

Revista de Ciencias Naturales en islas

SCIENTIA INSULARUM

Universidad de La Laguna

4

2021



Revista
SCIENTIA
INSULARUM

Revista
SCIENTIA INSULARUM

Revista Científica
de la Universidad de La Laguna

DIRECTOR / EDITOR IN CHIEF

José Carlos Hernández (ULL). jocarher@ull.es

COORDINADORES / SENIOR EDITORS

Carlos Sangil Hernández (ULL). carlossangilhernandez@gmail.com

José María Fernández-Palacios (ULL). jmferpal@gmail.com

Lea de Nascimento (ULL). leadenas@gmail.com

CONSEJO DE REDACCIÓN / ASSISTANT EDITORS

Juan Carlos Rando Reyes (ULL). jcrando@ull.es

Margarita Jambrina-Enríquez (ULL). mjambrin@ull.edu.es

Israel Pérez-Vargas (ULL). ispeva@ull.es

Jairo Patiño (ULL). jpatino@ull.edu.es

Carlos Ruiz Carreira (ULL). cruizcar@ull.edu.es

Carolina Mallol (ULL). cmallol@ull.edu.es

CONSEJO ASESOR / SCIENTIFIC BOARD

Aarón González Castro, Adriana Rodríguez Hernández, Airam Rodríguez Martín, Alberto Brito Hernández, Alejandro Escánez, Alejandro Martínez García, Alfredo Reyes Betancort, Alfredo Valido Amador, Ana Isabel de Melo Azevedo Neto, Ana Sofía P.S. Reboleira, Aníbal Delgado Medina, Beatriz Rumeu, Beneharo Rodríguez Martín, Carlos Aguiar, Celso A. Hernández Díaz, Corrine Almeida, David Hernández Teixidor, David Pérez Padilla, Eliseba García Padrón, Félix Manuel Medina Hijazo, Fernando Espino, Filipe Alves, Francisco J. Pérez-Torrado, Guilherme Ortigara Longo, Gustavo M. Martins, Heriberto López, Isildo Gomes, Israel Pérez Vargas, Jairo Patiño Llorente, Jesús M. Falcón Toledo, Jorge Henrique Capelo Gonçalves, Jorge Núñez Fraga, José María Landeira, José Ramón Arévalo, Juan Carlos Illera Cobo, Juan Domingo Delgado García, Juan Pedro Díaz, Juana María González Mancebo, Juli Caujapé-Castells, Julio Afonso Carrillo, Kilian Toledo Guedes, Leopoldo Moro Abad, Manfred Kaufman, Manuel Nogaes Hidalgo, Marcelino José del Arco Aguilar, Marta López Darias, Marta Sansón Acedo, Miguel Menezes de Sequeira, Natacha Aguilar de Soto, Nuria Macías-Hernández, Paulo Alexandre Vieira Borges, Pedro Afonso, Pedro Oromí Masoliver, Pedro Sosa, Ramón Casillas, Ricardo Haroun, Rogelio Herrera Pérez, Rüdiger Otto, Rui Freitas, Ruth Jaén Molina, Sabrina Clemente Martín.

PÁGINA WEB: <https://www.ull.es/revistas/index.php/scientia-insularum/index>

EDITA

Servicio de Publicaciones de la Universidad de La Laguna
Campus Central. 38200 La Laguna. Santa Cruz de Tenerife
Tel.: 34922319198

DISEÑO EDITORIAL

Jaime H. Vera
Javier Torres/Luis C. Espinosa

MAQUETACIÓN Y PREIMPRESIÓN

Servicio de Publicaciones

DOI: <http://doi.org/10.25145/j.SI.2021.04>

ISSN: 2659-6644 (edición digital)

Prohibida la reproducción total o parcial de esta obra sin permiso del editor.

Revista
SCIENTIA
INSULARUM

4

SERVICIO DE PUBLICACIONES
UNIVERSIDAD DE LA LAGUNA, 2021

REVISTA Scientia Insularum [recurso electrónico]. –La Laguna: Servicio de Publicaciones, Universidad de La Laguna, 2018–.

Anual.

En portada: Universidad de La Laguna. Departamento de Biología Animal, Edafología y Geología.

Acceso libre.

Revista electrónica.

Modo de acceso: World Wide Web.

Tít. tomado de la página principal (consultada: 29 de enero de 2019).

ISSN En trámite.

I. Ciencias Naturales-Islas-Publicaciones Periódicas-En línea. I. Universidad de La Laguna. Departamento de Biología Animal y Edafología y Geología.

504(22)(05)

NORMAS GENERALES PARA EL ENVÍO Y PRESENTACIÓN DE TRABAJOS

1. La revista acepta el envío de manuscritos originales en español o en inglés, a través de la plataforma OJS de la ULL (<https://www.ull.es/revistas/index.php/scientia-insularum/index>).
2. Todos los trabajos deberán ser originales o inéditos y no deben estar en proceso de revisión por la editorial de otra revista. Los autores deberán, además, asumir el compromiso de no remisión a otra revista, una vez presentado e iniciado el proceso de revisión por parte de *Scientia Insularum*.
3. Los artículos, escritos en Word, deberán seguir las normas de envío que se encuentran en el siguiente *link*: <https://www.ull.es/revistas/index.php/scientia-insularum/about/submissions>.
4. En la primera página del artículo se ha de incluir el título del trabajo, autoría, institución a la que pertenece, *email* del autor para la correspondencia, breve resumen (200 palabras máximo) con palabras clave (entre 3 y 6) y su correspondiente traducción en castellano o en inglés, según corresponda.
5. Existen cuatro tipos diferentes de contribuciones: artículo, nota, síntesis e historia natural. Para más detalle ver las normas de envío en el *link* anterior.

GENERAL SUBMISSION NORMS AND TEXT FORMATING

1. The journal accepts the submission of original manuscripts in Spanish or English, submitted through the ULL - OJS platform (<https://www.ull.es/revistas/index.php/scientia-insularum/index>).
2. All the articles should be original or unpublished, and should not be in the revision process of another journal. Additionally, the authors should assume the compromise of not submitting the manuscript to another journal once submitted to *Scientia Insularum*.
3. The articles written in Word should carefully follow the authors guide for submission, described in the following link: <https://www.ull.es/revistas/index.php/scientia-insularum/about/submissions>.
4. The first page of the article should include the title, abstract (200 words maximum) with key words (3 to 6) and its translation to English or Spanish.
5. There are four types of different contributions: Article, Note, Synthesis and Natural History. For more details, please see the authors guide in the previous link.

Revista *Scientia Insularum*

Departamento de Biología Animal, Edafología y Geología y

Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal

Facultad de Ciencias. Universidad de La Laguna

LA LAGUNA (SANTA CRUZ DE TENERIFE, CANARIAS, ESPAÑA)

EDITA

Servicio de Publicaciones

UNIVERSIDAD DE LA LAGUNA

Campus Central

38200, LA LAGUNA (SANTA CRUZ DE TENERIFE, CANARIAS, ESPAÑA)

SISTEMA DE EVALUACIÓN DE LOS TRABAJOS

Una vez recibido el manuscrito, será considerado por los editores, quienes se reservan el derecho de rechazarlo directamente o enviarlo a los revisores. Los motivos de un rechazo directo pueden ser el incumplimiento de las normas de publicación o la incoherencia del trabajo con el objetivo principal de la revista. Si el artículo pasa esta primera evaluación, será enviado a dos revisores especializados del consejo asesor, quienes podrán sugerir un tercer o cuarto revisor. Una vez recibidos los comentarios de los revisores, los editores podrán aceptar el manuscrito sin cambios, con cambios menores, con cambios mayores o rechazarlo. Una vez que los autores hayan recibido los comentarios de los editores y revisores, tendrán un tiempo prudencial de un mes para reenviar sus correcciones a la revista. A todos los artículos aceptados se les adjudicará un identificador de objeto digital (DOI) y serán publicados de manera inmediata *online*. Estos se subirán a la página web del SPULL en formato pdf y serán de libre acceso con licencia Creative Commons –[Reconocimiento-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional](#)–.

Scientia Insularum pretende ser una revista electrónica con un corto periodo de revisión y publicación de los artículos. También, se planea la elaboración de volúmenes temáticos que podrán ser publicados en formato papel.

EVALUATION PROCESS OF THE ARTICLES

Once we receive the manuscript it will be considered for the editors who have the right to reject it or to submitted to reviewers. The main reason for a direct rejection could be do not follow general authors guidelines or the incoherence of the manuscript with the main scope of the journal. If the manuscript passes the first evaluation it will be submitted to two specialized reviewers of the scientific council who could suggest a third or a fourth reviewer. Once we receive the reviewer comments, the editors would accept the manuscript with no changes, with minor changes, with major changes or to reject it. Once the authors have received editor and reviewer's comments will have a prudential time of one month to re-submit their corrections to the journal. All the accepted papers will have a digital object identifier (DOI) and will be published online immediately. These will be uploaded to the web page of the Servicio of SPULL in pdf format and will be open access with Creative Commons –[Reconocimiento-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional](#)–.

Scientia Insularum wants to be a fast-publishing electronic journal with a short review and publication process of papers. It is also planned to compile specific volumes that would be published in paper format.

SCIENTIA INSULARUM / ISLANDS SCIENCE

Revista de Ciencias Naturales que tiene por contenido el estudio de los organismos, los procesos ecológicos y geológicos en islas y el impacto de las actividades humanas sobre ellos, tanto en el ambiente terrestre como en el marino. Con este objetivo tienen cabida trabajos de investigación en el ámbito de la Biología: *taxonomía, ecología, biogeografía, evolución y conservación*, así como aquellos más ligados a las Ciencias de la Tierra: *vulcanología, geomorfología, climatología y oceanografía*. Con este enfoque, *Scientia Insularum* pretende ser una revista que aborde de manera integral el estudio de la naturaleza de las islas y así ahondar en el conocimiento de su biodiversidad y de los procesos geológicos y ecológicos que la determinan.

