



Ritmes al mar profund: efecte sobre l'avaluació de les comunitats i noves tecnologies d'estudi

Jacopo Aguzzi

Institut de Ciències del Mar, CSIC, Barcelona

DEEP-SEA RHYTHMS: EFFECTS ON COMMUNITY EVALUATION AND NEW STUDY TECHNOLOGIES. – In their behavioural, physiological and molecular functioning, animals follow temporal patterns collectively known as biological rhythms. Massive three-dimensional displacements of species occur at periodicities ranging from 12.4 h (tidal rhythms) and 24 h (day-night rhythms) to months (e.g. seasonal reproductive rhythms). This temporal adjustment of behavioural activity to geophysical cycles in light intensity, photoperiod length and hydrodynamism produces a strong and complex temporal variability in marine ecosystems, which complicates ecological studies focusing on populations and biodiversity assessments. Important constraints in sampling repeatability at statistically relevant frequencies limit the progress of marine ecology, especially in the increasingly anthropic-threatened but still largely unexplored deep sea (65% of the planet's surface is below 1000 m depth). Within the framework of a novel seafloor video-cabled observatory technology that is progressively being installed in large oceanographic networks, it is now possible to explore and monitor ecosystems at sampling frequencies and over temporal durations never attained before. Fluctuations in video-counted individuals can be considered a proxy of populational behavioural rhythms in response to cycles of environmental parameters measured simultaneously through oceanographic, chemical and geologic sensors. Time-series analysis protocols can be implemented according to the following steps: i) periodogram analysis for the detection of significant periodicity; ii) waveform analysis for the measurement of rhythm phases (e.g. diurnal/nocturnal or monthly/seasonal peaks); and iii) integrated waveform analysis. In waveform analysis (step ii), data sets will be sectioned into segments of length equal to the periodicity of the geophysical cycle of reference (as assessed in step i). The values of all sub-sets will be averaged at corresponding timings to obtain a consensus curve (the waveform). The identification of a peak will be carried out to relate the significant increase in population activity to a particular moment in the fluctuation of the geophysical cycle. The integrated analysis of waveforms for all species (in step iii) and geophysical cycles will be carried out to evidence the temporal linkage among peaks, as an indication of a reliable cause-effect relationship.

Els ritmes de comportament animal en el context de l'ecologia evolutiva

El comportament manté els animals en equilibri amb els canvis ambientals (Evans *et al.*, 2012), i és un element central dels processos d'adaptació (Dall *et al.*, 2012; Dingemanse i Wolf, 2013). Totes les espècies animals presenten una temporalitat en el seu comportament a causa de mecanismes fisiològics i moleculars que es desenvolupen de forma rítmica (Rafinetti, 2006). Aquests ritmes aporten un avantatge clar de selecció (Naylor, 2010): els individus poden anticipar aquells canvis ambientals desfavorables que passen amb una periodicitat determinista. Aquests canvis són el resultat del moviment astronòmic del nostre planeta sobre el seu eix i en relació amb el Sol i la Lluna que de forma genèrica es denominen cicles geofísics (cicles de llum i mareas).

Els ritmes són el producte de l'evolució dels rellotges circadians (diaris; del llatí *circa*: al voltant i *diem*: dia), com estructures que en el sistema nerviós central dels animals són responsables de la generació d'una oscil·lació endògena (Aguzzi i Company, 2010). Els esmentats rellotges presenten un període (distància temporal entre els pics) i una fase (coincidència d'un pic amb un moment determinat de l'oscil·lació geofísica) controlats genèricament (fig. 1).

Ara per ara, la cronobiologia (la ciència que estudia els ritmes) se centra principalment en estudiar els mecanismes que generen els ritmes, tot i que està especialment enfocada en models animals terrestres. El comportament es pren com a fenotip del mecanisme de regulació molecular, que en mutar, pot conduir a l'arítmia (Joshi, 2005). Malauradament, aquest tipus d'investigació està menys desenvolupada en organismes marins, i

