

Treball de fi de grau

Efectes de la concentració de clorofil·la i la temperatura en la reproducció d'*Eunicella singularis* (Cnidaria: Octocorallia)

Effects of chlorophyll concentration and temperature on the reproduction of *Eunicella singularis* (Cnidaria: Octocorallia)

Maria Serra Solomando

Tutora del treball: Dra. Maria Alba Vergés Guirado

Co-tutors del treball: Dr. Josep-Maria Gili Sardà i Dra. Núria Viladrich Canudas



Institut
de Ciències
del Mar



Girona, 2019

Agraïments

En primer lloc, vull agrair al Josep-Maria Gili l'oportunitat que m'ha donat en obrir-me les portes de l'equip de recerca d'Ecologia del Bentos Marí de l'ICM i donar-m'hi la millor benvinguda possible.

En segon lloc, vull agrair a la Núria Viladrich no només la confiança que ha tingut sempre en mi, sinó el fet d'haver après tant al seu costat. La Núria m'ha ensenyat a ser conscient i crítica de la feina quan la fas, a afrontar i resoldre problemes (previstos i imprevistos), a esforçar-me i a ser més a prop de la recerca. D'ella he après a ser millor professional però també he après a ser una millor versió de mi mateixa perquè m'ha fet creure en ser una persona capaç, m'ha ensenyat a tenir paciència amb els altres i amb mi mateixa, m'ha donat eines i m'ha marcat el camí per a aprendre a fer-les servir, deixant-me espai per a poder-me equivocar però sempre vigilant per donar un cop de mà quan no me'n sortia jo sola. Així que gràcies, Núria.

Per últim, vull agrair també a l'Alba Vergés la llibertat que m'ha donat en el treball i la seva adaptabilitat.

Efectes de la concentració de clorofil·la i la temperatura en la reproducció d'*Eunicella singularis* (Cnidaria: Octocorallia)

Resum

La reproducció sexual és un procés biològic fonamental per a la perpetuació i la diversitat genètica de la majoria d'espècies vives. En organismes invertebrats sèssils marins com els coralls i les gorgònies, serveix per a la dispersió i conseqüent colonització de noves àrees i possibilita el flux genètic entre poblacions. L'elevat cost que suposa la reproducció sexual fa que els organismes hagin de trobar un equilibri entre el creixement, la supervivència i la reproducció. Les diferents estratègies tròfiques i reproductives també condicionen la supervivència de les larves i les colònies parentals.

Els factors que condicionen principalment la disponibilitat energètica en els organismes invertebrats sèssils marins són la temperatura, els nutrients i la llum. En la conca occidental del mar Mediterrani hi ha un cicle estacional de temperatures i un fenomen d'aflorament que té lloc a principis de primavera. Un augment de nutrients fa augmentar la producció primària (que es pot observar a través de la quantificació de clorofil·la en l'aigua de mar) i desencadena un enriquiment en tota la xarxa tròfica. L'any 2017, s'ha observat un augment de la concentració de clorofil·la en les aigües del Cap de Creus (Girona) abans del pic anual de nutrients que s'espera entre els mesos de març i abril. Aquesta observació ha motivat a fer el present estudi amb l'objectiu de veure quin canvi en el cicle de nutrients hi ha hagut i si ha tingut efectes en la reproducció de l'espècie *Eunicella singularis* (Esper, 1791) com a representant dels organismes bentònics invertebrats sèssils que s'alimenten mitjançant la filtració de partícules en suspensió.

Per a obtenir les dades necessàries s'ha fet una caracterització ambiental i s'ha mostrejat una població d'*E. singularis*. Els resultats del 2017 s'han comparat amb dades prèvies del 2010 i 2011 i s'ha vist que en el 2017, no hi ha hagut un augment de nutrients sinó un avançament de l'aflorament, de manera que el pic de nutrients ha estat al mes de febrer en comptes d'en els mesos de març i abril com és habitual. Aquest canvi del cicle de nutrients ha afectat en el producte sexual d'*E. singularis* de manera que ha augmentat el nombre d'oòcits i sacs espermàtics produïts però no el diàmetre d'aquests.

Resumen

La reproducción sexual es un proceso biológico fundamental para la perpetuación y la diversidad genética de la mayoría de las especies vivientes. En organismos invertebrados sésiles marinos como los corales y las gorgónias, sirve para la dispersión y colonización de nuevas áreas y posibilita el flujo genético entre poblaciones. El elevado coste que supone la reproducción sexual obliga a los organismos a establecer un balance entre el crecimiento, la supervivencia y la reproducción. Las diferentes estrategias tróficas y reproductivas también condicionan la supervivencia de las larvas y las colonias parentales.

Los factores que condicionan principalmente la disponibilidad energética en los organismos invertebrados sésiles marinos son la temperatura, los nutrientes y la luz. En la cuenca occidental del mar Mediterráneo existe una estacionalidad de temperaturas y un fenómeno de afloramiento que ocurre a principios de primavera. Un aumento de nutrientes provoca el aumento de la producción primaria (que se puede observar mediante la cuantificación de la concentración de clorofila en el agua) y origina un enriquecimiento de en toda la red trófica. En el año 2017, se ha observado un aumento de la concentración de clorofila en las aguas del Cap de Creus (Girona) antes del pico anual de nutrientes que se espera entre los meses de marzo y abril. Esta observación ha motivado el desarrollo de este estudio con el objetivo de de ver qué cambio ha habido en el ciclo de nutrientes y si ha tenido efectos en la reproducción de la especie *Eunicella singularis* (Esper, 1791) como representante de los organismos bentónicos invertebrados sésiles que se alimentan mediante la filtración de partículas en suspensión.

Para obtener los datos necesarios se ha hecho una caracterización ambiental y se ha muestreado una población de *E. singularis*. Los resultados del 2017 se han comparado con datos previos del 2010 y 2011 y se ha visto que en el 2017 no ha habido un aumento de nutrientes si no un adelanto del afloramiento, de manera que el pico de nutrientes se ha producido en febrero y no en los meses de marzo y abril como es habitual. Este cambio del ciclo de nutrientes ha afectado en el producto sexual de *E. singularis* de manera que ha aumentado el número de los ovocitos y los sacos espermáticos pero no su diámetro.

Abstract

Sexual reproduction is a fundamental biological process for the perpetuation and the genetic diversity of the most living species. In marine sessile invertebrates, such as corals and gorgonians, it allows the dispersal of individuals, the colonization of new areas and the genetic flux among populations. Its high energetic cost force organisms to find a trade-off between growth, survival and reproduction.

The main determining factor of the energetic availability in marine sessile invertebrates are temperature, nutrients and light. In the western basin of the Mediterranean sea, there is a seasonality in the temperature and an upwelling phenomenon occurring between March and April. The upwelling causes an increase of the primary production (quantifiable through chlorophyll concentration in sea water) and enriches the whole food web. In 2017, an increase of the chlorophyll concentration was observed in the Cap de Creus (Girona) surrounding waters before the typical upwelling time. This has motivated the present study with the aim of find out the real change in the upwelling phenomenon and how it has affected in the reproductive cycle of *Eunicella singularis* (Esper, 1791) as a representative specie of benthic sessile invertebrates.

An environmental characterization and *E. singularis* population sampling were needed to obtain all the required data. The results of 2017 had been compared with previous data from 2010 and 2011. The results shown that there was not an increase of the nutrients but an advancement in the upwelling timing. This change in the nutrient cycle has affected the sexual product of *E. singularis*, which has increased the number of oocytes and sperm sacs but not its diameter.

Índex

Agraïments	2
Resum	3
Resumen	3
Abstract	4
Introducció	6
Material i mètodes	13
Criteris ètics i de sostenibilitat del treball	15
Resultats	15
Discussió	23
Referències	25

Efectes de la concentració de clorofil·la i la temperatura en la reproducció d'*Eunicella singularis* (Cnidaria: Octocorallia)

Introducció

Importància dels oceans i el mar Mediterrani

En els oceans s'hi emmagatzema el 94% del volum total d'aigua del planeta (Hofrichter 2004a), sent una massa d'aigua salada única i contínua que cobreix més del 70% de la superfície terrestre (Hofrichter 2004a, National Geographic 2018). Aquest únic oceà es divideix en 4 conques oceàniques que els geògrafs separen en: l'oceà Àrtic, l'oceà Atlàntic, l'oceà Índic i l'oceà Pacífic. Recentment, però, alguns geògrafs inclouen un nou oceà: l'oceà Antàrtic situat a la regió sud del planeta on convergeixen les 4 conques principals (National Oceanic and Atmospheric Administration [NOAA] 2018a).

L'oceà regula el clima i és el calidoscopi de la vida (National Geographic 2018). L'oceà té una gran diversitat d'organismes: des d'organismes autòtrofs unicel·lulars com microalgues fins al vertebrat vivent més gran: la balena blava (*Balaenoptera musculus*, Linnaeus, 1758). L'oceà té unes característiques o unes altres en cada regió de la Terra, pel que els ecosistemes i organismes que hi habiten poden arribar a ser molt diferents. Així doncs, les zones tropicals es caracteritzen per tenir aigües més càlides, estables i oligotròfiques, mentre que les zones polars es caracteritzen per tenir aigües més fredes, amb més dinamisme i riques en nutrients, sent els sistemes més productius (Gray 1997). Això fa que en les zones tropicals hi hagi ecosistemes amb xarxes tròfiques complexes, on s'aprofita molt bé la matèria i energia. En canvi, en les zones polars, on hi ha molta producció, els ecosistemes tenen xarxes tròfiques més senzilles, fet que es tradueix en un gradient de biodiversitat que va augmentant des dels pols cap als tròpics (Navia, Cruz-Escalona, Giraldo i Barausse 2018, McMeans, Rooney, Arts, Fisk i 2013, Gray 1997).

Oligotròfia al Mediterrani

El mar Mediterrani, que és un mar temperat, és considerat una regió oceànica petita. Amb uns 2.5 milions de km² representa el 0.82% de l'àrea oceànica del món. Es connecta a l'oceà Atlàntic per l'estret de Gibraltar, al Mar de Màrmara i el Mar Negre i al Mar Roig pel canal de Suez (Bianchi i Morri 2000). El mar Mediterrani té molta biodiversitat i té una de les taxes més elevades d'espècies endèmiques (Bianchi i Morri 2000, Ben-Rais-Lasram et al. 2010).

No obstant, el gran ecòleg català Ramón Margalef (1919-2004) remarcava que "El mar Mediterrani és un desert." Que fa entendre, amb una comparació mar i terra, la poca productivitat d'aquest mar. I és que tot i ser un mar temperat, el mar Mediterrani és un mar molt oligotròfic, on la concentració de nutrients disminueixen de la conca oest a la conca est (Moon, Lee, Tanhua, Kress i Kim 2016) (Taula 1).

La disponibilitat de nutrients condiciona la capacitat de producció primària d'un ecosistema, de manera que en un ambient oligotròfic, la capacitat de producció primària és baixa.

En el cas del Mediterrani, l'oligotròfia es deu a dos factors principals: la circulació de les masses d'aigua (Powley, Van Cappellen i Krom 2017, Shaltout i Omstedt 2015) i l'estratificació de la major part de la conca (Romero 2007).

L'aigua del Mediterrani és més densa que la de l'oceà Atlàntic (Hofrichter 2004a), perquè té una salinitat més elevada a causa de l'evaporació de la conca. L'aigua del Mediterrani té una circulació en sentit contrari a les agulles del rellotge, de manera que les masses d'aigua arrossegueu els nutrients cap a l'oceà Atlàntic i per tant el balanç de nutrients és negatiu pel mar Mediterrani (Romero 2007). A Gibraltar hi ha una entrada d'aigües superficials (Romero 2007, Shaltout i Omstedt 2015) pobres en nutrients provinents de l'oceà Atlàntic i una sortida d'aigües profundes riques en nutrients d'origen Mediterrani (Romero 2007).

Taula 1: Concentració de N, P i densitat en les conques oest i est del Mediterrani* (Moon et al. 2016).

	Depth (m)	Potential Density (σ_0)	N ($\mu\text{mol/Kg}$)	P ($\mu\text{mol/Kg}$)
Western MED	900-1100	29.11±0.02	7.69±1.06	0.36±0.0
Eastern MED	900-1100	29.18±0.02	4.97±0.51	0.19±0.03

*Les concentracions de referència han estat deduïdes de les dades obtingudes duran els creuers de 2001 i 2011 de l'estudi (disponibles a <http://cchdo.ucsd.edu>).

Per altra banda, el cicle de temperatures en superfície del mar Mediterrani oscil·la ampliament, anant dels 28°C de màxima en la conca est i 25°C en la conca oest en el semestre càlid (de maig a octubre) fins als 13°C com a mínima en el semestre fred (de finals de novembre a abril) segons dades preses des del 1958 fins al 2010 (Shaltout i Omstedt 2015). Durant el semestre càlid, les aigües estan estratificades, separades per capes en funció de la seva temperatura: l'aigua més càlida és més lleugera i per tant es troba a la superfície. En aquestes condicions, no hi ha possibilitat que les aigües superficials entrin en contacte amb els nutrients del fons. En el semestre fred, l'aigua superficial es refreda i s'enfonsa. A causa d'un efecte de compensació de masses, l'aigua profunda ascendeix, reemplaçant i fertilitzant les capes superficials en un procés anomenat *upwelling* (Borrel 1995). En el mar Mediterrani hi ha dos principals moments on té lloc la producció; 1) el principal, a principis de la primavera, quan les hores de llum s'allarguen i 2) a la tardor, molt menor que el de la primavera, quan hi ha la primera mescla d'aigua després de l'estiu i el període de llum encara és prou llarg (Allen, Somerfield i Siddorn 2002).