Natural Science journal that has as content *the study of organisms, ecological and geological process in Islands and the impact of human activities on them*, in both terrestrial and marine environments. With this objective, we welcome biological studies on *taxonomy, ecology, biogeography, evolution and conservation*; as well as those related with Earth Science on *volcanology, geomorphology, climatology and oceanography*. With this scope, the *Journal of Islands Science* pretend to be a journal that integrates the study of islands nature to promote wider knowledge of its biodiversity and the geological and ecological process that determine it.

Esta revista surge por la necesidad de tener un espacio común para la difusión y reflexión sobre los procesos singulares que ocurren en las islas y que las hace auténticos laboratorios naturales. Estas materias son, además, objeto de enseñanza y estudio en dos másteres oficiales de la Universidad de La Laguna: «Biodiversidad Terrestre y Conservación en Islas» y «Biología Marina: Biodiversidad y Conservación». Por lo que este compendio anual de trabajos puede servir de apoyo didáctico a profesores y alumnos de dichos másteres, y para ayudar a aquellos estudiantes que tengan una vocación más científica y quieran dar sus primeros pasos en la publicación de sus trabajos.

This journal arises to have a common space for the dissemination and reflection of the singular processes that occur in islands, and that makes them genuine natural laboratories. These knowledge topics are also studied in our official master programs of the Universidad de La Laguna: “Terrestrial Biodiversity and Conservation on Islands” and “Marine Biology: Biodiversity and Conservation”. In this sense, these annual issues will act as a teaching support for professors and students of these masters, and to help those students with scientific vocation looking for their first steps on the publication of their studies.

Periodicidad anual / Anual

Idiomas español e inglés / Spanish and English

Acceso abierto / Open Access

Revista electrónica / e-journal

Servicio de publicaciones de la Universidad de La Laguna
<https://www.ull.es/servicios/publicaciones/categoria/publicaciones-periodicas/>

SUMARIO / CONTENTS

ARTÍCULOS / ARTICLES

- La expansión de las especies de *Pluchea* Cass. (*Asteraceae*) y su potencial comportamiento invasor en Tenerife (Islas Canarias) / The expansion of the species of *Pluchea* Cass. (*Asteraceae*) and its potential invasor behaviour in Tenerife (Canary Islands)
María Leticia Rodríguez Navarro, Beatriz Fariña Trujillo y Atteneri Rivero Quintero..... 11
- Monitoring a thermophilous woodland reforestation project in Tenerife, Canary Islands / Seguimiento de un proyecto de reforestación del bosque termófilo en Tenerife, islas Canarias
Francesco Rota, Mercedes Vidal-Rodríguez, Alessandro Chiarucci, José María Fernández-Palacios y Robert J. Whittaker..... 27
- Reef environments of Murciélago Islands and Santa Elena peninsula, Guanacaste conservation area, Costa Rican Pacific / Ambientes arrecifales de las Islas Murciélago y la península de Santa Elena, área de conservación Guanacaste, Pacífico de Costa Rica
Juan José Alvarado, Juan Carlos Azofeifa-Solano, Andrés Beita-Jiménez, Jorge Cortés, Sebastián Mena, Carolina Salas-Moya y Cindy Fernández-García..... 45
- Trophic ecology of cats (*Felis catus*) in montaña de Guaza: implications for the conservation of the critically endangered giant lizard of Tenerife (*Gallotia intermedia*) / Ecología trófica de los gatos (*Felis catus*) en la montaña de Guaza: implicaciones para la conservación del lagarto gigante de Tenerife (*Gallotia intermedia*), en peligro de extinción
Adrián Jesús Flores Ravelo y Juan Carlos Rando Reyes..... 63
- Differences in metallic content between marine vertebrates and invertebrates living in Oceanic Islands / Diferencias en el contenido en metales de los vertebrados e invertebrados marinos que viven en islas oceánicas
Enrique Lozano-Bilbao, José María Espinosa, Gonzalo Lozano, Arturo Hardisson, Carmen Rubio, Dailos González Weller, Soraya Paz y Ángel J. Gutiérrez..... 81



Bird community structure and species responses to edges in laurel forest fragmented by narrow roads (Tenerife, Canary Islands) / Respuesta de la estructura de la comunidad de aves y las especies de bosques de laurisilva fragmentados a la transición con carreteras estrechas <i>Juan D. Delgado, Natalia Arroyo, José R. Arévalo y José María Fernández-Palacios</i>	93
--	----

<i>Cronius ruber</i> (Lamarck, 1818), un nuevo decápodo en los fondos someros de Canarias / <i>Cronius ruber</i> (Lamarck, 1818), a new decapod in the shallow bottoms of the Canaries <i>Yolanda Maggio, Jorge Núñez, José Ramón Docoito, Leopoldo Moro, Rogelio Herrera y José Carlos Hernández</i>	125
--	-----

SÍNTESIS / SYNTHESIS

Las algas coralinas (<i>Rhodophyta</i>) ante la acidificación del océano con especial referencia a las islas Canarias / The coralline algae (<i>Rhodophyta</i>) faced to the ocean acidification with special reference to the Canary Islands <i>Julio Afonso-Carrillo</i>	145
---	-----

NOTA / NOTE

Assessing population structure of <i>Diadema antillarum</i> in a shallow reef of the southeastern coast of the Dominican Republic / Evaluación de la estructura poblacional de <i>Diadema antillarum</i> en los arrecifes someros de la costa sudeste de la República Dominicana <i>Iván Cano, Rita Sellares y Aldo Croquer</i>	207
--	-----

HISTORIA NATURAL / NATURAL HISTORY

<i>Macrorhynchia philippina</i> Kirchenpauer, 1872: an invasive hydrozoan seen in the shallow rocky reefs of Tenerife Island / <i>Macrorhynchia philippina</i> Kirchenpauer, 1872: un hidrozoo invasor visto en los fondos rocosos someros de la isla de Tenerife <i>José Carlos Hernández y Jorge Núñez</i>	215
---	-----

First observations of the sea urchin <i>Eucidaris tribuloides</i> (Lamarck, 1816) in the Canary Islands / Primeras observaciones del erizo de mar <i>Eucidaris tribuloides</i> (Lamarck, 1816) en las islas Canarias <i>José Carlos Hernández, Leopoldo Moro, Rogelio Herrera, Ramiro Martel y Antonio de la Rosa</i>	219
--	-----



ARTÍCULOS

LA EXPANSIÓN DE LAS ESPECIES DE *PLUCHEA* CASS. (ASTERACEAE) Y SU POTENCIAL COMPORTAMIENTO INVASOR EN TENERIFE (ISLAS CANARIAS)

María Leticia Rodríguez Navarro*, Beatriz Fariña Trujillo**,
Atteneri Rivero Quintero***

RESUMEN

Se aborda el potencial comportamiento invasor de las especies del género *Pluchea* en la isla de Tenerife, mediante su caracterización corológica, implementada con datos propios, de su Cabildo Insular, del equipo de alerta temprana del Gobierno de Canarias (REDEXOS) y la información inédita cedida por otros investigadores. Se recomienda su incorporación al Catálogo español de especies exóticas invasoras, así como en el futuro Catálogo regional. Por último, se aportan recomendaciones para su manejo y control.

PALABRAS CLAVE: especies potencialmente invasoras, distribución, *Pluchea*, control, Tenerife.

THE EXPANSION OF *PLUCHEA* CASS. (ASTERACEAE) SPECIE AND ITS POTENTIAL INVASIVE BEHAVIOUR IN TENERIFE (CANARY ISLANDS)

ABSTRACT

The invasive potential behaviour of the species of the genus *Pluchea* on the island of Tenerife, through its chorological characterization, realized with data recorded by the authors, from the Island Council, the early warning team of the Canary Islands Government (REDEXOS) and unpublished information released by other researchers. From this analysis, its incorporation in the Spanish Catalogue of invasive alien species is recommended and, also, in the future regional Catalogue. Finally, we provide recommendations related to its management and control.

KEYWORDS: potentially invasive species, distribution, *Pluchea*, control, Tenerife.



INTRODUCCIÓN

Pluchea Cass. es un género de la familia Asteraceae que se distribuye exclusivamente por regiones tropicales y subtropicales del Viejo y el Nuevo Mundo en ambos hemisferios (King-Jones 2001). Aparece en Asia, norte y sur de América, África y Australia (Qaiser & Abid 2003) y cuenta con 45-80 especies (King-Jones 2001; Oliver i Martínez-Fornés *et al.* 2007). Salvo algunas excepciones, son arbustos y subarbustos adaptados al severo estrés propio de los ámbitos donde se distribuye: altas temperaturas, bajas precipitaciones, estaciones secas y sequías prolongadas (King-Jones 2001).

En la isla de Tenerife se han naturalizado dos especies de este género: *P. ovalis* (Pers.) DC., cuya distribución abarca del oeste de África a la península de Arabia (King-Jones 1999), y *P. dioscoridis* (L.) DC. está muy extendida en África tropical y subtropical y la península arábiga, apareciendo también en Australia, exclusivamente en Queensland (King-Jones 2001).

