

Les comunitats marines dominades per animals sèssils

Josep-Maria Gili, Janire Salazar, Begoña Vendrell-Simón i Stefano Ambroso

Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC)

Correspondència: Josep-Maria Gili, Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC), Passeig Marítim de la Barceloneta, 37-49. 08003 Barcelona. Adreça electrònica: gili@icm.csic.es.

DOI: 10.2436/20.1501.02.188

ISSN (ed. impresa): 0212-3037

ISSN (ed. digital): 2013-9802

<http://revistes.iec.cat/index.php/TSCB>

Rebut: 11/06/2019

Acceptat: 09/09/2019

Resum

En els darrers anys s'ha fet evident el paper primordial dels organismes marins sèssils en els processos de transferència d'energia en els ecosistemes litorals i de plataforma. Molts dels coneguts com a suspensívors bentònics entren com a font alimentària la «fracció fina» de la matèria en suspensió o microplàncton, i això podria ser important per entendre l'èxit d'aquests organismes en diverses localitzacions del planeta. A causa de la seva gran abundància, les comunitats de suspensívors capturen elevades quantitats de partícules i poden regular directament la producció primària, regulant alhora indirectament la producció secundària a les cadenes alimentàries del litoral i de plataforma.

Aquest article se centra principalment a revisar la informació disponible relacionada amb les funcions que realitzen els suspensívors bentònics a les comunitats litorals i de plataforma, i en destaca la rellevància ecològica.

Paraules clau: suspensívor, bentònic, sèssil, sèston, transferència d'energia.

Marine communities dominated by sessile animals

Summary

In recent years, the role of marine sessile organisms in the energy transfer processes in coastal ecosystems and the continental shelf has become evident. Many of those known as benthic suspension feeders use the "fine fraction" of matter in suspension or microplankton as a food source and this could be important for an understanding of these organisms' success in various locations on the planet. Because of their great abundance, suspension feeder communities capture large amounts of particles and can regulate primary production directly, while indirectly regulating secondary production in the food chains of the coastline and the continental shelf. This paper reviews the available information on the functions performed by benthic suspension feeders in the coastal and platform communities, emphasizing their ecological importance.

Keywords: suspension feeder, benthic, sessile, seston, energy transfer.

1. De què estem parlant?

La matèria orgànica entra als oceans a través de productors primaris i de les aportacions fluvials, que juntament amb els productes de l'activitat biològica d'aquells generen l'aliment disponible més abundant per als organismes heteròtrofs a l'oceà: el sèston. Les propietats físiques de l'aigua de mar permeten que les partícules i molts organismes vius es mantinguin en suspensió i creen així un nínxol ecològic per a una estratègia tròfica que no es produeix a la terra: els suspensívors (Jørgensen, 1990). En la columna d'aigua hi predominen petites partícules i cèl·lules que proporcionen aliment per a consumidors primaris i substrat per a bacteris. Els suspensívors bentònics, és a dir les espècies bentòniques que es nodreixen de l'aliment en suspensió, són comuns en tots els hàbitats marins, des de fons litorals de sorra fins a fons de fang profunds i són també el principal component animal de les comunitats marines en substrats durs.

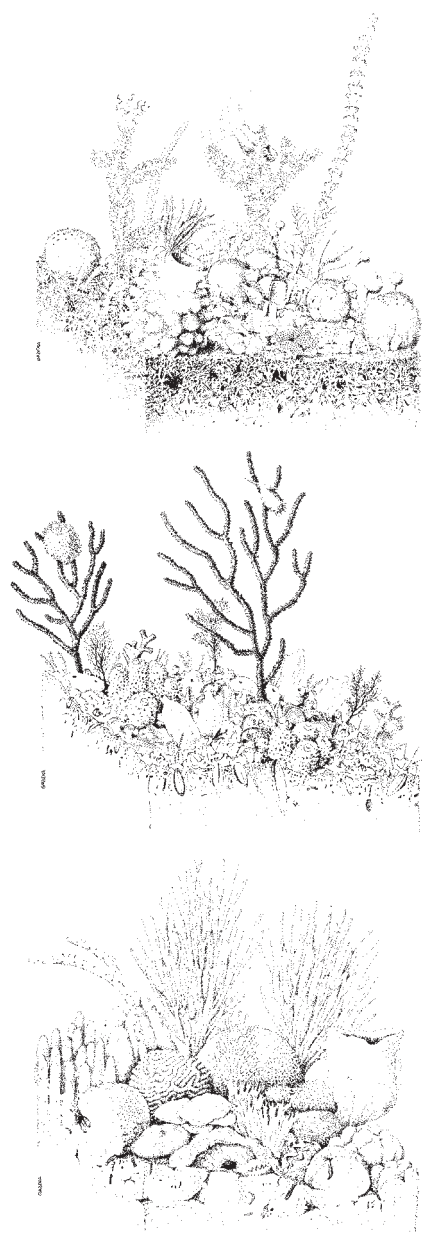
L'alimentació dels suspensívors bentònics pot tenir un impacte pronunciat sobre el pasturatge de fitoplàncton a moltes zones marines on les taxes de filtració de la població són nor-

malment de 1-10 m³ per m² de comunitat, o més, corresponents a un volum que pot ser diverses vegades el de la columna d'aigua (Ostroumov, 2005). La comprensió de la dieta natural d'algunes espècies i de com aquesta dieta varia, tant amb els canvis en la disponibilitat de la columna d'aigua com amb els canvis en les condicions hidrodinàmiques, suggereix que aquestes comunitats bentòniques poden tenir un paper regulador important en l'ecosistema (Gili i Coma, 1998).

