



## Els ecosistemes bentònics mediterranis davant les onades de calor

Cristina Linares , Laura Figuerola-Ferrando , Yanis Zentner

Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals, Facultat de Biologia,

Universitat de Barcelona, Barcelona

Institut de Recerca de la Biodiversitat (IRBio), Universitat de Barcelona, Barcelona

**Resum:** Els ecosistemes bentònics costaners són els més productius i diversos del medi marí, i sostenen importants serveis ecològics i socioeconòmics. Aquests sistemes estan caracteritzats per la presència d'espècies formadores d'hàbitat, com els coralls, les fanerògames marines i les macroalgaes, que mitjançant la seva estructura transformen el seu entorn, proporcionant habitat a una multitud d'organismes, però que malauradament estan sotmesos a una elevada pressió humana. En aquest sentit, la mar Mediterrània ha sigut històricament una de les regions més impactades i actualment es considera un punt calent de canvi climàtic, ja que presenta una taxa d'escalfament més gran que la resta d'oceans. Amb aquest escalfament, les onades de calor són cada cop més freqüents, i posen en perill l'estructura i funcionament de la nostra mar. Un dels hàbitats mediterranis més afectats per aquests esdeveniments climàtics extrems és el coral·ligen, atès que està dominat per algues calcàries i macroinvertebrats sèssils amb una dinàmica poblacional lenta, fent-lo especialment vulnerable a pertorbacions. El cas més exemplar d'aquest fenomen és el de les comunitats coral·lígenes dominades per gorgònies, que arriben a formar densos boscos submarins, on s'ha arribat a documentar una pèrdua del 80% de la seva biomassa com a conseqüència d'onades de calor recurrents. Les conseqüències d'aquestes onades de calor poden ser catastròfiques, ja que la pèrdua d'espècies formadores d'hàbitat pot portar al col·lapse l'ecosistema i els serveis que sostenen. Per tant, és més necessari que mai tenir la mirada sota la mar per detectar aquests impacts i actuar de manera urgent per frenar les causes del canvi climàtic.

**Summary:** MEDITERRANEAN BENTHIC ECOSYSTEMS IN THE FACE OF THE HEAT WAVES. – Coastal benthic ecosystems are the most productive and diverse marine ecosystems, harbouring important ecological and socio-economical services. They are characterized by the presence of habitat-forming species such as corals, seagrasses and macroalgae, which transform their environment with their structure, providing a habitat for many organisms. Unfortunately, they are subjected to high human pressure. Historically the Mediterranean Sea has been one of the most impacted regions and is currently considered a hotspot of climate change, with a higher warming rate than the rest of the oceans. Marine heatwaves are becoming more frequent, threatening the structure and functioning of our sea. Coralligenous communities are one of the Mediterranean habitats most affected by these extreme climatic events because they are dominated by calcareous algae and sessile macroinvertebrates with slow population dynamics, making them particularly vulnerable to disturbances. The most exemplary case of this phenomenon is that of gorgonian-dominated coralligenous communities, which form dense underwater forests that have lost 80% of their biomass as a result of recurrent marine heatwaves. The consequences of these heatwaves can be catastrophic, because the loss of habitat-forming species can lead to the collapse of ecosystems and the services they support. Therefore, it is more necessary than ever to delve deeper into the sea to detect these impacts and to act urgently to curb the causes of climate change.

### La biodiversitat marina enfront a l'augment de les pressions

La biodiversitat marina juga un paper molt important en la prestació de serveis ecosistèmics a la població humana (Costanza *et al.*, 2014). L'elevada riquesa d'espècies afavoreix la productivitat i l'estabilitat dels ecosistemes, i proporciona una sèrie de beneficis i serveis ecològics i socioeco-

nòmics, com ara el subministrament de recursos alimentaris i aigua neta, la retenció de carboni o la regulació del clima (Loreau *et al.*, 2001; Laurila-Pant *et al.*, 2015). En els ecosistemes bentònics, els organismes sèssils dominants, com les angiospermes marines, les macroalgaes o els coralls, es consideren espècies formadores d'hàbitats atès que proporcionen una complexa estructura tridimensional, que modifica les con-

dicions ambientals i biològiques del seu entorn. Aquests organismes serveixen com a zones de cria, refugi i depredació per a altres espècies, en molts casos d'interès pesquer, o bé aporten altres serveis ecosistèmics, com ara la protecció de les pertorbacions físiques o la retenció de sediments (Fourqurean *et al.*, 2012; Paoli *et al.*, 2017; Harris *et al.*, 2018). La majoria de les espècies formadores d'hàbitat són espècies de creixement lent que en general mostren un èxit reproductor baix i una elevada longevitat (Garrabou *et al.*, 2002; Linares *et al.*, 2007; Arnaud-Haond *et al.*, 2012). Malauradament, els organismes amb estratègies d'història de vida llarga són molt vulnerables a pertorbacions.

L'augment de les activitats humanes en el medi marí ha afectat especialment els ecosistemes bentònics, i ha provocat canvis en la seva distribució, estructura i funcionament (Jackson *et al.*, 2001; Airoldi i Beck, 2007). Concretament, l'efecte acumulatiu de múltiples impactes d'origen antropogènic, com la contaminació, la sobre-explotació dels recursos naturals, la destrucció d'hàbitats, la introducció d'espècies exòtiques i el canvi climàtic, ha provocat un augment de la pèrdua de biodiversitat en els darrers anys, posant en risc els serveis i beneficis que proporcionen les diferents espècies (Worm *et al.*, 2006; Halpern *et al.*, 2008; Cardinale *et al.*, 2012).

Entre els impactes de l'actual canvi global, l'augment de la temperatura del mar i les onades de calor amenacen la integritat dels ecosistemes marins arreu del món (Smale *et al.*, 2019). Les seves conseqüències negatives són cada cop més notòries, en tots els nivells d'organització biològica, des dels gens fins als ecosistemes (Scheffers *et al.*, 2016). Durant les últimes dècades s'han documentat canvis generalitzats en la distribució i la dinàmica dels organismes marins (Perry *et al.*, 2005), amb evidències clares que els organismes mòbils com els peixos i els invertebrats estan canviant la seva distribució seguint les tendències de la temperatura (Pinsky *et al.*, 2013; Montero-Serra *et al.*, 2015). No obstant això, les respostes ecològiques a l'escalfament poden ser complexes, i la previsió de les possibles conseqüències a llarg termini per a les espècies formadores d'hàbitats requereix una comprensió profunda de com la història de vida específica de l'espècie, els requisits d'hàbitat, i les interaccions entre les espècies, configuren la seva capacitat de tolerar i adaptar-se a les noves condicions ambientals (Sunday *et al.*, 2015).