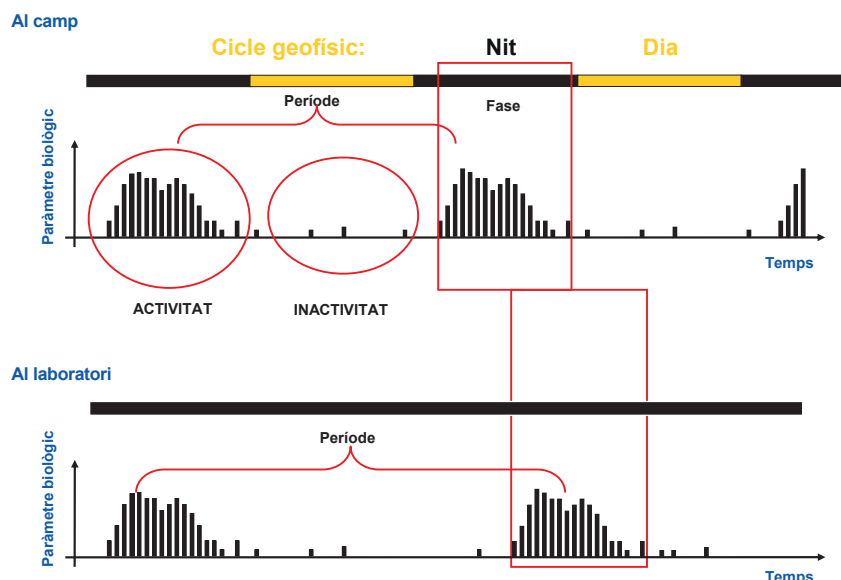


Figura 1. Característiques d'un cicle circadià.

de forma global, falten estudis de camp sobre el valor adaptatiu dels ritmes (Kronfeld-Schor *et al.*, 2013). A tot això cal afegir que falten espècies marines que serveixin de model per l'experimentació al laboratori equivalents als models utilitzats tradicionalment en la cronobiologia terrestre o en biomedicina, com són les rates o la mosca de la fruita. Per aquesta raó, cal assenyalar la importància de l'ús experimental d'espècies marines com l'escamarlà (*Nephrops norvegicus* L.). Actualment, aquest crustaci està esdevenint una espècie model per a estudis cronobiològics de laboratori i de camp (fig. 2). L'escamarlà viu en caus dels quals surt d'acord amb el cicle lumínic, i presenta unes pautes i comportament molt marcat. Aquestes característiques el fan una espècie adequada per als estudis de cronobiologia (Naylor, 2010).

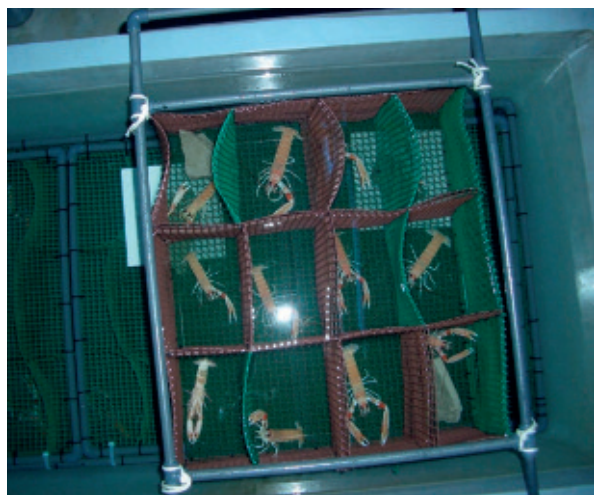


Figura 2. L'escamarlà és un bon model per a l'estudi cronobiològic tant al camp com al laboratori.

Els desplaçaments rítmics de les poblacions marines i la seva influència en el mostreig ecològic

Actualment es desconeix el ritme de comportament de la majoria d'espècies marines, i el seu valor adaptatiu en relació als diferents cicles ambientals són objecte d'especulació (Naylor, 2005). Aquest desconeixement es produeix perquè les comunitats demersals s'han estudiat principalment per mitjà de la pesca de ròssec. La repetició d'aquest tipus de pesca amb una freqüència molt alta està limitada des del punt de vista tècnic (Raffaelli *et al.*, 2004) la qual cosa impedeix el seguiment dels ritmes d'activitat que es podrien manifestar en els patrons temporals de captura. En els darrers 50 anys, ja sigui en estudis de comunitats com en els d'avaluació pesquera, s'han prioritzat estratègies de mostreig en finestres espacials extenses per a l'estimació de les abundàncies de les poblacions. El resultat és la publicació de dades de biomassa i biodiversitat esbiaixades a causa del factor temps (Aguzzi i Bahamon, 2009). En aquest context, un volum de dades creixent obtingudes recentment indica que les espècies marines mostren patrons d'activitat rítmics que influencien les seves captures diàries, no només a les plataformes continentals sinó també a les parts profundes del talús (Bahamon *et al.*, 2009).