Moltes comunitats bentòniques són riques en espècies i taxonòmicament molt diverses. Alguns estudis mostren que a diverses regions del planeta el bentos està representat principalment per una biomassa extraordinàriament gran d'esponges i cnidaris, acompanyada d'altres contribucions menors com ara equinoderms, tunicats i briozous (Gili *et al.*, 2001). Aquests grups, principalment els suspensívors bentònics, presenten adaptacions a les condicions ambientals particulars de les regions de plataforma i talús (Ambroso *et al.*, 2017). Aquestes comunitats són molt estructurades, amb una alta diversitat funcional (com per exemple ser formadores d'hàbitat i fer la funció de viver o *nur-*

sery, entre d'altres) i un grau considerable d'heterogeneïtat (*patchiness*) en la composició d'espècies a escales espacials petites o intermèdies (Grinyó *et al.*, 2016) (vegeu la figura 1).

A continuació, es presentaran alguns arguments per entendre l'èxit ecològic de les comunitats de suspensívors bentònics, basats en les troballes en ecosistemes temperats, tropicals i antàrtics. Amb aquesta finalitat, es posarà l'accent en els aspectes relacionats amb l'ecologia tròfica i les condicions ambientals que faciliten els processos de transferència d'energia entre els sistemes de columna d'aigua i el bentos. En particular, es volen adreçar les qüestions següents: la formació de matèria orgànica a la columna d'aigua és significativa per als suspensívors?, què sabem del destí d'aquest material orgànic i del que està disponible a les aigües costaneres o als fons marins?, quins processos ambientals són responsables de la disponibilitat d'aliments per als organismes bentònics (transport vertical, resuspensió o advecció lateral)? i fins a quin punt l'abundància i l'heterogeneïtat de les comunitats de suspensívors és conseqüència dels factors biològics i ambientals?

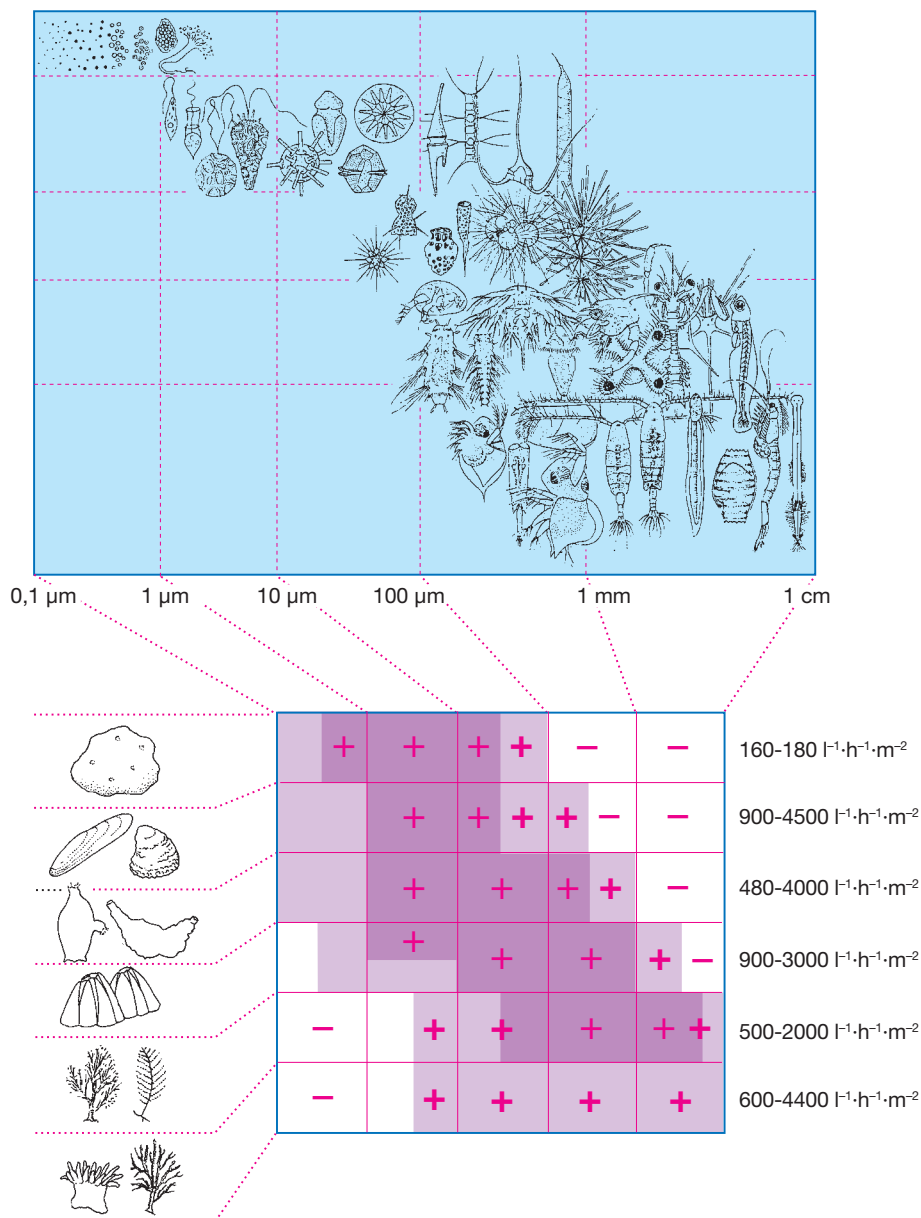


↑ Figura 1. Representació gràfica de tres comunitats dominades per suspensívors bentònics en indrets on estan molt desenvolupades: Antàrtic, Mediterrani i Carib. Dibuix de Jordi Corbera.