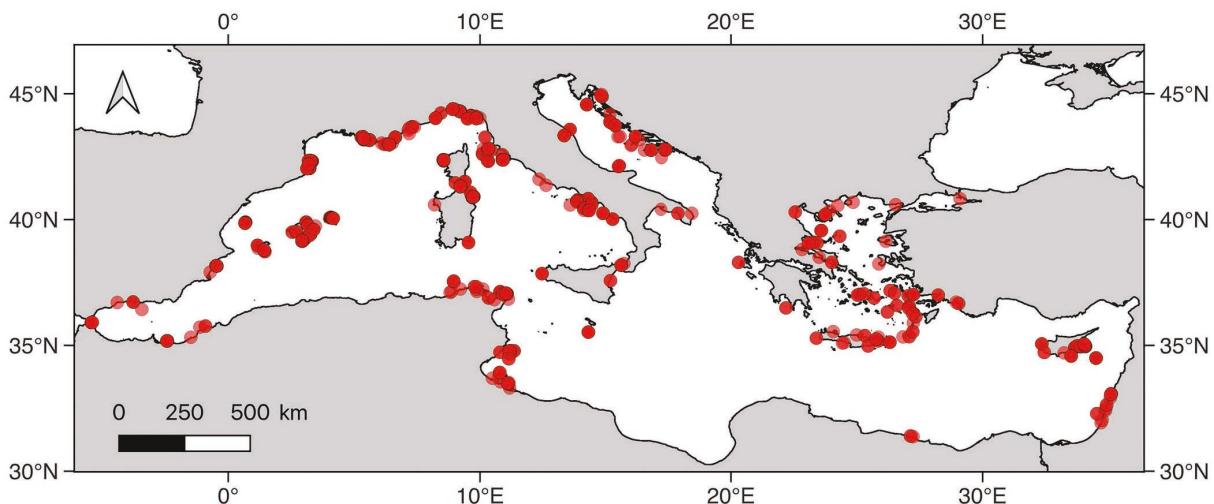
### **La Mediterrània: un oceà en miniatura on les onades de calor marines són més freqüents**

El mar Mediterrani és el mar tancat més gran i profund de la Terra i representa un punt calent de biodiversitat terrestre i marina (Bianchi i Morri, 2000; Myers *et al.*, 2000; Coll *et al.*, 2010). Tot i que només ocupa el 0,82% de la superfície mun-

dial, se sap que acull més de 17.000 espècies marines descrites, representant el 7% de la biodiversitat marina del món, així com una gran proporció d'espècies endèmiques i diversos hàbitats únics i molt amenaçats, com les praderies de *Posidonia oceanica*, els boscos d'algues del gènere *Cystoseira sensu latu* i el coral·ligen (Boudouresque, 2004; Ballesteros, 2006; Coll *et al.*, 2010). L'elevat nombre d'espècies observades al mar Mediterrani s'explica per la seva història geològica, que es caracteritza per altes taxes de canvi ambiental i especiació, i una varietat de condicions climàtiques i hidrològiques, com l'estacionalitat en la temperatura mitjana anual registrada a la superfície del mar, que mostra gradients variables d'oest a est i de nord a sud (Coll *et al.*, 2010).

La majoria del litoral mediterrani es troba sotmès a una elevada densitat d'habitants, i representa una de les principals destinacions turístiques del món. Els principals motors humans dels canvis històrics de la biodiversitat al mar Mediterrani s'han identificat com la sobreexplotació i la destrucció de l'hàbitat (Lotze *et al.*, 2011). En els darrers anys, els ecosistemes marins mediterranis s'han vist cada cop més amenaçats per impactes com la pesca, la contaminació, l'eutrofització, les espècies invasores i el canvi climàtic, que es preveu que augmentin en el futur, tenint un major impacte en les zones costaneres (Coll *et al.*, 2010, 2012).

La regió Mediterrània es considera un punt calent per als impactes del canvi climàtic (Cramer *et al.*, 2018). La temperatura superficial del mar Mediterrani s'ha escalfat gairebé 1,5°C de mitjana per a tota la conca durant el període 1982-2018 (Pisano *et al.*, 2020). Això correspon a un augment de 0,41°C per dècada, que és de tres a sis vegades més alta que la taxa d'escalfament dels oceans del món (Cramer *et al.*, 2018). Aquest escalfament està relacionat amb un augment d'onades de calor marines, que podríem definir com períodes on la temperatura superficial del mar és extremadament càlida i que persisteixen durant dies, podent-se estendre fins a milers de quilòmetres (Frölicher *et al.*, 2018; Oliver *et al.*, 2018). Tant l'augment de la temperatura mitjana com l'estrés tèrmic associats als esdeveniments climàtics extrems, fan que l'impacte del canvi climàtic sigui especialment preocupant en els ecosistemes marins mediterranis, on ja es fan paleos els impactes en l'estructura i el funcionament d'aquests ecosistemes i els serveis relacionats que proporcionen (Garrabou *et al.*, 2009; Azzurro *et al.*, 2019; Cramer *et al.*, 2018). Els principals impactes derivats del canvi climàtic són: el canvi en la distribució de les espècies (autòctones i no autòctones; Givan *et al.*, 2018; Azurro *et al.*, 2019) i els esdeveniments de mortalitat massiva que afecten espècies de diversos filums (Garrabou *et al.*, 2019, 2022). Aquests últims afecten de manera notable els ecosistemes bentònics, on durant les últimes dues dècades s'han donat múltiples

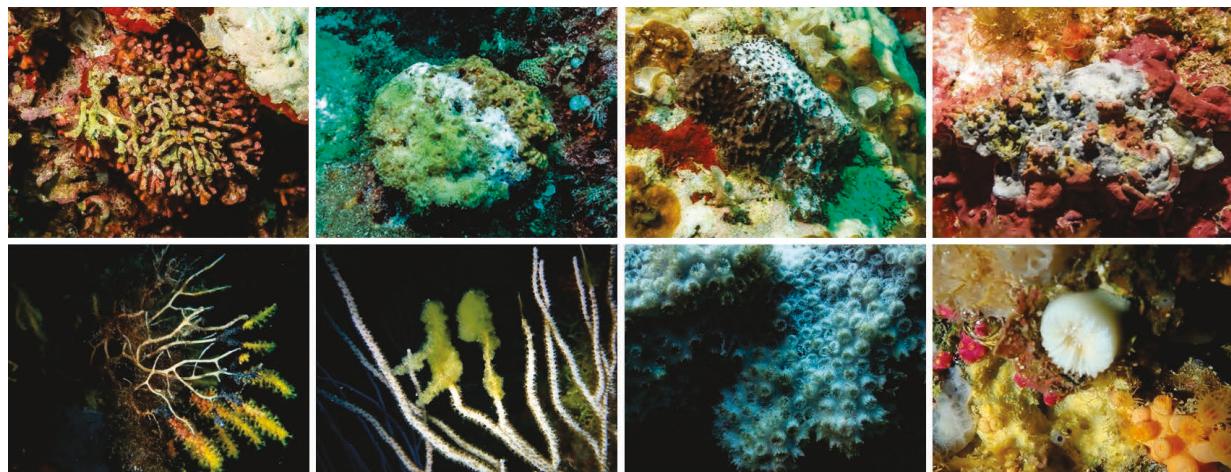


**Figura 1.** Número i situació geogràfica dels esdeveniments de mortalitat massiva sobre espècies bentòniques reportats a la mar Mediterrània durant el període 1979-2019. Font de les dades: T-MEDNet ([t-mednet.org](http://t-mednet.org)).

esdeveniments de mortalitat en massa sense precedents, tant en termes de nombre d'espècies afectades, esponges, cnidaris, mol·luscs, ascidis, entre altres i en total més de 90, com en termes de localitats, cobrint milers de quilòmetres de costa en tota la Mediterrània (fig. 1).