Així, el mar Mediterrani és considerat un mar oligotròfic, amb una producció comparable a la de les zones subdesèrtiques. Tan sols al golf de Lleó i a les desembocadures de grans rius hi ha una aportació més constant de nutrients que fan que la producció primària només es vegi limitada pel factor de la llum (Romero 2007).

Importància dels episodis d'aflorament (*upwellings*) i els efectes de la temperatura (T) en el bentos

L'*upwelling* és el procés on les aigües profundes pugen a la superfície i provoquen una entrada (*input*) de nutrients (Margalef 1986). Però per tal que això passi, cal que les aigües superficials es desplacin empeses pels vents. És llavors quan les aigües del fons pugen per reemplaçar l'aigua que el vent ha arrossegat (Figura 1) (NOAA 2018a). El desplaçament de l'aigua superficial permet a l'aigua del fons, que és més freda i rica en nutrients, ascendir a la superfície, on hi ha la llum i els productors primaris. Els nutrients fertilitzen les capes superficials i permeten una alta producció primària, originant un aflorament (Borrel 1995).

Aquest moviment vertical de les aigües és un principi general per a tots els ecosistemes aquàtics, ja que provoca la barreja entre l'aigua oxigenada de la superfície, on es troben principalment els productors primaris, i l'aigua amb nutrients del fons. D'aquesta manera es trenca l'estratificació i s'origina una zona de mescla. Hi ha d'haver un equilibri, és a dir, un volum equivalent d'aigua que aflora per reemplaçar la que es desplaça de la superfície (Romero 2007). En el mar Mediterrani aquest procés té lloc sobretot al golf de Lleó gràcies a la tramuntana (NOAA 2018b). L'aportació de nutrients de l'aigua que aflora fa que el golf de Lleó sigui l'àrea més productiva de tot el Mediterrani. La resta del Mediterrani està estratificat: no hi ha barreja d'aigua oxigenada amb aigua carregada de nutrients, sinó que la columna d'aigua està disposada per capes en funció de la seva densitat, que depèn de la temperatura (Romero 2007). L'estratificació limita la productivitat del mar, és per això que el Mediterrani és un mar tan poc productiu.

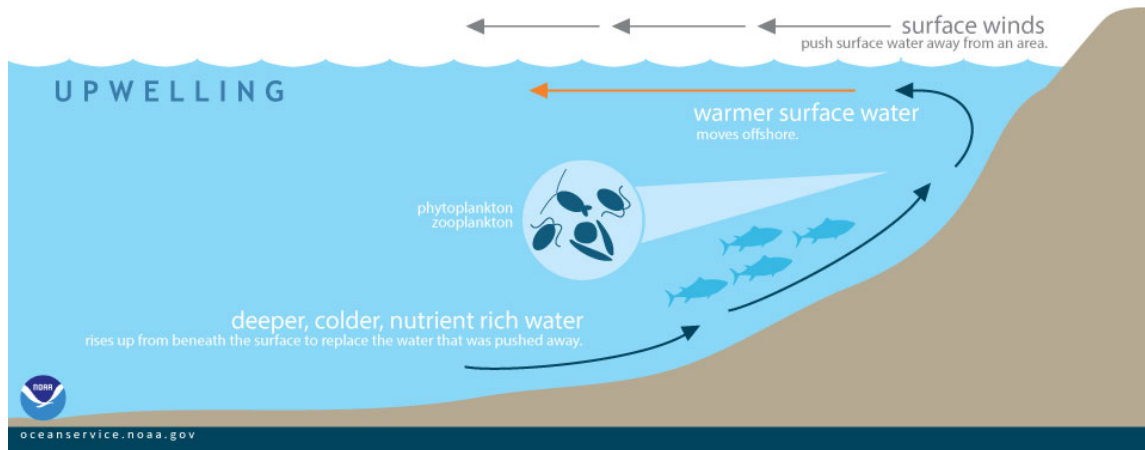


Figura 1: gràfic del reemplaçament d'aigua superficial per aigua del fons. Font: NOAA (NOAA 2018a).

Els *upwelling* solen considerar-se fenòmens positius a causa de la productivitat que generen. Tot i això, quan un *upwelling* és molt pronunciat, pot no tenir un efecte positiu en l'ecosistema. A continuació s'exposen una sèrie de casos on es mostren les afectacions que han tingut anomalies tant de temperatura com de productivitat en organismes bentònics.

- 1) A finals de l'estiu boreal de 1999, molts invertebrats de les comunitats de fons rocós del Nord-oest del Mediterrani (Mar de Ligúria) van patir un episodi de mortalitat massiva. De forma general, es va estimar que va afectar entre el 60 i el 100% de gorgònies (Cerrano et al. 2000). En l'espècie de gorgònia *Eunicella singularis* (Esper, 1791), es va seguir l'evolució de la població a Menorca (Illes Balears) i es va trobar que les colònies afectades havien estat les d'entre 15 i 40 metres de profunditat i que durant l'episodi havia mort el 46% de la població total de l'àrea. Quatre anys després, el 59% de les colònies encara mostraven afectacions i el reclutament de la descendència (*offspring*) era menor, mostrant que els episodis de mortalitat massiva comporten un greu impacte en la població. Una altra espècie bentònica estudiada va ser el corall vermell: *Corallium rubrum* (Peyssonnel, 1722) en les poblacions de la Provença francesa (al Nord-oest del Mediterrani): també va patir l'episodi de mortalitat massiva degut a la pèrdua d'un coenzim que va afectar el 80% de la població de corall (Garrabou, Perez, Sartoretto i Harmelin 2001). Tot i que la causa de la mortalitat és desconeguda, els estudis posteriors van observar que la mortalitat massiva va coincidir amb un increment sobtat de la temperatura de l'aigua fins a una profunditat de 50 metres. La temperatura estava per sobre els 20°C fins als 40 metres de profunditat (de 2 a 4°C per sobre de l'habitual) (Cerrano et al. 2000). Aquest fenomen es va veure ageujat pel fet que hi va haver estabilitat hidrogràfica durant varies setmanes, la qual cosa disminueix la capacitat de producció primària (Garrabou et al. 2001), disminuint així la disponibilitat d'aliment, fet que també va influenciar la mort de colònies d'organismes bentònics d'alimentació en suspensió com són els coralls i les gorgònies (Coma i Ribes 2003).

Malgrat que no hi va haver suficients dades per confirmar la hipòtesi que la temperatura va provocar l'episodi de mortalitat, wels investigadors suggereixen que en va ser un factor clau, ja que la temperatura pot causar estrès fisiològic i/o desencadenar el desenvolupament d'agents patògens (Cerrano et al. 2000, Garrabou et al. 2001).

- 2) A finals d'estiu de 2003 hi va haver una mortalitat massiva de com a mínim 25 espècies de macroinvertebrats bentònics (sobretot gorgònies i esponges) en la regió Nord-oest del Mediterrani que va afectar milers de quilòmetres de costa amb afectacions de fins al 80% de colònies mortes en la zona del Golf de Gènova i Nàpols. Els estudis que es van fer van concloure que l'onada de calor del 2003 va provocar un augment anormal de la temperatura de l'aigua del mar de fins a 3°C per sobre dels valors normals i aquest fet va ser el factor clau en l'esdeveniment de mortalitat (Garrabou et al. 2009).
- 3) L'any 2017, juntament amb el procés d'afloreament primaveral habitual en el mar Mediterrani, hi va haver una gran aportació de nutrients per part de les descàrregues fluvials ja que va ser un any amb una primavera molt plujosa. La gran acumulació de nutrients, juntament amb l'augment d'hores de llum (factor clau per a la producció primària), fa que hi hagi una gran quantitat d'algues filamentoses. Això és un fet que es repeteix cada any. La particularitat del 2017 va ser que a més d'una aportació més gran de nutrients procedents d'aigües continentals, no hi va haver l'acció del vent de llevant (llevantades). Les llevantades solen arrossegar i emportar-se les algues filamentoses però en no fer-ho, aquestes es van quedar retingudes sobre les poblacions de gorgònies superficials d'entre 10 i 25 metres de profunditat, fet que va causar grans mortalitats. D'aquest esdeveniment encara no hi ha cap article però hi ha evidències que s'estan tractant a l'Institut de Ciències del Mar (ICM) del Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC) a Barcelona.

Reproducció i inversió energètica (C-S-R)

La reproducció és el procés en el què es genera un nou individu i és essencial per mantenir l'existència d'una espècie viva (Gori 2011). Aquest procés té un elevat cost energètic, per la qual cosa és limitat: cada organisme pot destinar més o menys energia a la reproducció en funció de l'energia que disposa (Callow 1979) i l'energia disponible depèn de l'energia que ha aconseguit de l'alimentació i l'energia que ha de destinar a les seves funcions vitals: creixement (C) i supervivència (S) (Giessel 1976, Viladrich 2015, Kunz i Orrell 2004). Per tant, els organismes han de fer un balanç per invertir l'energia de què disposen entre el creixement (C), la supervivència (S) i la reproducció (R).

La reproducció sexual és un mètode reproductiu on es fusionen els gàmetes del mascle (sacs espermàtics) i la femella (oòcits) amb un elevat cost energètic. Segons la inversió energètica que fa una espècie en la reproducció sexual, tindrà una estratègia reproductiva o una altra (Viladrich 2015, Kunz i Orrell 2004). L'ampli ventall d'estratègies diferents es pot simplificar en dos tipus: la semelparitat i la iteroparitat. En la semelparitat l'organisme utilitza tota la seva energia en reproduir-se i aleshores mor. En la iteroparitat els organismes es reproduïxen més d'una vegada al llarg de la seva vida i per tant necessiten racionar la seva energia per poder sobreviure tant progenitor com descendència (Stearns 1992, Viladrich 2015). Així doncs, l'objectiu de les espècies iteròpares és invertir la màxima energia possible en la reproducció de la que disposi el progenitor sense sacrificar la seva pròpia supervivència. Dins de les espècies iteròpares hi poden haver diferents matissos en l'estratègia reproductiva segons el tipus d'estratègia vital que tingui l'espècie. Poden ser: espècies r, amb gran fecunditat i poca supervivència de la descendència o espècies k, amb menys fecunditat però més inversió en cada nou individu i per tant més

supervivència de la descendència. Les espècies r són més resilientes a les pertorbacions i les espècies k són menys resilientes però més resistents (Viladrich 2015).

Coralls i gorgònies. Alimentació i Reproducció

Els coralls i les gorgònies són animals invertebrats marins, modulars i colonials (Coma, Ribes, Zabala i Gili 1995, Hofrichter 2004b). Són organismes bentònics sèssils de vida llarga i creixement lent (Grinyó et al. 2016) comuns en la majoria d'esculls coral·lins. Els coralls construeixen un esquelet de carbonat de calci (CaCO_3), mentre que el de les gorgònies és de gorgonina, una proteïna que li dóna certa flexibilitat. Aquest esquelet (sigui de CaCO_3 o gorgonina) permet a la colònia tenir una posició erecta en una estructura tridimensional (Gori 2011) i origina un hàbitat per a l'epifauna i peixos (Jones et al. 1994), augmentant d'aquesta manera la biomassa i diversitat de la comunitat. Tenir unes dinàmiques poblacionals lentes, fa que els coralls i les gorgònies siguin molt vulnerables a pertorbacions antropogèniques (Garrabou i Harmelin 2002, Santangelo, Bramanti i Iannelli 2007, Linares i Doak 2010). Diversos estudis han relacionat episodis de mortalitat massiva de coral·ligen (1980, 1999 i 2003) amb anomalies climàtiques relacionades indirectament amb activitats humanes (Linares et al. 2005, Coma et al. 2006, Garrabou et al. 2009).

Els coralls i les gorgònies cobreixen les seves necessitats energètiques a partir d'una alimentació heterotròfica o autotròfica. Les espècies heterotròfiques capturen matèria orgànica particulada (MOP), plàncton de la columna d'aigua i en alguns casos també a través de la captura de matèria orgànica dissolta (MOD). Tot i que tenen un ampli ventall d'aliments: des de nano-eucariotes fins a copèpodes, el microplàncton i les partícules de detritus orgànics són el seu recurs principal (Ribes, Coma i Gili 1999, Tsounis et al. 2006, Picciano i Ferrier-Pagès 2007). Capturant MOP, MOD i plàncton realitzen un rol molt important en la transferència de matèria entre el sistema pelàgic i el sistema bentònic (Gili i Coma 1998, Gori, Linares, Rossi, Coma i Gili 2007, Hofrichter 2004b). Aquest fet fa que tinguin un paper primordial en les xarxes tròfiques del sublitoral (Gili i Coma 1998, Gori et al. 2007). Per altra banda, les espècies autotròfiques viuen en simbiosi amb dinoflagel·lats intracel·lulars (*Symbiodinium*), on el carboni fixat pels simbiotes cobreixen la major part de les necessitats nutricionals de la colònia (Muscatine, McCloskey i Marian 1981, Muscatine, Falkowski, Porter, Dubinsky, Smith i 1984, Tremblay, Grover, Maguer, Hoogenboom i Ferrier-Pagès 2014). Les espècies capaces de combinar l'autotròfia i l'heterotròfia (mixotròfiques) maximitzen l'adquisició de nutrients i per tant l'èxit ecològic en ambients on la llum i la concentració de plàncton són variables i limiten la viabilitat de l'organisme (Muller-Parker i Davy 2005, Grotto, Rodrigues i Palardy 2006).