2. Els suspensívors bentònics com una estratègia eficient

En general, es pot dir que els suspensívors bentònics han aconseguit un èxit ecològic excepcional, basat presumiblement en dues característiques: el baix cost i l'alta eficiència dels mecanismes de captura d'aliments (Shimeta i Jumars, 1991).

En el marc d'una teoria òptima sobre l'alimentació, les espècies que gasten quantitats baixes d'energia en la recerca d'aliment tenen un gran èxit ecològic (Coma *et al.*, 2000). Cal



↑ Figura 2. Diagrama de la mida i diversitat de preses que capturen els diferents grups de suspensívors sèssils. A la gràfica inferior, de dalt a baix: esponges, molluscs bivalves, ascidis, crustacis balànids, hidrozous, antozous. Unitats: individus per litre per hora que circula per un m² de la comunitat. Figura original de R. Riedl, 1966, modificada per Jordi Corbera.

plantejar-se tres aspectes per postular que els suspensívors bentònics es troben entre els organismes amb una estratègia òptima en el context marí. En primer lloc, el cost energètic per capturar l'aliment és pràcticament nul en els suspensívors anomenats passius, ja que s'estima que representa al voltant del 4% de la demanda total d'energia d'aquests organismes (Riisgård i Larsen, 2010). En segon lloc, es tracta d'organismes omnívors que pràcticament només seleccionen per la mida de la presa o de les estructures de captura (tentacles,

filtres, òsculs, etc.) dels animals que depenen del flux per nodrir-se (Hughes 1980). Tercer, la majoria d'invertebrats bentònics han de desenvolupar un enfocament diferent al dels consumidors vàgils (que es poden moure lliurement) per optimitzar la captura d'aliment i tenir èxit en el mateix entorn.

Les dietes no selectives semblen ser l'estratègia més adequada per als suspensívors litorals (Ros i Gili, 2015). Fabricius *et al.* (1995) trobaren que el fitoplàncton i la matèria orgànica particulada podien tenir un paper extrema-

ment important en l'alimentació dels suspensívors. També s'observà una àmplia i variada dieta en altres grups de suspensívors bentònics com ara les sponges, ascídies i hidrozous (Morganti *et al.*, 2017) (vegeu la figura 2).

Els suspensívors presenten, per tant, una dieta més variada del que es creia, i fins i tot es disposa d'exemples en què les espècies podrien canviar la seva dieta davant de canvis ambientals (Fabricius *et al.*, 1995). Aquesta plasticitat tròfica s'observa també en un canvi estacional de la mida de les preses, com s'ha constatat per exemple en diverses espècies de crinoideus del mar Roig o ascídies a la Mediterrània (Rutman i Fishelson, 1969).

3. Sèston ergo partícules

Les partícules i les cèl·lules molt petites dominen les comunitats de la columna d'aigua (Brown *et al.*, 2004). Moltes partícules orgàniques són colonitzades per microorganismes que posteriorment proporcionen aliment de gran qualitat nutritiva. Les comunitats microbianes són el principal contribuent a les comunitats de plàncton pelàgic en termes de biomassa i de producció (Platt *et al.*, 1983). A conseqüència d'aquesta rellevància, s'ha dut a terme una important investigació per estudiar la dinàmica d'aquestes comunitats de plàncton en la columna d'aigua i les seves interaccions tròfiques amb altres grups (Azam *et al.*, 1983). Els microorganismes associats a les partícules, junt amb aquestes, són una font fonamental en la dieta dels organismes suspensívors bentònics. A més, la major part de la producció primària dels vegetals (fitoplàncton, microalgues i plantes vasculars) no és consumida pels herbívors sinó que va cap a la cadena alimentària del detritus (Fuhrman i Caron, 2016).

La qualitat del detritus depèn de la qualitat dels compostos assimilables que conté i del seu origen. Moltes partícules de restes de vegetals colonitzades per microorganismes proporcionen més valor nutritiu, i a més contenen una alta concentració de nitrogen. La taxa d'alimentació depèn de la qualitat i la quantitat d'aliments. Un altre factor que pot modificar les taxes d'alimentació és la temperatura, tot i que els animals adaptats a temperatures molt fredes no mostren una relació positiva amb l'augment de temperatura (Kamil *et al.*, 2012).

