Senyals olfactius al mar

Sergio Rossi

Institut de Ciència i Tecnologia Ambientals, Universitat Autònoma de Barcelona

OLFACTORY SIGNALS IN THE SEA. – Aquatic organisms receive many signals from the surrounding environment. One such signal comes from molecules that may be diluted and which are perceived as food, danger, or as a mating call. This is also true of odours, which play a role similar to those detected in another fluid – that is, the air. In the sea (as on the land), organisms possess chemoreceptors that transform chemical signal into a message which can be transported by the complex nervous system. From simple bacteria to the highly complex shark, all of the animals in the sea detect signals, which can elicit a myriad of sophisticated responses. The present paper provides a short overview on the different structures in marine organisms that have evolved over time and which allow them to detect the surrounding organic and inorganic molecules. In some cases, such molecules are essential for detecting a particular food source, for localizing a mating place, for avoiding a predator, for tracking a prey, and, in some cases, even for "smelling" the organism's birthplace.

Introducció

A què olora dins de l'aigua de mar? Al terra, una gran multitud d'olors ens envolten cada dia. Nosaltres els humans, ja no fem tantes distincions com altres animals que són capaços de detectar el perill, una parella potencial o simplement un menjar adequat a través de les molècules que floten a l'aire perquè el nostre sistema olfactiu no és gaire fi. Al mar, igual que al terra, la supervivència de molts organismes depèn de les olors que els arriben (Willmer *et al*., 2000). Les molècules dissoltes (o no dissoltes, en micel·les lipídiques) es veuen transportades en el medi aquàtic o es troben a la superfície dels organismes, i desprenen senyals que altres interpreten com a perill, menjar o senyal sexual o d'agrupament. El problema més bàsic és que, així com a l'aire les molècules passen molt ràpid, la major viscositat (densitat) de l'aigua fa que aquestes molècules (i partícules en suspensió vives o mortes), del tipus que sigui, vagin més a poc a poc (Vogel, 1994). Tot és bastant més lent, tot té una certa parsimònia sotaigua. I és que, a més, aquestes molècules que han de servir com a senyals, es dilueixen molt ràpidament, de forma molt més dràstica que al terra, pel mateix problema: la viscositat. És aquesta viscositat la que ha de ser tinguda en compte quan parlem d'olors al mar, que existeixen, tot i que nosaltres mai serem capaços, sotaigua, de percebre-les (Vogel, 1994). La capacitat de dissoldre's (o sigui la seva hidrofilia) a l'ambient i per tant arribar als òrgans que captaran el senyal també 'es un factor a tenir en compte, com veurem una mica més endavant, però el primer que s'ha d'entendre és que una vegada surten del focus d'emissió, la dilució al medi de qualsevol cosa al mar és molt elevada (Prosser, 1986). Prenem com a exemple intuïtiu les gorgònies. Aquests animals són com arbres enmig del terra marí, el bentos (fig. 1). Com a tals, no es poden moure: una vegada la larva ha arribat i ha trobat el lloc més idoni per assentar-se, l'estructura que creix (en forma d'arbre farcit d'àvids pòlips en comptes de fulles) estarà durant anys o dècades, segons la seva capacitat de sobreviure, fixa al fons marí. Doncs bé, els pòlips són els responsables de la reproducció, i els espermatozous han de sortir dels pòlips d'una gorgònia (mascle) i fertilitzar els ous d'una gorgònia propera (femella). S'ha pogut demostrar que aquest viatge és arriscat. Sols un 15% de les gorgònies és fertilitzat si estan només a un metre o dos de distància, però si el corrent és massa fort, tot el producte sexual masculí es perd sense tenir cap eficàcia reproductora (Coma i Lasker, 1997). Això fa que els organismes, quan han de produir alguna molècula, esperma, ou o altra partícula que ha de ser interceptada per un tercer, ho han de fer concentrant al màxim esforços i energia per tal d'aconseguir el seu objectiu: arribar i ser detectat. Però, com detecten els éssers vius aquestes olors o sabors al mar?