Les colònies solen tenir sexes separats (Hofrichter 2004b). Es poden reproduir de manera sexual i asexual (Coma et al. 1995), fet que els atorga flexibilitat per desenvolupar un gran ventall d'estratègies ecològiques (Gori 2011, Stearns 1992). Els coralls i les gorgònies es caracteritzen per tenir un cicle vital complex amb una fase adulta sèssil i una fase larvària mòbil. La fase larvària és molt important per a la dispersió i formació de noves poblacions, ja que és l'únic moment en què es poden desplaçar (Viladrich 2015). Per aquest motiu la reproducció sexual és molt important, no només per la variabilitat genètica que atorga sinó perquè també permet la dispersió de les espècies sèssils com els coralls i les gorgònies, la consegüent colonització de noves àrees i la creació de fluxos genètics, fet que té molta importància en l'ecologia i evolució de les espècies (Palumbi 1994, Har i Marko 2010).

Els coralls i les gorgònies presenten tres estratègies reproductives diferents: 1) expulsió dels productes sexuals i fecundació a la columna d'aigua (*broadcast*), 2) retenció de l'ovòcit amb mucus i fecundació en la colònia femenina (*external brooder*) i 3) fecundació dins els pòlips de la

colònia femenina i retenció del zigot i l'embrió en les seves primeres fases de desenvolupament (*internal brooder*) (Fautin 2002, Viladrich 2015). Cada estratègia reproductiva influeix en la fecundació, fertilització i supervivència de la descendència (Viladrich 2015).

Relació entre les colònies mare i la inversió energètica en la descendència

Les larves dels coralls i les gorgònies són lecitotròfiques: depenen de l'energia que els proporciona la mare per sobreviure i completar el desenvolupament i per tant la inversió energètica en cada una d'elles ha de ser suficient com perquè puguin sobreviure sense més fonts d'energia (Pechenik 1990, Thronson 1950, Viladrich 2015). La inversió de la colònia mare en les espècies lecitotròfiques és molt més gran que en el cas de les larves planctotròfiques, que també tenen una alimentació externa (Jablonski i Lutz 1983, Armstrong i Lessios 2015). En el cas dels coralls i les gorgònies mediterrànies, el traspàs energètic de la colònia mare al producte sexual femení (oòcits) ocorre de gener a maig-juny (Ribes, Coma, Rossi i Micheli 2007), ja que en haver-hi un règim d'estacionalitat i producció tan marcats en la conca, la inversió d'energia en la reproducció està condicionada pels pics de producció i disponibilitat de nutrients per poder cobrir l'alta demanda energètica que exigeix (Ribes et al. 2007, Mitchell et al. 1992). Aquesta dotació energètica és sobretot en forma de lípids, tant àcids grassos com ceres, que el pòlip mare transfereix a l'oòcit (Arai et al. 1993, Imbs 2013, Richmond 1987). Les diferències en la dotació energètica a la descendència condiciona la supervivència i la capacitat de dispersió de les larves (Richmond 1987, Viladrich 2015). El contingut d'àcids grassos afecta de forma directa a l'activitat de la larva: a més contingut, més activitat (Viladrich 2015). Una activitat elevada de les larves està relacionada amb una major dispersió i cerca activa de substrat per originar noves poblacions (Guizien, Bronchier, Duchêne, Koh i Marsaleix 2006, Martinez-Quintana, Bramanti, Viladrich, Rossi i Guizien 2014). Així doncs, en larves lecitotròfiques, a més dotació lipídica, més capacitat de reclutament i dispersió.

Estudi del producte sexual com a indicador de l'estat de la població

Hi ha estudis que han observat que l'output reproductiu pot variar segons la quantitat i qualitat d'aliment disponible, de manera que en menys aliment es veu una reducció del volum dels productes sexuals en espècies de gorgònies mediterrànies com *Paramuricea clavata* (Risso, 1826) (Qian i Chia 1992, Gori et al. 2013). L'efecte de les condicions ambientals i estressors en el diàmetre, número i volum de producte sexual per pòlip també ha estat observat en diverses espècies d'invertebrats marins (Branbilla 1982, Brey 1995, Tsounis, Rossi, Aranguren, Gili i Arntz 2006). Per altra banda, també s'ha vist que en algunes espècies de bivalves hi pot haver una reabsorció d'ovòcits en condicions ambientals desfavorables quan la temperatura de l'aigua arriba als 25°C (Camacho-Mondragón, Arellano-Martínez i Ceballos-Vázquez 2012).

Coralls i gorgònies del mar Mediterrani

Al mar Mediterrani, les espècies d'octocoralls més comuns en les zones costaneres són *E. singularis*, *C. rubrum* i *P. clavata* (Ballsteros 2006, Gori et al. 2007). Les tres espècies pertanyen al regne animal, al fílum Cnidaria, la classe Anthozoa i la subclasse Octocorallia, a l'ordre

Alcyonacea, el subordre Holaxonia i a la família Gorgoniidae (Flanders Marine Institute [FMI] 2018). Aquestes espècies habiten en els fons rocosos del sublitoral mediterrani en un rang batimètric que va dels 10 m als 100-150 m de profunditat (Gili i Ros 1985, Gori et al. 2007), on tenen un paper essencial com a espècies enginyeres de l'ecosistema, ja que hi aporten biomassa i complexitat estructural (Jones, Lawton i Shachak 1994).

Les tres espècies són gonocòriques iteròpares amb un cicle reproductiu anual. L'ovogènesi té una durada més llarga que l'espermatogènesi, de manera que el producte sexual femení es comença a formar un any abans: es prepara d'un any per l'altre i dura entre 13 i 17 mesos, en canvi el producte sexual masculí es forma el mateix any en què és alliberat, dura 5-6 mesos i se sincronitza amb el cicle sexual femení (Oliver i Babcock 1992, Coma et al. 1995, Ribes et al. 2007, Gori et al. 2007). En les colònies femenines es troben dues cohorts d'oòcits: els de la primera cohort són els que el pòlip prepara d'un any pel següent i només els de la segona cohort, més grans, són els que maduren i s'acaben alliberant com a plànula a l'estiu entre els mesos de juny i juliol (Ribes et al. 2007, Gori et al. 2007). En *E. singularis* i *C. rubrum* la fecundació és interna i l'embriogènesi té lloc dins del pòlip femení fins que la plànula és alliberada per la boca del pòlip (Weinberg, S i Weinberg, F 1979; Santangelo, Maggi, Bramanti i Bongiorno 2004), mentre que en *P. clavata* la fecundació es dona sobre la colònia femenina (Coma et al. 1995). Per les tres espècies és important una bona sincronització de la reproducció per aconseguir una fertilització dels gàmetes (Gori et al. 2007, Oliver i Babcock 1992).

Pel que fa a l'adquisició d'energia, *C. rubrum* i *P. clavata* són espècies heterotròfiques (Gori, 2011), mentre que *E. singularis* és l'única gorgònia del mar Mediterrani que fa simbiosi amb zooxantel·les (Gori, Bramanti et al. 2012), sent considerada l'única gorgònia mixotròfica del Mediterrani. La mixotròfia de *E. singularis* li atorga una elevada plasticitat a l'espècie, i és que les colònies superficials depenen gairebé únicament de la seva font d'energia autotròfica, almenys durant l'estiu. Mentre que les colònies més profundes, situades entre 40 i 70 metres, s'adapten a fonts d'alimentació bàsicament heterotròfiques (Gori, 2011).

Literatura prèvia

En ser un mar oligotròfic i per tant poc productiu, s'espera que al Mediterrani hi hagi poca biomassa. Però no és així: el Mediterrani és un punt calent (*hot spot*) de biodiversitat i riquesa (Coll et al. 2010, Bianchi i Morri 2000, Blondel i Aronson 1999), amb unes 17000 espècies marines llistades i un elevat percentatge d'espècies endèmiques (Coll et al. 2010). Els *upwellings* han estat associats amb una elevada productivitat del sistema pelàgic a causa de l'aportació de nutrients que solen ser el factor limitant del fitoplàncton (Menge 1992, Reddin, Docmac, O'Connor, Bothwell i Harrod 2015, Carr i Kearns 2003). Associat a aquesta elevada productivitat, hi ha un augment de la biomassa (Carr i Kearns 2003) i abundància d'alguns grups d'organismes com els que s'alimenten de MOP, però també organismes formadors de biofilm i macro algues (Reddin et al. 2015). Hi ha evidències que els organismes planctònics, de la columna d'aigua, són capaços d'aprofitar aquests episodis puntuals d'augment de nutrients (Tapia et al. 2009). Els efectes dels *upwellings* són més complicats en les comunitats de fons rocós de la costa que en els models simples de circulació de nutrients des del fons cap a dalt (*bottom-up*) (Kelaher i Castilla 2005), però l'efecte dels *upwellings* sovint ha estat passat per alt pels ecòlegs del bentos marí (Nielsen i Navarrete 2004).

Aims

The aim of this study is to see the effect of the short episodes of high productivity that rule the oligotrophic system of the Mediterranean Sea in the reproduction of *E. singularis* as a representative specie of benthic sessile invertebrates. The reproductive output is an important tool for the ecosystem management (Tsounis et al. 2006, Viladrich 2015, Gori 2011) and that is the reason why the diameter, number and volume of the sexual product have been used as an indicator of the population growth. Comparing the quality and quantity of sexual product between a year with abnormalities in the upwelling phenomenon (2017) and two years with normal conditions (2010 and 2011). This comparison will allow to find out the real change in the upwelling phenomenon and how it has affected in the reproductive cycle of *E. singularis*.

Material i mètodes

Paràmetres ambientals

Temperatura (T)

Les dades de temperatura s'han obtingut de la plataforma Copernicus: marine environment monitoring service (Copernicus 2019). S'ha realitzat una fotografia del mapa de l'àrea geogràfica del mar Mediterrani amb la mitjana mensual de la temperatura pels mesos de gener a juliol dels anys 2010, 2011 i 2017.

S'ha utilitzat dos satèl·lits diferents: el "Mediterranean Forecasting System by the Nucleous for European Modelling of the Ocean (NEMO)" pels anys 2010 i 2011 i el "Mediterranean Forecasting System by the NEMO version 3.6" per l'any 2017. S'ha hagut d'utilitzar dos satèl·lits diferents a causa del període de dades requerides, que ha sigut del gener de 2010 al juliol de 2017 (ambdós inclosos), el primer satèl·lit només té dades fins al 2016 i per això ha calgut un segon satèl·lit per a l'obtenció de les dades del 2017. Els dos satèl·lits mesuren la temperatura superficial de l'aigua de mar diàriament i després a la plataforma Copernicus es calcula la mitjana mensual.

Clorofil·la (Chl)

Les dades de concentració superficial de clorofil·la s'han obtingut de la plataforma Ocean Color de la National Aeronautics and Space Administration (NASA) (National Aeronautics and Space Administration [NASA] 2019) amb el sensor MODIS-Aqua, que és el de major resolució. Un sensor de gran resolució és necessari per a poder percebre canvis a petita escala com són els del present estudi, on la zona d'interès és el Cap de Creus, una àrea petita. La resolució utilitzada ha estat la de 4 km. El sensor MODIS-Aqua mesura de la concentració superficial de clorofil·la de manera diària i després calcula la plataforma Ocean Color mesura la mitjana mensual.

Producte sexual

Mostreig

Les colònies d'*E. singularis* s'han recol·lectat amb busseig SCUBA durant els anys 2010, 2011 i 2017 a la Punta s'Oliguera al Cap de Creus (42°17'03"N; 003°17'95"E) (Figura 2). La població mostrejada d'aquesta espècie es troba en les parets rocoses d'entre 13 i 16 metres de profunditat. Les colònies mostrejades han estat d'una alçada major als 20 centímetres, per tal que sigui madura sexualment (Ribes et al. 2007). En cada mostreig, s'ha tallat un fragment d'entre 5 i 7

centímetres que s'ha guardat en formol diluït al 10% amb aigua de mar en tubs Falcon per a l'estudi del desenvolupament del producte sexual (Coma et al. 1995).