Un dels hàbitats més amenaçats pel canvi climàtic és el coral·ligen, un hàbitat endèmic de la Mediterrània format per l'acumulació d'algues calcàries que creixen a nivells d'irradiància lumínica baixos. De fet, es tracta de complexos mosaics d'organismes que conformen comunitats d'elevada diversitat, que alberguen més de 1.600 espècies (Ballesteros, 2006). Aquestes comunitats estan dominades per algues calcàries i per invertebrats sèssils filtradors, que presenten una dinàmica poblacional lenta i pertanyen a una varietat de grups taxonòmics com ara antozoous, porífers, briozous i tunicats (Teixidó *et al.*, 2011).

El coral·ligen es pot trobar en fons durs a totes les costes mediterrànies amb una distribució batimètrica que oscil·la entre els 20 i els 120 m de fondària segons les condicions ambientals locals (Ballesteros, 2006; Martin *et al.*, 2014). Aquest hàbitat està actualment amenaçat per una combinació de contaminació, espècies invasores, augment de la sedimentació, impactes mecànics, principalment de les activitats pesqueres, així com pel canvi climàtic (Ballesteros, 2006; Balata *et al.*, 2007; Garrabou *et al.*, 2009; Piazzesi *et al.*, 2012, 2018). La fragilitat de les comunitats coral·ligenes sembla estar relacionada tant amb l'estabilitat del medi en què han evolucionat, com amb la baixa dinàmica demogràfica de la majoria d'espècies presents. Durant les últimes dècades, el canvi climàtic es troba entre les amenaces més preocupants, i afecta nombroses espècies que es troben en aquest hàbitat (fig. 2).



**Figura 2.** Briozous, esponges, algues calcàries, gorgònies i coralls parcialment o totalment morts a causa de les onades de calor. Fotos: grup de recerca MedRecover ([medrecover.org](http://medrecover.org)).

## **Les mortalitats en massa de les gorgònies a la Mediterrània: un exemple dels impactes devastadors de les onades de calor**

Entre les espècies més afectades per les onades de calor es troben les gorgònies. Aquestes espècies poden desenvolupar denses poblacions formant veritables boscos submarins, jugant un paper ecològic central, assegurant un acoblament entre el medi bentònic i el medi pelàgic, i augmentant la complexitat estructural del coral·ligen (amb colònies semblants a arbres de fins a 1 m d'alçada) (Gili i Coma, 1998; Ballesteros, 2006). Malauradament, la majoria de les poblacions de gorgònies que habiten des dels 10 m fins a 45 m de profunditat s'han vist fortament afectades per mortalitats massives en la majoria d'indrets de la Mediterrània Nord-Occidental. La importància d'estudiar aquestes espècies es basa en dos fets principals: (1) són espècies relativament ben estudiades per a les quals tenim abundant informació i es coneix bé la seva biologia i ecologia, i (2) a causa dels trets de la seva història vital (lent creixement i elevada longevitat) i el seu paper estructural clau en els ecosistemes coral·lígens, ens serveixen per avaluar els impactes d'aquestes onades de calor en tota la comunitat així com predir les seves conseqüències a llarg termini.

Els impactes immediats de les onades de calor sobre les poblacions de gorgònies, mostren un augment de teixit mort en les seves colònies i una disminució de la densitat de la població. Els esdeveniments de mortalitat massiva que desencadenen poden arribar a ser molt greus, ja que en alguns casos s'ha arribat a observar més del 80% de les gorgònies afectades (Cerrano et al., 2000; Garrabou et al., 2009, 2019). Mentre que aquest augment de teixit mort és un patró general en la majoria de localitats afectades arreu de la Mediterrània Nord-occidental (Cerrano et al., 2000; Linares et al., 2005; Coma et al., 2006; Cupido et al., 2008; Huete-Stauffer et al., 2011), la pèrdua de densitat varia entre les poblacions perquè depèn en gran mesura del percentatge de gorgònies que presenten tota la seva superfície morta. Tot i això, els pocs seguiments a llarg termini que es troben a la Mediterrània, com el de les poblacions de la gorgònia vermella *P. clavata* a les Àrees Marines Protegides de Port-Cros i Scandola (Còrsega) van permetre fer un seguiment de les trajectòries de recuperació després de l'impacte dels esdeveniments de mortalitat massiva de 1999 i 2003, respectivament. En ambdues localitats, l'impacte immediat va provocar una disminució d'un 60% de la biomassa inicial, i entre 10 i 15 anys després, la biomassa de colònies no va mostrar cap signe de recuperació. Al contrari, en ambdós casos, la biomassa va continuar disminuint, arribant a una reducció del 60-70% de la biomassa inicial. Aquesta manca de recuperació es pot explicar per l'impacte de les mortalitats recurrents associades a altres onades de calor i la contínua pèrdua de

biomassa viva per trencament de superfícies molt afectades (Linares et al., 2005, 2010, Gómez-Gras et al., 2021a).

Els patrons descrits de pèrdua notable de biomassa just després de l'esdeveniment i la manca de recuperació també es van trobar en altres poblacions afectades del nord-oest de la Mediterrània (Cerrano et al., 2000; Coma et al., 2006; Cupido et al., 2008; Linares et al., 2017; Verdura et al., 2019). De fet, les taxes de creixement lentes i el baix reclutament que presenten aquestes espècies (Linares et al., 2007; Montero-Serra et al., 2018), no permeten una recuperació ràpida de la biomassa. Tanmateix, en algunes poblacions, el reclutament excepcionalment elevat a causa de diferents factors que actuen a microescala, com condicions hidrodinàmiques que afavoreixen la retenció de larves i la baixa competència amb altres organismes de creixement ràpid, ha fet possible recuperar valors de densitat observats abans de les mortalitats (Cerrano et al., 2000; Cupido et al., 2008). A més a més, una alta connectivitat genètica entre les poblacions del mar de Líuria pot haver facilitat la seva recuperació dels esdeveniments de mortalitat massiva (Padron et al., 2018). No obstant això, en general, la recuperació s'espera que sigui baixa donada la poca connectivitat genètica d'aquestes espècies, observant-se importants diferències genètiques entre poblacions separades de desenes de metres a pocs quilòmetres (Ledoux et al. 2010; Mokhtar-Jamai et al., 2011; Arizmendi-Mejía et al., 2015a). En conseqüència, s'espera que a llarg termini hi hagi una pèrdua important de biomassa que resultarà en una important pèrdua de complexitat estructural i una elevada fragmentació de les poblacions, augmentant l'aïllament genètic de les poblacions amb conseqüències importants per l'èxit reproductiu i recuperació d'aquestes espècies (Ledoux et al., 2020).