Ambas especies comparten distribución en Angola, Burundi, Tanzania, Chad, Etiopía, Kenia, Sudán, Eritrea, Somalia, Uganda, Omán, Arabia Saudí, Qatar, Emiratos y Bahrain (<http://www.plantsoftheworldonline.org>), e incluso pueden encontrarse creciendo en las mismas áreas en los países de Burundi y Tanzania (King-Jones, 2001).

En Tenerife *P. ovalis* se detectó en el año 2000 en el casco urbano del municipio de Adeje (R. Mesa, com. pers.), posteriormente Padrón-Mederos *et al.* (2009) recolectan material en el borde de carretera de la variante La Caleta-Golf de Adeje, en el barranco del Agua. Verloove & Reyes-Betancort (2011) confirman la rápida propagación por numerosas localidades entre los núcleos poblacionales de Adeje y Playa de Las Américas, y Barone & Hernández (2014) amplían la corología a los municipios cercanos de Arona, Santiago del Teide y Guía de Isora sin rebasar los 200 m de cota máxima.

Martín-Osorio & Wildpret (2014) encuentran *P. dioscoridis* (L.) DC. en el interior de una presa artesanal que recoge las aguas pluviales estacionales en el complejo de San Blas, municipio de San Miguel de Abona.

En su zona de procedencia, *P. ovalis* aparece en suelos con humedad edáfica relativamente alta, pastizales y, ocasionalmente, en terrenos pantanosos, en márgenes de ríos, arroyos, acequias y humedales temporales o permanentes no muy salados (King-Jones 1999; Charco 2001) y, *P. dioscoridis* en zonas donde el agua subterránea está cerca de la superficie, o cerca de bancos de agua, caminos y pantanos (King-Jones 1999; Shaltout & Slima 2007).

* Técnica del Servicio de Impacto Ambiental de la Viceconsejería de Lucha contra el Cambio Climático del Gobierno de Canarias. Santa Cruz de Tenerife, Islas Canarias, España. Autor para la correspondencia: lrodnav@gobiernodecanarias.org.

** Licenciada en Biología. Santa Cruz de Tenerife, Islas Canarias, España.

*** Licenciada en Biología. Santa Cruz de Tenerife, Islas Canarias, España.

Quizás la distribución de las especies del género *Pluchea* pudiera estar vinculada a su uso medicinal. En África, Arabia e India, hojas y tallos se emplean como purgante, antipirético o para tratar inflamaciones o forúnculos dolorosos (King-Jones 2001). Con la decocción de hojas frescas de *P. dioscoridis* se trata la epilepsia en niños, los cólicos, como carminativo y como remedio para el enfriamiento; además, en Tanzania, la decocción de la corteza de la raíz se emplea contra la esterilidad en mujeres e impotencia en hombres (Shaltout & Slima 2007). El extracto etanólico de las raíces de *P. ovalis* sirve en el tratamiento del asma (Oliver i Martínez-Fornés *et al.* 2007).

El comportamiento invasor de *P. dioscoridis* y *P. ovalis* en diferentes lugares de África e incluso para Tenerife se recoge en varias bases de datos (Global Register of Invasive Species y Global Biodiversity Information Facility) y literatura (Simpson 1932; Shaltout & Slima 2007).

En atención a la peligrosidad de varias especies exóticas invasoras en la isla de Tenerife, el Área de Desarrollo Sostenible y Lucha contra el Cambio Climático de su Cabildo Insular y el Gobierno de Canarias trabajan en su control, estableciendo prioridades en las intervenciones en función del grado de peligrosidad y de los valores ambientales afectados. Al mismo tiempo, abren líneas de cooperación con el Centro Superior de Investigaciones Científicas (CSIC) para el ensayo de diferentes métodos de actuación en las más problemáticas (Elejabeitia & Delgado 2018).

Aunque los taxones aquí tratados no están incluidos en el Catálogo español de especies exóticas invasoras –Real Decreto 630/2013, de 2 de agosto–, las citadas administraciones públicas están procediendo al control de *P. ovalis* en aplicación del artículo 9 del citado Real Decreto 630/2013 al «... constatarse la existencia de una amenaza grave producida por la aparición de una especie exótica invasora, incluida o no en el catálogo...».

En 2017, con financiación europea, se dio inicio al Proyecto de Control de Flora Exótica Invasora en Tenerife, que ha continuado en años posteriores realizando trabajos de control. Desde ese mismo año el equipo del proyecto REDE-XOS del Gobierno de Canarias incluye, por su carácter invasor y como respuesta temprana, el control de *P. ovalis* especialmente en espacios naturales protegidos y su entorno inmediato.

Respecto a los objetivos del trabajo se plantean: identificar las posibles vías de introducción y dispersión; recopilar cartográficamente la distribución de ambas especies en la isla de Tenerife y, en concreto, con respecto a los espacios naturales protegidos de la Red Canaria y de la Red Natura 2000; y reunir las prácticas de manejo y control que se están aplicando con estas especies.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se ha realizado una exhaustiva búsqueda bibliográfica sobre las dos especies tras consulta al Banco del Inventario Natural de Canarias (<https://www.biodiversidadcanarias.es>), se analizan las citas y la documentación referida a las mismas, se buscó información en floras básicas y publicaciones específicas, se tomaron en con-



sideración los datos corológicos aportados por el Cabildo Insular de Tenerife y por REDEXOS, además de los cedidos por R. Barone y F. Hernández, y los obtenidos en el trabajo de campo del presente estudio y, por último, las comunicaciones personales de diversos interlocutores.

Entre los meses de septiembre y noviembre de 2019 se recolectaron muestras, tomando datos sobre la fenología (tamaños de edad y estado reproductivo), corología (incluyendo la altitud) y georreferenciación mediante el empleo de un dispositivo GPS marca Garmin modelo Etrex Vista Hcx. Igualmente, se han fotografiado detalles morfológicos de los ejemplares y de su entorno. Adicionalmente, se realizaron visitas a los principales campos de golf presentes en la isla de Tenerife: campo de golf Los Palos, Amarilla Golf, San Andrés Golf del Sur, Golf Costa Adeje, Abama Golf, Buenavista Golf y Real Club de Golf de Tenerife. El Golf Las Américas no otorgó autorización para acceder a sus instalaciones; no obstante, se visitaron sus exteriores.

El material recolectado, tras su prensado y determinación, fue depositado en el Herbario ORT del Jardín de Aclimatación de La Orotava, sito en el Puerto de la Cruz, para su registro.

Unificando las coordenadas UTM (–WGS 84–) de los datos corológicos de las especies de *Pluchea* estudiadas provenientes del Cabildo Insular, REDEXOS, R. Barone y F. Hernández y propios, se han representado en mapas, reflejando igualmente la Red de Espacios Naturales Protegidos de Canarias, mediante el uso de herramientas SIG (ArcGIS 10.5.1) y usando como base cartográfica la extraída de los servicios cartográficos básicos aportados por el Sistema de Información Territorial de Canarias-IDECanarias (<https://www.idecanarias.es>).

La similitud morfológica entre ambas especies (Chevalier 1935) y la variabilidad de *P. ovalis* (King-Jones 1999) dificultan la identificación. Para la determinación del material recolectado seguimos el criterio adoptado por King-Jones (1999), según la siguiente dicotomía:

- hojas ampliamente auriculadas y/o decurrentes, indumento grisáceo lanoso.....*P. ovalis*
- hojas ligeramente auriculadas, nunca decurrentes, indumento piloso.....*P. dioscoridis*

RESULTADOS

Fruto de las visitas de campo se recolectaron un total de 18 pliegos (ver anexo 1) que tras su identificación fueron registrados y depositados en el Herbario ORT. De ellos 9 corresponden a *P. ovalis* y, el resto, a *P. dioscoridis* (ver figuras 1 y 2).

Reseñar que, en la charca de la Reserva Ambiental San Blas, *locus* donde Martín-Osorio & Wildpret (2014) citan *P. dioscoridis*, hemos herborizado una muestra asimilable a *P. ovalis* al presentar hojas decurrentes en la base, al menos las inferiores y anchamente auriculadas. Las plantas vistas en campo presentan fauna invertebrada asociada, por lo que pudiera ser una especie hospedadora de parásitos y/o patógenos. En concreto, se detectaron individuos del género *Bemisia* (mosca blanca), familia Aleyrodidae.





Figura 1. En la imagen de la izquierda *Pluchea dioscoridis* (L.) DC., y en la de la derecha *P. ovalis* (Pers.) DC. con hojas auriculadas y decurrentes.



Figura 2. Planta de *P. dioscoridis* en flor en el mes de octubre.

De los mapas obtenidos (ver figuras 3 y 4) con datos de diversa procedencia (–Cabildo Insular, REDEXOS, R. Barone y F. Hernández, que está referida a *P. ovalis*– y los herborizados en campo –*P. ovalis* y *P. dioscoridis*–) se infiere que las especies del género *Pluchea* presentes en Tenerife, principalmente aparecen en entornos antropizados, ocupando una ancha banda entre los 0 m s.n.m. como punto más bajo y los casi 900 m de altitud en Santiago del Teide, y concentradas desde el municipio de Granadilla de Abona hasta el de Buenavista. La localidad más oriental sujeta a control fue en un parterre de la mediana de la carretera TF-29, a escasos 500 m de la autopista TF-5, principal corredor viario que une la conurbanación Santa Cruz-La Laguna.