Les espècies marines realitzen desplaçaments de tipus divers (Aguzzi i Company, 2010):

- pelàgic, mitjançant desplaçaments verticals en la columna d'aigua a través de profunditats diferents (epi, meso- i batipelàgic si es porten a terme entre la superfície i els diferents estrats intermedis, o de tipus bentopelàgic si hi estan involucrats els fons),

- netobentònic, si els desplaçaments es porten a terme en el que es coneix com a *benthic boun-*

dary layer (la capa d'aigua just per sobre el fons), a través de gradients batimètrics que involucren les plataformes i els talussos, i finalment

- endobentònic, quan els animals es mouen dintre i fora del sediment.

Cada una d'aquestes tipologies de desplaçament implica adaptacions metabòliques i morfològiques (Company *et al.*, 1998). Les espècies nedadores tenen nivells d'activitat metabòlica molt més alts que les que s'enterren (Company *et al.*, 1998), a part de tenir formes més hidrodinàmiques (Sardà *et al.*, 2005; Aguzzi *et al.*, 2008; Pulcini *et al.*, 2008).

Aquests desplaçaments rítmics tenen lloc en un entorn tridimensional complex. Amb l'augment de la profunditat, la llum pateix una disminució progressiva de la seva intensitat i diversitat espectral. Tan sols la llum blava (480 nm) té l'energia suficient per penetrar la columna d'aigua fins als 1.000 m de fondària (Herring, 2009). Si per una banda la regulació diària dels ritmes associats al cicle lumínic s'esmoreeix amb la profunditat, per l'altra les mareas internes podrien regular el comportament de les espècies abissals, en absència total de llum (Wagner *et al.*, 2007).

La utilització dels observatoris cablejats en la cronobiologia marina

L'arrossegament, com a mètode clàssic pel mostreig de les comunitats marines podria ser substituït per noves tecnologies de seguiment més contínues en el temps (Aguzzi *et al.*, 2012). Actualment s'està portant a terme un esforç internacional important en la creació d'infraestructures de sistemes de seguiment en continu del medi marí que engloben, de forma simultània, medicions geològiques, oceanogràfiques, químiques i biològiques. Al centre de tot aquest esforç tecnològic es troben els laboratoris marins cablejats, que en ser plataformes multiparamètriques estan equipades amb diferents sensors i sistemes d'adquisició d'imatge de vídeo. Aquest tipus de plataformes es troben connectades a terra per mitjà de cables de fibra òptica. Un fet que afavoreix la seva alimentació contínua i l'obtenció de dades en temps real, i que permet al mateix temps el seu control de forma remota des de qualsevol ordinador situat a qualsevol part del món (Aguzzi *et al.*, 2011).

El seguiment per vídeo d'animals, poblacions i comunitats bentòniques està cobrant un protagonisme creixent en ecologia marina, i actualment diversos observatoris incorporen càmeres de vídeo. Aquestes estacions cablejades pertanyen a xarxes d'observació de rellevància estratègica mundial:

- *North East Pacific Time series Undersea Network Experiment* (NEPTUNE; Canadà-Estats Units);

- *Victoria Experimental Network Under the Sea* (VENUS; Canadà);

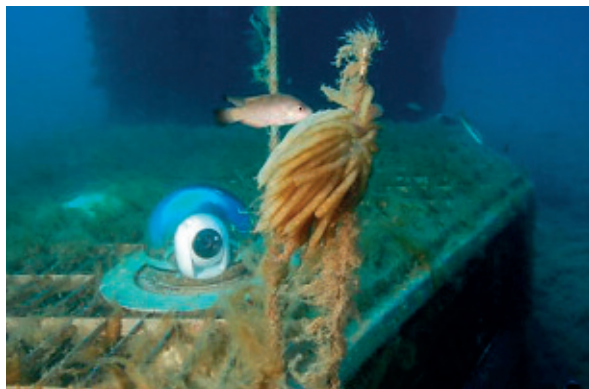


Figura 3. La plataforma OBSEA, situada prop de Vilanova i la Geltrú a 20 m de fondària.

- *Dense Oceanfloor NETwork* (DONET; Japó); i finalment

- *European Multidisciplinary Seafloor Observations* (EMSO, Unió Europea).