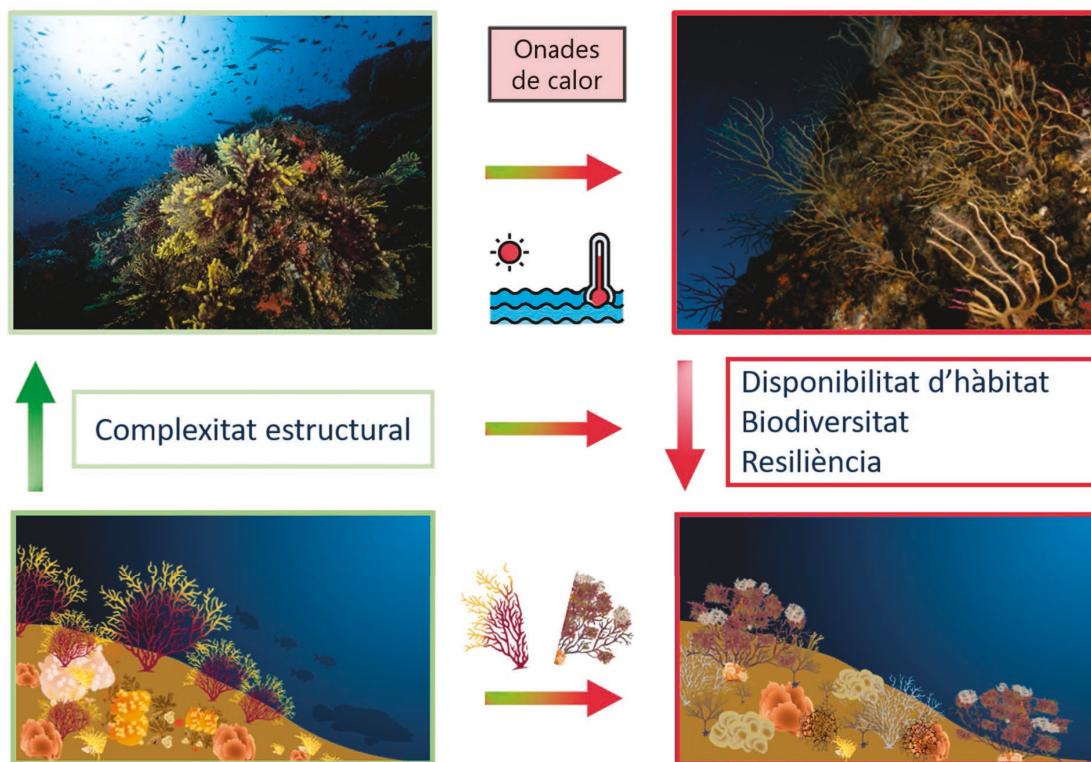
Tot i que, canvis en la fecunditat, la dispersió larvària i el reclutament tenen un paper important en la recuperació de les espècies enfront a les pertorbacions, els efectes subletals associats a l'estrés tèrmic sobre aquests processos ecològics bàsics han estat molt menys investigats. Estudis previs han evidenciat els efectes greus de l'estrés tèrmic sobre la reproducció de la gorgònia *P. clavata* (Linares et al., 2008; Arizmendi-Mejía et al., 2015b) i sobre el seu desenvolupament embrionari (Kipson et al., 2012) i han posat de relleu que un estrès tèrmic durant el desenvolupament embrionari pot ser el factor més crític per a la viabilitat de les larves d'aquesta espècie. Considerant la baixa connectivitat genètica observada en aquestes espècies i, per tant, la importància de l'autoreclutament (on els nous individus provenen de les mateixes poblacions i no d'altres més il·lynyanes, Arizmendi-Mejía et al., 2015a), la reducció de l'esforç reproductiu i la viabilitat de les primeres etapes de la vida, i el fet que l'assentament es pot accelerar com a conseqüència de l'estrés

tèrmic (Viladrich *et al.*, 2022), pot posar en perill tant la persistència de les poblacions afectades com processos claus com la dispersió larvària i recolonització de noves poblacions.

### La pèrdua d'espècies claus i l'estructura i funcionament de la comunitat

Tenint en compte que les espècies més afectades durant els esdeveniments de mortalitat massiva, com les gorgònies, són espècies que juguen un paper crucial a l'hora de proporcionar complexitat a l'hàbitat, podem esperar que la seva pèrdua tingui conseqüències greus per a l'estructura i funcionament de tota la comunitat. Per exemple, les gorgònies tenen un paper en l'estabilització de la comunitat, augmentant la seva diversitat i el reclutament d'espècies associades, esmorteint el negatiu impacte de les espècies invasores i altres pertorbacions (Ponti *et al.* 2014, 2018; Verdura *et al.*, 2020, Gómez-Gras *et al.*, 2021b). En aquest context, la davallada demogràfica d'aquestes espècies induïda pels esdeveniments de mortalitat poden tenir conseqüències dramàtiques, amb efectes en cascada en l'ecosistema, els quals poden posar en perill el manteniment de la integritat i funcionament del coral·ligen (fig. 3).

L'ecologia teòrica prediu que el funcionament de les comunitats afectades pel canvi climàtic es pot estabilitzar mitjançant dinàmiques compensatòries entre espècies funcionalment redundants, és a dir, que tenen un mateix rol funcional, però responen diferent a les fonts d'estrès (Yachi i Loreau, 1999). En el coral·ligen, s'ha observat una gran diversitat de respostes a l'escalfament entre les espècies coexistents (Garrabou *et al.*, 2009; Pagès-Escolà *et al.*, 2018; Gómez-Gras *et al.*, 2019) i aquesta diversitat de respostes podria facilitar el manteniment del funcionament del conjunt. Tanmateix, la diversitat de respostes també requereix la presència d'espècies que comparteixin funcions similars (Walker, 1995; Nyström, 2006). Malauradament, un estudi basat en trets funcionals a llarg termini realitzat en aquestes comunitats, suggereix una manca de redundància funcional en grups funcionals clau, aquells que formen hàbitat. Per tant, és esperable que el reiterat impacte d'onades de calor pugui provocar canvis funcionals dràstics d'aquestes comunitats en resposta al context d'escalfament esperat (Gómez-Gras *et al.*, 2021b). En general, el col·lapse en curs de les espècies formadores d'hàbitat pot conduir a un buit funcional. Tot i que encara estem lluny d'entendre plenament com evolucionarà el



**Figura 3.** Esquema on es mostren les conseqüències dels esdeveniments de mortalitat massiva donats per onades de calor marines sobre una comunitat del coral·ligen dominada per gorgònies. Una comunitat sana (esquerra) mostra una elevada complexitat estructural, que afavoreix una alta biodiversitat associada. La pèrdua de les espècies estructurals, com les gorgònies, donada per les onades de calor marines, produeix una reducció en l'estructura i funcionament de la comunitat (dreta), disminuint així la disponibilitat d'hàbitat, la biodiversitat associada i la resiliència enfront de futurs impactes.

funcionament del coral·ligen en un mar Mediterrani més càlid, la simplificació de l'hàbitat ja és evident en molts llocs afectats i pot tenir conseqüències greus per a les comunitats i els serveis que ofereixen.