Quimioreceptors

D'una manera o una altra aquesta molècula, aquesta olor (o sabor), ha de ser traduïda. Aquesta és la tasca del quimioreceptor. Els animals i mols organismes unicel·lulars tenen la capacitat de fer aquesta traducció a través d'un sistema que, a mesura que anem evolucionant, esdevé més i més complex. El quimioreceptor és un tipus de cèl·lula capaç de traduir el senyal de la molècula en un senyal elèctric o, com a mínim, químic si és molt simple com el de bacteris, ciliats o flagel·lats (unicel·lulars) (Prosser, 1986). La molècula

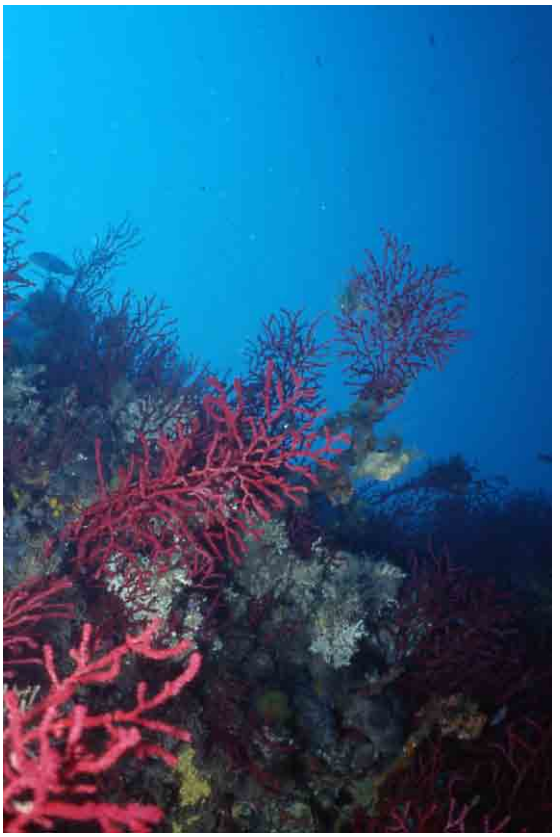


Figura 1. El fons marí pot tenir una gran complexitat, acompanyada per una varietat molt elevada d'olors que els organismes perceben com nosaltres les percebem a l'aire (foto: Sergio Rossi).

(posem per exemple un aminoàcid) arriba i és captada per un sistema enzimàtic i de canals a la cèl·lula, on es tradueix (en els organismes més complexos) en un senyal elèctric. Tot es basa en aquest "simple" principi (també als organismes que viuen a terra com nosaltres): arriba una molècula, s'acobla a la cèl·lula que té el receptor i aquesta transforma la seva polaritat, estructura, radicals o altres característiques en un impuls que anirà al sistema nerviós (en els casos més evolucionats). Aquestes cèl·lules es troben als bulbs olfactius o en càmeres, plecs, forats on es concentren un gran nombre d'aquests tipus de cèl·lula (fig. 2). Pot ser un sistema molt simple, com en els cnidaris (meduses, anemones, gorgònies), on no hi ha teixits ni un sistema nerviós veritable, o molt complex, com en taurons i peixos que, com veurem, depenen molt de les olors de la mar i del seu reconeixement per poder sobreviure. Les neurones que formen aquestes xarxes s'encarreguen d'amplificar el senyal: quan més molècules arribin, més fort és el senyal emès, i per tant més atenció faran en aquest senyal. L'impuls electrònic viatja a través de les dendrites fins al cervell de l'organisme, on s'interpretarà aquest senyal provinent d'un tipus concret de molècula (Willmer *et al*., 2000). Com és de suposar, no és tan simple. La cosa es complica senzillament perquè a la natura, no arriba mai només un tipus d'olor o un altre, un tipus de molècula o un altre. Arriben barrejats. De fet, les olors acostumen a ser compostes, a provenir de més d'una molècula a la vegada. Hem de pensar que a l'aire hi ha unes 1.000 varietats d'olors reconegudes, a l'aigua probablement hi hagi un nombre similar. Per això, per a cada olor hi haurà un tipus de cèl·lula concret que reconeixerà aquella molècula o molècules que donaran el perfil de l'olor i que el cervell s'encarregarà de classificar. Per tal d'optimitzar aquest sistema (que esdevé més i més complex segons l'escala evolutiva, però sobretot segons el tipus d'animal del qual estem parlant i de la seva relació amb les olors) s'augmenta la superfície de contacte amb l'exterior per augmentar la captació de molècules. Es creen veritables camps de cèl·lules nervioses que emeten el senyal interpretat pel cervell: perill, menjar, reproducció, etc. (Willmer *et al*., 2000).