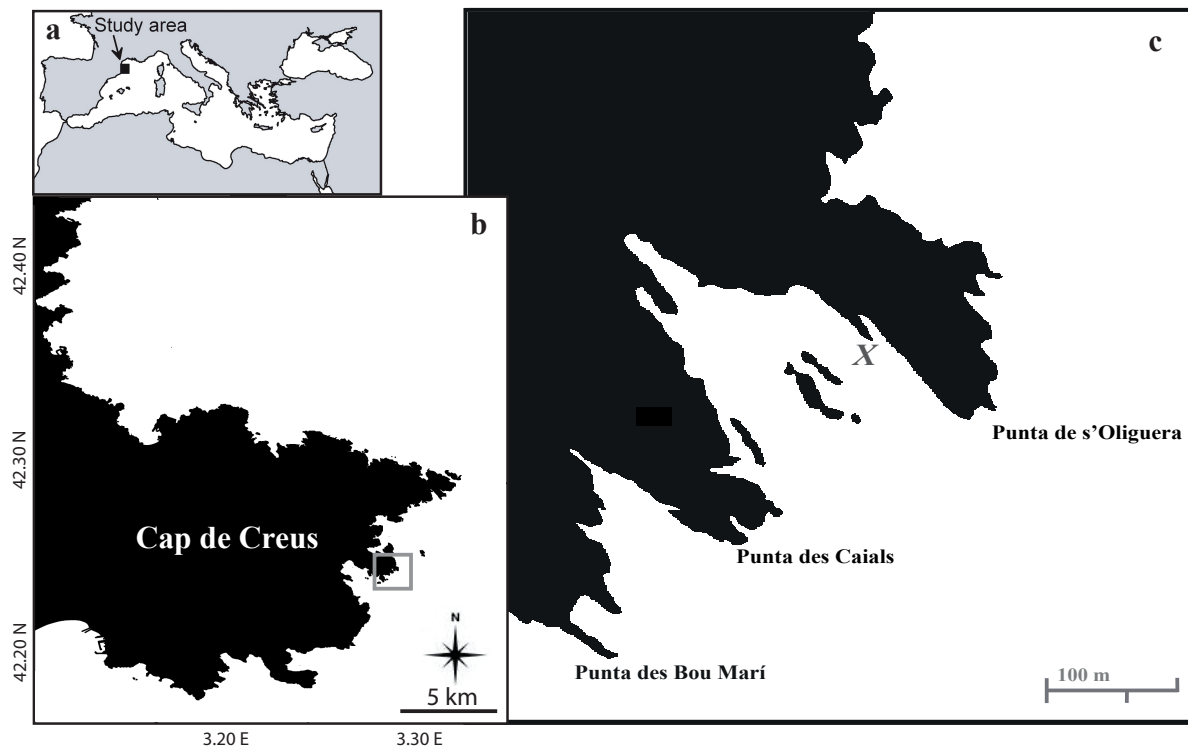


Figura 2: mapa de l'àrea d'estudi (a), la localització del mostreig (b) i el punt de mostreig marcat amb una X (c).

Producte sexual masculí i femení

Per tal de descriure el desenvolupament del producte sexual s'ha comptat el nombre de productes sexuals i mesurat el volum i el diàmetre d'aquests de maig a juliol de 2010, d'abril a juny de 2011 i de febrer a juny de 2017. En els tres anys s'han identificat 6 colònies de cada sexe, la identificació del sexe s'ha confirmat en la dissecció l'estereomicroscopi seguint metodologia prèvia (Ribes et al. 2007), on s'ha procedit a un examen visual de la morfologia del producte sexual: les mostres amb productes sexuals més amorfs i groguencs pertanyen a pòlips masculins i les mostres amb productes sexuals més esfèrics i rosats pertanyen a pòlips femella. S'han disseccionat 6 pòlips de cada colònia submergida en aigua en una placa de Petri sota un estereomicroscopi (Olympus SZ-ST5) amb l'ajuda de pinces i s'ha fotografiat tot el producte sexual trobat a cada pòlip (Moticam 5, 5.0 million pixels). Les imatges s'han analitzat amb el programa Macnification 2.01 software (Schols and Lorson 2008) per a mesurar l'àrea (A) i l'esfericitat de cada producte. L'esfericitat es defineix com a la proporció entre l'àrea del producte sexual i l'àrea d'una esfera. L'esfericitat trobada ha sigut de més del 90% en tots els casos, per aquesta raó s'ha assumit els productes sexuals com a esferes i s'ha calculat el volum a partir de l'àrea i el diàmetre (d) obtinguts amb l'anàlisi del programari Macnification. D'aquesta manera el càlcul del diàmetre ha sigut seguint l'equació (1) i el volum seguint l'equació (2). Al llarg de l'estudi s'ha examinat 680 pòlips d'*E. singularis* amb un total de 1188 productes sexuals mesurats.

$$(1) \quad d = 2\sqrt{\frac{A}{\pi}}$$

$$(2) \quad V = \frac{4}{3}\pi r^3 \text{ on } r = d/2$$

Tractament estadístic

Les diferències entre el volum, el diàmetre i el nombre de productes sexuals entre anys i sexe s'ha sotmès al test estadístic no paramètric Wilcoxon da causa de l'incompliment del supòsit d'homoscedasticitat i normalitat de les dades. Fet que no ha permès utilitzar el test ANOVA. El test s'ha aplicat seguint la funció "wilcox.test" en el software RStudio (R Development Core Team 2008).

Criteris ètics i de sostenibilitat del treball

Durant el mostreig d'aquest treball s'ha exercit un impacte negatiu en les colònies recol·lectades, ja que se n'ha hagut de tallar un tros de branca. Tot i això, s'ha fet de manera que ha repercutit el mínim possible en la població i respectant aquelles colònies massa petites per suportar l'estrès que suposa la pèrdua d'un fragment. El formol utilitzat en la conservació de les mostres d'*E. singularis* s'ha eliminat de manera reglamentària al laboratori, utilitzant un contenidor específic per a no contaminar la xarxa d'aigua i el centre s'ha encarregat de transferir-lo a una empresa de gestió de residus especials. Les mostres s'han transferit a alcohol diluït en aigua en el moment de la seva dissecció per a evitar qualsevol risc per a la salut de qui ha manipulat les mostres. Considero que el treball ha estat èticament correcte, ja que s'ha vigilat de fer un impacte mínim a la població de gorgònies, ha estat sostenible pel que fa a la gestió de residus i utilització de recursos i s'ha procurat no ocasionar cap situació de risc per a la salut dels participants de l'estudi.

Resultats

Paràmetres ambientals

Temperatura

L'evolució mensual de la temperatura mitjana superficial de l'aigua de mar mostra una progressió d'aigües superficials fredes al mes de gener a aigües superficials més càlides al mes de juliol (Figura 3). Tot i que aquesta tendència es repeteix en tots els anys a gran escala, al 2017 es pot observar un avançament de l'aigua calenta que puja del sud.

En el cas de les temperatures mitjanes a la zona d'estudi (Cap de Creus) els valors mostren una tendència semblant, tot i que amb algunes diferències a mesura que ens apropem als mesos estivals. Al mes de gener hi ha una temperatura similar al Cap de Creus als tres anys: al Golf de Roses la temperatura de l'aigua superficial és una mica més baixa en el 2011, però en la resta de la península del Cap de Creus la temperatura és la mateixa en tots els anys. Al mes de febrer, l'aigua superficial relativament més càlida es manté en el 2017 a diferència dels altres dos anys on retrocedeix. Al mes de març continua aquesta diferència en el 2017, on l'aigua superficial és més càlida que els altres dos anys: tot i que en els tres anys la temperatura superficial de l'aigua té la tendència d'augmentar de gener a juliol, el 2017 continua sent l'any amb temperatures més altes en aquest mes. A l'abril del 2011 es comença a veure una tendència en un augment de la temperatura superior al del 2010 i 2017 que es confirma al llarg del mes de maig: als mesos d'abril i maig el 2017 i el 2010 segueixen amb la mateixa temperatura i el 2011 és l'any més càlid. Al mes

de juny, tots els anys tenen una temperatura molt semblant i al mes de juliol, tot i que l'any 2010 és superior a l'any 2017, la diferència no és gaire notable.

Clorofil·la

L'evolució de la concentració de clorofil·la superficial de l'aigua de mar mostra la presència general d'un pic de clorofil·la als mesos de març i abril que es va perdent a mesura que s'avança cap als mesos d'estiu (Figura 4). Aquesta evolució es diferencia clarament a l'any 2017 respecte als anys 2010 i 2011. Al 2017 s'observa un avançament del pic de clorofil·la on el mes de màxima concentració de clorofil·la al Cap de Creus és el febrer i no el març com és habitual (anys 2010 i 2011).

En el cas de les concentracions mitjanes de clorofil·la superficial en l'aigua de mar a la zona d'estudi (Cap de Creus) al mes de gener, el 2017 presenta poca concentració de clorofil·la en aigua superficial en comparació amb els altres dos anys. En el mes de febrer és on es veu una gran diferència, ja que al 2017 hi ha un pic de concentració de clorofil·la mentre que als altres dos anys els valors són relativament baixos. En canvi, al mes de març la concentració de clorofil·la comença a disminuir en el 2017, mes en què comença el pic al Cap de Creus en els anys 2010 i 2011. Al mes d'abril la concentració de clorofil·la disminueix en els tres anys però al 2017 és més baixa, ja que el pic ha estat abans. En els mesos de maig, juny i juliol la concentració de clorofil·la segueix disminuint en els tres anys a una velocitat diferent en cada un: el 2017 té un ritme de disminució més lent en comparació amb el 2011 i el 2010 es manté en valors lleugerament superiors.

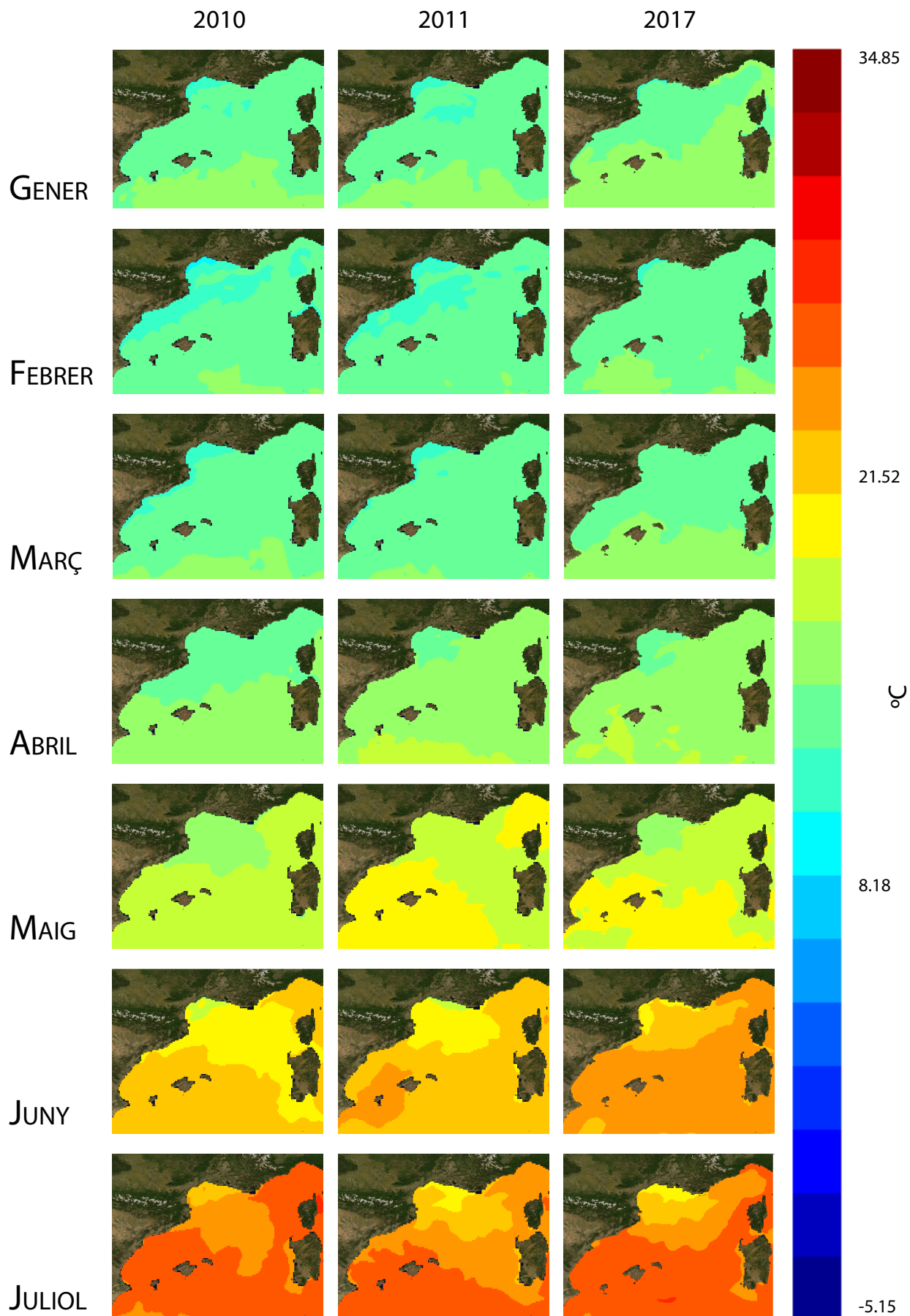


Figura 3: mitjana mensual de la temperatura de l'aigua superficial al Nord-oest del mar Mediterrani entre els mesos de gener i juliol dels anys 2010, 2011 i 2017.