Tenint en compte l'augment de la freqüència, durada, i intensitat de les onades de calor marines d'estiu (Darmaki *et al.*, 2019), s'espera que l'ocurrència d'esdeveniments de mortalitat massiva augmenti en les properes dècades com ha succeït en els darrers anys a la Mediterrània (Garrabou *et al.*, 2022). Aquest escenari probablement pot conduir al coral·ligen cap a trajectòries de collapse a moltes zones del Mediterrani.

### Altres espècies i hàbitats emblemàtics afectats per les onades de calor

Tot i que el coral·ligen ha estat un dels hàbitats més afectats i estudiats fins a l'actualitat, no hem de perdre de vista els efectes d'aquestes onades de calor en altres espècies com la *Posidonia oceanica*, les algues del gènere *Cystoseira sensu latu* i el corall formador d'esculls *Cladocora caespitosa*, com alguns dels exemples més destacables.

En el cas de la fanerògama *Posidonia oceanica* i d'espècies de macroalgues gènere *Cystoseira sensu latu*, s'ha observat un augment de la mortalitat i una forta disminució de les densitats com a conseqüència de les onades de calor (Marbà i Duarte, 2010; Savva *et al.*, 2018; Verdura *et al.*, 2021). Tot i així, s'han observat respostes molt diferents segons les espècies estudiades, que mostren com espècies com la fanerògama *Cymodocea nodosa* pot resultar una de les espècies guanyadores del canvi climàtic (Savva *et al.*, 2018). Cal destacar també com estudis experimentals han demostrat com l'augment de la temperatura augmenta la floració d'aquestes plantes marines, concretament en *P. oceanica* (Ruiz *et al.*, 2018), el que està per veure és si això pot ser un mecanisme d'adaptació en aquests canvis ambientals ràpids, i si és suficient per contrarestar les mortalitats observades en aquesta planta marina. En el cas dels boscos de macroalgues, aquests esdeveniments climàtics extrems també representen una important amenaça per aquests hàbitats, que comporten una elevada mortalitat per a les diferents fases de vida d'aquestes espècies (Capdevila *et al.*, 2018; Savva *et al.*, 2018, Verdura *et al.*, 2021), tot i que s'ha observat que factors i processos a escala local i regional poden condicionar les respostes de les poblacions de macroalgues a l'escalfament (Verdura *et al.*, 2021).

L'únic corall amb capacitat de formar esculls de la Mediterrània, *Cladocora caespitosa*, ha estat una de les espècies més afectades per les onades de calor. Els estudis a llarg termini duts a terme a la Reserva marina de les Illes Columbretes a Castelló han mostrat els impactes devastadors d'aquests esdeveniments extrems, causant una elevada mortalitat i arribant a una pèrdua del

25% de la superfície ocupada per aquests coralls (Kersting *et al.*, 2013). No obstant això, el seguiment a llarg termini del corall a les Illes Columbretes ha revelat ara un mecanisme sorprenent, el rejunament (un fenomen ja observat en coralls fòssils), mitjançant el qual alguns coralls que s'han donat per morts feia anys presenten parts活。Aquest fenomen consisteix en què, sota condicions d'estrès, alguns polips de les colònies de corall que estan morint són capaços de fer-se petits fins al punt d'abandonar parcialment el seu esquelet calcari i així podent sobreviure a condicions extremes (Kersting i Linares, 2019).

Tot i que aquest descobriment va obrir noves perspectives per a la supervivència de l'únic corall d'escull de la Mediterrània, que té un creixement lent i una capacitat molt limitada de recuperació, com altres espècies que s'esmenten en aquest treball, és difícil que aquests tipus de mecanismes puguin compensar el dràstic augment en freqüència i intensitat de les onades de calor a la Mediterrània. Per tant, és més necessari que mai actuar de manera urgent per frenar les causes del canvi climàtic. A més a més, els estudis sobre els impactes de la mortalitat massiva en aquests hàbitats mereixen una atenció urgent, així com la implementació de mesures eficients de gestió, conservació i restauració. Finalment, cal destacar la importància de dedicar recursos suficients per mantenir seguiments a llarg termini, que ens puguin permetre entendre els efectes de l'augment de la freqüència i intensitat d'aquestes onades de calor sobre els ecosistemes bentònics de la Mediterrània.

### Bibliografia

- Airoldi, L., i Beck, M. 2007. Loss, Status and Trends for Coastal Marine Habitats of Europe. *An Annual Review*, 45: 345-405.  
<https://doi.org/10.1201/9781420050943.ch7>
- Arizmendi-Mejía, R., Ledoux, J.-B., Civit, S., Antunes, A., Thanopoulou, Z., Garrabou, J., i Linares, C. 2015b. Demographic responses to warming: Reproductive maturity and sex influence vulnerability in an octocoral. *Coral Reefs*, 34(4): 1207-1216.  
<https://doi.org/10.1007/s00338-015-1332-9>
- Arizmendi-Mejía, R., Linares, C., Garrabou, J., Antunes, A., Ballesteros, E., Cebrán, E., Díaz, D., i Ledoux, J.-B. 2015a. Combining genetic and demographic data for the conservation of a Mediterranean marine habitat-forming species. *PloS One*, 10(3): e0119585.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119585>
- Arnaud-Haond, S., Duarte, C.M., Diaz-Almela, E., Marbà, N., Sintes, T., i Serrão, E.A. 2012. Implications of extreme life span in clonal organisms: Millenary clones in meadows of the threatened seagrass *Posidonia oceanica*. *PloS One*, 7(2): e30454.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0030454>
- Azzurro, E., Sbragaglia, V., Cerri, J., Bariche, M., Bolognini, L., Ben Souissi, J., Busoni, G., Coco, S., Chryssanthi, A., i Fanelli, E. 2019. Climate change, biological invasions, and the shifting distribution of Mediterranean fishes: A large-scale survey based on local ecological knowledge. *Global Change Biology*, 25(8): 2779-2792.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.14670>

