMP (A. Di Franco et al., 2009; Guidetti et al., 2008; Sala et al., 2012).

Tra le specie considerate, *Diplodus vulgaris* ha mostrato la risposta più chiara e coerente al gradiente di protezione, configurandosi come la specie maggiormente indicativa degli effetti della tutela sulle dinamiche di popolazione.

Le analisi condotte mediante il confronto di modelli demografici, nel Capitolo 4, hanno confermato che la regolazione densità-dipendente rappresenta una caratteristica generale delle popolazioni ittiche all'interno della TAMP. I modelli dipendenti da densità hanno infatti ricevuto un supporto empirico sistematicamente superiore rispetto ai modelli che non tengono conto della dipendenza da densità, con un segnale particolarmente forte e stabile

nella zona integralmente protetta. Questo *pattern* suggerisce che la riduzione della mortalità associata alla pesca consente alle popolazioni di raggiungere densità sufficientemente elevate affinché la competizione intraspecifica diventi un importante fattore regolatore. Nelle aree soggette a sfruttamento, al contrario, tali meccanismi risultano verosimilmente attenuati o mascherati dagli effetti del prelievo e dalla maggiore variabilità ambientale.

Questa interpretazione è stata ulteriormente consolidata dal modello demografico multi-zona sviluppato per *D. vulgaris* all'interno del Capitolo 5. I risultati hanno confermato la presenza di dinamiche dipendenti da densità in tutte le aree considerate. L'intensità di tali meccanismi risulta tuttavia variabile lungo il gradiente di protezione, come suggerito anche dalle diverse forme funzionali selezionate nelle varie zone. Le curve previsionali, ottenute tramite simulazione Monte Carlo, indicano che le densità di equilibrio nella Zona A sono circa doppie rispetto a quelle delle aree maggiormente esposte alle attività antropiche. Ciò suggerisce che la protezione integrale non si limiti ad aumentare l'abbondanza degli individui, ma agisca più in profondità sulle condizioni ecologiche che regolano la capacità portante locale delle popolazioni.

Anche i risultati delle stime di mortalità da pesca, calcolate con l'uso di un modello ecologicamente vincolato, risultano coerenti con il quadro che è stato delineato finora. Nell'area esterna alla riserva, il tasso istantaneo di mortalità dovuta alla pesca è risultato pari a $F = 0.76 \text{ anni}^{-1}$, corrispondente alla rimozione annuale di circa il 53% della popolazione. Si tratta di un valore coerente con quelli riportati per altre popolazioni mediterranee soggette a forte sfruttamento e che evidenzia l'intensità della pressione di prelievo esercitata al di fuori della riserva. Per contro, l'assenza di mortalità da pesca nella Zona A sembra consentire alle popolazioni di avvicinarsi a condizioni demografiche che difficilmente potrebbero essere raggiunte in contesti sfruttati.

Nel complesso, i risultati confermano che la protezione integrale della TAMP produce effetti demografici rilevabili e persistenti nelle popolazioni ittiche monitorate, e che questi effetti si manifestano con intensità crescente all'aumentare del livello di tutela. Tuttavia, uno dei risultati più rilevanti riguarda la limitata differenza osservata tra le zone a protezione parziale e l'area esterna. Sebbene le Zone B e C svolgano un ruolo importante come aree tampone e possano contribuire alla connettività ecologica tra il nucleo della riserva e le aree circostanti, i risultati ottenuti suggeriscono che l'attuale livello di regolamentazione potrebbe non essere sufficiente a produrre un recupero demografico chiaramente misurabile delle popolazioni ittiche considerate. Questo risultato è coerente con quanto osservato in numerosi studi sulle AMP mediterranee, che evidenziano come i regimi di protezione intermedia tendano a produrre benefici limitati in assenza di restrizioni efficaci o di un adeguato livello di *enforcement* (Claudet et al., 2008; Giakoumi et al., 2017). In tale prospettiva, un rafforzamento delle misure di gestione nelle zone a protezione parziale, oppure un ampliamento delle aree integralmente protette, potrebbe rappresentare una strategia efficace per incrementare i benefici ecologici complessivi della TAMP.

È tuttavia opportuno riconoscere esplicitamente alcuni limiti del presente lavoro. Sebbene la serie temporale disponibile sia eccezionalmente lunga, nel contesto delle AMP mediterranee, il numero complessivo di transizioni annuali rimane relativamente contenuto, limitandone la capacità di discriminare tra modelli alternativi e di stimare alcuni parametri con elevata precisione. Inoltre, l'utilizzo di modelli non strutturati per età o classi di taglia, scelto per garantire robustezza statistica e parsimonia parametrica, non consente di rappresentare esplicitamente alcuni processi demografici legati alla struttura delle popolazioni. Infine, la stima della mortalità da pesca è stata basata sull'assunzione che la mortalità naturale sia identica tra la Zona A e la Zona EXT, un'ipotesi ecologicamente plausibile ma non verificabile direttamente con i dati disponibili.