En particular, pel que fa referència a la xarxa europea EMSO de la Mediterrània, en aquest moment només existeix una estació equipada amb càmera de vídeo, l'OBSEA (fig. 3). L'estació marina OBSEA està a la zona costera de Vilanova i la Geltrú, a 20 m de fondària. L'Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC) gestiona el seu funcionament per mitjà de la Unitat Associada Tecnoterra, establerta amb el SARTI de la Universitat Politècnica de Catalunya (Aguzzi *et al.*, 2011). Actualment, la xarxa d'estacions permanents europees EMSO s'està ampliant amb la instal·lació de càmeres de vídeo en el telescopi de neutrins (NEMO SN-1) al canal de Sicília a 2.300 m de fondària. Aquesta ampliació és el resultat de la col·laboració entre l'ICM, l'*Istituto Nazionale di Geofisica e Vulcanologia* (INGV, Itàlia) i l'*University College of London* (UCL, Regne Unit).

Tractament de la informació multiparamètrica per a l'establiment de principis de causa i efecte

Durant els darrers cinc anys, a l'ICM s'ha estat portant a terme una extensa recopilació de material fotogràfic i de vídeo obtingut a partir de les plataformes OBSEA (Espanya), VENUS (Canadà), NEPTUNE (Canadà) i DONET (Japó) amb una freqüència horària durant mesos consecutius (Aguzzi *et al.*, 2012). L'objectiu principal és explorar les comunitats del medi marí, el seu comportament i caracteritzar la modulació dels seus ritmes a diferents escales de temps (del cicle dia-nit, de les estacions de l'any o del cicle de mareas). Aquests estudis cronobiològics s'estan seguint conjuntament amb les variacions dels paràmetres ambientals, en un intent de mesurar la resposta adaptativa dels ritmes (Doya *et al.*, 2014).

En aquest context, han anat prenent forma algunes línies de desenvolupament tecnològic centrades en l'automatització de l'extracció i trac-

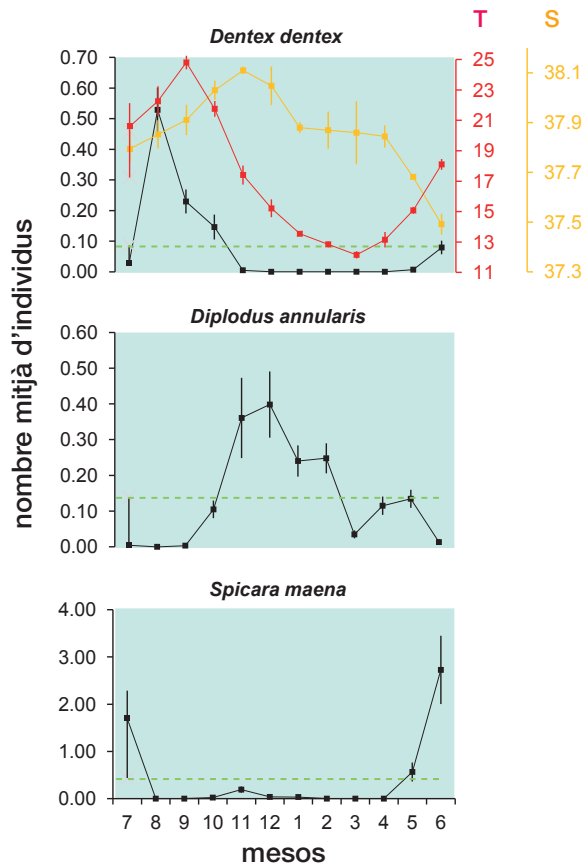


Figura 4. Mitjanes mensuals de tres espècies de peixos obtingudes a partir del seguiment horari durant 12 mesos i relacionades amb les mitjanes de temperatura (T) i salinitat (S) (segons Condal *et al.*, 2012)

tament de les dades, que són rellevants per als estudis d'ecologia marina que es porten a terme mitjançant la utilització del material de vídeo (Aguzzi *et al.*, 2012):

- implementació de protocols per a la identificació i classificació dels animals; i
- anàlisi integrat de sèries temporals de dades biològiques i d'hàbitat.