4. El paper de la «fracció fina»

Algunes comunitats bentòniques són capaces d'eliminar una proporció substancial del fitoplàncton de la massa d'aigua que circula al vol-

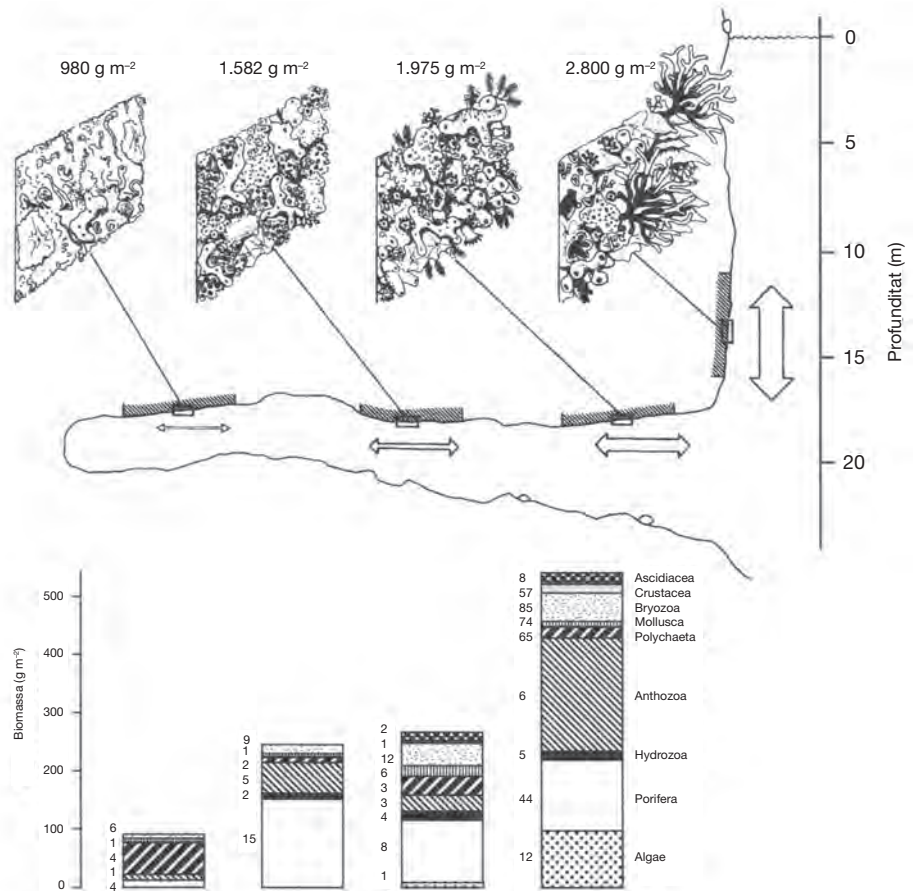
tant dels seus òrgans filtrants. Molts invertebrats bentònics d'una varietat de filums tenen la capacitat d'alimentar-se del pico-i el nanoplàncton de la columna d'aigua (Jørgensen *et al.*, 1984). Alguns estudis sobre sponges com *Mycale lingua* al golf de Maine (Bell *et al.*, 2015) o la gorgònia *Pseudoplexaura porosa* al Carib (Coma *et al.*, 2015), així com amb altres espècies de la Mediterrània (Ribes *et al.*, 1999a), han demostrat l'alta eficiència de pasturatge d'aquests invertebrats bentònics sobre les comunitats de petits organismes planctònics en aigües properes al fons.

Alguns autors han descrit la capacitat dels invertebrats (principalment dels mol·luscs) d'alimentar-se de detritus. No obstant això, el detritus no sembla satisfer plenament els requeriments de carboni i nitrogen d'aquestes espècies de bivalves (Gray *et al.*, 2019). La captació de matèria orgànica dissolta (DOM) es produeix en una àmplia gamma d'invertebrats

(Gili i Coma, 1998). La capacitat de les esponges d'aconseguir material orgànic dissolt és clara quan les espècies tenen bacteris simbiòtics però no ho és en espècies que no en presenten (Coppari *et al.*, 2016).

5. Acoblament físic, biològic i sedimentari

L'oportunitat de capturar l'aliment depèn en gran mesura de les condicions hidrogràfiques (Shimeta i Jumars, 1991) en rangs de fluxos d'aigua que determinen la diversitat, la biomassa, l'estructura i la distribució de les comunitats de suspensívors (vegeu la figura 3). Els processos físics actius a l'extrem de la plataforma continental donen lloc a un arrossegament de sediments i al seu transport pendent avall del talús. Com a resultat del canvi de pendent i de l'acció dels fronts hidrogràfics al contactar amb la zona final de la plataforma continental, es formen estructures de capes nefeloides (ca-



† Figura 3. Representació gràfica de la variació en la biomassa i el nombre d'espècies dels diferents grups d'organismes bentònics al llarg d'un gradient hidrodinàmic des de l'entrada fins a l'interior d'una cova submarina. A fora (dreta), comunitat del coralligen, a la zona mitjana, dos estadis de la comunitat de coves semifosques i, a l'interior, la comunitat de coves fosques. Unitats de biomassa en pes sec per m²; els números a l'esquerra de la barra de cada comunitat són el nombre d'espècies de cada grup (noms indicats en la barra més alta). Dibuix de Gili i Coma, 1998, modificat por Jordi Corbera.

pes d'aigua carregada de partícules de característiques físiques diferents de les de les capes del voltant) per sobre del fons i sovint associades a les termoclines o haloclines. Per exemple, al golf de Lleó les partícules fines es concentren majoritàriament en una capa nefeloide a prop del fons generada a prop de la desembocadura del riu Roine (Durrieu de Madron *et al.*, 1990).