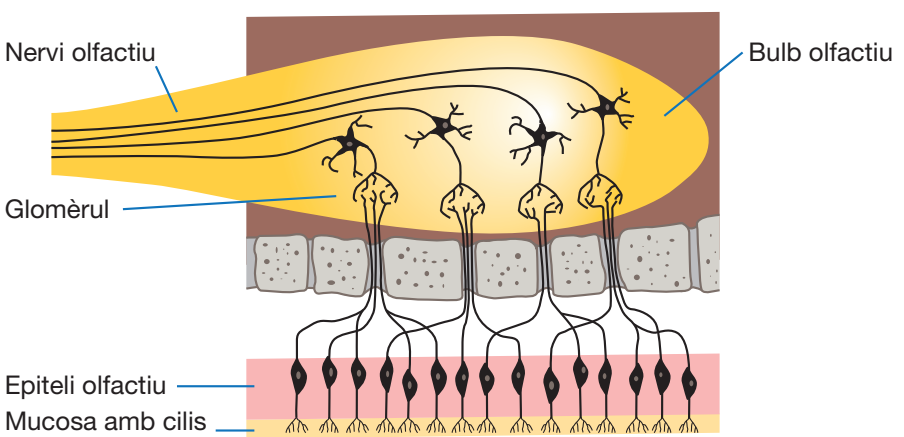


Figura 2. El principi del quimioreceptor és simple: una molècula arriba a les cèl·lules exposades al medi i, segons la seva estructura, els seus radicals, la seva composició, es transforma en un senyal elèctric que va a parar al cervell a través de neurones o altres cèl·lules nervioses. El cervell identificarà el senyal olfactiu i reaccionarà segons si el senyal indica menjar, perill, etc.

Organismes unicel·lulars i invertebrats simples

Com hem explicat una mica més amunt, són variades les possibles respostes dels organismes enfront a les olors que els poden servir per a tasques com l'alimentació (detecció de fonts d'aliment i reconeixement d'aliments particulars), la reproducció (identificació d'individus d'una mateixa espècie i agregació), la defensa (poder olorar el perill i allunyar-se'n el més ràpid possible) i la migració (reconèixer els llocs de migració, les rutes migratòries). No tots els organismes tenen eines sofisticades fins al punt de poder exercir tantes tasques diferents. Els organismes unicel·lulars per exemple utilitzen les olors d'una forma molt primitiva, tot i que eficient. Bacteris (procariotes), ciliats, flagel·lats i altres eucariotes, utilitzen l'anomenada quimiotaxi per reconèixer fonts d'aliment i apropar-s'hi (Schlegel, 1975). La detecció d'un compost químic determinat, com una substància en descomposició o un aminoàcid pot fer que les cèl·lules s'apropin i acabin localitzant la font de la qual surt la molècula. Són capaços de detectar senyals químics d'ampli espectre, el que vol dir que no poden distingir gaire bé les olors però si el suficient com per deduir sí són o no interessants. En aquest cas, la quimiotaxi és alimentària, però s'ha pogut veure que en certs casos, alguns eucariotes unicel·lulars tenen també una quimiotaxi relacionada amb l'agregació (reconeixement de la mateixa espècie) o fins i tot la defensa (fugida per la detecció d'un potencial depredador). És el cas dels ciliats, que poden detectar un copèpode i allunyar-se d'ell, tot i que no està molt clar si també hi ha un altre mecanisme involucrat, el dels mecanoreceptors (receptors d'ones o moviments, una mena d'orelles que sentirien les vibracions dels depredadors).