Una primera dificultat està relacionada amb la identificació de cada nou individu que apareix en el camp de visió de la càmera. Els observadors estan situats a diferents fondàries que implica diferències en els paràmetres ambientals i també sobre tipus de fons diferents (sobre roca o fons homogenis de fang). A causa de la gran varietat d'espècies i a la gran quantitat d'informació emmagatzemada, s'han hagut de desenvolupar sistemes de filtratge que permetin posar en relleu la forma de cada animal en relació a la complexitat estructural del fons (Aguzzi *et al.*, 2011). Tot m seguit, cada forma s'ha de classificar mitjançant descriptors de Fourier. D'acord amb aquesta anàlisi, un perfil animal es pot adquirir matemàticament quan es pot posicionar en un pla cartesià. Si es posen punts de forma equidistant seguint aquest perfil, el contorn es pot transformar en una matriu de coordenades o coeficients (Costa *et al.*, 2010). Els coeficients es poden comparar amb matrius mitjanes provinents de models morfològics de referència, els quals s'obtenen a partir de classificació manual dels animals que apareixen en un 10% de les imatges (Aguzzi *et al.*, 2009). D'aquesta manera, cada individu detectat es pot incloure en una categoria taxonòmica mitjançant l'anàlisi multivariant (K- veí més proper).

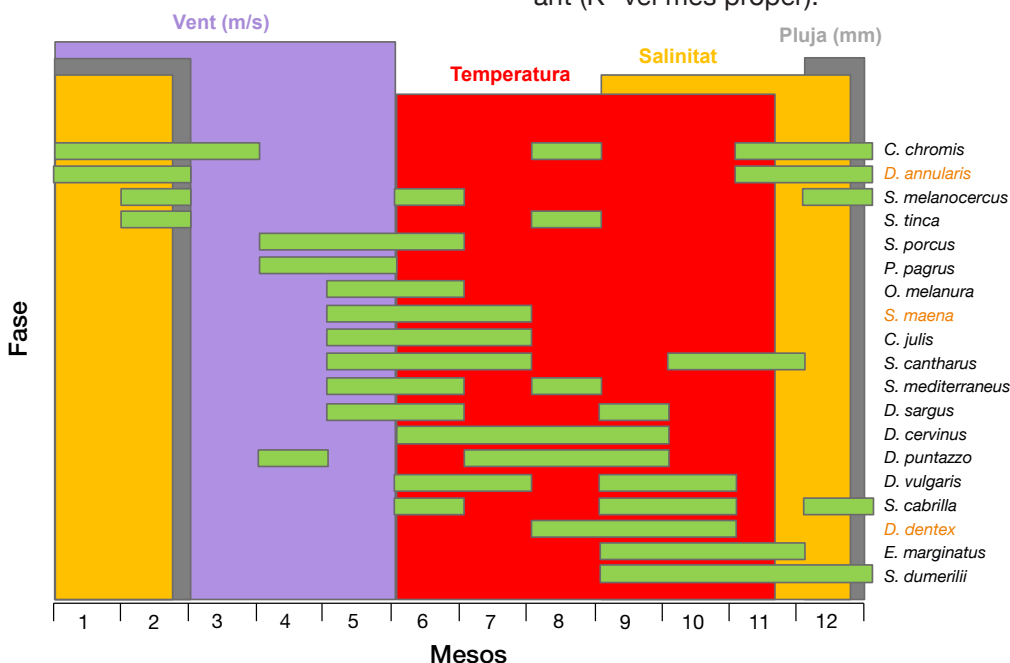


Figura 5. Resultat de l'anàlisi integrada on es mostren els resultats de les abundàncies de les espècies de peixos conjuntament amb l'efecte de les variables ambientals implicades.