A més de formar-se capes nefeloides, a les zones de pendent i a prop del fons els corrents es veuen alterats i es modifica la seva velocitat degut a l'heterogeneïtat del substrat (Canals *et al.*, 2006). Aquestes condicions ambientals afavoreixen el desenvolupament de denses poblacions de suspensívors (Gori *et al.*, 2011), com els bancs del corall *Lophelia pertusa* a tota la plataforma continental i al vessant nord-est de l'Atlàntic (Fink *et al.*, 2015). Aquests bancs estan dominats per concentracions denses del corall associades a una fauna rica de suspensívors com esponges i briozous (Corbera *et al.*, 2019) que desenvolupen comunitats bentòniques tridimensionals. Aquests conjunts denses viuen a zones amb un considerable moviment d'aigua i amb material suspès abundant, que indica zones d'alta energia. El seu domini en la zona del talús continental es pot comparar amb les diverses i denses comunitats de suspensívors bentònics que es troben en d'altres oceans, com és el cas de la plataforma oriental del mar de Weddell i el seu talús (Ambroso *et al.*, 2017).

6. Vida en un sistema de límit (*boundary system*): resuspensió com a procés clau

Un dels aspectes que han centrat l'interès dels científics marins durant els darrers anys és el dels processos que es produeixen a la capa d'aigua límit suprabentònica. Aquest sistema proper al fons representa un entorn diferent, amb una gran abundància de partícules i bacteris (Ritzrau i Thomsen, 1997). El paper dels suspensívors bentònics en els processos biològics que es produeixen a la capa límit suprabentònica és pràcticament desconegut, tot i que la seva activitat és evident, ja que filtren partícules i alliberen nutrients orgànics generats per processos metabòlics dels organismes bentònics.

En els sistemes naturals, els efectes biològics influeixen fortament en les propietats inorgàniques dels substrats. Els sediments generalment estan coberts per biofilms microbians o per microalgues presents especialment en zones de la plataforma continental on arriba la llum (Meyer-Reil, 1994). Aquests biofilms solen aglutinar grans individuals de sediment i

redueixen la possibilitat que siguin transportats per corrents. No obstant això, l'activitat biològica contínua, com ara el bombeig, la filtració i la resuspensió, podria reduir l'adhesió del gra i facilitar el transport de partícules. Aquest efecte sobre l'agregació de partícules per organismes bentònics hauria d'augmentar en àrees on són abundants, i facilitar la flotabilitat i el transport lateral de les partícules, fet que podria explicar la baixa concentració de matèria orgànica en els sediments (Stolzenbach, 1993).

7. Flux vertical versus transport horitzontal

Els processos relacionats amb la descomposició orgànica a la capa límit bentònica es veuen afectats per l'advecció i la resuspensió. En estudis realitzats al mar de Barents (Thomsen, 1999), els fluxos laterals de partícules van ser de 2 a 3,7 vegades superiors als fluxos verticals de partícules determinats per dades obtingudes mitjançant una trampa de sediments.

L'estabilitat de les poblacions de suspensívors bentònics depèn de la constància de les condicions hidrodinàmiques, però també de la producció pelàgica a la zona (Cau *et al.*, 2016). Els mecanismes d'advecció o de transport passiu (com la sedimentació i la resuspensió) regulen la disponibilitat d'aliments, a petita i mitjana escala, per als organismes bentònics (Gili i Coma, 1998). Perquè el sèston estigui disponible contínuament per als suspensívors, la capa d'aigua que els envolta ha de ser renovada contínuament. El flux vertical no sempre subministra suficients aliments als animals bentònics.

Els corrents propers del fons que puguin resuspendre, difondre i transportar lateralment, a grans distàncies, les partícules assentades prèviament tenen una gran rellevància en molts ecosistemes, inclosos els antàrtics. Aquests processos redistribueixen les partícules sedimentades i també algunes que ni tan sols es posen en contacte amb la superfície dels sediments (Donis *et al.*, 2016). A més, no només es poden transportar partícules lleugeres, sinó també organismes com els foraminífers (Brunner i Biscaye, 1997).

8. Vida en poblacions: una estratègia de captura d'aliments a nivell individual, de colònia, de població i de comunitat

A la part inferior de les estructures animals que estan exposades al flux, com l'eix d'un pennatulaci, la viscositat augmenta degut a l'increment de matèria orgànica fruit de l'acti-

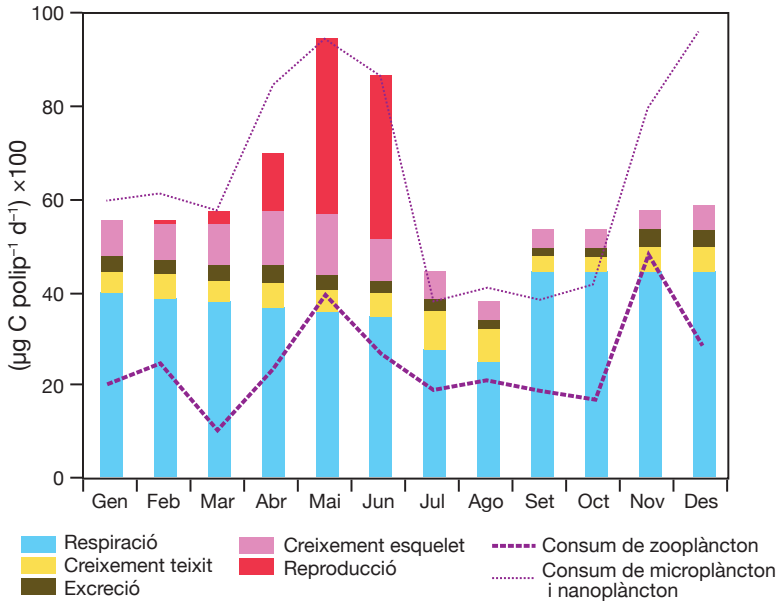
vitat metabòlica dels animals sèssils (per exemple, productes d'excreció) i la turbulència també augmenta lleugerament i genera petits remolins (Vogel, 1994). La interferència amb el flux de corrent dona lloc a un efecte hidrodinàmic que pot ajudar a augmentar el temps de residència de partícules de preses potencials dels suspensívors.