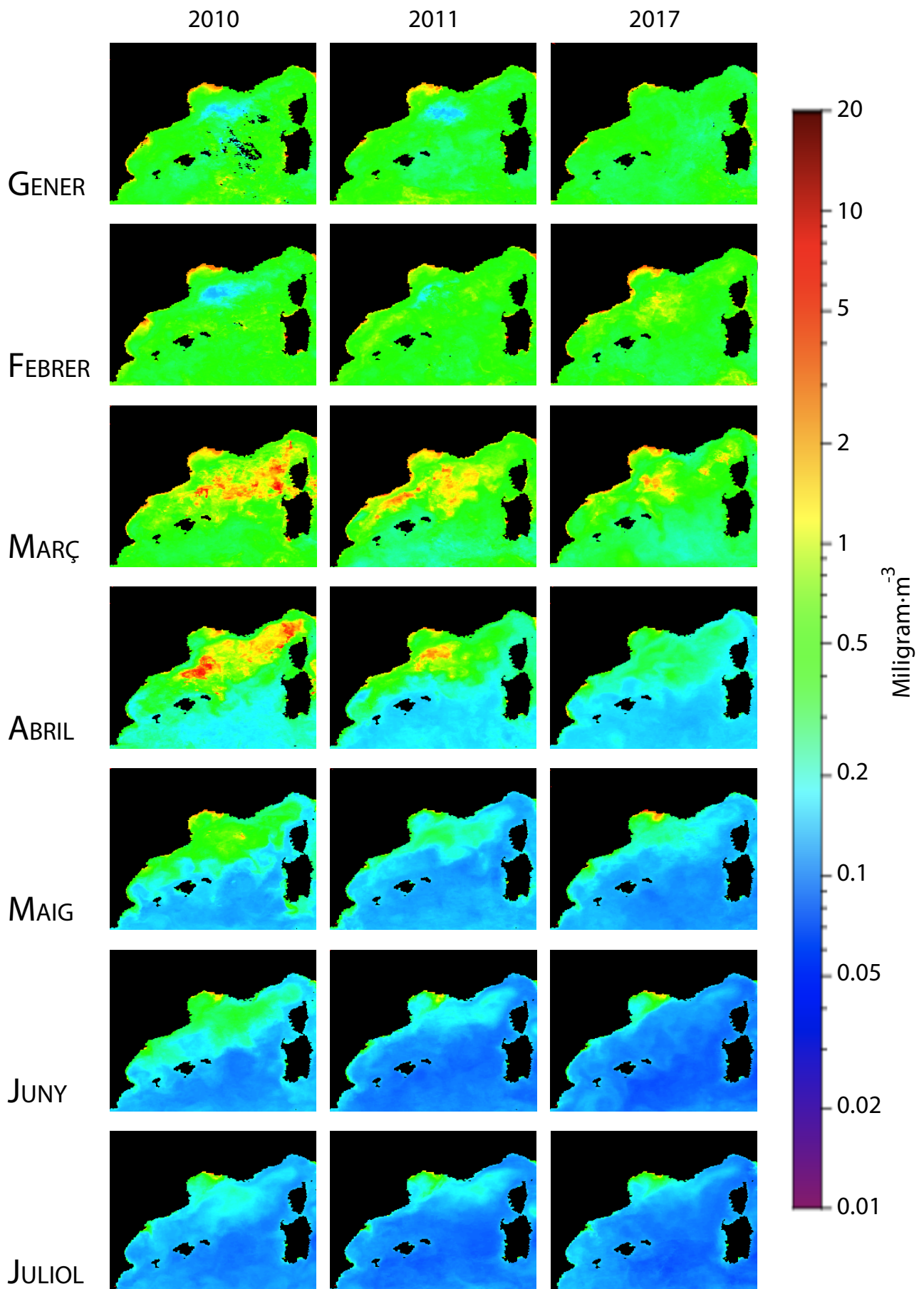


Figura 4: mitjana mensual de la concentració de clorofil·la al Nord-oest del mar Mediterrani entre els mesos de gener i juliol dels anys 2010, 2011 i 2017.

Producte sexual

Diàmetre del producte sexual

En general, el diàmetre dels ovòcits i sacs espermàtics no ha estat més gran al 2017 respecte al 2010 i 2011, ans al contrari (Figura 5).

En les colònies femenines (Figura 5a_F), l'any 2017 ha estat l'any amb els valors inicials més baixos respecte al diàmetre de producte sexual. Tots els anys han compartit una tendència d'augment fins al maig però l'any 2017 sempre ha mantingut uns valors més baixos respecte als altres dos anys (p -valor <0.001). A partir del maig hi ha hagut una disminució del diàmetre fins al juny, sent el 2017 l'any amb els valors més baixos amb diferències significatives respecte a l'any 2011 (p -valor <0.00001) però amb valors similars a l'any 2010. En l'any 2010 hi ha hagut un punt d'inflexió al mes de juny on el diàmetre ha tornat a augmentar i ha fet que els valors del mes de juliol hagin estat similars amb els valors del 2011. En l'any 2017 es tenen dades fins al mes de juny i per tant es desconeix si hi ha hagut un nou augment en el diàmetre al mes de juliol.

En les colònies masculines (Figura 5a_M), el diàmetre del producte sexual del 2017 ha experimentat un lleuger descens del mes de febrer al març, però a partir d'aleshores la tendència ha estat augmentar. Al mes de maig ha estat inferior en l'any 2017 respecte als altres dos anys (p -valor <0.001). El ràpid augment del diàmetre dels sacs espermàtics de 2017 entre el mes de maig i el mes de juny resulta en què el diàmetre del producte sexual masculí ha tingut un valor intermedi significativament diferent entre els altres dos anys (p -valor <0.05). A causa de la falta de dades més enllà del mes de juny es desconeix si el diàmetre dels sacs espermàtics del 2017 ha superat el dels altres dos anys al mes de juliol.

Nombre (nº) del producte sexual

En general, el nombre d'ovòcits i sacs espermàtics ha estat més gran al 2017 que al 2010 i 2011 (Figura 5b).

En les colònies femenines (Figura 5b_F), l'any 2017 ha experimentat un pic inicial en el número de producte sexual. Aquest ràpid augment ha evolucionat disminuint el nombre d'ovòcits però sempre s'ha mantingut significativament superior als altres dos anys (p -valor <0.005 en el mes de maig i p -valor <0.0001 en el mes de juny).

En les colònies masculines (Figura 5b_M), l'any 2017 ha tingut una tendència d'augmentar el nombre de sacs espermàtics, a diferència dels anys 2010 i 2011 on la tendència ha estat a disminuir el nombre de sacs espermàtics de maig a juliol. Al 2017 els valors de finals d'abril han estat semblants als valors de 2010 i 2011 de principis del mes de maig, però a partir d'aleshores han experimentat un creixement molt superior que ha fet que els valors finals del 2017 hagin sigut molt més grans que en cap dels altres dos anys (p -valor <0.0001).

Volum de producte sexual per pòlip

En general, el volum d'ovòcits ha estat més baix al 2017 que al 2010 i 2011 i el de sacs espermàtics ha estat més gran al 2017 que els altres dos anys (Figura 5c).

Pel que fa a les colònies femenines (Figura 5c_F), els valors del volum de producte sexual ha tendit a evolucionar mensualment de menys a més en els tres anys. Al mes de maig els anys 2010 i 2011 han tingut valors aproximats i el 2017 ha estat significativament inferior (p-valor<0.05). A partir d'aquest mes, el 2017 i 2010 han mantingut valors semblants fins on es tenen dades i el 2011 ha augmentat rapidament de maig a juny, sent l'any on els valors són més alts (p-valor<0.05 respecte al 2017).

Els resultats del volum dels sacs espermàtics (Figura 5c_M) mostren una clara diferència final entre el 2017 respecte als dos altres anys. L'evolució del volum dels sacs espermàtics del 2017 ha començat amb valors baixos i al mes de maig han estat significativament inferiors en comparació a l'any 2011 (p-valor<0.0001). Com que el volum ha experimentat un ràpid augment, al mes de juny de 2017 s'han trobat valors molt superiors als anys 2010 i 2011 (p-valor<0.0001).

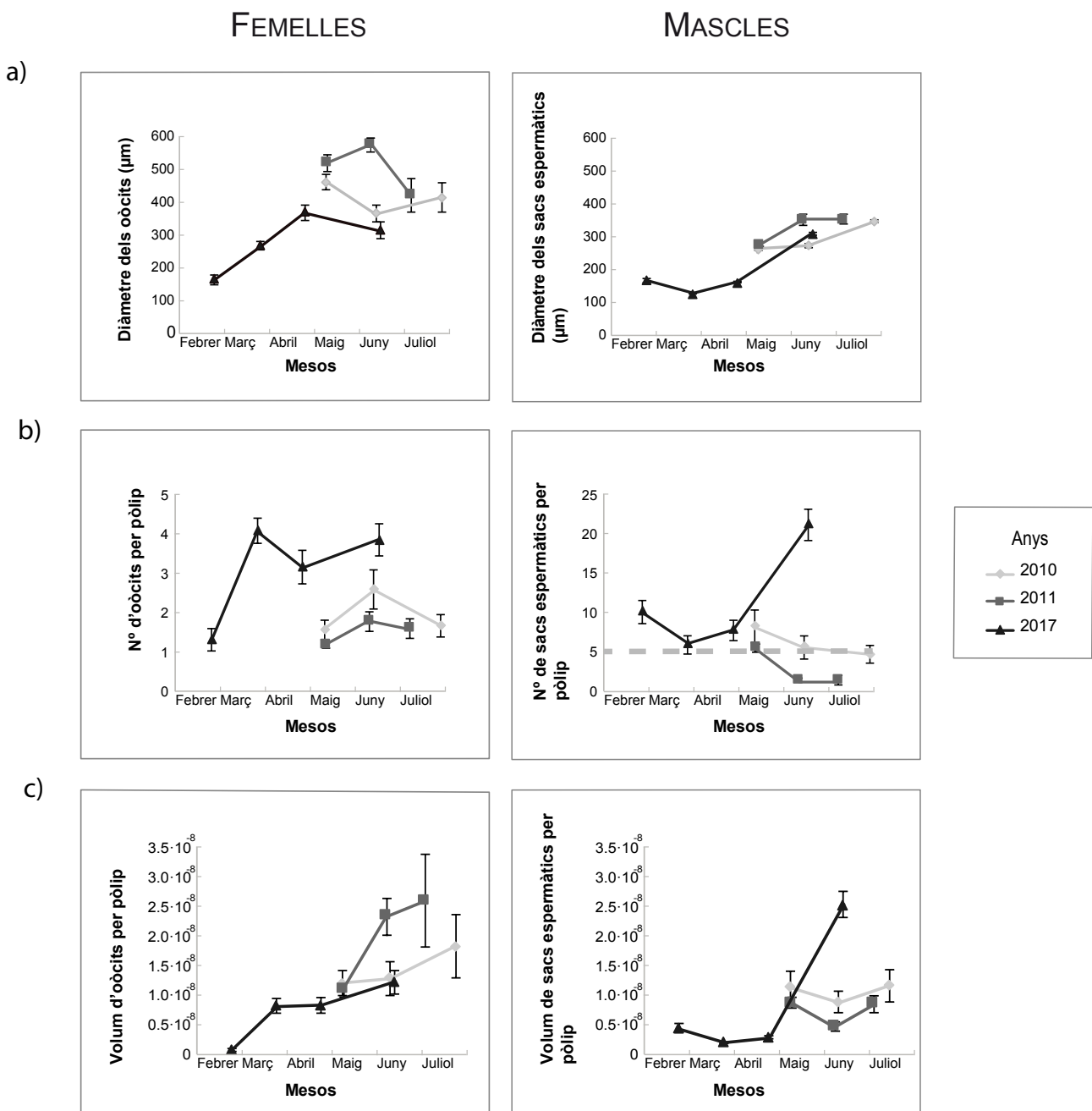


Figura 5: valors del diàmetre (a), número (b) i volum (c) dels productes sexual de femelles (f) i mascles (m) d'E. *singularis* en els anys 2010, 2011 i 2017.

Nombre d'oòcits de la cohort de l'any següent

En general, els oòcits que comencen el procés d'oogènesi d'un any per l'altre (Figura 6), han seguit una tendència d'augment. En el mes de maig, tot i no presentar diferències significatives amb cap dels altres dos anys, es pot veure com el 2017 ja ha sigut lleugerament superior al 2010 i 2011, que han partit de valors semblants. L'evolució dels oòcits de la cohort per l'any següent en el 2017 ha sigut d'augmentar molt i arribar al mes de juny amb valors molt superiors als altres dos anys (p -valor <0.0005), que han seguit tenint valors semblants.

COORT PER L'ANY SEGÜENT

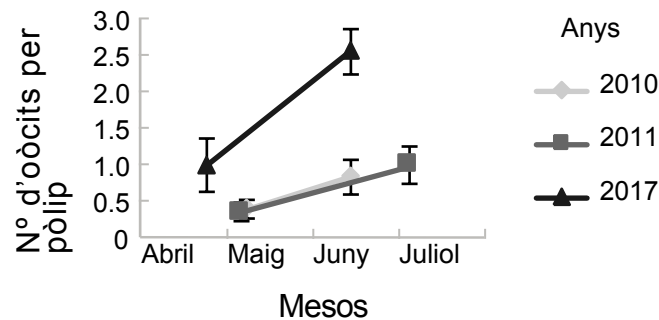


Figura 6: nombre d'oòcits de la cohort per l'any següent en els anys 2010, 2011 i 2017.