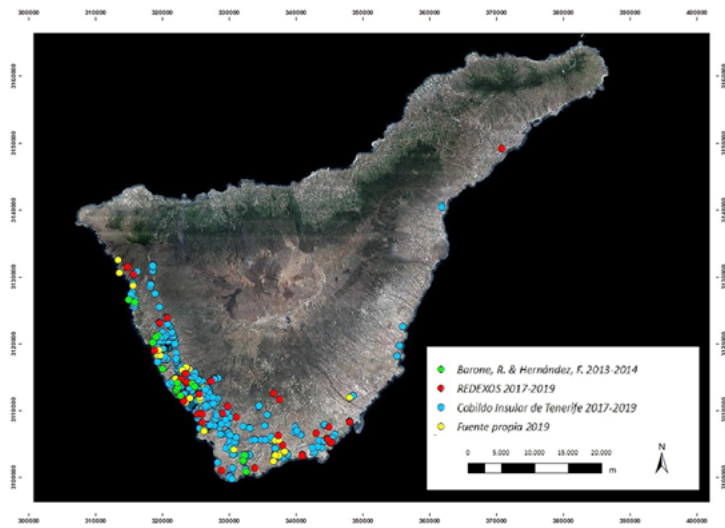


Figura 3. Representación de los datos de las especies del género *Pluchea* presentes en la isla de Tenerife según su procedencia: Cabildo Insular de Tenerife, REDEXOS, información inédita cedida por investigadores y el material herborizado (base cartográfica extraída de los servicios cartográficos básicos aportados por el Sistema de Información Territorial de Canarias-IDECanarias –<https://www.idecanarias.es>–).

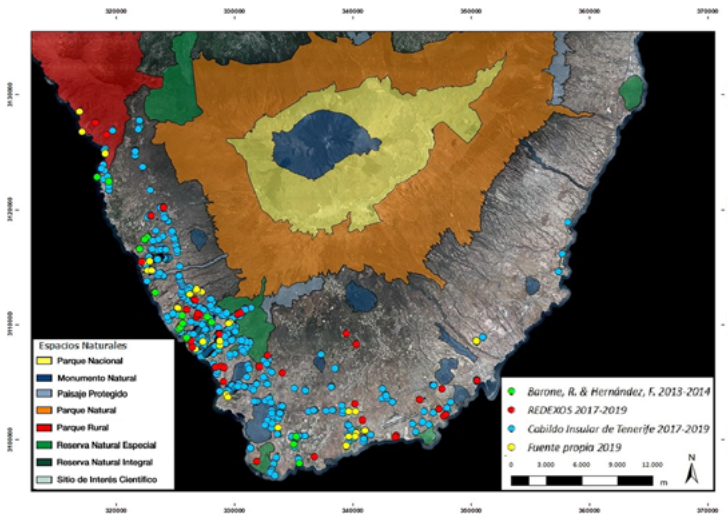


Figura 4. Representación de los datos de las especies del género *Pluchea* presentes en la isla de Tenerife de diversa procedencia, respecto a los espacios naturales protegidos de la Red Canaria existentes en dicha isla (base cartográfica extraída de los servicios cartográficos básicos aportados por el Sistema de Información Territorial de Canarias-IDECanarias –<https://www.idecanarias.es>–).

TABLA 1. ESPACIOS NATURALES PROTEGIDOS DE LA RED CANARIA Y DE RED NATURA 2000 EN LOS QUE ALGUNA ESPECIE DE LAS ESTUDIADAS INICIA SU PROCESO DE COLONIZACIÓN

ESPACIOS NATURALES PROTEGIDOS DE LA RED CANARIA
Parque Rural de Teno (T-13)
Sitio de Interés Científico Acantilado de la Hondura (T-37)
Sitio de Interés Científico Tabaibal del Porís (T-38)
Sitio de Interés Científico Acantilados de Isorana (T-39)
Sitio de Interés Científico La Caleta (T-40)
Monumento Natural Montañas de Ifara y Los Riscos (T-17)
Monumento Natural Montaña Pelada (T-18)
Monumento Natural Montaña de Guaza (T-22)
Monumento Natural Caldera del Rey (T-23)
Reserva Natural Especial Montaña Roja (T-6)
Reserva Natural Especial Malpaís de Rasca (T-7)
Reserva Natural Especial Barranco del Infierno (T-8)
Paisaje Protegido Barranco de Erques (T-30)
Paisaje Protegido Ifonche (T-32)
ESPACIOS DE RED NATURA 2000
ZEC Teno n.º 95_TF
ZEC Montaña de Ifara y Los Riscos n.º 98_TF
ZEC Montaña Roja n.º 85_TF
ZEC Malpaís de La Rasca n.º 78_TF
ZEC Barranco del Infierno n.º 87_TF
ZEC Barranco de Erques n.º 105_TF
ZEC Barranco de Niágara n.º 67_TF

Señalar que *P. ovalis* ha alcanzado o se encuentra en la cercanía de espacios naturales protegidos de la Red Canaria y de la Red Natura 2000 (ver tabla 1), lo que supone un impacto directo sobre el 16% de los espacios naturales protegidos presentes en la isla y amenazando a la periferia del 21% (ver figuras 5 y 6). Hay individuos de una de estas dos especies en los siguientes hábitats naturales de interés comunitario: 5330 «Matorrales termomediterráneos y pre-estépicos», 1250 «Acantilados con vegetación de las costas macaronésicas (flora endémica de estas costas)» y 92D0 «Galerías ribereñas termomediterráneas (Nerio-Tamaricetea) y del sudoeste de la península ibérica (Securinegion tinctoriae)».

Respecto al manejo y control, las cuadrillas de control trasladan que han aplicado los siguientes métodos: tala, desenraizado, aplicación de herbicida, pudrición de los troncos y quema controlada. En los ejemplares más jóvenes funciona el arranque manual, y en los de mayor porte el tratamiento con herbicida en tocones





Figura 5. En la imagen de la izquierda, individuo de *P. ovalis* en el campo de golf Los Palos, a menos de 400 m de los límites del Monumento Natural de Montaña Guaza (T-22). En la de la derecha, la misma especie en el cauce del barranco de Masca, dentro del Parque Rural de Teno y su ZEC homónimo.

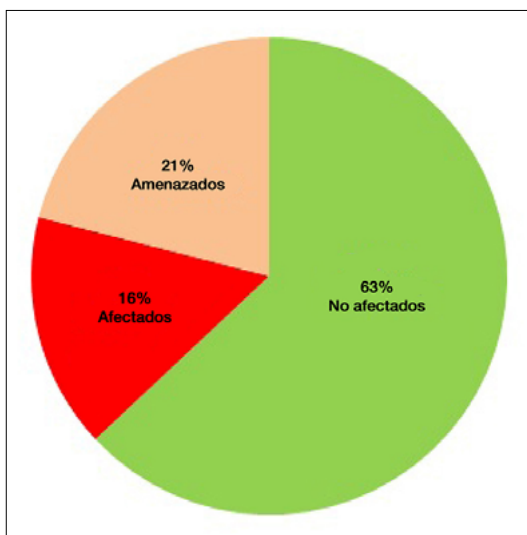


Figura 6. Porcentajes de los espacios naturales protegidos de la Red Canaria afectados y amenazados por las especies del género *Pluchea* presentes en la isla de Tenerife.

de plantas taladas o desbrozadas cuando están parcialmente agostadas, a finales de verano y principios de otoño. Los rebrotes de las plantas alertan sobre la necesidad de ejecutar revisiones periódicas en las localidades objeto de manejo. En todo caso, la Administración entiende que actúa sobre *P. ovalis*, aunque, sin saberlo, por la dificultad en la identificación, es probable que también lo haya hecho sobre *P. dioscoridis* si se atiende a la distribución del material muestreado.

DISCUSIÓN

La introducción de especies exóticas invasoras por el hombre puede ser accidental, a través del cultivo de sus semillas (Mack *et al.* 2000) o plantas, o intencionada, al emplear especies utilizadas en silvicultura, acuicultura y horticultura (Bayón & Vilà, 2019). En la isla de Tenerife, parece que en el caso de *P. ovalis*, su introducción se podría deber a motivos ornamentales (Padrón-Mederos *et al.* 2009; Verloove & Reyes-Betancort 2011), probablemente por su plantación en el campo de Golf de Adeje (Verloove & Reyes-Betancort 2011). Además, su presencia en otras de estas instalaciones (campo de golf Los Palos, Golf de San Miguel de Abona, Amarilla Golf, San Andrés Golf del Sur, Golf Costa Adeje y Abama Golf) hace pensar que los propágulos también podrían haber llegado en la arena que se emplea como sustrato base, ya que al parecer en los últimos años las arenas utilizadas en la isla de Tenerife se traen desde el noroeste de África, en concreto, desde El Aaiún (A. Aguiar, com. pers.).

Su propagación y expansión debe atribuirse a la elevada producción de semillas (aquenios vilanados) que se dispersan con facilidad por anemocoria (Barone & Hernández 2014; Martín-Osorio & Wildpret 2014). Las semillas que caen al suelo quedan sujetas al transporte por la acción del agua de lluvia y de la escorrentía superficial colonizando zonas próximas, o incluso avanzar a través de barrancos y/u obras de drenaje, como pudiera tratarse de los ejemplares localizados en la desembocadura del barranco encauzado de la Reserva Ambiental San Blas, conducciones soterradas con desagüe en la playa de La Caleta, obra de drenaje en el barranco del Golf del Sur o el barranco anexo a la Finca Abama.

Stiles (2000) apunta que las aves son uno de los mejores vectores de dispersión de propágulos. En especial, las aves acuáticas suponen una importante vía de transporte de semillas (Figueroa & Green 2002). Los ecosistemas hidrofíticos en los que crecen estas dos especies (principalmente en bordes e interior de charcas, estanques y presas) posibilitan la visita regular de fauna ornitológica que favorecería la dispersión de sus semillas. Además, el uso como recurso alimenticio y para la construcción de nidos por parte de paseriformes (R. Jorge, com. pers.) también corrobora que la avifauna es uno de los vehículos de su dispersión.