- Balata, D., Piazzi, L., Cecchi, E., i Cinelli, F. 2005. Variability of Mediterranean coralligenous assemblages subject to local variation in sediment deposition. *Marine Environmental Research*, 60(4): 403-421.  
<https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2004.12.005>
- Ballesteros, E. 2006. Mediterranean coralligenous assemblages: A synthesis of present knowledge. *Oceanography and Marine Biology*, 44: 123-195.  
<https://doi.org/10.1201/9781420006391.ch4>
- Bianchi, C.N., i Morri, C. 2000. Marine biodiversity of the Mediterranean Sea: Situation, problems and prospects for future research. *Marine Pollution Bulletin*, 40(5): 367-376.  
[https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(00\)00027-8](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(00)00027-8)
- Boudouresque, C.-F. 2004. Marine biodiversity in the Mediterranean: Status of species, populations and communities. *Travaux Scientifiques Du Parc National de Port-Cros*, 20: 97-146.
- Capdevila, P., Linares, C., Aspíllaga, E., Riera, J.L., i Hereu, B. 2018. Effective dispersal and density-dependence in mesophotic macroalgal forests: Insights from the Mediterranean species *Cystoseira zosteroides*. *PLoS One*, 13(1): e0191346.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0191346>
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Peñrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., i Wardle, D. A. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401): 59-67.  
<https://doi.org/10.1038/nature11148>
- Cerrano, C., Bavestrello, G., Bianchi, C.N., Cattaneo-Vietti, R., Bava, S., Morganti, C., Morri, C., Picco, P., Sara, G., i Schiaparelli, S. 2000. A catastrophic mass-mortality episode of gorgonians and other organisms in the Ligurian Sea (North-western Mediterranean): summer 1999. *Ecology Letters*, 3(4): 284-293.  
<https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2000.00152.x>
- Coll, M., Piroddi, C., Albuoy, C., Ben Rais Lasram, F., Cheung, W.W., Christensen, V., Karpouzi, V. S., Guilhaumon, F., Mouillot, D., i Paleczny, M. 2012. The Mediterranean Sea under siege: Spatial overlap between marine biodiversity, cumulative threats and marine reserves. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4): 465-480.  
<https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00697.x>
- Coll, M., Piroddi, C., Steenbeek, J., Kaschner, K., Lasram, F.B.R., Aguzzi, J., Ballesteros, E., Bianchi, C.N., Corbera, J., Dailianis, T., [...] Voultsiadou, E. 2010. The biodiversity of the Mediterranean Sea: Estimates, patterns, and threats. *PLoS One*, 5(8): e11842.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011842>
- Coma, R., Linares, C., Ribes, M., Diaz, D., Garrabou, J., i Ballesteros, E. 2006. Consequences of a mass mortality in populations of *Eunicella singularis* (Cnidaria: Octocorallia) in Menorca (NW Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series*, 327: 51-60.  
<https://doi.org/10.3354/meps327051>
- Costanza, R., De Groot, R., Sutton, P., Van der Ploeg, S., Anderson, S.J., Kubiszewski, I., Farber, S., i Turner, R. K. 2014. Changes in the global value of ecosystem services. *Global Environmental Change*, 26: 152-158.  
<https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2014.04.002>
- Cramer, W., Guiot, J., Fader, M., Garrabou, J., Gattuso, J.-P., Iglesias, A., Lange, M.A., Lionello, P., Llasat, M. C., i Paz, S. 2018. Climate change and interconnected risks to sustainable development in the Mediterranean. *Nature Climate Change*, 8(11): 972-980.  
<https://doi.org/10.1038/s41558-018-0299-2>
- Cupido, R., Cocito, S., Sgorbini, S., Bordone, A., i Santangelo, G. 2008. Response of a gorgonian (*Paramuricea clavata*) population to mortality events: Recovery or loss. *Aquatic Conservation Marine and Freshwater Ecosystems*.  
<https://doi.org/10.1002/aqc.904>
- Darmaraki, S., Somot, S., Sevault, F., Nabat, P., Cabos Návaez, W.D., Cavicchia, L., Djurdjevic, V., Li, L., Sannino, G., i Sein, D.V. 2019. Future evolution of marine heatwaves in the Mediterranean Sea. *Climate Dynamics*, 53(3): 1371-1392.  
<https://doi.org/10.1007/s00382-019-04661-z>
- Fourqurean, J.W., Duarte, C.M., Kennedy, H., Marbà, N., Holmer, M., Mateo, M.A., Apostolaki, E.T., Kendrick, G.A., Krause-Jensen, D., i McGlathery, K.J. 2012. Seagrass ecosystems as a globally significant carbon stock. *Nature Geoscience*, 5(7): 505-509.  
<https://doi.org/10.1038/ngeo1477>
- Frölicher, T.L., Fischer, E.M., i Gruber, N. 2018. Marine heatwaves under global warming. *Nature*, 560(7718): 360-364.  
<https://doi.org/10.1038/s41586-018-0383-9>
- Garrabou, J., Coma, R., Bensoussan, N., Bally, M., Chevaldonné, P., Ciglano, M., Díaz, D., Harmelin, J.G., Gambi, M.C., i Kersting, D.K. 2009. Mass mortality in Northwestern Mediterranean rocky benthic communities: Effects of the 2003 heat wave. *Global Change Biology*, 15(5): 1090-1103.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01823.x>
- Garrabou, J., Gómez-Gras, D., Ledoux, J.-B., Linares, C., Bensoussan, N., López-Sendino, P., Bazairi, H., Espinosa, F., Ramdani, M., i Grimes, S. 2019. Collaborative database to track mass mortality events in the Mediterranean Sea. *Frontiers in Marine Science*, 6: 707.  
<https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00707>
- Garrabou, J., Gómez-Gras, D., Medrano, A., Cerrano, C., Ponti, M., Schlegel, R., Bensoussan, N., Turicchia, E., Sini, M., i Gerovasileiou, V. 2022. Marine heatwaves drive recurrent mass mortalities in the Mediterranean Sea. *Global Change Biology*, 28(19): 5708-5725.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.16301>
- Garrabou, J., i Harmelin, J.-G. 2002. A 20-year 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): 966-978.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2002.00661.x>
- Gili, J.-M., i Coma, R. 1998. Benthic suspension feeders: Their paramount role in littoral marine food webs. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(8): 316-321.  
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01365-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01365-2)
- Givan, O., Edelist, D., Sonin, O., i Belmaker, J. 2018. Thermal affinity as the dominant factor changing Mediterranean fish abundances. *Global Change Biology*, 24(1): e80-e89.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.13835>
- Gómez-Gras, D., Linares, C., de Caralt, S., Cebrian, E., Frleta-Valič, M., Montero-Serra, I., Pagès-Escolà, M., López-Sendino, P., i Garrabou, J. 2019. Response diversity in Mediterranean coralligenous assemblages facing climate change: Insights from a multispecific thermotolerance experiment. *Ecology and Evolution*, 9(7): 4168-4180.  
<https://doi.org/10.1002/ece3.5045>
- Gómez-Gras, D., Linares, C., Dornelas, M., Madin, J.S., Brambilla, V., Ledoux, J.-B., López-Sendino, P., Bensoussan, N., i Garrabou, J. 2021b. Climate change transforms the functional identity of Mediterranean coralligenous assemblages. *Ecology Letters*, 24(5): 1038-1051.  
<https://doi.org/10.1111/ele.13718>
- Gómez-Gras, D., Linares, C., López-Sanz, A., Amate, R., Ledoux, J.B., Bensoussan, N., Drap, P., Bianchimani, O., Marschal, C., Torrents, O., Zuberer, F., Cebrian, E., Teixidó, N., Zabala, M., Kipson, S., Kersting, D.K., Montero-Serra, I., Pagès-Escolà, M., Medrano, A., [...] Garrabou, J. 2021a. Population collapse of habitat-forming species in the Mediterranean: A long-term study