Una de les respostes evolutives més importants dels suspensívors ha estat la formació de poblacions monoespecífiques, que no només redueix la competència sinó que també millora les taxes de captura de les diferents colònies o individus de la població. Els experiments sobre alcionaris (McFadden, 1986) han demostrat que les taxes de captura de partícules varien entre colònies de diferents mides dins de la població. Això al seu torn dona lloc a un patró espacial determinat per la distància òptima entre colònies o individus. Bàsicament, s'ha observat que les colònies més grans són més eficients a taxes de flux més baixes, mentre que les colònies més petites són més eficients a majors velocitats de flux. La mida màxima i mitjana de la colònia en cada clapa es determina per la concentració total d'aliments i la intensitat del moviment de l'aigua (McFadden, 1986). En conseqüència, les poblacions creixeran més ràpidament i les colònies aconseguiran mides més grans a les zones exposades on el flux de corrent sigui moderat.

Els nivells d'heterogeneïtat poblacional abasten un continu que va des de clapes monoespecífiques de suspensívors colonials o individuals fins a formacions complexes tridimensionals que comprenen comunitats amb alta diversitat d'espècies i funcions (vegeu la figura 5). A un extrem es troben els denses agregats de musclos, filtradors que es nodreixen principalment de fitoplàncton (Tuttle-Raycraft *et al.*, 2017). A l'altre extrem es troben les complexes comunitats corallígenes de roques a la Mediterrània (Molina *et al.*, 2016), els esculls de corall i moltes altres comunitats sublitorals formades per una diversitat d'organismes l'alimentació dels quals inclou des del zooplàncton fins al picoplàncton (Pile *et al.*, 1996).

9. Estacionalitat en comunitats bentòniques: regulació per restriccions tròfiques

Els cicles estacionals dels organismes bentònics estan estretament relacionats amb els processos de sedimentació, barreja vertical i regeneració de nutrients a les zones litorals (Coma *et al.*, 2000). Al mateix temps, el bentos té una gran influència en la dinàmica de la columna



↑ Figura 4. Variació del balanç energètic al llarg d'un any de la gorgònia *Paramuricea clavata*. Es representen les despeses energètiques (respiració, creixement de teixit i esquelet, excreció i reproducció) en les barres, i les entrades (consum de preses) en les línies: zooplàncton, amb traç gruixut i nano- i microplàncton, amb traç fi. Gràfica a partir de dades de Coma, 1994.

d'aigua, tant en la dinàmica de les poblacions de plàncton com en la provisió de nutrients regenerats (Dame, 2012). En general, la producció secundària dels suspensívors bentònics en mars temperats i polars es caracteritza per una forta estacionalitat (Knox, 2006).

Seguint els ritmes d'activitat de les poblacions de diverses espècies, s'han demostrat patrons estacionals similars en els ecosistemes temperats i freds (Ambroso *et al.*, 2017). Els ritmes d'activitat de determinades espècies de suspensívors bentònics, per exemple, gorgònies, presenten patrons d'expansió i contracció dels pòlips. Els períodes d'expansió màxima de pòlips en una colònia donada estan estretament relacionats amb períodes de captura màxima de preses. Per contra, quan els pòlips es contrauen, el metabolisme es desaccelera; sembla ser una adaptació per restringir

la despesa energètica quan la disponibilitat de les preses és baixa (Sebens i DeRiemer, 1977).

La variació estacional de la temperatura del mar ha estat àmpliament acceptada com el factor ambiental més important que controla la reproducció en invertebrats marins (Giese i Pearse, 1974). No obstant això, la inversió energètica en reproducció coincideix amb l'augment del subministrament d'aliment al bentos, fet que suggereix un control tròfic dels cicles de vida en molts organismes bentònics (Coma *et al.*, 2000) (vegeu la figura 4). Els estudis sobre suspensívors bentònics, tant en entorns freds com temperats han demostrat que el control tròfic pot ser més adequat que la temperatura per entendre l'estacionalitat dels cicles de vida de la fauna marina. Pel que fa a les zones tropicals, hi ha un conflicte entre aquells autors que han proporcionat proves de

control de la temperatura sobre la reproducció de coralls (Babcock *et al.*, 1986) i altres que atribueixen un paper clau als canvis estacionals del vent (Buck-Wiese *et al.*, 2018).