Un ulteriore limite riguarda l'impossibilità di distinguere pienamente gli effetti delle variazioni ambientali interannuali da quelli dei processi demografici interni alle popolazioni. Fattori quali temperatura dell'acqua, la disponibilità di risorse trofiche o variazioni del reclutamento potrebbero infatti contribuire alle dinamiche osservate senza essere stati inclusi direttamente nei modelli.

Questi limiti suggeriscono diverse direzioni di sviluppo per possibili ricerche future. L'introduzione di modelli strutturati per classi di taglia consentirebbe di descrivere in modo più realistico la relazione tra pressione di pesca, struttura demografica e potenziale riproduttivo delle popolazioni, sfruttando l'intera informazione contenuta nei censimenti UVC. Allo stesso tempo, una modellizzazione esplicita della dinamica larvale e dei fenomeni di *spillover* tra zone permetterebbe di quantificare più direttamente il contributo della Zona A al mantenimento delle popolazioni nelle aree circostanti. Infine, l'estensione del *framework* multi-zona alle cinque specie monitorate consentirebbe di ottenere una visione più completa delle risposte demografiche della comunità ittica al gradiente di protezione, superando i limiti di un'analisi condotta su una singola specie di riferimento.

Più in generale, i risultati ottenuti evidenziano il valore insostituibile delle serie di dati temporali lunghe e metodologicamente coerenti per comprendere le dinamiche ecologiche e valutare l'efficacia delle misure di conservazione. I processi demografici identificati in questo studio sarebbero rimasti difficilmente osservabili senza quasi due decenni di monitoraggio continuativo, sottolineando l'importanza di proseguire e rafforzare gli sforzi di raccolta dati all'interno della TAMP e delle altre aree marine protette del Mediterraneo.

In conclusione, questo studio evidenzia come la valutazione dell'efficacia delle AMP richieda una comprensione dei processi demografici che regolano le popolazioni nel lungo periodo. I risultati ottenuti nell'AMP di Tavolara - Punta Coda Cavallo mostrano che la protezione integrale è in grado di modificare profondamente la dinamica delle popolazioni ittiche, favorendo il raggiungimento di densità elevate e l'emergere di meccanismi di autoregolazione difficilmente osservabili in contesti soggetti a sfruttamento. In un Mediterraneo sempre più esposto alle pressioni della pesca, del cambiamento climatico e

Conclusioni e prospettive future

della crescente antropizzazione delle coste, comprendere e quantificare tali dinamiche rappresenta una condizione essenziale per progettare strategie di conservazione efficaci e basate su solide evidenze quantitative.

Bibliografia

- UNEP/MAP and Plan Bleu. (2020). *United Nations Environment Programme/Mediterranean Action Plan and Plan Bleu (2020). State of the Environment and Development in the Mediterranean. Nairobi.* <https://planbleu.org/wp-content/uploads/2020/11/SoED-Full-Report.pdf>
- UNEP-WCMC and IUCN (2024). *Protected Planet Report 2024*. UNEP-WCMC and IUCN: Cambridge, UK; Gland, Switzerland. <https://digitalreport.protectedplanet.net/>
- European Commission (2020). *EU Biodiversity Strategy for 2030: Bringing nature back into our lives*. COM (2020) 380 final. Brussels: European Commission. https://environment.ec.europa.eu/strategy/biodiversity-strategy-2030_en
- CBD (2022). Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework. Convention on Biological Diversity. <https://www.cbd.int/gbf>
- MASE – Ministero dell'Ambiente e della Sicurezza Energetica (s.d.). Aree Marine Protette. <https://www.mase.gov.it/pagina/le-aree-marine-protette>
- United Nations (2017). *The First Global Integrated Marine Assessment: World Ocean Assessment I*. Cambridge University Press. <https://www.un.org/regularprocess/woa2launch>
- Piano di Gestione SIC Tavolara (2014). Piano di Gestione del SIC ITB010010 – Isola di Tavolara, Punta Coda Cavallo. Regione Autonoma della Sardegna. https://www.sardegnaambiente.it/documenti/18_183_20140605165544.pdf
- FishBase. Froese, R. and D. Pauly. Editors. 2026. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org
- FAO (2004). *Review of the State of World Marine Fishery Resources*. FAO Fisheries Technical Paper No. 457. Rome: FAO. <https://www.fao.org/4/y5852e/y5852e00.htm>
- Abecasis, D., Bentes, L., & Erzini, K. (2009). Home range, residency and movements of *Diplodus sargus* and *Diplodus vulgaris* in a coastal lagoon: Connectivity between nursery and adult habitats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 85(4), 525–529. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.09.001>
- Aho, K., Derryberry, D., & Peterson, T. (2014). Model selection for ecologists: The worldviews of AIC and BIC. *Ecology*, 95(3), 631–636. <https://doi.org/10.1890/13-1452.1>
- Bellù, S. M. (2023). *Ecosystem dynamics and trophic cascades in shallow rocky reefs under different protection regimes: a case study from the Mediterranean marine protected area of Tavolara -*