Avançant una mica en el que es podria dir la complexitat dels organismes, trobem els cnidaris. Aquests organismes pluricel·lulars invertebrats no posseeixen un autèntic sistema nerviós (teixit nerviós), però sí que es comuniquen a través de receptors mecànics o químics i els seus senyals es tradueixen en senyals elèctrics que es transformen en reaccions concretes de l'animal. Per exemple, si toquem un o diversos pòlips d'una gorgònia, la branca sencera es tancarà. Els mecanoreceptors han entrat en acció, i adverteixen un perill per agressió mecànica. Però els quimioreceptors també tenen un paper important en la seva supervivència, relacionats amb la reproducció (com hem mencionat abans) i amb l'alimentació. Aquest últim punt és molt més desconegut. En un recent treball experimental s'ha pogut comprovar que l'olor és bàsica per a la reacció dels pòlips del corall vermell (*Corallium rubrum*) (fig. 3). Posades en un canal circular, les colònies d'aquest animal endèmic del Mediterrani amb els pòlips tancats reaccionaven en pocs segons quan es posava a l'aigua suc de zooplàncton, o sigui plàncton marí pescat unes hores abans, triturat i filtrat per tal de deixar les partícules a part (Rossi *et al*., 2009). El suc era molt benvingut, i els coralls de seguida s'obrien esperant que l'olor es transformés en preses suculentes. En realitat, no hi havia cap novetat: tots els aquaròlegs ens poden dir que per estimular l'activitat dels cnidaris s'ha de posar suc de musclo o de peix per tal que s'obrin tots els pòlips. De tota manera, aquesta prova en condicions de corrent, temperatura i continguts controlats era la prova quantificable que es necessitava per tal de demostrar aquest aspecte dels quimioreceptors dels cnidaris i la seva relació amb l'alimentació.

Invertebrats més complexos

Què passa quan els organismes pluricel·lulars comencen a moure's? Les coses es compliquen, perquè han de buscar activament menjar, fugir dels depredadors i trobar parella. Els senyals olfactius (i d'altres) esdevenen cada vegada més importants, i l'especialització, la capacitat de discriminar cada vegada més entre les olors pot ser crucial a l'hora de tenir èxit en les tasques abans esmentades. Per una banda, les olors els serveixen per localitzar la presa adequada. En el cas del murícid *Concholepas concholepas*, els exemplars



Figura 3. S'ha pogut comprovar que el corall vermell reacciona als senyals olfactius obrint-se si aquests corresponen al que l'animal considera menjar (foto: Sergio Rossi).

adults amb més experiència poden triar entre diferents tipus de musclos, segons els trobin més o menys "sucosos" (Serra *et al*., 1997). No perden el temps amb els que són petits o tenen menys massa a l'interior de les seves closques, i identificar els millors per mitjà de quimioreceptors. Només si tenen molta gana perquè han passat un període llarg d'inanició, la selectivitat baixa considerablement, cosa bastant lògica: quan tens gana, menges el primer que trobes. Alhora, aquest i altres gasteròpodes poden detectar la presència, en les zones intermareals, del seu depredador natural, les estrelles de mar. Així, quan el depredador és a prop, just abans que baixi la marea, aquests mol·luscs pugen per sobre o baixen la línia intermareal per tal d'evitar la depredació. En una carrera desesperada, tracten d'evitar quedar atrapats per les estrelles, que poden sortir fora però que prefereixen quedar en zones inundades per no escalfar-se massa i no perdre humitat.