- of gorgonian populations affected by recurrent marine heatwaves. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288(1965): 20212384.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2021.2384>
- Halpern, B.S., Walbridge, S., Selkoe, K.A., Kappel, C.V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J.F., Casey, K.S., Ebert, C., i Fox, H.E. 2008. A global map of human impact on marine ecosystems. *Science*, 319(5865): 948-952.  
<https://doi.org/10.1126/science.1149345>
- Harris, D.L., Rovere, A., Casella, E., Power, H., Canavesio, R., Collin, A., Pomeroy, A., Webster, J.M., i Parravicini, V. 2018. Coral reef structural complexity provides important coastal protection from waves under rising sea levels. *Science Advances*, 4(2): eaao4350.  
<https://doi.org/10.1126/sciadv.aao4350>
- Huete-Stauffer, C., Vielmuri, I., Palma, M., Navone, A., Panzalis, P., Vezzulli, L., Misic, C., i Cerrano, C. 2011. *Paramuricea clavata* (Anthozoa, Octocorallia) loss in the Marine Protected Area of Tavolara (Sardinia, Italy) due to a mass mortality event. *Marine Ecology*, 32: 107-116.  
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2011.00429.x>
- Jackson, J.B.C., Kirby, M.X., Berger, W.H., Björndal, K.A., Botsford, L.W., Bourque, B.J., Bradbury, R.H., Cooke, R., Erlandson, J., Estes, J.A., Hughes, T.P., Kidwell, S., Lange, C.B., Lenihan, H.S., Pandolfi, J.M., Peterson, C.H., Steneck, R.S., Tegner, M.J., i Warner, R.R. 2001. Historical Overfishing and the Recent Collapse of Coastal Ecosystems. *Science*, 293(5530): 629-637.  
<https://doi.org/10.1126/science.1059199>
- Kersting, D.K., Bensoussan, N., i Linares, C. 2013. Long-term responses of the endemic reef-builder *Cladocora caespitosa* to Mediterranean warming. *PLoS One*, 8(8): e70820.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0070820>
- Kersting, D.K., i Linares, C. 2019. Living evidence of a fossil survival strategy raises hope for warming-affected corals. *Science Advances*, 5(10): eaax2950.  
<https://doi.org/10.1126/sciadv.aax2950>
- Kipson, S., Linares, C., Teixidó, N., Bakran-Petricoli, T., i Garrabou, J. 2012. Effects of thermal stress on early developmental stages of a gorgonian coral. *Marine Ecology Progress Series*, 470, 69-78.  
<https://doi.org/10.3354/meps09982>
- Laurila-Pant, M., Lehtinen, A., Uusitalo, L., i Venesjärvi, R. 2015. How to value biodiversity in environmental management? *Ecological Indicators*, 55: 1-11.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.02.034>
- Ledoux, J.-B., Frias-Vidal, S., Montero-Serra, I., Antunes, A., Casado Bueno, C., Civit, S., Lopez-Sendino, P., Linares, C., i Garrabou, J. 2020. Assessing the impact of population decline on mating system in the overexploited Mediterranean red coral. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 30(6): 1149-1159.  
<https://doi.org/10.1002/aqc.3327>
- Ledoux, J.-B., Garrabou, J., Bianchimani, O., Drap, P., Féral, J.-P., i Aurelle, D. 2010. Fine-scale genetic structure and inferences on population biology in the threatened Mediterranean red coral, *Corallium rubrum*. *Molecular Ecology*, 19(19): 4204-4216.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04814.x>
- Linares, C., Ballesteros, E., Verdura, J., Coma, R., Garrabou, J., Ledoux, J. B., Tomàs, F., Uriz, M.J., i Cebrán, E. 2017. Efectos del cambio climático sobre la gorgonia *Paramuricea clavata* y el coralígeno asociado en el Parque Nacional Marítimo-Terrestre del archipiélago de Cabrera. In: Amengual P (ed.), *Proyectos de investigación en Parques nacionales: convocatoria 2012-2015*. OA de PN, pp. 45-67
- Linares, C., Coma, R., Diaz, D., Zabala, M., Hereu, B., i 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, 127-137.  
<https://doi.org/10.3354/meps305127>
- Linares, C., Coma, R., Mariani, S., Díaz, D., Hereu, B., i Zabala, M. 2008. Early life history of the Mediterranean gorgonian *Paramuricea clavata*: Implications for population dynamics. *Invertebrate Biology*, 127(1): 1-11.  
<https://doi.org/10.1111/j.1744-7410.2007.00109.x>
- Linares, C., Doak, D.F., Coma, R., Díaz, D., i Zabala, M. 2007. Life history and viability of a long-lived marine invertebrate: The octocoral *Paramuricea clavata*. *Ecology*, 88(4): 918-928.  
<https://doi.org/10.1890/05-1931>
- Linares, C., Zabala, M., Garrabou, J., Coma, R., Díaz, D., Hereu, B., i Dantart, L. 2010. Assessing the impact of diving in coralligenous communities: The usefulness of demographic studies of red gorgonian populations. *Scientific Reports of Port-Cros National Park*, 24: 161-184.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaeili, D., i Schmid, B. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science*, 294(5543): 804-808.  
<https://doi.org/10.1126/science.1064088>
- Lotze, H.K., Coll, M., i Dunne, J.A. 2011. Historical changes in marine resources, food-web structure and ecosystem functioning in the Adriatic Sea, Mediterranean. *Ecosystems*, 14(2): 198-222.  
<https://doi.org/10.1007/s10021-010-9404-8>
- Marbà, N., i Duarte, C.M. 2010. Mediterranean warming triggers seagrass (*Posidonia oceanica*) shoot mortality. *Global Change Biology*, 16(8): 2366-2375.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02130.x>
- Martin, C.S., Giannoulaki, M., De Leo, F., Scardi, M., Salomidi, M., Knittweis, L., Pace, M.L., Garofalo, G., Gristina, M., i Ballesteros, E. 2014. Coralligenous and maërl habitats: Predictive modelling to identify their spatial distributions across the Mediterranean Sea. *Scientific Reports*, 4(1): 1-9.  
<https://doi.org/10.1038/srep05073>
- Mokhtar-Jamaï, K., Pascual, M., Ledoux, J.-B., Coma, R., Féral, J.-P., Garrabou, J., i Aurelle, D. 2011. From global to local genetic structuring in the red gorgonian *Paramuricea clavata*: The interplay between oceanographic conditions and limited larval dispersal. *Molecular Ecology*, 20(16): 3291-3305.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05176.x>
- Montero-Serra, I., Edwards, M., i Genner, M.J. 2015. Warming shelf seas drive the subtropicalization of European pelagic fish communities. *Global Change Biology*, 21(1): 144-153.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.12747>
- Montero-Serra, I., Linares, C., Doak, D.F., Ledoux, J.B., i Garrabou, J. 2018. Strong linkages between depth, longevity and demographic stability across marine sessile species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1873): 20172688.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2688>
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Da Fonseca, G.A., i Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772): 853-858.  
<https://doi.org/10.1038/35002501>
- Nyström, M. 2006. Redundancy and response diversity of functional groups: Implications for the resilience of coral reefs. *AMBO: A Journal of the Human Environment*, 35(1): 30-35.  
<https://doi.org/10.1579/0044-7447-35.1.30>
- Oliver, E.C., Donat, M.G., Burrows, M.T., Moore, P.J., Smale, D.A., Alexander, L.V., Benthysen, J.A., Feng, M., Sen Gupta, A., i Hobday, A.J. 2018. Longer and more frequent marine heatwaves over the past century. *Na-*