- Punta Coda Cavallo*. [Tesi di laurea magistrale, Politecnico di Milano]. <https://hdl.handle.net/10589/203293>
- Bevilacqua, S., Airoidi, L., Ballesteros, E., Benedetti-Cecchi, L., Boero, F., Bulleri, F., Cebrian, E., Cerrano, C., Claudet, J., Colloca, F., Coppari, M., Di Franco, A., Frascchetti, S., Garrabou, J., Guarnieri, G., Guerranti, C., Guidetti, P., Halpern, B. S., Katsanevakis, S., ... Terlizzi, A. (2021). Mediterranean rocky reefs in the Anthropocene: Present status and future concerns. *Advances in Marine Biology*, 89, 1–51. <https://doi.org/10.1016/bs.amb.2021.08.001>
- Boudouresque, C. F., & Verlaque, M. (2013). *Paracentrotus lividus*. *Developments in Aquaculture and Fisheries Science*, 38, 297–327. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-396491-5.00021-6>
- Brook, B. W., & Bradshaw, C. J. A. (2006). Strength of evidence for density dependence in abundance time series of 1198 species. *Ecology*, 87(6), 1445–1451. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1445:soefdd\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1445:soefdd]2.0.co;2)
- Buñuel, X., Alcoverro, T., Pagès, J. F., Romero, J., Ruiz, J. M., & Arthur, R. (2020). The dominant seagrass herbivore *Sarpa salpa* shifts its shoaling and feeding strategies as they grow. *Scientific Reports*, 10(1), 10622. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-67498-1>
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model Selection and Multimodel Inference: a practical information-theoretic approach* (2nd ed.). Springer. <https://doi.org/10.1007/b97636>
- Buxton, C. D., & Garratt, P. A. (1990). Alternative reproductive styles in seabreams (Pisces: Sparidae). *Environmental Biology of Fishes*, 28(1–4), 113–124. <https://doi.org/10.1007/bf00751031>
- Canessa, M., Bavestrello, G., Bo, M., Trainito, E., Panzalis, P., Navone, A., Caragnano, A., Betti, F., & Cattaneo-Vietti, R. (2020). Coralligenous assemblages differ between limestone and granite: A case study at the Tavolara - Punta Coda Cavallo Marine Protected Area (NE Sardinia, Mediterranean Sea). *Regional Studies in Marine Science*, 35, 101159. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2020.101159>
- Cebrián, J., Duarte, C. M., Marbà, N., Enríquez, S., Gallegos, M., & Olesen, B. (1996). Herbivory on *Posidonia oceanica*: magnitude and variability in the Spanish Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series*, 130(1–3), 147–155. <https://doi.org/10.3354/meps130147>
- Charnov, E. L. (1986). Life History Evolution in a “Recruitment Population”: Why Are Adult Mortality Rates Constant? *Oikos*, 47(2), 129–134. <https://doi.org/10.2307/3566037>