Segons el seu comportament, capacitat de moviment i relació entre ells, els mol·luscs compliquen cada vegada més el seu sistema de detectar olors. Tots tenen òrgans sensorials dotats de cèl·lules nervioses al voltant de la boca, però és molt comú trobar també aquests òrgans en zones disperses del mantell o del cap. El cas més complex potser és el dels nudibranquis (fig. 4), que han de reconèixer les seves preses en un espectre de possibilitats molt ampli. Els que mengen crustacis sobre fulles d'algues incrementen la seva activitat per captar més aliment quan més concentració d'alimentació hi hagi, estan completament inactius enfront a aigua filtrada sense cap estímul olfactiu (Watson i Chester, 1993). La informació que donen aquestes preses a través dels seus senyals que capta l'olfacte d'aquests mol·luscs ajuda a augmentar l'apetit i provoca una resposta exponencial si el senyal es manté durant un temps llarg en el temps. Però més complicat ho tenen aquells que mengen esponges (fig. 5), ja que han de reconèixer, a vegades, espècies molt concretes, que produiran metabòlits secundaris particulars d'aquella espècie o gènere d'esponja. Una vegada detectat el menjar, rosegaran amb la seva ràdula l'esponja (o cnidari) escollida i amb un elevat nombre de casos, incorporaran les toxines produïdes pel porífer al seu propi cos, per tal d'esdevenir poc atractius o fins i tot tòxics per als seus potencials depredadors. Si no tenen els seus òrgans receptors d'olfacte, aquests organismes comencen a cometre molts errors i poden perdre completament l'orientació i capacitat de selecció del menjar (Audersirk, 1975).

Els crustacis també tenen un complex sistema per detectar olors. En el seu cas, la majoria dels receptors estan al voltant de la boca però també en antenes i antènules, on la concentració i especialització pot ser molt elevada. En el seu cas tot es concentra a la part frontal, sobretot en els decàpodes, que són els que tenen més desenvolupat el seu sistema olfactiu. Com abans, la utilitat és múl-



Figura 4. Els nudibranquis com aquesta ***Flavellina affinis*** poden detectar el seu menjar per l'olor (i sabor) que desprèn (foto: Sergio Rossi).



Figura 5. El nudibranqui *Peltodoris atromaculata* s'alimenta d'esponges que detecta gràcies al seu sistema de quimioreceptors, i adquireix part de les toxines per al seu propi benefici (defensa) (foto: Sergio Rossi).

tiple, però una de les més comunes és trobar aliment, sobretot aquell que està amagat. Un bon exemple és el de les gambes, que busquen aliment (cuques, altres crustacis, etc.) en fangs i sorres del bentos. Palpen amb les potes, buscant tant el moviment com l'olor de la potencial presa, reben el seu olor a través d'aquestes antènules sempre preparades per captar els matisos més minúsculs, les diferències més petites. El seu sistema olfactiu és similar però no idèntic al d'altres grups d'organismes, més lent i més difícil de saturar amb el senyal, com si necessitessin una concentració molt elevada d'olor per canviar el seu comportament i tornar-se més actius (Schmiedel-Jacob *et al*., 1989).

De tota manera, els crustacis semblen tenir una ordenació dels seus receptors molt més estàndard que no pas els mol·luscs. Les variacions poden ser en la concentració de cèl·lules, però no en la seva disposició, i per suposat, totes es concentren en els mateixos òrgans. Però el més curiós és que hi ha molts factors que poden fer que aquests receptors canviïn la seva concentració, i no tan sols estem parlant de factors com l'edat o l'espècie, sinó, dintre d'un mateix individu, l'estació de l'any. Això està relacionat amb la resposta de determinats receptors amb el període reproductor, que necessita estar molt actiu durant la recerca activa de parella (Schmidt, 2007). Sigui com sigui, la maduració d'aquest sistema olfactori és imprescindible per a l'adaptació i supervivència d'aquests decàpodes, i en edat madura és quan més es nota si tenen la suficient capacitat d'utilitzar-los per al seu benefici.

Taurons, peixos i altres vertebrats

Els peixos i els taurons tenen un sistema olfactiu molt desenvolupat. En el cas dels peixos, l'aigua circula per la boca on hi ha els centres receptors, però en el cas dels taurons (fig. 6) la cosa es complica més, perquè posseeixen tota una bateria de sensors al voltant del nas que fa que puguin percebre les olors, fins i tot les més imperceptibles. Les narines són plecs diminuts farcits de quimioreceptors i un complex sistema nerviós capaç de discriminar un elevadíssim nombre de molècules diferents (Kajiura *et al*., 2005). De fet, als taurons se'ls coneix com "nassos nedadors" per la seva capacitat de detectar una part entre 25 milions d'una substància específica. La sang, però també altres substàncies, són detectades a grans distàncies gràcies a un olfacte que representa més del 50% de la seva funció cerebral.