Volviendo a los campos de golf del sur de la isla, la propagación de *P. ovalis* y *P. dioscoridis* entre distintas instalaciones puede obedecer al trasiego de jugadores, siendo la dispersión a través de los zapatos y/o la indumentaria, tal como se informa por parte del Greenkeeper del Real Club de Golf de Tenerife.

Las carreteras promueven la dispersión de especies exóticas al alterar los hábitats y proveer corredores para el movimiento (Trombulak & Frissell 2000). En este sentido, la presencia de ejemplares de alguna de estas dos especies del género en los márgenes de las carreteras del sureste y suroeste de la isla hace presagiar que estas especies ampliarán su área de distribución alcanzando el norte de la isla, máxime cuando se han iniciado las obras para dar continuidad al corredor principal en el noroeste y cerrar el circuito de carreteras rápidas de la isla.

Por último, el carácter alelopático identificado en especies del género *Plumchea*, relacionado con la presencia de compuestos fenólicos en hojas y raíces de, por





Figura 7. Explosión de las especies del género *Pluchea* en ámbitos de influencia antrópica, de izquierda a derecha y de arriba abajo: playa La Caleta, interior de una tanquilla de riego con agua, margen de carretera, charca de Las Galletas o de Don Casiano (Arona, Tenerife) y en las oquedades de un muro.

ejemplo, *P. lanceolata* (Dakshini 1994) y *P. dioscoridis* (Fahmy *et al.* 2012), favorece su expansión en el entorno más próximo al controlar la germinación y el crecimiento de otras especies vegetales. El monopolio de *P. ovalis* y *P. dioscoridis* en la charca de Las Galletas o de Don Casiano y en la charca de la Reserva Ambiental San Blas podrían explicarse, en parte, por esta propiedad.

Estas especies han encontrado ámbitos propicios para su asentamiento y expansión en la isla de Tenerife. Principalmente en los de fuerte influencia humana que, en ocasiones, están asociados a aportes adicionales de agua, como bordes de charcas y presas, atarjeas, jardines con riego por goteo, márgenes de carretera, fondos de barrancos, bordes de invernaderos, muros de piedra, solares y otros lugares con humedad edáfica (ver figura 7).

CONCLUSIONES

La actual distribución de *P. ovalis* y *P. dioscoridis* supone un incremento espacial con respecto a los datos conocidos hasta el momento. Además, su llegada a los espacios naturales protegidos de la Red Canaria y de Natura 2000 pone en riesgo el equilibrio de sus hábitats y especies, como podría llegar a suceder con el amenazado lagarto gigante de Tenerife (*Gallotia intermedia* Hernández, Nogales & Martín, 2000), en la fuente de Borrillos, dentro del Parque Rural de Teno y ZEC homónimo (J.M.R. Carmona, com. pers.), lo que podría poner en peligro los recursos alimenticios de esta especie protegida, por competencia de ambas especies de *Plucheia* con plantas autóctonas de la zona por el espacio.

Para la contención y control de la expansión de estas especies es necesario que se dé continuidad a los trabajos que, desde las distintas escalas de la Administración, se llevan ejecutando desde 2017, por otra parte es necesario contar con sectores del ámbito turístico (hoteles y campos de golf) y comercial para evitar su venta. Es importante la formación del personal con competencia en gestión de parques y jardines en el reconocimiento de las especies y en los métodos de control, tanto municipales como de establecimientos turísticos y de viveros.

Las características de estas especies exóticas como plantas potencialmente invasoras (elevada producción de semillas, rápida expansión y múltiples vías de dispersión) pueden facilitar el salto a cualquier otra isla. Resulta, por lo tanto, primordial el traslado de la información al resto de cabildos y ayuntamientos del archipiélago, en particular a los de las islas de La Gomera, La Palma y El Hierro, con los que se mantiene conexión vía línea marítima desde el sur de la isla de Tenerife a través del puerto de Los Cristianos.

La inclusión de estas especies en el vigente Catálogo español de especies exóticas invasoras –y en el futuro Catálogo regional– desplegaría sus efectos jurídicos, favoreciendo, entre otras cuestiones, que las políticas medioambientales de control y erradicación se focalicen sobre estos taxones, dedicando recursos para acotar y frenar la expansión, evitar la plantación y/o mantenimiento en zonas públicas, instalaciones hoteleras, campos de golf y jardines en general y, de paso, abordar aspectos como la educación ambiental, herramienta imprescindible para el control y gestión de estas especies.

AGRADECIMIENTOS

Al Cabildo Insular de Tenerife, por la sesión de los datos del Proyecto de Control de Flora Exótica Invasora de Tenerife; a Alejandro Martín y Moisés Dorta, personal del proyecto REDEXOS, por aportar su experiencia con estas especies; a los naturalistas Rubén Barone y Fabián Hernández, por ceder sus datos de distribución de *Plucheia ovalis*; a Ricardo Mesa Coello, por la revisión del texto y sus aportaciones; a Agustín Aguiar y Rayco Jorge, por sus comunicaciones personales; a Jorge Alfredo Reyes-Betancort, director del Jardín de Aclimatación de La Orotava, por su asesoramiento taxonómico; y a Javier Martín-Carbajal, David Pérez Padilla y Juan



Manuel R. Carmona, por sus datos de campo. Asimismo, a los diferentes directores de los campos de golf visitados: Los Palos, Amarilla Golf, San Andrés Golf del Sur, Golf Costa Adeje, Abama Golf, Buenavista Golf y Real Club de Golf de Tenerife, por su colaboración en los trabajos de prospección; a Manuel Padilla, por recolectar muestras de las plantas-objetivo; a Elizabeth Ojeda-Land y Juan Luis Rodríguez Luengo, técnicos del Servicio de Biodiversidad del Gobierno de Canarias, por sus comentarios sobre las especies, y a los biólogos Pilar Bello Bello y Jesús Brito, por su colaboración en el desarrollo de este trabajo.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

Conceptualización: BFT.

Metodología y trabajo de campo: BFT, ARQ, MLRN.

Análisis de datos: BFT, ARQ, MLRN.

Preparación del escrito original: MLRN.

Corrección y edición del escrito definitivo: BFT, ARQ, MLRN, RMC.

RECIBIDO: diciembre de 2019, ACEPTADO: agosto de 2020



REFERENCIAS

- BANCO DEL INVENTARIO NATURAL DE CANARIAS (<https://www.biodiversidadcanarias.es>).
- BARONE TOSCO, R. y HERNÁNDEZ ROMERO, F. 2014. La planta *Pluchea ovalis* invade el sur de Tenerife. *Quercus* 339: 42-43.
- BAYÓN, Á. y VILÀ, M. 2019. Horizon scanning to identify invasion risk of ornamental plants marketed in Spain. *NeoBiota* 52: 47-86.
- CATÁLOGO ESPAÑOL DE ESPECIES EXÓTICAS INVASORAS –Real Decreto 630/2013, de 2 de agosto, publicado en el *BOE núm. 185, de 3 de agosto de 2013*–.
- CHEVALIER, A. 1935. Les Iles du Cap Vert. Géographie, biogéographie, agriculture. Flore de l'Archipel. *Revue de botanique appliquée et d'agriculture coloniale* 15^e année, n.º 170-171: 733-1090.
- DAKSHINI, K.M.M. 1994. Allelopathic potential of the phenolics from the roots of *Pluchea lanceolata*. *Physiologia Plantarum* 92(4): 571-576.
- ELEJABEITIA VELU, Y. y DELGADO BELLO, J.A. 2018. Priorización actuaciones con especies exóticas invasoras en Tenerife, aprendiendo de la experiencia. Comunicación técnica presentada en: Congreso Nacional del Medio Ambiente CONAMA 2018. (<http://www.conama2018.org>).
- FAHMY, G.M., AL-SAWAF, N.A., TURKI, H. y ALI, H.I. 2012. Allelopathic potential of *Pluchea dioscoridis* (L.) DC. *J. Appl. Sci. Res.* 8(7): 3129-3142.
- FIGUEROLA, J. y GREEN, A.J. 2002. How frequent is external transport of seeds and invertebrate eggs by waterbirds? A study in Doñana, SW Spain. *Archiv fur Hydrobiologie* 155(4): 557-565.
- GLOBAL BIODIVERSITY INFORMATION FACILITY (GBIF-<https://www.gbif.org>).
- GLOBAL REGISTER OF INVASIVE SPECIES (GRIIS-<https://www.griis.org>).
- PLANT OF THE WORLD ONLINE. ROYAL BOTANIC GARDENS, Kew (<http://www.plantsoftheworldonline.org>).
- KING-JONES, S. 1999. Studies in the Compositae of the Arabian Peninsula and Socotra-4. The Arabian species of *Pluchea* (Compositae, Plucheeae). *Willdenowia* 29: 203-220.
- KING-JONES, S. 2001. Revision of *Pluchea* Cass. (Compositae, Plucheeae) in the Old World. *Englera* 23: 3-136.
- MACK, R.N., SIMBERLOFF, D., LONSDALE, W.M., EVANS, H., CLOUT, M. y BAZZAZ, F.A. 2000. Biotic Invasions: Causes, epidemiology, global consequences and control. *Ecological Applications* 10(3): 689-710.
- MARTÍN-OSORIO, V.E. y WILDPRET, W. 2014. *Pluchea dioscoridis* (L.) DC (Asteraceae) nueva especie introducida y naturalizada en Tenerife, Islas Canarias. *Vieraea* 42: 323-326.
- OLIVER I MARTÍNEZ-FORNÉS, X., CASALS TORTRAS, P., FANLO GRASA, E. y GARCÍA PAUSAS, J. 2007. Contribuciones a la flora vascular de Marruecos. 13. *Pluchea ovalis* (Pers.) DC., nueva cita en el Valle del Sous (Marruecos). *Acta Botanica Malacitana* 32:301-304.
- PADRÓN-MEDEROS, M.A., GUMA, I.R., SANTOS-GUERRA, A. y REYES-BETANCORT, J.A. 2009. Apuntes florísticos y taxonómicos para la flora de las islas canarias. *Acta Botanica Malacitana* 34: 242-251.
- QAISER, M. y ABID, R. 2003. En: *Flora of Pakistan. Asteraceae* (II), vol. 210. [Internet]. Cita Nov 2019. Extraído de <http://www.efloras.org>.