- Clark, F., Brook, B. W., Delean, S., Akçakaya, H. R., & Bradshaw, C. J. A. (2010). The theta-logistic is unreliable for modelling most census data. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(3), 253–262. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2010.00029.x>
- Claudet, J., Osenberg, C. W., Benedetti-Cecchi, L., Domenici, P., García-Charton, J. A., Pérez-Ruzafa, Á., Badalamenti, F., Bayle-Sempere, J., Brito, A., Bulleri, F., Culioli, J. M., Dimech, M., Falcón, J. M., Guala, I., Milazzo, M., Sánchez-Meca, J., Somerfield, P. J., Stobart, B., Vandeperre, F., ... Planes, S. (2008). Marine reserves: Size and age do matter. *Ecology Letters*, 11(5), 481–489. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01166.x>
- Coll, M., Piroddi, C., Steenbeek, J., Kaschner, K., Lasram, F. B. R., Aguzzi, J., Ballesteros, E., Bianchi, C. N., Corbera, J., Dailianis, T., Danovaro, R., Estrada, M., Froggia, C., Galil, B. S., Gasol, J. M., Gertwage, R., Gil, J., Guilhaumon, F., Kesner-Reyes, K., ... Voultsiadou, E. (2010). The biodiversity of the Mediterranean Sea: Estimates, patterns, and threats. *PLOS ONE*, 5(8), e11842. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011842>
- Coma, R., Ribes, M., Serrano, E., Jiménez, E., Salat, J., & Pascual, J. (2009). Global warming-enhanced stratification and mass mortality events in the Mediterranean. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(15), 6176–6181. <https://doi.org/10.1073/pnas.0805801106>
- Criscoli, A., Colloca, F., Carpentieri, P., Belluscio, A., & Ardizzone, G. (2006). Observations on the reproductive cycle, age and growth of the salema, *Sarpa salpa* (Osteichthyes: Sparidae) along the western central coast of Italy. *Scientia Marina*, 70(1), 131–138. <https://doi.org/10.3989/scimar.2006.70n1131>
- Davis, T., Harasti, D., & Smith, S. D. A. (2015). Compensating for length biases in underwater visual census of fishes using stereo video measurements. *Marine & Freshwater Research*, 66(3), 286–291. <https://doi.org/10.1071/mf14076>
- Di Franco, A., Bussotti, S., Navone, A., Panzalis, P., & Guidetti, P. (2009). Evaluating effects of total and partial restrictions to fishing on Mediterranean rocky-reef fish assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 387, 275–285. <https://doi.org/10.3354/meps08051>
- Di Franco, A., Gillanders, B. M., de Benedetto, G., Pennetta, A., de Leo, G. A., & Guidetti, P. (2012). Dispersal patterns of coastal fish: Implications for designing networks of marine protected areas. *PLOS ONE*, 7(2), e31681. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031681>
- Di Franco, E., Di Franco, A., Calò, A., Di Lorenzo, M., Mangialajo, L., Bussotti, S., Bianchi, C. N., & Guidetti, P. (2021). Inconsistent relationships among protection, benthic assemblage, habitat complexity and fish biomass in Mediterranean temperate rocky reefs. *Ecological Indicators*, 128, 107850. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107850>

- Di Franco, E., Rossi, F., Di Iorio, L., Sdiri, K., Calò, A., Di Franco, A., Harmelin-Vivien, M., Spennato, G., Cottalorda, J. M., Derijard, B., Bussotti, S., Pierson, P., & Guidetti, P. (2023). Marine noise effects on juvenile sparid fish change among species and developmental stages. *Diversity*, 15(1), 92. <https://doi.org/10.3390/d15010092>
- Di Lorenzo, M., Guidetti, P., Di Franco, A., Calò, A., & Claudet, J. (2020). Assessing spillover from marine protected areas and its drivers: A meta-analytical approach. *Fish and Fisheries*, 21(5), 906–915. <https://doi.org/10.1111/faf.12469>
- Edgar, G. J., Barrett, N. S., & Morton, A. J. (2004). Biases associated with the use of underwater visual census techniques to quantify the density and size-structure of fish populations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 308(2), 269–290. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2004.03.004>
- Edgar, G. J., Stuart-Smith, R. D., Willis, T. J., Kininmonth, S., Baker, S. C., Banks, S., Barrett, N. S., Becerro, M. A., Bernard, A. T. F., Berkhout, J., Buxton, C. D., Campbell, S. J., Cooper, A. T., Davey, M., Edgar, S. C., Försterra, G., Galván, D. E., Irigoyen, A. J., Kushner, D. J., ... Thomson, R. J. (2014). Global conservation outcomes depend on marine protected areas with five key features. *Nature*, 506(7487), 216–220. <https://doi.org/10.1038/nature13022>
- Filbee-Dexter, K., & Scheibling, R. E. (2014). Sea urchin barrens as alternative stable states of collapsed kelp ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 495, 1–25. <https://doi.org/10.3354/meps10573>
- Freckleton, R. P., Watkinson, A. R., Green, R. E., & Sutherland, W. J. (2006). Census error and the detection of density dependence. *Journal of Animal Ecology*, 75(4), 837–851. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01121.x>
- Froese, R., Garilao, C., Winker, H., Coro, G., Demirel, N., Tsikliras, A., Dimarchopoulou, D., Scarcella, G., & Sampang-Reyes, A. (2016). *Exploitation and status of European stocks*. World Wide Web electronic publication. <https://oceanrep.geomar.de/id/eprint/34476/>
- Gaines, S. D., White, C., Carr, M. H., & Palumbi, S. R. (2010). Designing marine reserve networks for both conservation and fisheries management. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(43), 18286–18293. <https://doi.org/10.1073/pnas.0906473107>
- Garrabou, J., Coma, R., Bensoussan, N., Bally, M., Chevaldonné, P., Cigliano, M., Diaz, D., Harmelin, J. G., Gambi, M. C., Kersting, D. K., Ledoux, J. B., Lejeusne, C., Linares, C., Marschal, C., Pérez, T., Ribes, M., Romano, J. C., Serrano, E., Teixido, N., ... Cerrano, C. (2009). Mass mortality in Northwestern Mediterranean rocky benthic communities: Effects of the 2003 heat wave. *Global Change Biology*, 15(5), 1090–1103. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01823.x>