Distribució del producte sexual

Els canvis en la distribució del producte sexual en els tres anys d'aquest estudi evidencien l'augment de la producció d'oòcits i de sacs espermàtics de l'any 2017 en comparació a la dels anys 2010 i 2011 (Figura 7).

En comparar la distribució dels oòcits de finals d'abril de 2017 amb la de principis de maig de 2010 i 2011 es veu un augment del número de producte sexual femení de diàmetre petit (entre 100 i 300 μm) que correspon a la cohort que es prepara per a madurar el següent any. Per altra banda, els oòcits de mida gran (entre 400 i 800 μm) romanen en valors similars als dels altres dos anys. En comparar la distribució dels oòcits de principis de juny, s'observa que l'augment d'oòcits per la cohort de l'any següent al 2017 encara és més evident i que el número de producte sexual femení que madura pel mateix any és lleugerament inferior respecte als altres dos anys.

Pel que fa als mascles, en comparar la distribució de producte sexual de finals d'abril de 2017 amb la de principis de maig de 2010 i 2011 es veu un augment molt pronunciat del nombre de sacs espermàtics de mides petites (entre 100 i 200 μm) però una disminució del nombre de sacs espermàtics més grans (entre 300 i 400 μm). En comparar la distribució de producte sexual masculí de principis de juny, s'observa un augment en el nombre de sacs espermàtics de tots els diàmetres en el 2017 respecte als altres dos anys.

E. singularis

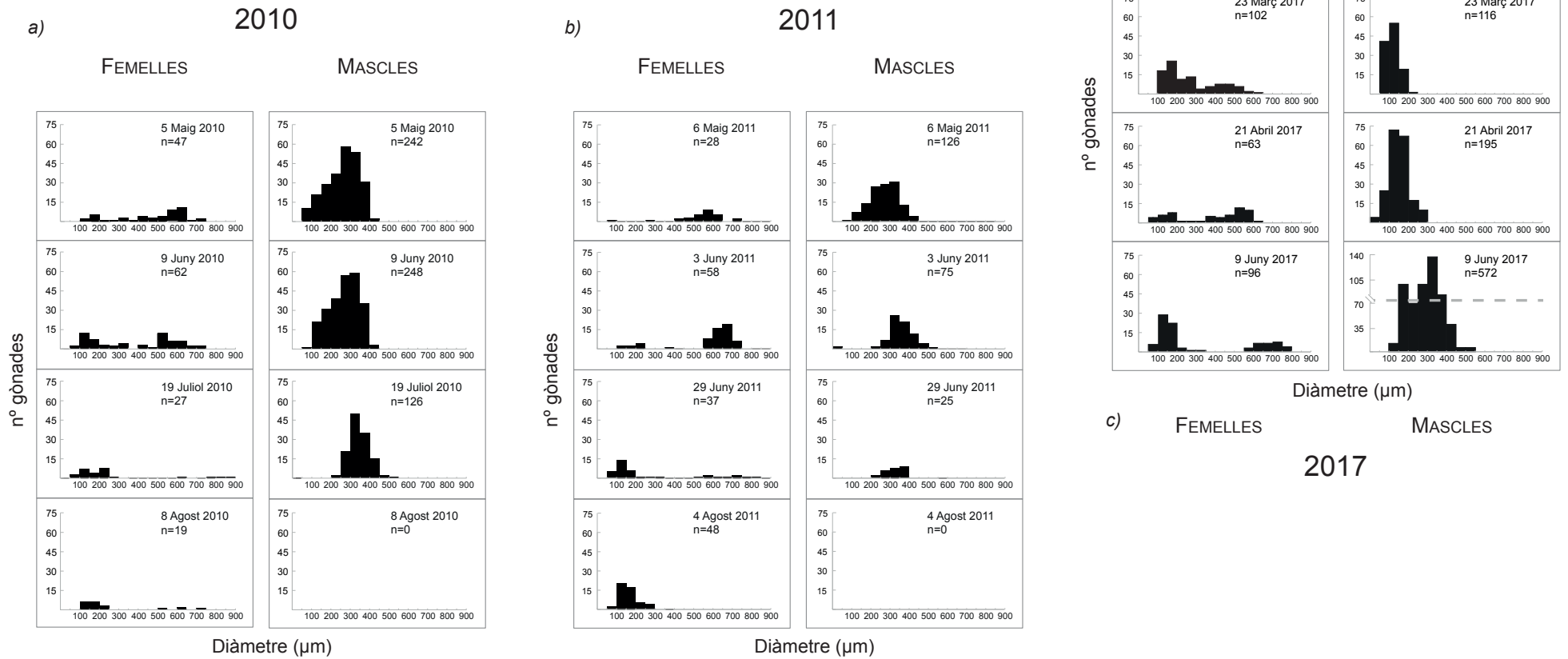


Figura 7: distribució del producte gonadal de femelles i mascles d'*E. singularis* en els anys 2010 (a), 2011 (b) i 2017 (c).

Discussió

En l'any 2017, no hi ha hagut un augment de nutrients estrictes sinó un avançament de la producció, de manera que el pic ha estat al mes de febrer en comptes de ser als mesos de març i abril com és habitual. En les figures dels resultats de temperatura i concentració de clorofil·la en l'aigua de mar superficial, es mostra com ambdós cicles estan avançats respecte als anys 2010 i 2011 que serveixen com a anys comparatius.

Els resultats han mostrat que el diàmetre dels oòcits és inferior en l'any 2017 respecte als anys 2010 i 2011, una resposta que se sol donar en episodis d'estrès per falta d'aliment (Gori et al. 2013). Al 2017 hi ha hagut un augment del nombre d'oòcits respecte als altres dos anys. En canvi, el volum d'oòcits es manté a nivells normals-baixos en el 2017 en comparació amb el 2010 i 2011 tot i presentar un número de producte gonadal superior, fet que vol dir que els oòcits produïts han estat de diàmetre petit, és a dir: oòcits de la cohort que el pòlip femení prepara per a que madurin l'any següent. En augmentar el nombre d'oòcits de mida petita, el volum no s'ha vist afectat.

En el cas dels sacs espermàtics, el diàmetre és lleugerament inferior al 2017 respecte al 2010 i al 2011 tot i que al juny s'apropa als valors dels altres anys. Al 2017 hi ha hagut un augment del nombre de sacs espermàtics respecte als altres dos anys, fet que ha provocat que els valors dels resultats de volum siguin molt superiors al 2017 en comparació amb els altres dos anys a causa de l'augment del número i el manteniment del diàmetre.

La diferència observada en la producció sexual es deu a dos factors principals: primer, que mascles i femelles han de fer una inversió diferent en la reproducció i segon, que mentre que el període d'espermatogènesi dura entre 4 i 5 mesos, el d'oogènesi en dura entre 13 i 14.

Els oòcits s'han d'investir energèticament, ja que és d'aquesta reserva de lípids d'on s'alimentarà la larva i és el que en condiciona la supervivència i la capacitat de dispersió. Les femelles produeixen la cohort per l'any següent a la primavera però a l'estiu passen un període de dejuni a causa de l'estratificació de les capes d'aigua durant el qual no tenen aliment. A la tardor l'aliment és d'origen detrític i per tant de baixa qualitat, de manera que només el poden aprofitar per mantenir les colònies adultes (Gori et al. 2013). Amb l'aflorament de març és quan, alhora que els mascles, tornen a invertir en reproducció.

En episodis d'alta disponibilitat de nutrients s'espera que les colònies femenines augmentin la mida dels oòcits i no el número d'aquests, ja que ve definit per l'any anterior (Gori et al. 2013). Tanmateix, els resultats en aquest estudi no concorden amb aquest supòsit. L'explicació és que en el període en què les femelles estan madurant la cohort pel mateix any i produint la cohort per l'any següent de forma simultània, hi ha dues tendències possibles d'inversió energètica quan hi ha un augment de nutrients: si l'augment d'aliment és discret, tendeixen a invertir-lo en la cohort del mateix any, de manera que investeixen els oòcits amb més quantitat lipídica i el seu diàmetre augmenta. Quan l'excés és major, tendeixen a invertir-lo en la cohort de l'any següent (Arai et al. 1993) de manera que el diàmetre roman igual i augmenta el nombre d'oòcits. Això té la següent explicació: *E. singularis* no pot augmentar el nombre d'oòcits del mateix any, ja que li ve condicionat per l'any anterior (Gori et al. 2013). A més, en ser un "internal brooder", el pòlip femení no és capaç de mantenir un nombre elevat d'oòcits de diàmetre gran, ja que no li cabrien i en el moment d'alliberar les larves hi hauria massa destrucció de teixit en la colònia mare (Gori et al. 2007). La reparació d'aquest teixit també provoca una despesa energètica important: la major part del cost energètic reproductiu és degut a la gametogènesi i alliberament de les larves i no tant a la transferència de lípids de la mare a la descendència (Viladrich 2015). Per tant, quan la colònia femenina vol aprofitar una quantitat molt gran d'aliment el que tendeix a fer és crear un nombre més elevat d'oòcits de la cohort per l'any següent perquè són oòcits en els quals no ha d'investir més el mateix any perquè no els alliberarà fins a l'any següent i és capaç de reabsorbir-los en cas

de necessitat per falta d'aliment o si no els pot mantenir. En canvi, els sacs espermàtics són proteics i no cal invertir-los energèticament, per tant la despesa dels mascles augmenta no en augmentar el diàmetre del producte sexual sinó en augmentar-ne el número: s'espera que la mida dels sacs espermàtics sigui independent de la condició nutricional de la colònia parental però que el número variï, ja que quan la colònia té més recursos, pot destinar més energia en el procés de reparació del teixit malmès en l'alliberació del producte sexual (Gori et al. 2013).

Els resultats obtinguts en les femelles mostren una resposta d'augment del producte sexual que el pòlip prepara per a l'any següent, fet que es pot deure al fet que l'augment de nutrients s'ha donat en el moment en què es comença a preparar la cohort per l'any següent. A més, en el moment de maduració dels oòcits (a partir del març) la concentració de clorofil·la en l'aigua del Cap de Creus al 2017 no és superior a la concentració del 2010 i 2011. Així doncs es pot pensar que un avançament del pic de nutrients afecta les colònies femenines d'*E. singularis* fent que augmentin el número d'oòcits de la cohort per l'any següent però no afecta al volum de la cohort del mateix any perquè en el moment de la maduració dels oòcits no hi ha més nutrients dels que hi solen haver en aquest moment del cicle en els anys amb afloraments normals.

Els resultats obtinguts en els mascles mostren un comportament molt similar al que mostren en els episodis d'alta productivitat on el nombre de sacs espermàtics produïts augmenta molt respecte als altres anys. Això pot ser degut a dos factors: 1) que l'aflorament es dona just al moment en què els mascles comencen l'espermatogènesi i per tant és just el moment en què defineix el nombre de sacs espermàtics. Si l'aflorament s'hagués donat més tard, cap al mes de juny, probablement el la resposta hagués estat un augment del diàmetre. 2) al fet que les colònies han emmagatzemat l'excés d'energia del pic de nutrients en el teixit vegetatiu en no poder-ho fer en el producte sexual, ja que el procés de gametogènesi és diferent en mascles i femelles i l'han invertit posteriorment en el moment de l'espermatogènesi augmentant el nombre de sacs espermàtics produïts. Malgrat aquest raonament, hauria calgut un estudi lipídic del teixit de les colònies masculines en l'inici i final de l'espermatogènesi per confirmar si hi havia més lípids de reserva de l'habitual en el teixit vegetatiu que hagin pogut suposar una inversió energètica superior a l'habitual. Comparar la diferència de lípids de reserva de l'inici i el final de l'espermatogènesi del 2017 amb el 2010 i 2011 hauria sigut una dada més per verificar si hi ha hagut un augment de l'energia invertida en la reproducció per part de les colònies masculines.

The advance of the upwelling from March to February in 2017 has had a significant effect in the gametogenesis of the gorgonian specie *E. singularis*, which has increased the number of oocytes and sperm sacs produced. This increase of the number of sexual product has turned into an increase of the total volume in the case of the males because the sperm sacs have a similar diameter among them. In the case of the females it has not been this way due to the simultaneous production of two cohorts: a new cohort that remains small and in-mature until the next year and one bigger cohort that matures that year and was generated the previous year. Therefore, the number of oocytes maturing on 2017 is determined by the oogenesis in 2016. The increase of the number of oocytes is in the next year's cohort, which are very small, and this is the reason why there is no increase in the oocyte volume per polyp.

For further research it could have been sampled tissue of the parental colonies in order to analyze the quantity and quality of its lipids. That would be useful to see if the advance of the upwelling had affected the adult colonies which occurs in the specie *C. rubrum* (Viladrich 2015). Keeping a track of the maturation process of the year's cohort in female colonies and the larval activity was a wish in 2018. It was not possible because in the scuba diving sampling campaigns a high mortality was observed due to the coverage of filamentous algae in this population and all the area around.