- SHALTOUT, K.H. y SLIMA, D.F. 2007. The biology of Egyptian woody perennials 3. *Pluchea dioscoridis* (L.) DC. *Ass. Univ. Bull. Environment Res.* 10(1): 85-103.
- SIMPSON, N.D. 1932. *A report on the Weed Flora of the Irrigation Channels in Egypt*. Ministry of Public Works, Government Press, Cairo. 28 p.
- SISTEMA DE INFORMACIÓN TERRITORIAL DE CANARIAS-IDE CANARIAS (<https://www.idecanarias.es>).
- STILES, F.G. 2000. «Animals as seed dispersers», en Fenner, M. (ed.). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. p. 111-124. CABI Publishing.
- TROMBULAK, S.C. y FRISSELL, C.A. 2000. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conservation Biology* 14(1): 18-30.
- VERLOOVE, F. y REYES-BETANCORT, J.A. 2011. Additions to the flora of Tenerife (Canary Islands, Spain). *Collectanea Botanica* 30: 63-78.



ANEXO I

Exsiccata: Pluchea ovalis (Pers.) DC. Tenerife:

Charca San Blas, San Miguel de Abona, 03.X.2019, (UTM-WGS 84-: 342443/3102245, a 43 m de altitud), (*Leg. B. Fariña y A. Rivero*), (ORT47097 + *duplic.*); *Ibid.*, 17.XI.2019, (UTM-WGS 84-: 342443/3102245, a 43 m de altitud), (*Leg. B. Fariña y M.L. Rodríguez Navarro*), (ORT47098); carretera San Isidro-Cueva Hermano Pedro, Granadilla de Abona, 03.X.2019, (UTM-WGS 84-: 347119/3105065, a 113 m de altitud), (*Leg. B. Fariña y A. Rivero*), (ORT47099 + *duplic.*); carretera Fañabé-La Caleta, Adeje, 06.X.2019, (UTM-WGS 84-: 329718/3109955, a 121 m de altitud), (*Leg. B. Fariña, A. Rivero y M.L. Rodríguez Navarro*), (ORT47102); bco. del Agua, carretera Fañabé-La Caleta, Adeje, 06.X.2019, (UTM-WGS 84-: 329697/3110322, a 117 m de altitud), (*ejusd.*), (ORT47103); Golf Los Palos, Arona, 11.X.2019, (UTM-WGS 84-: 334809/3102552, a 65 m de altitud), (*ejusd.*), (ORT47107); Los Gigantes, Santiago del Teide, 14.X.2019, (UTM-WGS 84-: 319699/3127158, a 20 m de altitud), (*Leg. M. Padilla*), (ORT47109 + *duplic.*); cauce de Masca, Buenavista, 23.X.2019, (UTM-WGS 84-: 317504/3130855, a 48 m de altitud), (*ejusd.*), (ORT47111); hotel Abama, Guía de Isora, 31.X.2019, (UTM-WGS 84-: 322962/3117355, a 51 m de altitud), (*Leg. M.L. Rodríguez Navarro y A. Rivero*), (ORT47112).

Pluchea dioscoridis (L.) DC. Tenerife:

Márgenes del Campo de Golf de San Miguel de Abona, 06.X.2019, (UTM-WGS 84-: 340730/3100865, a 25 m de altitud), (*Leg. B. Fariña, A. Rivero y M.L. Rodríguez Navarro*), (ORT47100); Casa Club Amarilla Golf, San Miguel de Abona, 06.X.2019, (UTM-WGS 84-: 340965/3101747, a 58 m de altitud), (*ejusd.*), (ORT47101 + *duplic.*); trasera Universidad de Verano de Adeje, 06.X.2019, (UTM-WGS 84-: 330496/3111975, a 286 m de altitud), (*ejusd.*), (ORT47104); solar en el entorno de la Universidad de Verano de Adeje, 06.X.2019, (UTM-WGS 84-: 330550/3112038, a 295 m de altitud), (*ejusd.*) (ORT47105); paseo de Los Pinalitos-Caleta de Adeje, 06.X.2019, (UTM-WGS 84-: 327315/3109817, a 28 m de altitud), (*ejusd.*) (ORT47106); charca de Las Galletas, Arona, 11.X.2019, (UTM-WGS 84-: 336203/3101026, a 43 m de altitud), (*ejusd.*), (ORT47108); Chimiche, Granadilla de Abona, en el interior de una represa actualmente seca, 18.X.2019, (UTM-WGS 84-: 352117/3110325, a 155 m de altitud), (*Leg. A. Rivero y M.L. Rodríguez Navarro*), (ORT47110); jardines de la Urbanización Ocean Boulevard en Amarilla Golf, 17.XI.2019, (UTM-WGS 84-: 341639/3101375, a 49 m de altitud), (*Leg. M.L. Rodríguez Navarro y B. Fariña*), (ORT47113); desembocadura del barranco encauzado de la Reserva Ambiental San Blas, 17.XI.2019, (UTM-WGS 84-: 342779/3101375, a 5 m de altitud), (*Leg. B. Fariña y M.L. Rodríguez Navarro*), (ORT47114).



MONITORING A THERMOPHILOUS WOODLAND REFORESTATION PROJECT IN TENERIFE, CANARY ISLANDS

Francesco Rota*, Mercedes Vidal-Rodríguez**, Alessandro Chiarucci***, José María Fernández-Palacios**, Robert J. Whittaker*

ABSTRACT

The Canarian juniper woodland, dominated by *Juniperus turbinata* ssp. *canariensis*, is a priority habitat and is among the most endangered ecosystems of the European Union. Saplings of 12 species were planted between March 2006 and January 2008 within the Rural Park of Teno (Tenerife) during a LIFE reforestation project. To assess the replanting effectiveness, six 25 × 25 m permanent plots were established for monitoring plant conditions in 2014. We report the results of annual surveys up to 2019. We recorded vitality, phenology and size of 225 planted individuals belonging to eight different species. The vitality showed general positive trends, with a low 2018 decrease. Around 30% of surviving saplings displayed flowers or fruits in 2019. *Juniperus turbinata* ssp. *canariensis* and *Olea cerasiformis* presented a significant increment for all the growth traits, but only the juniper showed locally varied patterns of growth. We expect that the monitoring will contribute useful insights for other restoration projects for the endangered Canary endemic thermophilous woodland.

KEYWORDS: ecological monitoring, endemic juniper woodland, functional traits, restoration ecology, Tenerife.

SEGUIMIENTO DE UN PROYECTO DE REFORESTACIÓN DEL BOSQUE TERMÓFILO EN TENERIFE, ISLAS CANARIAS

RESUMEN

El sabinar, comunidad dominada por *Juniperus turbinata* ssp. *canariensis*, constituye un hábitat prioritario de la Unión Europea. En el marco de un proyecto LIFE de reforestación entre marzo de 2006 y enero de 2008 fueron plantadas plántulas de 12 especies leñosas en el Parque Rural de Teno (Tenerife). Para comprobar el éxito de la plantación se establecieron en el año 2014 seis parcelas permanentes cuadradas de 25 m de lado en la zona reforestada. En este trabajo se describen los resultados del seguimiento anual llevado a cabo hasta 2019. Se registraron valores de vitalidad, fenología y tamaño de 225 individuos pertenecientes a ocho especies diferentes. La vitalidad presenta una tendencia positiva, con un pequeño bajón en 2018, mientras que el 30% de los individuos supervivientes ya producían flores o frutos en 2019. *Juniperus turbinata* ssp. *canariensis* y *Olea cerasiformis* presentaron un incremento significativo para todos los rasgos analizados, pero solo la sabina mostró patrones de crecimiento localmente variados. Esperamos que el seguimiento contribuya con conocimientos útiles para otros proyectos de restauración del amenazado bosque termófilo endémico canario.

KEYWORDS: seguimiento ecológico, bosque de cedros endémicos, rasgos funcionales, ecología de la restauración, Tenerife.