- Giakoumi, S., Cebrian, E., Kokkoris, G. D., Ballesteros, E., & Sala, E. (2012). Relationships between fish, sea urchins and macroalgae: The structure of shallow rocky sublittoral communities in the Cyclades, Eastern Mediterranean. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 109, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.06.004>
- Giakoumi, S., Scianna, C., Plass-Johnson, J., Micheli, F., Grorud-Colvert, K., Thiriet, P., Claudet, J., Di Carlo, G., Di Franco, A., Gaines, S. D., García-Charton, J. A., Lubchenco, J., Reimer, J., Sala, E., & Guidetti, P. (2017). Ecological effects of full and partial protection in the crowded Mediterranean Sea: A regional meta-analysis. *Scientific Reports*, 7(1), 8940. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-08850-w>
- Gomei, M., Abdulla, A., Schröder, C., Yadav, S., Sánchez, A., Rodríguez, D., Abdul Malak, D. (2021) [original 2019]. *Towards 2020: how Mediterranean countries are performing to protect their sea*. Rev. ed., 36 pages.
- Gómez-Gras, D., Linares, C., de Caralt, S., Cebrian, E., Frleta-Valić, M., Montero-Serra, I., Pagès-Escalà, M., López-Sendino, P., & Garrabou, J. (2019). Response diversity in Mediterranean coralligenous assemblages facing climate change: Insights from a multispecific thermotolerance experiment. *Ecology and Evolution*, 9(7), 4168–4180. <https://doi.org/10.1002/ece3.5045>
- Goñi, R., Adlerstein, S., Alvarez-Berastegui, D., Forcada, A., Reñones, O., Criquet, G., Polti, S., Cadiou, G., Valle, C., Lenfant, P., Bonhomme, P., Pérez-Ruzafa, A., Sánchez-Lizaso, J. L., García-Charton, J. A., Bernard, G., Stelzenmüller, V., & Planes, S. (2008). Spillover from six western Mediterranean marine protected areas: evidence from artisanal fisheries. *Marine Ecology Progress Series*, 366, 159–174. <https://doi.org/10.3354/meps07532>
- Guidetti, P. (2006a). Estimating body size of sea urchins, *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula*, from stomach contents of *Diplodus sargus*, a Mediterranean predatory fish. *Journal of Applied Ichthyology*, 22, 91–93. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2006.00612.x>
- Guidetti, P. (2006b). Marine reserves reestablish lost predatory interactions and cause community changes in rocky reefs. *Ecological Applications*, 16(3), 963–976. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016\[0963:mrrlpi\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[0963:mrrlpi]2.0.co;2)
- Guidetti, P., Baiata, P., Ballesteros, E., Di Franco, A., Hereu, B., Macpherson, E., Micheli, F., Pais, A., Panzalis, P., Rosenberg, A. A., Zabala, M., & Sala, E. (2014). Large-scale assessment of Mediterranean marine protected areas effects on fish assemblages. *PLOS ONE*, 9(4), e91841. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0091841>
- Guidetti, P., Bianchi, C. N., Chiantore, M., Schiaparelli, S., Morri, C., & Cattaneo-Vietti, R. (2004). Living on the rocks: substrate mineralogy and the structure of subtidal rocky substrate communities in the Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 274, 57–68. <https://doi.org/10.3354/meps274057>