10. Impacte ecològic en ecosistemes costaners i de plataforma: una visió tròfica

Com a resultat de la plasticitat tròfica assenyalada anteriorment, l'impacte depredador dels suspensívors bentònics en els ecosistemes litorals és superior al que s'havia suposat anteriorment. Per exemple, la gorgònia *Paramuricea clavata* a les illes Medes, al Mediterrani, captura diàriament fins al 22 % de les diatomees, el 9 % dels nanoeucariotes, el 26 % dels dinoflagel·lats, el 99 % dels ciliats i el 10 % de la matèria orgànica particulada (MOP) detrítica suspesa de l'aigua adjacent al fons (Ribes *et al.*, 1999b).

Els estudis sobre l'ecologia del consum de plàncton per cnidaris (hidrozous, anemones de mar, meduses i coralls) en altres latituds han revelat dues estratègies de vida diferents (Gili i Coma, 1998): els antozous es caracteritzen per tenir taxes de creixement lentes, alta longevitat i, sovint, a les aigües tropicals, associacions amb algues simbiòtiques. Els hidrozous, per contra, es caracteritzen per un creixement ràpid, un temps de vida curt (colònies efímeres) i una menor freqüència d'associacions simbiòtiques. El segon grup està relacionat amb el «sistema de regeneració» proposat per Eppley i Peterson (1979): un sistema molt estable al llarg de tot l'any, en el qual també els processos de sedimentació i resuspensió tenen un impacte important en les estratègies d'alimentació de suspensívors sèssils.

Agraïments

Treball desenvolupat en el marc del projecte de col·laboració entre l'Institut de Ciències del Mar (CSIC) de Barcelona i l'Obra Social la Caixa El Mar a Fons.