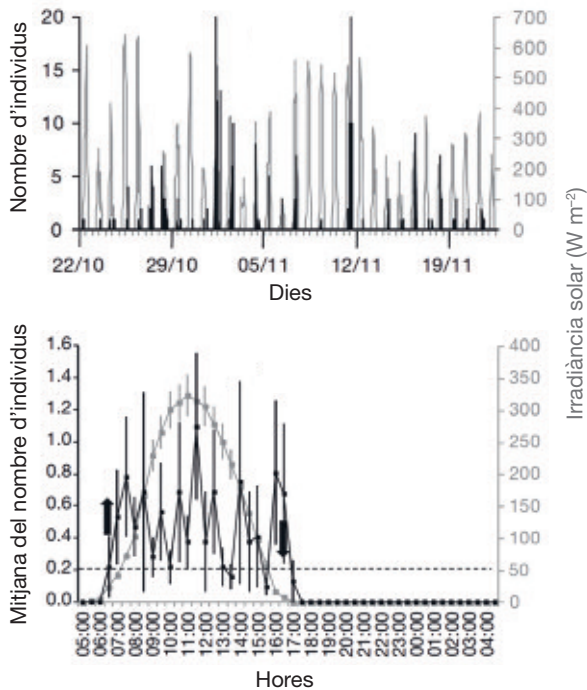


Figura 6. Seguiment cada 30 minuts durant un mes de l'esparrall (*Diploodus annularis*) que mostra l'efecte del cicle lumínic sobre el seu comportament diari (segons Aguzzi *et al.*, 2013).

Una posterior millora tecnològica fa referència al processament estadístic i automatitzat de les sèries biològiques (els comptatges d'individus de les diferents espècies) en relació a les variables de l'hàbitat. Aquest pas es necessari per tal d'avaluar el comportament en relació als cicles ambientals que el regulen. S'hauria d'implementar un principi d'automatització en aquestes anàlisis que es basés en els algorismes estadístics utilitzats en la cronobiologia biomèdica (Refinetti, 2006). El primer pas consisteix en la creació d'un banc de dades on totes les variables de l'hàbitat es trobin reduïdes a una freqüència temporal que s'ajusti a l'adquisició de vídeo. Aquest aspecte no és trivial, ja que cada sensor obté les seves mesures d'acord amb les especificacions del fabricant. D'aquesta manera, és necessari un processament previ de les sèries temporals per tal d'ajustar la seva freqüència. Un cop fet això, l'anàlisi integrada de les sèries temporals es pot utilitzar per a l'establiment de principis de causa i efecte entre variacions del comportament i els cicles (Aguzzi *et al.*, 2012). L'anàlisi de la forma d'ona s'ha de portar a terme per tal d'identificar l'amplitud temporal dels pics en les sèries biològiques comparades amb la fluctuació de les variables de l'hàbitat. D'aquesta manera s'estableix una relació de reciprocitat temporal entre els pics que representa la base de l'esmentat principi de causa i efecte amb el qual es poden establir els principis per a una avaluació no especulativa dels processos d'adaptació.

Un exemple d'aquestes anàlisis el podem trobar en el seguiment estacional amb freqüència horària (una fotografia cada 60 min de forma contínua durant 24 hores i 12 mesos) d'una comunitat íctica costanera mitjançant la plataforma cablejada de vídeo OBSEA situada a Vilanova (www.obsea.es; SARTI-UP). El primer objectiu és poder classificar totes les espècies presents i generar un llistat faunístic exhaustiu. A continuació, les sèries temporals de recomptes d'individus per a cada una de les espècies es poden resumir en mitjanes mensuals i relacionar-les amb les mitjanes de temperatura i salinitat (fig. 4). Aquestes variables climàtiques influeixen de forma clau la presència d'espècies en determinades regions a causa de la modulació directa de l'eficiència metabòlica. Per tal de poder comparar estadísticament les sèries temporals de dades biològiques i ambientals s'ha de calcular un líndar mensual que delimiti temporalment els increments significatius (vegeu fig. 5, línia verda). Cada un d'aquests increments es poden representar en un gràfic integrat on es mostren totes les espècies i les variables ambientals (fig. 5). D'aquesta manera es pot realitzar una primera anàlisi visual de les relacions temporals entre variables. Mitjançant estadístiques multivariants es pot valorar la importància en la correlació entre les variables biològiques i ambientals. El mateix tipus d'anàlisi es pot portar a terme a una freqüència més alta (durant les 24 hores d'un mes específic) per esbrinar l'efecte del cicle lumínic sobre el comportament rítmic de preses i predadors (fig. 6). En aquest cas s'introdueixen les mesures d'irradiació solar (intensitat lumínica) mesurades en estacions meteorològiques terrestres properes.