Referències

Allen, J.I., Somerfield, P.J., Siddorn, J. (2002). Primary and bacterial production in the Mediterranean Sea: a modelling study. *Journal of Marine Systems*, 33-34, p. 473-495. Recuperat de <http://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download;jsessionid=BAD3972E6F38314542EAC40C88E165F1?doi=10.1.1.460.3518&rep=rep1&type=pdf>

Arai, I., Kato, M., Heyward, A., Ikeda, Y., Iizuka, T., Maruyama, T. (1993). Lipid composition of positively buoyant eggs of reef building corals. *Coral Reefs*, 12(2), p. 71-75. DOI: 10.1007/BF00302104

Arai, T., Kato, M., Heyward, A., Ikeda, Y., Iizuka, T., Maruyama, T. (1993). Lipid composition of positively buoyant eggs of reef building corals. *Coral Reefs*, 12(2), p. 71-75. DOI:10.1007/BF00302104

Armstrong, A.F., Lessios, H.A. (2015). The evolution of larval developmental mode: insights from hybrids between species with obligately and facultatively planktotrophic larvae. *Evolution & Development*, 17(5), p.278-288. DOI: 10.1111/ede.12133

Ballesteros, E. (2006). Mediterranean coralligenous assemblages: A synthesis of present knowledge. *Oceanography and marine biology*, 44, p. 123-195. Recuperat de https://www.researchgate.net/publication/279900271_Mediterranean_coralligenous_assemblages_A_synthesis_of_present_knowledge

Ben-Rais-Lasram, F., Guilhaumon, F., Albouy, C., Somot, S., Thuiller, W., Mouillot, D. (2010). The Mediterranean Sea as a "cul-de-sac" for endemic fishes facing climate change. *Global Change Biology*, 16(12). DOI: 10.1111/j.1365-2486.2010.02224.x

Bianchi, C.N., Morri, C. (2000). Marine Biodiversity of the Mediterranean Sea: Situation, Problems and Prospects for Future Research. *Marine Pollution Bulletin*, 40(5), p. 367-376. DOI: [10.1016/S0025-326X\(00\)00027-8](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(00)00027-8)

Bianchi, C.N., Morri, C. (2000). Marine Biodiversity of the Mediterranean Sea: Situacion, Problems and Prospects for Future Research. *Marine Pollution Bulletin*, 40(5), p. 367-376. DOI: [10.1016/S0025-326X\(00\)00027-8](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(00)00027-8)

- Blondel, J., Aronson, J. (1999). *Biology and Wildlife of the Mediterranean Region*. New York: Oxford University Press.
- Borrel, P. (1995). La Mediterrània: El Mar Nostre. *Medi Ambient*, 51, p. 26-27.
- Branbilla, D. (1982). Seasonal variation of egg size and number in a *Daphnia pulex* population. *Hydrobiologia*, 97(3), p. 233-248. DOI: 10.1007/BF00007111
- Brey, T. (1995). Temperature and reproductive metabolism in macrobenthic populations. *Marine Ecology Progress Series*, 125, p. 87-93. Recuperat de <https://www.int-res.com/articles/meps/125/m125p087.pdf>
- Camacho-Mondragón, M.A., Arellano-Martínez, M., Ceballos-Vázquez, B.P. (2012). Particular features of gonadal maturation and size at first maturity in *Atrina maura* (Bivalvia: Pinnidae). *Scientia Marina*, 76(3), p. 539-548. DOI: 10.3989/scimar.03522.05A
- Callow, P. (1979). The cost of reproduction – a physiological approach. *Biological Reviews*, 54(1), p. 23-40. DOI: [10.1111/j.1469-185X.1979.tb00866.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1979.tb00866.x)
- Carr, M.E., Kearns, E.J. (2003). Production regimes in four Eastern Boundary Current systems. *Deep-Sea Research II*, 50, p. 3199-3221. DOI: 10.1016/j.dsr2.2003.07.015
- Cerrano, C., Bavestrello, G., Bianchi, N., Cattaneo-vietti, R., Bava, S., Morganti, C., Morri, C., Picco, P., Giampietro, S., Schiaparelli, S., Siccardi, A., Sponga, F. (2000). A catastrophic mass-mortality episode of gorgonians and other organisms in the Ligurian Sea (North-western Mediterranean), summer 1999. *Ecology Letters*, 3, p. 284-293. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2000.00152.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., Froglia, C., Galil, B.S., Gasol, J.M., Gertwagen, R., Gil, J., Guilhaumon, F., Kesner-Reyes, K., Kitsos, M., Kougiouras, A., Lampadariou, N., Laxamana, E., López-Fé de la Cuadra, C.M., Lotze, H.K., Martin, D., Mouillot, D., Oro, D., Raicevich, S., Rius-Barile, J., Saiz-Salinas, J.I., San Vicente, C., Somot, S., Templado, J., Turon, X., Vafidis, D., Villanueva, R., Voultsiadou, E. (2010). The Biodiversity of the Mediterranean Sea: Estimates, Patterns, and Threats. *PLoS ONE*, 5(8): e11842 DOI: 10.1371/journal.pone.0011842

Coma, R., Gili, J.M., Zabala, M., Riera, T. (1994). Feeding and prey capture cycles in the aposymbiotic gorgonian *Paramuricea clavata*. *Marine Ecology Progress Series*, 115, p. 257-270.

Coma, R., Linares, C., Ribes, M., Diaz, D., Garrabou, J., Ballesteros, E. (2006). Consequences of a mass mortality in populations of *Eunicella singularis* (Cnidaria: Octocorallia) in Menorca (NW Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series*, 327, p. 51-60. DOI:10.3354/meps327051

Coma, R., Ribes, M. (2003). Seasonal energetic constraints in Mediterranean benthic suspension feeders: effects at different levels of ecological organization. *Oikos*, 101, p. 205-215. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2003.12028.x

Coma, R., Ribes, M., Zabala, M., Gili, J.M. (1995). Reproduction and cycle of gonadal development in the Mediterranean gorgonian *Paramuricea clavata*. *Marine Ecology Progress Series*, 117, p. 173-183. DOI: 10.3354/meps117173

Copernicus: marine environment monitoring service. (2019). *Ocean products*. Recuperat de <http://marine.copernicus.eu/services-portfolio/access-to-products/>

Dayton, P.K., Thrush, S.F., Agardy, M.T., Hofman, R.J. (1995). Environmental effects of marine fishing. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 5, p. 205-232. DOI:10.1002/aqc.3270050305

Fautin, D.G. (2002). Reproduction of Cnidaria. *Canadian Journal of Zoology*, 80, p. 1735-1754. DOI: 10.1139/Z02-133

Flanders Marine Institute. (2018). *WoRM: World Register of Marine Species*. Recuperat de <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=125365>

Garrabou, J., Coma, R., Bensoussan, N., Bally, M., Chevaldonné, P., Ciglianos, M., Díaz, D., Harmelin, J.G., Cambi, M.C., Kersting, D.K., Ledoux, J.B., Lejeusne, C., Linares, C., Marschal, C., Pérez, T., Ribes, M., Romano, J.C., Serrano, E., Teixidó, N., Torrents, O., Zabala, I., Jon, M., Zuberer, F., Cerrano, C. (2009). Mass mortality in Northwestern Mediterranean rocky benthic communities: effects of 2003 heat wave. *Global Change Biology*, 15(5), p. 1090-1103. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2008.01823.x

Garrabou, J., Coma, R., Chevaldonné, P., Cigliano, M., Diaz, D., Harmelin, J.G., Gambi, M.C., Kersitng, D.K., Lejeune, C., Linares, C., Marschal, C., Pérez, T., Ribes, M., Romano, J.C., Teixido, N., Serrano, E., Torrents, O., Zabala, M., Zuberer, F., Cerrano, C.A. (2009). Mass mortality in NW Mediterranean rocky benthic communities: effects of the 2003 heat wave. *Global Change Biology*, 15, p. 1090-1103. DOI: [10.1111/j.1365-2486.2008.01787](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01787)

Garrabou, J., Harmelin, J.G. (2002). A 20-years study on life-history traits of a harvested long-lived temperate coral in the NW Mediterranean: insights into conservation and management needs. *Journal of Animal Ecology*, 71 (6), p. 966-978. DOI:10.1046/j.1365-2656.2002.00661.x

Garrabou, J., Perez, T., Sartoretto, S., Harmelin, J.G. (2001). Mass mortality event in red coral *Corallium rubrum* populations in the Provence region (France, NW Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series*, 217, p. 263-272. DOI: 10.3354/meps217263

Gili, J.M., Coma, R. (1998). Benthic suspension feeders: their paramount role in littoral marine food webs. *Trends in Ecology & Evolution*, 13 (8), p. 316-321. DOI: 10.1016/S0169-5347(98)01365-2

Gili, J.M., Ros, J. (1985). Study and cartography of the benthic communities of Medes Islands (NE Spain). *Marine Ecology*, 6 (3), p. 219-238. DOI: 10.1111/j.1439-0485.1985.tb00323.x

Giessel, J.T. (1976). Reproductive Strategies as Adaptations to Life in Temporally Heterogeneous Environments. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 7, p. 57-79. Recuperat de https://www.jstor.org/stable/2096861?seq=1#page_scan_tab_contents

Gori, A. (2011). The ecology of deep sublittoral populations of Mediterranean gorgonians. (Tesi doctoral no publicada). Universitat de Barcelona, Barcelona.

Gori, A., Rossi, S., Berganzo, E., Pretus, J.L., Dale, M.R.T., Gili, J.M. (2011). Spatial distribution patterns of the gorgonians *Eunicella singularis*, *Paramuricea clavata*, and *Leptogorgia sarmentosa* (Cape of Creus, Northwestern Mediterranean Sea). *Marine Biology*, 158, p. 143-158. DOI: 10.1007/s00227-010-1548-8

Gori, A., Bramanti, L., López-González, P., Thoma, J.N., Gili, J.M., Grinyó, J., Uceira, V., Rossi, S. (2012). Characterization of the zooxanthellate and azooxanthellate morphotypes of the Mediterranean gorgonian *Eunicella singularis*. *Marine Biology*, 159, p. 1485-1496. DOI: 10.1007/s00227-012-1928-3

Gori, A., Linares, C., Rossi, S., Coma, R., Gili, J.M. (2007). Spatial variability in reproductive cycle of the gorgonians *Paramuricea clavata* and *Eunicella singularis* (Anthozoa, Octocorallia) in the Western Mediterranean Sea. *Marine Biology*, 151, p. 1571-1584. DOI: 10.1007/s00227-006-0595-7

Gori, A., Linares, C., Viladrich, N., Clavero, A., Orejas, C., Fiorillo, I., Ambroso, S., Gili, J.M., Rossi, S. (2013). Effects of food availability on the sexual reproduction and biochemical composition of the Mediterranean gorgonian *Paramuricea clavata*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 444, p. 38-45. DOI: 10.1016/j.jembe.2013.03.009

Gray, J.S. (1997). Marine biodiversity: patterns, threats and conservation needs. *Biodiversity and Conservation*, 6, p. 153-175. DOI: 10.1023/A:1018335901847

Grinyó, J., Gori, A., Ambroso, S., Purroy, A., Calatayud, C., Dominguez-Carrió, C., Coppari, M., Lo Ianco, C., López-González, P.J., Gili, J.M. (2016). Diversity, distribution and population size structure of deep Mediterranean gorgonian assemblages (Menorca Channel, Western Mediterranean Sea). *Progress in Oceanography*, 145, p. 42-56. DOI: 10.1016/j.pocean.2016.05.001

Grottoli, A.G., Rodrigues, L.J., Palardy, J.E. (2006). Heterotrophic plasticity and resilience in bleached corals. *Nature*, 440, p. 1186-1189. DOI: 10.1038/nature04565

Guizien, K., Bronchier, T., Duchêne, J.C., Koh, B.S., Marsaleix, P. (2006). Dispersal of *Owenia fusiformis* larvae by wind-driven currents: Turbulence, swimming behaviour and mortality in a three-dimensional stochastic model. *Marine Ecology Progress Series*, 311, p. 47-66. DOI: 10.3354/meps311047

Hart, M.W., Marko, P.B. (2010). It's About Time: Divergence, Demography, and the Evolution of Developmental Modes in Marine Invertebrates. *Integrative and Comparative Biology*, 50(4), p. 643-661. DOI: [10.1093/icb/icq068](https://doi.org/10.1093/icb/icq068)

Hofrichter, R. (2004a). El Mar Mediterráneo, fauna, flora, ecología: Parte general. Vol. I. Barcelona: Omega.

Hofrichter, R. (2004b). El Mar Mediterráneo, fauna, flora, ecología: Guía sistemática y de identificación; Procariotas, protistas, hongos, algas, animales (hasta Nemertea). Vol. II/1, Barcelona: Omega.