Bibliografia

- AMBROSO, S. [et al.] (2017). «Pristine populations of habitat-forming gorgonian species on the Antarctic continental shelf». *Sc. Rep.*, 7: 12251.
- AZAM, F. T. [et al.] (1983). «The ecological role of water column microbes in the sea». *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 10: 257-263.
- BABCOCK, R. C. [et al.] (1986). «Synchronous spawnings of 105 scleractinian coral species on the Great Barrier Reef». *Mar. Biol.*, 90: 379-394.
- BELL, J. J. [et al.] (2015). «Sediment impacts on marine sponges». *Mar. Pollut. Bull.*, 94: 5-13.
- BRUNNER, C. A.; BISCAYE, P. E. (1997). «Storm-driven transport of foraminifers from the shelf to the upper slope, southern Middle Atlantic Bight». *Cont. Shelf Res.*, 17: 491-508.
- BUCK-WIESE, H. [et al.] (2018). «Patterns in sexual reproduction of the dominant scleractinian corals at Rapa Nui (Easter Island): *Pocillopora verrucosa* and *Porites lobata*». *Aquat. Biol.*, 27: 1-11.
- CANALS, M. [et al.] (2006). «Flushing submarine canyons». *Nature*, 444: 354-357.
- CAU, A. [et al.] (2016). «Habitat constraints and self-thinning shape Mediterranean red coral deep population structure: Implications for conservation practice». *Sci. Rep.*, 6: 23322. <<http://doi.org/10.1038/srep23322>>.
- COMA, R. (1994). *Evaluación del balance energético de dos especies de cnidarios bentónicos*. Tesi (doctorat). Barcelona: Universitat de Barcelona.
- COMA, R. [et al.] (1994). «Feeding and prey capture cycles in the aposymbiotic gorgonian *Paramuricea clavata*». *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 115: 257-270.
- (2000). «Seasonality in coastal benthic ecosystems». *Trends Ecol. Evol.*, 15: 448-453.
- (2015). «Natural heterotrophic feeding by a temperate octocoral with symbiotic zooxanthellae: A contribution to understanding the mechanisms of die-off events». *Coral Reefs*, 34: 549-560.
- COPPARI, M. [et al.] (2016). «The role of Mediterranean sponges in benthic-pelagic coupling processes: *Aplysina aerophoba* and *Axinella polyoides* case studies». *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 477: 57-68.
- CORBERA, G. [et al.] (2019). «Ecological characterisation of a Mediterranean cold-water coral reef: Cabliers Coral Mound Province (Alboran Sea, western Mediterranean)». *Prog. Oceanogr.*, 175: 245-262.
- DAME, R. F. (2012). *Ecology of marine bivalves: An ecosystem approach*. Boca Raton: CRC Press.
- DONIS, D. [et al.] (2016). «Assessing benthic oxygen fluxes in oligotrophic deep sea sediments (HAUSGARTEN observatory)». *Deep Sea Res. PT I*, 111: 1-10.
- DURRIEU DE MADRON, X. [et al.] (1990). «Hydrographic structure and nepheloid spatial distribution in the Gulf of Lions continental margin». *Cont. Shelf Res.*, 10: 915-929.
- EPPLEY, R. W.; PETERSON, B. J. (1979). «Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean». *Nature*, 282: 677-680.
- FABRICIUS, K. E. [et al.] (1995). «Flow-dependent herbivory and growth in zooxanthellae-free soft corals». *Limnol. Oceanogr.*, 40: 1290-1301.
- FINK, H. G. [et al.] (2015). «Spatio-temporal distribution patterns of Mediterranean cold-water corals (*Lophelia pertusa* and *Madrepora oculata*) during the past 14,000 years». *Deep Sea Res. PT I*, 103: 37-48.
- GIESE, A. C.; PEARSE, J. S. (1974). *Reproduction of marine invertebrates: Acoelomate and pseudocoelomate metazoans*. Nova York: Academic Press.
- GILI, J. M. [et al.] (2001). «Are Antarctic suspension-feeding communities different from those elsewhere in the world?». *Polar Biol.*, 24: 473-485.
- GILI, J. M.; COMA, R. (1998). «Benthic suspension feeders: Their paramount role in littoral marine food webs». *Trends Ecol. Evol.*, 13: 316-321.
- GORI, A. [et al.] (2011). «Spatial distribution patterns of the gorgonians *Eunicella singularis*, *Paramuricea clavata*, and *Leptogorgia sarmentosa* (Cape of Creus, Northwestern Mediterranean Sea)». *Mar. Biol.*, 158: 143-158.
- GRAY, M. [et al.] (2019). «Spatially explicit estimates of in situ filtration by native oysters to augment ecosystem services during restoration». *Estuar. Coasts*, 42: 792-805.
- GRINYÓ, J. [et al.] (2016). «Diversity, distribution and population size structure of deep Mediterranean gorgonian assemblages (Menorca Channel, Western Mediterranean Sea)». *Prog. Oceanogr.*, 145: 42-56.
- HUGHES, R. N. (1980). «Optimal foraging theory in the marine context». *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 18: 423-481.
- JØRGENSEN, C. B. (1990). *Bivalve filter feeding: Hydrodynamics, bioenergetics, physiology and ecology*. Fredericborg (Dinamarca): Olsen & Olsen.
- JØRGENSEN, C. B. [et al.] (1984). «Ciliary and mucus net filter feeding with special reference to fluid mechanical characteristics». *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 15: 283-292.
- KAMIL, A. C. [et al.] (ed.) (2012). *Foraging behavior*. Berlin: Springer Science & Business Media.
- KNOX, G. A. (2006). *Biology of the Southern Ocean*. Boca Raton: CRC Press.
- MCFADDEN, C. S. (1986). «Colony fission increases particle capture rates of a soft coral: Advantages of being a small colony». *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 103: 1-20.
- MEYER-REIL, L. A. (1994). «Microbial life in sedimentary biofilms – the challenge to microbial ecologists». *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 112: 303-311.
- MOLINA, A. C. [et al.] (2016). «Combining literature review, acoustic mapping and in situ observations: An overview of coralligenous assemblages in Liguria (NW Mediterranean Sea)». *Sci. Mar.*, 80: 7-16.
- MORGANTI, T. [et al.] (2017). «Trophic niche separation that facilitates co-existence of high and low microbial abundance sponges is revealed by in situ study of carbon and nitrogen fluxes». *Limnol. Oceanogr.*, 62: 1963-1983.
- OSTROUMOV, S. A. (2005). «Some aspects of water filtering activity of filter-feeders». *Hydrobiologia*, 542: 275-286.
- PILE, A. J. [et al.] (1996). «In situ grazing on plankton < 10 µm by the boreal sponge *Mycale lingua*». *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 141: 95-102.
- PLATT, T. [et al.] (1983). «Photosynthesis of picoplankton in the oligotrophic ocean». *Nature*, 301: 702-704.
- RIBES, M. [et al.] (1999a). «Heterogeneous feeding in benthic suspension feeders: The natural diet and grazing rate of the temperate gorgonian *Paramuricea clavata* (Cnidaria: Octocorallia) over a year cycle». *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 183: 125-137.
- (1999b). «Natural diet and grazing rate of the temperate sponge *Dysidea avara* (Demospongiae, Dendroceratida) throughout an annual cycle». *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 176: 179-190.
- RIEDL, R. (1966). *Biologie der Meereshöhlen*. Hamburg: Berlin: Paul Parey.
- RIISGÅRD, H. U.; LARSEN, P. S. (2010). «Particle capture mechanisms in suspension-feeding invertebrates». *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 418: 255-293.
- RITZRAU, W.; THOMSEN, L. (1997). «Spatial distribution of particle composition and microbial activity in the benthic boundary layer (BBL) of the Northeast Water Polynya». *J. Mar. Syst.*, 10: 415-428.
- RUTMAN, J.; FISHELSON, L. (1969). «Food composition and feeding behavior of shallow-water crinoids at Eilat (Red Sea)». *Mar. Biol.*, 3: 46-57.
- SEBENS, K. P.; DERIEMER, K. (1977). «Diel cycles of expansion and contraction of coral reef anthozoans». *Mar. Biol.*, 43: 247-256.
- SHIMETA, J.; JUMARS, P. A. (1991). «Physical mechanisms and rates of particle capture by suspension feeders». *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 29: 191-257.
- STOLZENBACH, K. D. (1993). «Scavenging of small particles by fast-sinking porous aggregates». *Deep Sea Res. PT I*, 40: 359-369.
- THOMSEN, L. (1999). «Processes in the benthic boundary layer at continental margins and their implication for benthic carbon cycle». *J. Sea. Res.*, 41: 73-86.
- TUTTLE-RAYCRAFT, S. [et al.] (2017). «Suspended solid concentration reduces feeding in freshwater mussels». *Sci. Total Environ.*, 598: 1160-1168.
- VOGEL, S. (1994). *Life in moving fluids: The physical biology of flow*. Princeton: Princeton University Press.