Conclusions

Es considera que els laboratoris marins cablejats s'utilitzaran de forma creixent per al seguiment de l'ambient marí a freqüència alta i de forma contínua durant anys, mesurant el procés d'adaptació de les espècies animals al seu entorn per mitjà de l'adquisició d'imatges de vídeo i de sensors de l'hàbitat de forma simultània. Aquest esforç tecnològic es troba al mig d'un intent de mesurament global del medi marí, amb una integració dels processos biològics amb els químics, geològics i oceanogràfics (Favali *et al.*, 2006). La possibilitat de mesurar instant a instant la presència animal a partir d'un quadre de factors de l'hàbitat mesurats de forma simultània, permet adquirir una visió molt operativa del nínxol ecològic de les espècies marines. En aquest procés, els principis d'automatització de les càmeres de vídeo contribuiran a transformar aquests elements en veritables sensors del comportament animal i del dinamisme temporal de les poblacions, espècies i comunitats.

Bibliografia

- Aguzzi J., Bahamon N., 2009. Modeled day-night biases in decapod assessment by bottom trawling survey. *Fishery Research*, 100: 274-280.
doi: [10.1016/j.fishres.2009.08.010](https://doi.org/10.1016/j.fishres.2009.08.010)
- Aguzzi J., Company J.B., 2010. Chronobiology of deep-water decapod crustaceans on continental margins. *Advances in Marine Biology*, 58: 155-225.
doi: [10.1016/B978-0-12-381015-1.00003-4](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-381015-1.00003-4)
- Aguzzi J., Costa C., Antonucci F., Company J. B., Menesatti P., Sardà F. 2008. Influence of rhythmic behaviour in the morphology of decapod Natantia. *Biological Journal of the Linnean Society*, 96: 517-532.
doi: [10.1111/j.1095-8312.2008.01162.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01162.x)
- Aguzzi J., Manuel A., Condal F., Guillén J., Nogueras M., Del Río J., Costa C., Menesatti P., Puig P., Sardà F., Toma D., Palanques A. 2011. The new SEAFloor Observatory (OBSEA) for remote and long-term coastal ecosystem monitoring. *Sensors*, 11: 5850-5872
doi: [10.3390/s1110605850](https://doi.org/10.3390/s1110605850)
- Aguzzi J., Costa C., Menesatti P., Fujiwara Y., Iwase R., Ramirez-Llorda E. 2009. A novel morphometry-based protocol of automated video-image analysis for species recognition and activity rhythms monitoring in deep-sea fauna. *Sensors*, 9: 8438-8455.
doi: [10.3390/s91108438](https://doi.org/10.3390/s91108438)
- Aguzzi J., Company J.B., Costa C., Matabos M., Azzurro E., Manuel A., Menesatti P. Sardà F., Canals M., Delory E., Cline D., Favali P., Juniper S.K., Furushima Y., Fujiwara Y., Chiesa J.J., Marotta L., Priede I.M. 2012. Challenges to assessment of benthic populations and biodiversity as a result of rhythmic behaviour: video solutions from cabled observatories. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 50: 235-286.
doi: [10.1201/b12157-6](https://doi.org/10.1201/b12157-6)
- Aguzzi, J., Sbragaglia, V., Santamaría, G., Del Río, J., Sardà, F., Nogueras, M., Manuel, A. 2013. Daily activity rhythms in temperate coastal fishes: insights from cabled observatory video monitoring. *Marine Ecology Progress Series*, 486: 223-236.
doi: [10.3354/meps10399](https://doi.org/10.3354/meps10399)
- Bahamon N., Sardà F., Aguzzi J. 2009. Fuzzy diel pattern in commercial catchability of deep water continental margin species. *ICES Journal of Marine Sciences*, 66: 2211-2218.
doi: [10.1093/icesjms/fsp190](https://doi.org/10.1093/icesjms/fsp190)
- Chiesa J.J., Aguzzi J., García J.A., Sardà F., de la Iglesia H. 2010. Light intensity determines temporal niche switching of behavioral activity in deep water *Nephrops norvegicus* (Crustacea: Decapoda). *Journal of Biological Rhythms*, 25: 277-287.
<http://dx.doi.org/10.1177/0748730410376159>
- Company J.B., Sardà F. 1998. Metabolic rates and energy content of deep-sea benthic decapod crustaceans in the western Mediterranean Sea. *Deep-Sea Research I*, 45: 1861-1880.
doi: [10.1016/S0967-0637\(98\)00034-X](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(98)00034-X)