Aquestes narines es complementen amb els òrgans elèctrics de detecció de moviments, com per exemple el nedar erràtic d'un peix ferit o malalt. La seva ubicació a ambdós costats permeten la localització espacial en els seus recorreguts maratonians, doncs molts taurons neden llargues distàncies a fi de trobar preses tant a mar obert com a la costa (Tester, 1963). Quant més lluny estigui la presa, més complicat serà d'ubicar a l'espai, però en qualsevol cas l'olfacte i els camps elèctrics ho són tot per aquests animals ancestrals. La combinació dels dos receptors pot produir canvis comportamentals radicals, i passar d'una actitud relaxada



Figura 6. Els taurons martell, com aquests de l'espècie *Sphyrna lewini* fotografiats a la *Isla del Coco* (Costa Rica), són uns dels animals amb el sentit de l'olfacte més desenvolupat al mar, poden detectar i localitzar preses potencials a quilòmetres de distància (foto: Enric Sala/NGS).

i aparentment indiferent a una agressivitat i agilitat molt pronunciada.

Entre tots els taurons, potser un dels que té el sentit de l'olfacte més desenvolupat és el tauró martell. El seu cap allargat permet l'existència d'uns òrgans olfactoris amb un elevadíssim nombre de lamel·les (Kajiura *et al.,* 2005), fet que augmenta l'agudesa olfactiva. Utilitzant tècniques de discriminació per molècules es pot veure que hi ha aminoàcids específics que poden estimular més l'activitat d'aquest tauró que d'altres (Tricas *et al.*, 2009), entre els que més provoca una atenció cap a un focus concret del qual surt l'olor en forma de molècula hidrosoluble està la cisteïna, de la qual poden detectar unes concentracions baixíssimes al medi (de l'ordre de 8×10^{-10} Molar, una quantitat realment baixa). A més, quanta més gana, més sensibles es tornen i més poden discriminar el que realment els interessa.

També els peixos posseeixen un sistema d'olfacte molt sensible. Els peixos posseeixen tres tipus de neurones sensitives que agrupen centenars d'olors, i la seva distribució i abundància depèn molt del comportament del peix i del seu *modus operandi* a l'hora de menjar. Els peixos bentònics poden tenir un sistema olfactiu molt desenvolupat, fins i tot fora de l'aparell bucal. És el cas del roger de fang (*Mullus barbatus*), que utilitza les seves "barbes" per detectar cuques sota els fons tous, en una combinació de detecció tàctil i olorosa de les seves preses (fig. 7). Però el cas més increïble de detecció d'olors per part dels peixos és quan utilitzen aquesta eina per detectar les fonts dels seus orígens i migrar. És el cas conegut del salmó, capaç de reconèixer el lloc on va néixer per la discriminació de determinades molècules d'origen terrestre que van a parar als rius i són transportades al mar i arrossegades pels corrents principals. Posats en un canal on estiguin exposats a diferents tipus d'aigua, els salmons sempre estan més excitats i actius quan agafes aigües de la capçalera del riu on van néixer, perquè detecten i identifiquen l'olor. Però no tots els salmons responen de la mateixa manera i poden reconèixer les aigües amb la mateixa precisió. En diferents experiments, unes espècies es comporten sempre de forma més receptiva respecte a les seves aigües d'origen que no pas altres (Oshima *et al.,* 1969). El que sí està clar és que els canvis produïts per la pol·lució poden confondre, i molt, els adults que volen tornar al seu lloc d'origen, i fan que es pugui perdre part del seu potencial reproductor simplement perquè no troben on anar.