DOI: <https://doi.org/10.25145/j.SI.2021.04.02>

REVISTA SCIENTIA INSULARUM, 4; diciembre 2021, pp. 27-43; ISSN: e-2659-6644



INTRODUCTION

The thermophilous woodland in the Canary Islands is a highly degraded and threatened ecosystem, owing to its occurrence within the most valuable agricultural areas of the islands (mid-elevation –*medianías*– of both windward and leeward slopes) and today due to the closeness of the few remnant juniper patches to areas with intensive human activities, such as urbanizations or infrastructure constructions (Fernández Palacios *et al.* 2008). On Tenerife, the remaining remnants, are few, small and scattered, mostly being restricted to inaccessible gullies and slopes (Otto *et al.* 2012, Fernández-Palacios *et al.* 2020) (figures 1, 2). An endemic juniper restoration project (LIFE04/NAT/ES/000064) was developed by the island government (*Cabildo Insular de Tenerife*) and funded in part by the *Cabildo*, but especially with funds from the European Union. The restoration was implemented within the Teno Rural Park, in the north-west of Tenerife, during 2005-2008. The goal of this project was to trial the restoration of the juniper community in Tenerife by planting *Juniperus turbinata* ssp. *canariensis* (Guyot and Mathou) Rivas Mart., Wildpret and P. Pérez and other key species of this formation, such as the endemic wild olive (*Olea cerasiformis* Rivas Mart. and del Arco). The other species included in the planting were *Euphorbia atropurpurea* Broussonet, *Globularia salicina* Lam., *Gymnosporia cassinoides* (L'Hér.) Masf., *Hypericum canariense* L., *Jasminum odoratissimum* L., *Pistacia atlantica* Desf., *Retama rhodorhizoides* (Webb and Berthel.) Webb and Berthel., *Rhamnus crenulata* Aiton, the thermophilous ecotype of *Heberdenia excelsa* (Ait.) Banks and *Visnea mocanera* L.f. (Fernández-Palacios *et al.* 2008). A second goal was to contribute to the scientific knowledge about the ecology of these species and the dynamics of this plant community (e.g. see Otto *et al.* 2010). A third goal was to gain experience restoring this ecosystem within a protected area such as a Rural Park, sharing this knowledge with local people in order to show how the thermophilous woodland restoration can be compatible with the conservation of traditional rural activities (Fernández-Palacios *et al.* 2008). Even if project-level monitoring has historically been neglected, it is a necessary component of forest restorations (Schultz *et al.* 2012). The present work aims to provide quantitative data on the early years of the Teno thermophilous woodland restoration project.

The initial plantation density in 2006-2008 was of c. 1237 plants hectare⁻¹ (Fernández-Palacios *et al.* 2008). There were early indications of inter-specific variation in performance in the plantation, showing differential responses to seasonal

* Faculty of Science and Technology, Free University of Bozen/Bolzano, Bozen/Bolzano, Italy. E-mail: francesco.rota@natec.unibz.it.

** Grupo de Investigación Interuniversitario de Ecología y Biogeografía Insular, Universidad de La Laguna, San Cristóbal de la Laguna, Tenerife, Canary Islands, Spain

*** Biodiversity and Macroecology (BIOME) Research Group, Department of Biological, Geological and Environmental Sciences, Alma Mater Studiorum - University of Bologna, Bologna, Italy.

• School of Geography and the Environment, University of Oxford, Oxford, UK.

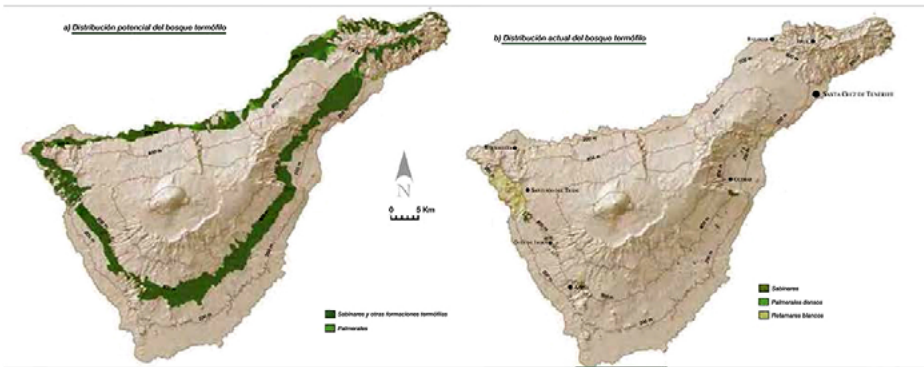


Figure 1. The pre-human (left) and current (right) distribution of thermophilous woodlands on Tenerife (from Fernández-Palacios *et al.* 2008, based on del Arco *et al.* 2006).



Figure 2. One of the remnants of the Juniper community in Afur, Tenerife. (Photo Francesco Rota).

adverse weather conditions, late planting date and/or herbivory, especially after the removal of the metal grid protectors initially used to protect the saplings against rabbits and goats (Fernández-Palacios *et al.* 2008). However, for several years after 2008, no monitoring was carried out. In March 2014 a monitoring effort was initiated, to record the regrowth by establishing permanent plots in the upper part of the estate (700-850 m a.s.l.). The field data collection was carried out together by the MSc Biodiversity, Conservation and Management (University of Oxford)

and the MSc “Biodiversidad Terrestre y Conservación en Islas” (University of La Laguna) field-course students and professors, as an instructive exercise for them and to generate the data reported herein. On each occasion, the data has been recorded in a single afternoon and by students who have no prior experience of the site, but under supervision of the same experienced staff. The principal goal was to record the survival and growth of the saplings planted and to continue monitoring the sites as the woodland cover develops.

MATERIAL AND METHODS

STUDY SPECIES

The species selected in any restoration project depend on the community to be restored. In this case it was a dry juniper community for the lower part, with a transition community towards a humid juniper woodland in the upper part of the site, more favoured by the overflowing sea of clouds, that is formed by the north-eastern humid winds. The high abundance of *Juniperus turbinata* ssp. *canariensis* and *Olea cerasiformis*, still existing in inaccessible cliffs of the few remnants of thermophilous woodland belt on Tenerife, justifies their selection as structural species in the restoration. Moreover, several place names of the surroundings indicate a putative historical presence of junipers (e.g. “El Sabinal”, used for an area of the restoration land, from Spanish “sabina” = juniper) (Fernández-Palacios *et al.* 2008). There are no appropriate sedimentary sites in the zone (lakes, calderas, etc.) for carrying out a palaeoecological analysis that could confirm the composition of the woodland cover prior to human arrival. *Juniperus* and *Olea* improve the structure and composition diversity, since they show a certain ‘nurse’ effect, mitigating the adverse environmental conditions of the zone, decreasing the wind speed, increasing the humidity and shade of the site (Fernández-Palacios *et al.* 2008, Otto *et al.* 2010). Following the natural pattern, a series of auxiliary species were chosen for the plantation. *Globularia salicina*, *Euphorbia atropurpurea* and *Retama rhodorhizoides* were used in lower areas of the site, but not in the upper part of the restoration zone where the monitoring plots are. Therefore, restoration monitoring included data for two structural species, *Juniperus turbinata* ssp. *canariensis* and *Olea cerasiformis*, and six auxiliary woody species: *Gymnosporia cassinoides*, *Heberdenia excelsa*, *Hypericum canariense*, *Jasminum odoratissimum*, *Pistacia atlantica* and *Visnea mocanera*.

THE JUNIPER COMMUNITY AND THE TAXONOMIC STATUS OF THE “SABINA”

The Juniper woodland, also called *sabinar*, is a community dominated by *Juniperus turbinata* ssp. *canariensis* in its mature state (figure. 2). Due to its elevational distribution, between 200 and 400 m a.s.l. on windward slopes and between 400 and 800 m a.s.l. on leeward slopes, we can distinguish two types of juniper communities. (1) The humid *sabinar*, in the northern or eastern windward slopes,



experiences lower temperatures, reduced actual evapotranspiration and slightly higher precipitation (300-450 mm/year) due to the influence of the sea of clouds (Fernández-Palacios *et al.* 2008). (2) The dry *sabinar*, located in the southern and western leeward slopes, experiences rainfall of about 200-300 mm/year, higher levels of actual evapotranspiration and higher temperatures. According to the requirements of each species, there are compositional differences in response to these environmental differences (Otto *et al.* 2012). The species favouring the windward sites, such as *Argyranthemum* spp., *Echium strictum*, *Erica arborea*, *Erysimum bicolor*, *Heberdenia excelsa*, *Hypericum canariense*, *Marcetella moquiniana*, *Morella faya*, *Pericallis* spp., *Sideroxylon canariensis*, *Sonchus* spp. and *Visnea mocanera* require wetter conditions. Within the drier sites, the thermophilous elements adapted to a moderate hydric stress predominate, such as *Bupleurum salicifolium*, *Carlina salicifolia*, *C. canariensis*, *Cistus monspeliensis*, *C. symphytifolius*, *Convolvulus floridus*, *Echium aculeatum*, *Globularia salicina*, *Jasminum odoratissimum*, *Olea cerasiformis*, *Pistacia atlantica*, *Retama rhodorhizoides* and *Rhamnus crenulata*. These juniper communities do not require particularly rich soils, and depending on the elevation and the exposure to the trade winds, they can grow in more or less stony soils (Bello-Rodríguez *et al.* 2016).

The genus *Juniperus* (Cupressaceae) includes more than 67 species distributed all over the North Hemisphere (Adams, 2006). *Juniperus turbinata* ssp. *canariensis* is an endemic monoecious tree of the Canaries and Madeira and its taxonomic status is still a topic of discussion, with genetic values and morphological characters supporting the recognition of the Canary Island juniper of the *phoenicea* group at a specific level as *J. canariensis* Guyot in Mathou and Guyot (Romo *et al.* 2019). This species occurs nowadays in the central and western Canary Islands, as well as in Madeira and Porto Santo. It may also have occurred on Lanzarote and Fuerteventura prior to the anthropogenic transformation of these islands (del Arco *et al.* 2016). Although juniper woodland is considered the most extended thermophilous community on the western Canary Islands, today it is only well-preserved on El Hierro and La Gomera (von Gaisberg, 2005), and it appears very fragmented in La Palma, Tenerife and Gran Canaria (Fernández-Palacios *et al.* 2020, del Arco *et al.* 2010). The reddish brown fleshy-fruits (cones) of the juniper contain 3-7 seeds and they are mainly dispersed by lizards (*Gallotia* spp.) and, to a lesser extent but potentially further, by frugivorous birds, such as the blackbird (*Turdus merula cabreræ*) and the locally threatened raven (*Corvus corax canariensis*). The seeds are also predated by the brown rat (*Rattus rattus*) and the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*), both species introduced by the Castilians in the xv century. *J. turbinata* ssp. *canariensis* regeneration typically displays a very slow progress because of the hydric stress causing problems in seedlings germination and establishment (Otto *et al.* 2006; 2010). The species shows a *K*-strategy, typical of dominant species of late successional stages. Thus, this species presents a particular challenge for ecological recovery and/or restoration, because of the long time needed for its growth. For these reasons, the presence and abundance of *J. turbinata* ssp. *canariensis* are good indicators of the state of the community (Fernández-Palacios *et al.* 2008).