- Condal, F., Aguzzi, J., Sarda, F., Nogueras, M., Cadena, J., et al. 2012. Seasonal rhythm in a Mediterranean coastal fish community as monitored by a cabled observatory. *Marine Biology*, 159(12), 2809-2817.
doi: [10.1007/s00227-012-2041-3](https://doi.org/10.1007/s00227-012-2041-3)
- Costa C., Menesatti, P., Aguzzi J., D'Andrea S., Antonucci F., Rimatori V., Pallottino F., Mattoccia M. 2010. External shape differences between sympatric populations of commercial clams *Tapes decussatus* and *T. philippinarum*. *Food and Bioprocess Technology*, 3: 43-48
doi: [10.1007/s11947-008-0068-8](https://doi.org/10.1007/s11947-008-0068-8)
- Dall S.R.X., Bell A.M., Bolnick D.I., Ratnieks F.L.W., 2012. An evolutionary ecology of individual differences. *Ecology Letters*, 15: 1189-1198.
doi: [10.1111/j.1461-0248.2012.01846.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01846.x)
- Dingemanse N.J., Wolf M. 2013. Between-individual differences in behavioural plasticity within populations: causes and consequences. *Animal Behaviour*, 85: 1031-1039.
doi: [10.1016/j.anbehav.2012.12.032](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.12.032)
- Doya C., Aguzzi J., Pardo M., Matabos M., Company J.B., Costa C., Milhaly S., Canals, M. 2014. Diel behavioural rhythms in the sablefish (*Anoplopoma fimbria*) and other benthic species, as recorded by deep-sea cabled observatories in Barkley canyon (NEPTUNE-Canada). *Journal of Marine Systems*, 130: 69-78.
doi: [10.1016/j.jmarsys.2013.04.003](https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2013.04.003)
- Evans M.R., Norris K.J., Benton T.G., 2012. Predictive ecology: systems approaches. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 367: 163-169.
doi: [10.1098/rstb.2011.0191](https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0191)
- Favali P., Beranzoli L., D'Anna G., Gasparoni F., Marvaldi J., Clauss G., Gerber H.W., Nicot M., Marani M.P., Gamberi F., Millot C., Flueh E.R. 2006. A fleet of multiparameter observatories for geophysical and environmental monitoring at seafloor. *Annals of Geophysics*, 49: 659-680.
- Herring, P. 2002. The Biology of the Deep Ocean. Oxford, Oxford University Press. Kronfeld-Schor N., Bloch G., Schwartz W.J., 2013. Animal clocks: when science meets nature. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280: 1471-2954.
- Joshi A. 2005. Behaviour genetic in the post-genomics era: From genes to behaviour and vice versa. *Current Science*, 89: 1128-1135.
- Naylor E. 2005. Chronobiology: implications for marine resources exploitation and management. *Scientia Marina*, 69: 157-167.
doi: [10.3989/scimar.2005.69s1157](https://doi.org/10.3989/scimar.2005.69s1157)
- Naylor E. 2010. *Chronobiology of Marine Organisms*. Cambridge University Press, Cambridge.
doi: [10.1017/CBO9780511803567](https://doi.org/10.1017/CBO9780511803567)
- Pulcini D., Costa C., Aguzzi J., Cataudella S. 2008. Light and shape: a contribution to demonstrate morphological differences in diurnal and nocturnal Teleosts. *Journal of Morphology*, 269: 375-385.
doi: [10.1002/jmor.10598](https://doi.org/10.1002/jmor.10598)
- Sardà F., Company J.B., Costa C. 2005. A morphological approach for relating decapod crustacean cephalothorax shape with distribution in the water column. *Marine Biology*, 147: 611-618.
doi: [10.1007/s00227-005-1576-y](https://doi.org/10.1007/s00227-005-1576-y)
- Raffaelli D., Bell E., Weithoff G., Matsumoto A., Cruz-Motta J.J., Kershaw P., Parker R., Parry D., Jones M. 2003. The ups and downs of benthic ecology: considerations of scale, heterogeneity and surveillance for benthic-pelagic coupling. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 285/286: 191-203.
doi: [10.1016/S0022-0981\(02\)00527-0](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(02)00527-0)
- Refinetti R. 2006. *Circadian Physiology*. Francis and Taylor, New York.
- Wagner H.J., Kemp K., Mattheus U., Priede I.G. 2007. Rhythms at the bottom of the deep-sea: Cyclic current flow changes and melatonin patterns in two species of demersal fish. *Deep-Sea Research I*, 54: 1944-1956.
doi: [10.1016/j.dsr.2007.08.005](https://doi.org/10.1016/j.dsr.2007.08.005)