Imbs, A.B. (2013). Fatty Acids and Other Lipids of Corals: Composition, Distribution, and Biosynthesis. *Russian Journal of Marine Biology*, 39(3), p. 153-168. DOI: 10.1134/S1063074013030061

Jablonski, D., Lutz, R. (1983). Larval ecology of marine benthic invertebrates: paleobiological implications. *Biological Reviews*, 58, p. 21-89. Recuperat de <http://geosci.uchicago.edu/pdfs/jablonski/JablonskiLutz83LarvelEcolBiolRev.pdf>

Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. En Samson F.B., Knopf, F.L. (ed.), *Ecosystem Management, Selected Readings* (p. 130-147). New York: Springer

Kelaher, B.P., Castilla, J.C. (2005). Habitat characteristics influence macrofaunal communities in coralline turf more than mesoscale coastal upwelling on the coast of Northern Chile. *Science Direct*, 63, p.155-165. DOI: 10.1016/j.ecss.2004.10.017

Kunz, T.H., Orrell, K. (2004). Energy Costs of Reproduction. *Encyclopedia of Energy*, 5, p. 423-442. Recuperat de <http://www.bu.edu/cecb/files/2009/08/kunzorrell2004.pdf>

Linares, C., Coma, R., Diaz, D., Zabala, M., Hereu, B., Dantart, L. (2005). Immediate and delayed effects of a mass mortality event on gorgonian population dynamics and benthic community structure in the NW Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 305, p. 127-137. Recuperat de https://www.researchgate.net/publication/237842051_Immediate_and_delayed_effects_of_a_mass_mortality_event_on_gorgonian_dynamics_and_benthic_community_structure_in_the_NW_Mediterranean_Sea

Linares, C., Doak, D.F. (2010). Forecasting the combined effects of disparate disturbances on the persistence of long-lived gorgonians: a case study of *Paramuricea clavata*. *Marine Ecology Progress Series*, 402, p. 59-68. DOI: 10.3354/meps08437

Margalef, R. (1986). *Ecología* (4a ed.). Barcelona: Planeta.

Martinez-Quintana, A., Bramanti, L., Viladrich, N., Rossi, S., Guizien, K. (2014). Quantification of larval traits driving connectivity: the case of *Corallium rubrum* (L.1758). *Marine Biology*, 162(2), p. 309-318. DOI: 10.1007/s00227-014-2599-z

McMeans, B.C., Rooney, N., Arts, M.T., Fisk, A.T. (2013). Food web structure of coastal Arctic marine ecosystem and implications for stability. *Marine Ecology Progress Series*, 482, p. 17-28. DOI:[10.3354/meps10278](https://doi.org/10.3354/meps10278)

Menge, B.A. (1992). Community Regulation: Under What Conditions Are Bottom-Up Factors Important on Rocky Shores? *Ecology*, 73(3), p. 755-765. DOI: 10.2307/1940155

Mitchell, N.D., Dardeau, M.R., Schroeder, W.W., Benke, A.C. (1992). Secondary production of gorgonian corals in the northern Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series*, 87, p. 275-281. DOI: 10.3354/meps087275

Moon, J.Y., Lee, K., Tanhua, T., Kress, N., Kim, I.N. (2016). Temporal nutrient dynamics in the Mediterranean Sea in response to anthropogenic inputs. *Geophysical Research Letters*, 43, p. 5243-5251. DOI:10.1002/2016GL068788

Muller-Parker, G., Davy, S.K. (2005). Temperate and tropical algal-sea anemone symbiosis. *Invertebrate Biology*, 120(2), p. 104-123. DOI: 10.1111/j.1744-7410.2001.tb00115.x

Muscatine, L., Falkowski, P.G., Porter, J.W., Dubinsky, Z., Smith D.C. (1984). Fate of photosynthetic fixed carbon in light and shade-adapted colonies of the symbiotic coral *Stylophora pistillata*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 222, p. 181-202. DOI: 10.1098/rspb.1984.0058

Muscatine, L., McCloskey, L.R., Marian, R.E. (1981). Estimating the daily contribution of carbon from zooxanthellae to coral animal respiration. *Limnology and Oceanography*, 26(4), p. 601-611. DOI: 10.4319/lo.1981.26.4.0601

National Aeronautics and Space Administration (NASA). (2019). *Ocean Color: Data Processing*. Recuperat de <https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/l3/>

National Geographic. (2018). *Climate 101: Oceans*. Recuperat de <https://www.nationalgeographic.com/environment/habitats/ocean/?user.testname=lazyloading:1>

National Ocean and Atmospheric Administration (NOAA). (2018a). *How many oceans are there?* Recuperat de <https://oceanservice.noaa.gov/facts/howmanyoceans.html>

National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA). (2018b). *What is upwelling?* Recuperat de <https://oceanservice.noaa.gov/facts/upwelling.html>

Navia, A.F., Cruz-Escalona, V.H., Giraldo, A., Barausse, A. (2016). The structure of a marine tropical food web, and its implications for ecosystem-based fisheries management. *Ecological Modelling*, 328, p. 23-33. DOI:[10.1016/j.ecolmodel.2016.02.009](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.02.009)

Nielsen, K.J., Navarrete, S.A. (2004). Mesoscale regulation comes from the bottom-up: Intertidal interactions between consumers and upwelling. *Ecology Letters*, 7(1), p. 31-41. DOI: [10.1046/j.1461-0248.2003.00542.x](https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00542.x)

Oliver, J., Babcock, R. (1992). Aspects of the Fertilization Ecology of Broadcast Spawning Dilution Effects and in situ Measurements of Fertilization. *Biological Bulletin*, 183(3), p. 409-417. DOI: [10.2307/1542017](https://doi.org/10.2307/1542017)

Palumbi, S.R. (1994). Genetic divergence, reproductive isolation, and marine speciation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 25, p. 547-574. DOI: [0066-4162/94/1120-0547505.00](https://doi.org/10.1086/416294)

Pechenik, J.A. (1990). Delayed metamorphosis by larvae of benthic marine invertebrates: Does it occur? Is there a price to pay? *Ophelia*, 32(1-2), p.63-94. DOI: [10.1080/00785236.1990.10422025](https://doi.org/10.1080/00785236.1990.10422025)

Picciano, M., Ferrier-Pagès, C. (2007). Ingestion of pico- and nanoplankton by the Mediterranean red coral *Corallium rubrum*. *Marine Biology*, 150, p. 773-782. DOI: [10.1007/s00227-006-0415-0](https://doi.org/10.1007/s00227-006-0415-0)

Powley, H.R., Van Cappellen, P., Krom, M.D. (2017). Nutrient Cycling in the Mediterranean Sea: The Key to Understanding How the Unique Marine Ecosystem Functions and Responds to Anthropogenic Pressures. En B. Furest-Bjelis (ed.), *Mediterranean Identities - Environment, Society, Culture*. (p. 47-77). DOI: [10.5772/intechopen.70878](https://doi.org/10.5772/intechopen.70878)

Qian, P.Y., Chia, F.S. (1992). Effects of diet type on the demographics of *Capitella* sp. (Annelida: Polychaeta): lecithotrophic development vs. planktotrophic development. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 157(2), p. 159-179. DOI: [10.1016/0022-0981\(92\)90160-C](https://doi.org/10.1016/0022-0981(92)90160-C)

Romero, J. (2007). El Mediterrani, compendi de la interacció home-medi. En Àvila, A., Terradas, J.(ed), *Aula d'ecologia: Cicle de conferències 2006*. (p. 57-63). Barcelona: Universitat Autònoma de Barcelona servei de publicacions Bellaterra.

Reddin, C.J., Docmac, F., O'Connor, N.E., Bothwell, J.H., Harrod, C. (2015). Coastal Upwelling Drives Intertidal Assemblage Structure and Trophic Ecology. *PLoS One*, 10(7), e0130789. DOI: [10.1371/journal.pone.0130789](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130789)

Ribes, M., Coma, R., Gili, J.M. (1999). Heterogeneous feeding in benthic suspension feeders: the natural diet and grazing rate of the temperate gorgonian *Paramuricea clavata* (Cnidaria: Octocorallia) over a year cycle. *Marine Ecology Progress Series*, 183, p. 125-137. Recuperat de <https://www.int-res.com/articles/meps/183/m183p125.pdf>

Ribes, M., Coma, R., Rossi, S., (2003). Natural feeding of the temperate asymbiotic octocoral-gorgonian *Leptogorgia sarmentosa* (Cnidaria: Octocorallia). *Marine Ecology Progress Series*, 254, p. 141-150. DOI: [10.3354/meps254141](https://doi.org/10.3354/meps254141)

Ribes, M., Coma, R., Rossi, S., Micheli, M. (2007). Cycle of gonadal development in *Eunicella singularis* (Cnidaria: Octocorallia): trends in sexual reproduction in gorgonians. *Invertebrate Biology*, 126(4), p. 307-317. DOI: [10.1111/j.1744-7410.2007.00101.x](https://doi.org/10.1111/j.1744-7410.2007.00101.x)

Richmond, R.H. (1987). Energetic relationship and biogeographical differences among fecundity, growth and reproduction in the reef coral *Pocillopora damicornis*. *Bulletin of Marine Science*, 41(2), p. 594-604. Recuperat de https://www.researchgate.net/profile/Robert_Richmond4/publication/279701025_Energetic_Relationships_and_Biogeographical_Differences_among_Fecundity_Growth_and_Reproduction_in_the_Reef_Coral_Pocillopora_Damicornis/links/56b8c68f08ae60602d75528e/Energetic-Relationships-and-Biogeographical-Differences-among-Fecundity-Growth-and-Reproduction-in-the-Reef-Coral-Pocillopora-Damicornis.pdf

Rossi, S., Ribes, M., Coma, R., Gili, J.M. (2004). Temporal variability in zooplankton prey capture rate of the passive suspension feeder *Leptogorgia sarmentosa* (Cnidaria: Octocorallia), a case study. *Marine Biology*, 144, p. 89-99. DOI: [10.1007/s00227-003-1168-7](https://doi.org/10.1007/s00227-003-1168-7)

Santangelo, G., Bramanti, L., Iannelli, M. (2007). Population dynamics and conservation biology of the over-exploited Mediterranean red coral. *Journal of Theoretical Biology*, 244, p. 416-423. DOI:[10.1016/j.jtbi.2006.08.027](https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2006.08.027)

Santangelo, G., Maggi, E., Bramanti, L., Bongiorno, L. (2004). Demography of the over-exploited Mediterranean red coral (*Corallium rubrum* L.1758). *Scientia Marina*, 68, p. 199-204. Recuperat de <https://www.researchgate.net/publication/227858789> Demography of the overexploited Mediterranean red coral *Corallium rubrum* L 1758

Shaltout, M., Omstedt, A. (2015). Modeling the water and heat balances of the Mediterranean Sea using a two-basin model and available meteorological, hydrological, and ocean data. *Oceanologia*, 57(2), p. 116-131. DOI: [10.1016/j.oceano.2014.11.001](https://doi.org/10.1016/j.oceano.2014.11.001)

Stearns, S.C. (1992). *The Evolution of Life Histories*. New York: Oxford University Press.

Tapia, F.J., Navarrete, S.A., Castillo, M., Menge, B.A., Castilla, J.C., Largier, J., Wieters, E.A., Broitman, B.L., Barth, J.A. (2009). Thermal indices of upwelling effects on inner-shelf habitats. *Progress in Oceanography*, 83, p. 278-287. DOI: [10.1016/j.pocean.2009.07.035](https://doi.org/10.1016/j.pocean.2009.07.035)

Thorson, G. (1950). Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological reviews Cambridge Philosophical Society*, 25(1), p.1-45 . DOI: [10.1111/j.1469-185X.1950.tb00585.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1950.tb00585.x)

Tremblay, P., Grover, R., Maguer, J.F., Hoogenboom, M. , Ferrier-Pagès, C. (2014). Carbon translocation from symbiont to host depends on irradiance and food availability in the tropical coral *Stylophora pistillata*. *Coral Reefs*, 33(1), p. 1-13. DOI: [10.1007/s00338-013-1100-7](https://doi.org/10.1007/s00338-013-1100-7)

Tsounis, G., Rossi, S., Laudien, J., Bramanti, L., Fernández, N., Gili, J.M., Arntz, W. (2006). Diet and seasonal prey capture rate in the Mediterranean red coral (*Corallium rubrum* L.). *Marine Biology*, 149, p. 313-325.

Tsounis, G., Rossi, S., Aranguren, M., Gili, J.M., Arntz, W. (2006). Effects of spatial variability and colony size on the reproductive output and gonadal development cycle of the Mediterranean red coral (*Corallium rubrum* L.). *Marine Biology*, 148, p. 513-527. DOI: [10.1007/s00227-005-0100-8](https://doi.org/10.1007/s00227-005-0100-8)

Viladrich, N. (2015). Study of environmental and biological factors that affect larval survival in sessile coastal marine organisms. (Tesi doctoral no publicada). Universitat Autònoma de Barcelona, Barcelona

Weinberg, S., Weinberg, F. (1979). The life cycle of a gorgonian *Eunicella singularis* (Esper, 1794). *Bijdr Dierk*, 48, p. 127–140.

Wendt, P.H., Van Dolah, R.F., O'Rourke, C.B. (1985). A comparative study of the invertebrate macrofauna associated with seven sponge and coral species collected from the South Atlantic Bight. *The Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society*, 101(3), p. 187-203. Recuperat de <http://www.jstor.org/stable/24333501>