- Guidetti, P., & D'Ambrosio, P. (2004). Spatial distribution patterns of *Coris julis* and *Thalassoma pavo* (Pisces, Labridae) along the south-eastern Apulian coast (SE Italy). *Thalassia Salentina*, 27, 81–90. <https://www.researchgate.net/publication/266295499>
- Guidetti, P., Milazzo, M., Bussotti, S., Molinari, A., Murenu, M., Pais, A., Spanò, N., Balzano, R., Agardy, T., Boero, F., Carrada, G., Cattaneo-Vietti, R., Cau, A., Chemello, R., Greco, S., Manganaro, A., Notarbartolo di Sciara, G., Russo, G. F., & Tunesi, L. (2008). Italian marine reserve effectiveness: Does enforcement matter? *Biological Conservation*, 141(3), 699–709. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.12.013>
- Guidetti, P., & Sala, E. (2007). Community-wide effects of marine reserves in the Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 335, 43–56. <https://doi.org/10.3354/meps335043>
- Halpern, B. S. (2003). The impact of marine reserves: Do reserves work and does reserve size matter? *Ecological Applications*, 13, 117–137. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2003\)013\[0117:tiomrd\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)013[0117:tiomrd]2.0.co;2)
- Harley, C. D. G., Hughes, A. R., Hultgren, K. M., Miner, B. G., Sorte, C. J. B., Thornber, C. S., Rodriguez, L. F., Tomanek, L., & Williams, S. L. (2006). The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters*, 9 (2), 228–241. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00871.x>
- Harmelin-Vivien, M., Le Diréach, L., Bayle-Sempere, J., Charbonnel, E., García-Charton, J. A., Ody, D., Pérez-Ruzafa, A., Reñones, O., Sánchez-Jerez, P., & Valle, C. (2008). Gradients of abundance and biomass across reserve boundaries in six Mediterranean marine protected areas: Evidence of fish spillover? *Biological Conservation*, 141(7), 1829–1839. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.04.029>
- Jadot, C., Donnay, A., Acolas, M. L., Cornet, Y., & Bégout Anras, M. L. (2006). Activity patterns, home-range size, and habitat utilization of *Sarpa salpa* (Teleostei: Sparidae) in the Mediterranean Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 63(1), 128–139. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.06.010>
- Katsanevakis, S., Zenetos, A., Belchior, C., & Cardoso, A. C. (2013). Invading European Seas: Assessing pathways of introduction of marine aliens. *Ocean & Coastal Management*, 76, 64–74. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2013.02.024>
- Klaoudatos, D., Tziantziou, L., Lolas, A., Neofitou, N., & Vafidis, D. (2022). Population Characteristics of the Upper Infralittoral Sea Urchin *Arbacia lixula* (Linnaeus, 1758) in Eastern Mediterranean (Central Greece): An Indicator Species for Coastal Water Quality. *Journal of Marine Science and Engineering* 10(3), 395. <https://doi.org/10.3390/jmse10030395>

- Kroeker, K. J., Micheli, F., Gambi, M. C., & Martz, T. R. (2011). Divergent ecosystem responses within a benthic marine community to ocean acidification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(35), 14515–14520. <https://doi.org/10.1073/pnas.1107789108>
- Lester, S. E., Halpern, B. S., Grorud-Colvert, K., Lubchenco, J., Ruttenberg, B. I., Gaines, S. D., Aïramé, S., & Warner, R. R. (2009). Biological effects within no-take marine reserves: a global synthesis. *Marine Ecology Progress Series*, 384, 33–46. <https://doi.org/10.3354/meps08029>
- Lorenzen, K., & Camp, E. V. (2019). Density-dependence in the life history of fishes: When is a fish recruited? *Fisheries Research*, 217, 5–10. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.09.024>
- Lorenzen, K., & Enberg, K. (2002). Density-dependent growth as a key mechanism in the regulation of fish populations: evidence from among-population comparisons. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269(1486), 49–54. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1853>
- Mahmoud, H. H., Osman, A. M., Ezzat, A. A., & Saleh, A. M. (2010). Fisheries biology and management of *Diplodus sargus sargus* (Linnaeus, 1758) in Abu Qir Bay, Egypt. *Egyptian Journal of Aquatic Research*, 36(1), 123–131. <https://www.researchgate.net/publication/273960969>
- Mann, B. Q., & Buxton, C. D. (1998). The reproductive biology of *Diplodus sargus capensis* and *D. cervinus hottentotus* (Sparidae) off the south-east Cape coast, South Africa. *Cybiuim*, 22(1): 51–62.
- Melià P, Casagrandi R, Di Franco A, Guidetti P, Gatto M (2020) Protection reveals density-dependent dynamics in fish populations: A case study in the central Mediterranean. *PLOS ONE* 15(2): e0228604. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0228604>
- Micheli, F., Halpern, B. S., Botsford, L. W., & Warner, R. R. (2004). Trajectories and correlates of community change in no-take marine reserves. *Ecological Applications*, 14(6), 1709–1723. <https://doi.org/10.1890/03-5260>
- Milazzo, M., Quattrocchi, F., Azzurro, E., Palmeri, A., Chemello, R., Di Franco, A., Guidetti, P., Sala, E., Sciandra, M., Badalamenti, F., & García-Charton, J. A. (2016). Warming-related shifts in the distribution of two competing coastal wrasses. *Marine Environmental Research*, 120, 55–67. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2016.07.007>
- Mora, C., Andréfouët, S., Costello, M. J., Kranenburg, C., Rollo, A., Veron, J., Gaston, K. J., & Myers, R. A. (2006). Coral reefs and the global network of marine protected areas. *Science*, 312(5781), 1750–1751. <https://doi.org/10.1126/science.1125295>