Curiosament, les tortugues marines com la verda o la llaüt tenen, al final del seu recorregut de milers de milles pels oceans, una necessitat similar a la del salmó: necessiten "olorar terra" (Grassman *et al*., 1984). Això s'ha pogut comprovar, i s'ha suggerit fins i tot utilitzar aquesta tècnica per tal de forçar a fer el niu en determinades zones com a mesura proteccionista. El que està clar és que primer utilitzen un sistema de navegació basat en el magnetisme de la Terra i la posició del Sol, i a l'última etapa necessiten trobar l'olor corresponent al lloc on està la platja on elles mateixes van néixer. Com altres vertebrats superiors, les tortugues també utilitzen l'olor per trobar-se entre



Figura 7. El roger (***Mullus surmuletus***) té a les seves barbes un sistema de sensors capaç de detectar preses ensorrades al sediment (foto: Òscar Montferrer).

elles o buscar menjar, però no està clar fins a quin punt el seu olfacte és tan o més agut que el dels peixos i, per suposat, el dels taurons.

Reptes per a l'olfacte: els sistemes abissals

L'autèntic desafiament per a l'olfacte és, sens dubte, la zona abissal. El denominat *deep sea* (zones profundes o abissals) compren un 99.5% del volum habitable del planeta. És un lloc on els organismes s'adapten al poc menjar, baixes temperatures, altes pressions i absència de llum. En principi, tot està en contra de la vida tal i com l'entenem des de la nostra còmoda superfície, però una gran quantitat d'animals s'han adaptat a aquestes dures condicions de vida. Precisament aquestes condicions són les que fan que l'olfacte arribi a nivells de virtuositat increïbles. El poc menjar fa que els animals hagin de recórrer grans extensions per tal de trobar aliment, però les baixes temperatures i les grans pressions no ajuden els òrgans a detectar les possibles fonts d'aliment. L'olfacte substitueix la vista, que en una gran quantitat de casos no serveix per a res enmig del no-res (Wagner, 2001). De fet, a partir dels 200-500 metres de fondària, l'olfacte esdevé més i més fi, es desenvolupen més els receptors, es fan més denses les xarxes neuronals, s'inverteix més cervell i energia en aquest sentit. Els òrgans olfactius, hiperdesenvolupats, amb una enorme quantitat de cèl·lules nervioses, a vegades un ordre de magnitud més que en animals (com peixos, per exemple) comparables que visquin a la superfície.

Alguns organismes són cosmopolites, viatgen a través de les zones abissals per centenars o milers de quilòmetres buscant aliment enmig de l'obscuritat total. Hi ha peixos que mengen de tot i poden passar llargs períodes d'inanició, però quan troben les restes d'un peix o un altre cadàver es passen hores atipant-se i guardant part del menjar en forma de reserves energètiques, ja que saben que no podran trobar aliment potser durant setmanes. No tots els llocs són iguals, s'ha pogut demostrar que, especialment per aquells que estan quiets i esperen les seves preses, els marges dels canyons submarins o del talús abissal és un lloc idoni per esperar, amb els corrents que periòdicament esdevenen més forts, les potencials preses transportades per les masses d'aigua en moviment (Bailey i Pri-



Figura 8. Només alguns peixos abissals, com aquest *Coryphaenoides yaquinae,* poden comparar-se quant a l'olfacte amb els taurons, però el sistema és diferent i els quimioreceptors no estan localitzats al mateix lloc (foto: © JAMSTEC).

ede, 2002). Un grup de científics dels Estats Units (Hawaii) van poder seguir el rastre d'una balena morta que va anar a parar a milers de quilòmetres de fondària. En poc temps, el fons marí es va omplir de peixos carronyaires que van menjar durant dies i setmanes l'enorme quantitat de tones de carn que representava aquell animal colossal, i van deixar al final només els ossos. El més increïble és que, com en altres filmacions, els animals van sortir del no-res en pocs minuts (Wilson i Smith, 1984). Quan deixes una carronya al mar, a milers de metres de fondària, apareixen d'allí on no hi ha aparentment res una gran quantitat de carronyaires disposats a fer-se un àpat, guiats per l'olor que desprèn el cadàver de l'animal mort.