- ture Communications, 9(1): 1324.  
<https://doi.org/10.1038/s41467-018-03732-9>
- Padrón, M., Costantini, F., Bramanti, L., Guizien, K., i Abbiati, M. 2018. Genetic connectivity supports recovery of gorgonian populations affected by climate change. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 28(4): 776-787.  
<https://doi.org/10.1002/aqc.2912>
- Pagès-Escolà, M., Hereu, B., Garrabou, J., Montero-Serra, I., Gori, A., Gómez-Gras, D., Figuerola, B., i Linares, C. 2018. Divergent responses to warming of two common co-occurring Mediterranean bryozoans. *Scientific Reports*, 8(1): 17465.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-018-36094-9>
- Paoli, C., Montefalcone, M., Morri, C., Vassallo, P., i Bianchi, C.N. 2017. Ecosystem functions and services of the marine animal forests. *Marine Animal Forests: The Ecology of Benthic Biodiversity Hotspots*, pp. 1271-1312.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-319-21012-4\\_38](https://doi.org/10.1007/978-3-319-21012-4_38)
- Perry, A.L., Low, P.J., Ellis, J.R., i Reynolds, J.D. 2005. Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science*, 308(5730): 1912-1915.  
<https://doi.org/10.1126/science.1111322>
- Piazzì, L., Atzori, F., Cadoni, N., Cinti, M.F., Frau, F., i Ceccherelli, G. 2018. Benthic mucilage blooms threaten coralligenous reefs. *Marine Environmental Research*, 140: 145-151.  
<https://doi.org/10.1016/j.marenres.2018.06.011>
- Piazzì, L., Gennaro, P., i Balata, D. 2012. Threats to macroalgal coralligenous assemblages in the Mediterranean Sea. *Marine Pollution Bulletin*, 64(12): 2623-2629.  
<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.07.027>
- Pinsky, M.L., Worm, B., Fogarty, M.J., Sarmiento, J.L., i Levin, S.A. 2013. Marine taxa track local climate velocities. *Science*, 341(6151): 1239-1242.  
<https://doi.org/10.1126/science.1239352>
- Pisano, A., Marullo, S., Artale, V., Falcini, F., Yang, C., Leonelli, F.E., Santoleri, R., i Buongiorno Nardelli, B. 2020. New evidence of mediterranean climate change and variability from sea surface temperature observations. *Remote Sensing*, 12(1): 132.  
<https://doi.org/10.3390/rs12010132>
- Ponti, M., Perlini, R.A., Ventra, V., Grech, D., Abbiati, M., i Cerrano, C. 2014. Ecological shifts in Mediterranean coralligenous assemblages related to gorgonian forest loss. *PLoS One*, 9(7): e102782.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0102782>
- Ponti, M., Turicchia, E., Ferro, F., Cerrano, C., i Abbiati, M. 2018. The understorey of gorgonian forests in mesophotic temperate reefs. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 28(5): 1153-1166.  
<https://doi.org/10.1002/aqc.2928>
- Ruiz, J.M., Marín-Guirao, L., García-Muñoz, R., Ramos-Segura, A., Bernardeau-Esteller, J., Pérez, M., Sanmartí, N., Ontoria, Y., Romero, J., i Arthur, R. 2018. Experimental evidence of warming-induced flowering in the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Marine Pollution Bulletin*, 134: 49-54.  
<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.10.037>
- Savva, I., Bennett, S., Roca, G., Jordà, G., i Marbà, N. 2018. Thermal tolerance of Mediterranean marine macrophytes: Vulnerability to global warming. *Ecology and Evolution*, 8(23): 12032-12043.  
<https://doi.org/10.1002/ece3.4663>
- Scheffers, B.R., De Meester, L., Bridge, T.C., Hoffmann, A.A., Pandolfi, J.M., Corlett, R.T., Butchart, S.H., Pearce-Kelly, P., Kovacs, K.M., i Dudgeon, D. 2016. The broad footprint of climate change from genes to biomes to people. *Science*, 354(6313): aaf7671.  
<https://doi.org/10.1126/science.aaf7671>
- Smale, D.A., Wernberg, T., Oliver, E.C.J., Thomsen, M., Harvey, B.P., Straub, S.C., Burrows, M.T., Alexander, L.V., Benthuyzen, J.A., Donat, M.G., Feng, M., Hobday, A.J., Holbrook, N.J., Perkins-Kirkpatrick, S.E., Scanell, H.A., Sen Gupta, A., Payne, B.L., i Moore, P.J. 2019. Marine heatwaves threaten global biodiversity and the provision of ecosystem services. *Nature Climate Change*, 9(4): 306-312.  
<https://doi.org/10.1038/s41558-019-0412-1>
- Sunday, J.M., Pecl, G.T., Frusher, S., Hobday, A.J., Hill, N., Holbrook, N.J., Edgar, G.J., Stuart-Smith, R., Barrett, N., i Wernberg, T. 2015. Species traits and climate velocity explain geographic range shifts in an ocean-warming hotspot. *Ecology Letters*, 18(9): 944-953.  
<https://doi.org/10.1111/ele.12474>
- Teixidó, N., Garrabou, J., i Harmelin, J.-G. 2011. Low dynamics, high longevity and persistence of sessile structural species dwelling on Mediterranean coralligenous outcrops. *PLoS One*, 6(8): e23744.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023744>
- Verdura, J., Linares, C., Ballesteros, E., Coma, R., Uriz, M.J., Bensoussan, N., i Cebrian, E. 2019. Biodiversity loss in a Mediterranean ecosystem due to an extreme warming event unveils the role of an engineering gorgonian species. *Scientific Reports*, 9(1): 1-11.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-41929-0>
- Verdura, J., Santamaría, J., Ballesteros, E., Smale, D.A., Cefalù, M. E., Golo, R., de Caralt, S., Vergés, A., i Cebrian, E. 2021. Local-scale climatic refugia offer sanctuary for a habitat-forming species during a marine heatwave. *Journal of Ecology*, 109(4): 1758-1773.  
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.13599>
- Viladrich, N., Linares, C., i Padilla-Gamiño, J.L. 2022. Lethal and sublethal effects of thermal stress on octocorals early life history stages. *Global Change Biology*.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.16433>
- Walker, B. 1995. Conserving biological diversity through ecosystem resilience. *Conservation Biology*, 9(4): 747-752.  
<https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1995.09040747.x>
- Worm, B., Barbier, E.B., Beaumont, N., Duffy, J.E., Folke, C., Halpern, B.S., Jackson, J.B., Lotze, H.K., Micheli, F., i Palumbi, S.R. 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science*, 314(5800): 787-790.  
<https://doi.org/10.1126/science.1132294>
- Yachi, S., i Loreau, M. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(4): 1463-1468.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.96.4.1463>