- Morato, T., Afonso, P., Lourinho, P., Nash, R. D. M., & Santos, R. S. (2003). Reproductive biology and recruitment of the white sea bream in the Azores. *Journal of Fish Biology*, 63(1), 59–72. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00129.x>
- Mouine, N., Ktari, M. H., & Chakroun-Marzouk, N. (2011). Reproductive characteristics of *Spondyliosoma cantharus* (Linnaeus, 1758) in the Gulf of Tunis. *Journal of Applied Ichthyology*, 27(3), 827–831. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01518.x>
- Osman, A. M., & Mahmoud, H. H. (2009). Feeding biology of *Diplodus sargus* and *Diplodus vulgaris* (Teleostei, Sparidae) in Egyptian Mediterranean waters. *World Journal of Fish and Marine Sciences*, 1(4), 290–296. <https://www.researchgate.net/publication/237316616>
- Pajuelo, J. G., & Lorenzo, J. M. (2004). Basic characteristics of the population dynamic and state of exploitation of Moroccan white seabream *Diplodus sargus cadenati* (Sparidae) in the Canarian archipelago. *Journal of Applied Ichthyology*, 20(1), 15–21. <https://doi.org/10.1046/j.0175-8659.2003.00540.x>
- Pollnac, R., Christie, P., Cinner, J. E., Dalton, T., Daw, T. M., Forrester, G. E., Graham, N. A. J., & McClanahan, T. R. (2010). Marine reserves as linked social-ecological systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(43), 18262–18265. <https://doi.org/10.1073/pnas.0908266107>
- Reeves, R. R., & Notarbartolo di Sciara, G. (eds) (2006). *The status and distribution of cetaceans in the Black Sea and Mediterranean Sea*. IUCN Centre for Mediterranean Cooperation, Malaga, Spain.
- Roma, J., Schertenleib, K., Ramalhosa, P., Gestoso, I., Canning-Clode, J., & Lenz, M. (2021). Moderately elevated temperatures increase macroalgal food consumption in two sea urchin species from coastal waters of Madeira. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 542–543, 151603. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2021.151603>
- Rose, K. A., Cowan, J. H., Winemiller, K. O., Myers, R. A., & Hilborn, R. (2001). Compensatory density dependence in fish populations: Importance, controversy, understanding and prognosis. *Fish and Fisheries*, 2(4), 293–327. <https://doi.org/10.1046/j.1467-2960.2001.00056.x>
- Sahyoun, R., Bussotti, S., Di Franco, A., Navone, A., Panzalis, P., & Guidetti, P. (2013). Protection effects on Mediterranean fish assemblages associated with different rocky habitats. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93(2), 425–435. <https://doi.org/10.1017/s0025315412000975>
- Sala, E., & Ballesteros, E. (1997). Partitioning of space and food resources by three fish of the genus *Diplodus* (Sparidae) in a Mediterranean rocky infralittoral ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 152(1–3), 273–283. <https://doi.org/10.3354/meps152273>

- Sala, E., Ballesteros, E., Dendrinis, P., Di Franco, A., Ferretti, F., Foley, D., Fraschetti, S., Friedlander, A., Garrabou, J., Güçlüsoy, H., Guidetti, P., Halpern, B. S., Hereu, B., Karamanlidis, A. A., Kizilkaya, Z., Macpherson, E., Mangialajo, L., Mariani, S., Micheli, F., ... Zabala, M. (2012). The structure of Mediterranean rocky reef ecosystems across environmental and human gradients, and conservation implications. *PLOS ONE*, 7(2), e32742. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032742>
- Sala, E., Boudouresque, C. F., & Harmelin-Vivien, M. (1998). Fishing, Trophic Cascades, and the Structure of Algal Assemblages: Evaluation of an Old but Untested Paradigm. *Oikos*, 82(3), 425–439. <https://doi.org/10.2307/3546364>
- Sara, G., Bianchi, C. N., & Morri, C. (2005). Mating behaviour of the newly-established ornate wrasse *Thalassoma pavo* (Osteichthyes: Labridae) in the Ligurian Sea (north-western Mediterranean). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 85(1), 191–196. <https://doi.org/10.1017/s0025315405011057h>
- Sinopoli, M., Chemello, R., Vaccaro, A., & Milazzo, M. (2017). Food resource partitioning between two sympatric temperate wrasses. *Marine & Freshwater Research*, 68(12), 2324–2335. <https://doi.org/10.1071/mf16363>
- Škeljo, F., Ferri, J., Bróic, J., Petric, M., & Jardas, I. (2012). Age, growth and utility of otolith morphometrics as a predictor of age in the wrasse *Coris julis* (Labridae) from the eastern Adriatic Sea. *Scientia Marina*, 76(3), 587–595. <https://doi.org/10.3989/scimar.03521.07g>
- Tudela, S. (2004). *Ecosystem effects of fishing in the Mediterranean: An analysis of the major threats of fishing gear and practices to biodiversity and marine habitats* FAO GFCM Studies and Reviews No. 74. FAO, Rome.
- Turchin, P. B. (2003). *Complex population dynamics: A theoretical/empirical synthesis*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400847280>