Els abismes del planeta són l'extrem de l'ampli espectre de possibilitats que té el món de les olors al mar (i, en realitat, a l'aigua en general). Un món encara molt desconegut en què falta molt per fer i per entendre, però que pot, en determinades zones, ser pertorbat per accions humanes directes o indirectes: igual que al terra, l'aigua també pot patir els efectes de la contaminació, l'augment de temperatura o altres canvis que poden alterar l'equilibri dels sistemes.

Bibliografia

Audesirk, T.E. (1975). Chemoreception in *Aplysia californica*. I. behavioral localization of distance chemoreceptors used in food-finding. *Behavioral Biology*, 15(1): 45-55.

Bailey, D.M. i Priede, I.G. (2002). Predicting fish behaviour in response to abyssal food falls. *Marine Biology,* 141: 831-840.

Banister, K. i Campbell, A. (1988). *The encyclopedia of aquatic life*. Equinox, Oxford.

Grassman, M.A., Owens, D.W., McVey, J.P. i Marquez, M. (1984) Olfactory orientation in artificially imprinted sea turtles. *Science,* 224(4644): 83-84.

Kajiura, S.M., Forni, J.B. i Summers, A.P. (2005). Olfactory morphology of carcharhinid and sphyrnid sharks: Does the cephalofoil confer a sensory advantage? *Journal of Morphology,* 264(3): 253-263.

Oshima, K., Hahn, W.E. i Gorbman, A. (1969). Olfactory Discrimination of Natural Waters by Salmon. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada,* 26(8): 2111-2121.

Prosser, C.D. (1986). *Adaptational biology: molecules to organisms*. John Wiley & Sons, Inc.

Rossi, S., Duchêne, J.C., Grémare, A., Desmalades, M. i Gili, J.M. (2009). Red coral (*Corallium rubrum*) activity: endogenous rhythms *versus* external signals. *Proceedings of the ASLO congress, 25-30 Gener 2009, Nice (Francia)*, pp. 230.

Schlegel, H.G. (1975). *Microbiología general*. Ediciones Omega, Barcelona.

Schmiedel-Jakob, D., Anderson, P.A. i Ache, B.W. (1989). Whole cell recording from lobster olfactory receptor cells: responses to current and odor stimulation. *Journal of Neurophysiology* 61: 994-1000.

Schmidt, M. (2007). The olfactory pathway of decapod crustaceans—An invertebrate model for life-long neurogenesis. *Chemical Senses,* 32(4): 365-384.

Serra, G., Chelazzi, G. i Castilla J.C. (1997). Effects of Experience and Risk of Predation on the Foraging Behaviour of the South-Eastern Pacific Muricid *Concholepas concholepas* (Mollusca: Gastropoda). *Journal of Animal Ecology,* 66: 876-883

Tester, A.L. (1963). The role of olfaction in shark predation. *Pacific Science,* 17(2): 145-170.

Tricas, T.C., Kajiura S.M. i Summers A.P. (2009). Response of the hammerhead shark olfactory epithelium to amino acid stimuli. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 195(10): 947-954.

Vogel, S. (1994). Velocity gradients and boundary layers. *In*: *Life in moving fluids*, pp. 156-173. Princeton.

Wagner, H.J. (2001). Brain areas in abyssal demersal fishes. *Brain, Behavior and Evolution* 57: 301-316.

Watson, W. i Chester, C.M. (1993). The influence of olfactory and tactile stimuli on the feeding behavior of *Melibe leonina* (Gould, 1952) (Opistobranchia: Dendronotacea). *The Veliger,* 36: 311-316.

Willmer, P., Stone, G. i Johnston, I. (2000). Marine life- sensory issues: marine signalling. *In*: *Environmental physiology of animals*, pp. 283-290. Blackwell Science

Wilson, R.R. i Smith K.L. (1984). Effect of near-bottom currents on detection of bait by the abyssal grenadier fishes *Coryphaenoides* spp., recorded *in situ* with a video camera on a free vehicle. *Marine Biology,* 84: 83-91.