APPENDICE A

Tabella A.1: Densità media (n° individui/125 m^2) e biomassa media (g/125 m^2) calcolate sull'intero periodo di studio (2005–2023) per ciascuna combinazione specie-zona di protezione. I valori rappresentano la media annuale aggregata su tutti gli anni disponibili.

Specie ittica	Zona	Densità media (ind./125 m^2)	Biomassa media (g/125 m^2)
<i>C. julis</i>	A	20.0	337.7
<i>C. julis</i>	B	17.8	308.7
<i>C. julis</i>	C	16.8	286.9
<i>C. julis</i>	EXT	16.4	306.5
<i>D. sargus</i>	A	5.4	1360.2
<i>D. sargus</i>	B	3.8	483.2
<i>D. sargus</i>	C	3.9	420.1
<i>D. sargus</i>	EXT	3.6	321.7
<i>D. vulgaris</i>	A	21.9	2707.1
<i>D. vulgaris</i>	B	11.9	883.6
<i>D. vulgaris</i>	C	12.9	799.7
<i>D. vulgaris</i>	EXT	10.9	601.8
<i>S. salpa</i>	A	12.6	2116.2
<i>S. salpa</i>	B	7.5	697.4
<i>S. salpa</i>	C	7.4	507.6
<i>S. salpa</i>	EXT	8.9	814.5
<i>T. pavo</i>	A	6.5	106.3
<i>T. pavo</i>	B	3.3	54.9
<i>T. pavo</i>	C	2.3	39.2
<i>T. pavo</i>	EXT	3.1	55.1

APPENDICE A

Tabella A.2: Valori di AICc per ciascun modello, specie e zona di protezione. Il miglior modello per ogni combinazione è indicato nella colonna finale.

Specie ittica	Zona	AICc _{RW}	AICc _{EXP}	AICc _{RL}	AICc _{GL}	Miglior modello
<i>C. julis</i>	A	72.12	74.02	66.47	67.06	Ricker
<i>C. julis</i>	B	54.66	56.77	54.26	54.81	Ricker
<i>C. julis</i>	C	61.54	63.61	60.63	59.66	Gompertz
<i>C. julis</i>	EXT	46.35	48.39	50.27	49.78	Random walk
<i>D. sargus</i>	A	44.54	45.47	41.87	39.51	Gompertz
<i>D. sargus</i>	B	40.49	40.88	35.40	34.04	Gompertz
<i>D. sargus</i>	C	36.17	37.50	31.39	29.24	Gompertz
<i>D. sargus</i>	EXT	33.86	34.46	26.65	24.33	Gompertz
<i>D. vulgaris</i>	A	76.70	78.71	60.24	61.83	Ricker
<i>D. vulgaris</i>	B	56.84	59.33	56.86	55.13	Gompertz
<i>D. vulgaris</i>	C	41.60	44.19	41.13	40.78	Gompertz
<i>D. vulgaris</i>	EXT	46.78	49.16	42.38	40.85	Gompertz
<i>S. salpa</i>	A	83.35	82.32	77.61	74.50	Gompertz
<i>S. salpa</i>	B	40.56	41.27	38.41	37.09	Gompertz
<i>S. salpa</i>	C	52.68	54.06	49.90	49.09	Gompertz
<i>S. salpa</i>	EXT	57.16	57.09	54.85	53.95	Gompertz
<i>T. pavo</i>	A	43.76	45.36	35.24	36.30	Ricker
<i>T. pavo</i>	B	50.59	48.18	41.00	35.71	Gompertz
<i>T. pavo</i>	C	39.90	37.48	33.19	31.77	Gompertz
<i>T. pavo</i>	EXT	46.22	46.18	44.38	43.26	Gompertz