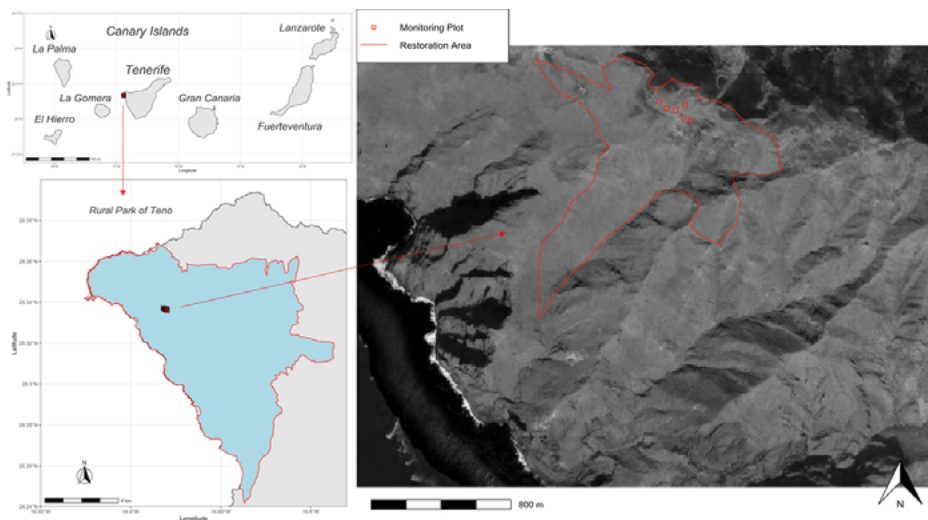


Figure 3. Geographical location of the restoration area and the monitoring plots (from east to west namely A, B, C, D, E and F) within the Rural Park of Teno (delimited in blue), in the north-western part of Tenerife, Canary Islands.

STUDY SITE AND THE RESTORATION PROJECT IMPLEMENTATION

The study was conducted in the Siete Fuentes farm (57 ha and with an elevational range of 400-950 m), a publicly owned area located in the Barranco de Taburco de Adentro, within the Teno Rural Park protection area, part of the Teno massif located in the north-west extreme of Tenerife, Canary Islands (figure 3). Prior to the restoration the area was used by some goat herds involved in the local production of goat's cheese. Later, the land was bought by the *Cabildo* with European funds and the goat keepers were invited to use other public owned land in nearby barrancos, so that the restoration project was not threatened.

The Teno massif emerged from the sea ca. 6.2-5.6 Ma Ma, being for most of its history an independent island. It was joined with the other massifs to form the present island of Tenerife during an important volcanic cycle around 1-2 Ma (Goillou *et al.* 2004). The old age and isolation of the Teno massif, in conjunction with the distinctive morphology of the deeply-dissected landscape, has allowed the evolution of a unique natural heritage. The thermophilous woodland in Teno was potentially situated in the windward slope between 250 and 550 m a.s.l and in the leeward between 300 and 800 m a.s.l. (Otto *et al.* 2012). There is an ideal climate and a suitable soil for agriculture, that are the key reasons why the area has historically been exploited and was largely converted to agricultural use (pastoral and arable). Prior to human arrival, it is believed that the restoration area would have been covered by a woodland dominated by *Juniperus turbinata* ssp. *canariensis* and *Olea cerasiformis*.

The area of the Siete Fuentes farm was planted with saplings grown in the nursery of “La Tahonilla” (*Cabildo Insular de Tenerife*, La Laguna), from seeds collected within the closest populations of the species located in a triangle delimited by Icod, to the Northeast, Guía de Isora to the Southeast and Punta de Teno, to avoid genetic dilution when putting them in contact with individuals of different genetic origins (in practice it is possible that a few juniper used in the lower part of the farm were, in error, sourced from Anaga; JMFP pers. observ.). The seedlings obtained were kept under shading structures for a couple of months, until they reached a size of 10-15 cm. Then, they were exposed to direct sunlight, and since the moment of the beginning of the hardening stage coincides with the summer, a shading mesh was placed over them, until the arrival of the least sunny weather. The plants that had survived were prepared to be transported and planted out. Between March 2006 and January 2008, three different phases of planting were undertaken. Approximately 20% of the holes were made by manual drilling, digging a 40 cm deep pot, while 80% were made with a backhoe machine, which due to its special locomotion technique minimizes the effect on the soil and existing plants, paying attention to avoid paths and stony areas with no soil. Subsequently, a single irrigation of about 30-40 liters of water per hole was performed to facilitate the initial establishment of saplings. For this, it was necessary to have a truck with four-wheel drive and at least 400 meters of hose to provide access to all points of the area.

SAMPLING

In order to continue evaluating the success of the restoration, we focused our monitoring measure at species level, which is considered the most direct way to understand the population response (Block *et al.* 2001). With that aim, in 2014 we placed six permanent plots (25 m × 25 m, A, B, C, D, E, F) distributed in the upper part (around 800 to 900 m a.s.l.) of the restoration area. Seedlings have been monitored every March since then (with the exception of 2020) and the data analysed here span 2014-2019.

The monitoring project was set up with both an educational goal (providing students with direct experience of the challenges involved in such exercises and guiding them towards best practice) and the goal of contributing quantitative data on the progress of the restoration experiment. The recording is undertaken in a single afternoon, following a set of written protocols. Each year, a group of 4 to 6 students were assigned to record one of the six plots, overseen by experienced staff members (among them JMFP and RJW). Inevitably, this approach involves a considerable amount of measurement error and so notwithstanding efforts taken to minimize these errors and to correct mistakes made in previous years, the data are likely to feature minor inaccuracies. One particular area of difficulty is the recording of the stem basal diameter, in which errors arise due to changes in the amount of soil and leaf litter surrounding the base of the plant, which in turn lead to changes from year to year in the number of stems recorded and some unlikely gains and losses in basal diameter. Height and canopy diameter measurements, which are taken



directly with tapes, are more likely to be reliable. Losses in height do sometimes occur due to plants tilting over. This occurred for two main reasons: (1) the plants were originally protected from browsing by stray goats or by rabbits through the installation of cylindrical wire cages during planting. These cages were removed c. 2014 (although some were missed and were then removed in a subsequent sampling year); (2) the site is exposed and windy and without the protection of the cages some plants have been blown over from their original upright position as they have grown. Hence, negative height changes are consistent with field observation. We therefore pay more attention to height and canopy extent than basal diameter measurements.

In each plot, every individual of the eight planted species was tagged, spatially located with x-y coordinates (allowing us to produce maps of the individual plants) and measured. In order to describe the annual size increase, we measured height (cm), maximum and orthogonal crown diameters (cm) and stem diameter (cm) immediately above the ground for each plant.

To understand the changes in survival and living stages, a 5-point ordinal vitality index was recorded according to the percentage of damaged or lost leaves observed (1 < 25 %, 2 = 25–50 %, 3 = 50–75 %, 4 > 75% and 5 = dead individual). Particular attention was paid to *Hypericum* and *Pistacia*, in order not to confound leaf-less with dead stages, because both are deciduous species. We also noted the presence of flowers or/and fruits as evidence of reproductive effort.

STATISTICAL ANALYSIS

The data were analyzed with Microsoft Excel and R (R Core Team, 2020). The vitality, the phenology and the initial and last year growth traits were analyzed per species. In order to understand if the response traits varied significantly among the species in the initial (2014) and last monitored year (2019) a comparison of the mean values was done through a Kruskal-Wallis test for non-parametric data with R function “kruskal.wallis()”, followed by a Mann-Whitney U test with Bonferroni correction, with R function “pairwise.wilcox.test()” (Elzinga, 2019). To test for any local variability in growth performance, this analysis was done also to check for difference among monitoring plots for the two dominant species (i.e. *Juniperus turbinata* ssp. *canariensis* and *Olea cerasiformis*) both in initial and final monitoring stage (2014-2019). We applied the Wilcoxon signed rank test with the option for paired samples to test the temporal trend variation (2014-2019) for each species. The comparison letters obtained from the p. values were printed with R packages “rcompanion” (Mangiafico, 2020) and “multcompView” (Graves, 2015).



TABLE 1. SURVIVAL AND MORTALITY FROM 2014 TO 2019 WITHIN THE SIX PLOTS (EACH OF 25 M × 25 M) IN THE SIETE FUENTES SITE (TENEO, TENERIFE) OF THE PLANTED INDIVIDUALS OF EIGHT SPECIES (N TOT = NUMBER OF INDIVIDUALS IN 2014, INCLUDING LIVE AND DEAD PLANTS THAT WERE SECURELY IDENTIFIED TO SPECIES)

SPECIES	N TOT	TOTAL LIVE IN 2014	SURVIVING IN 2019	DIED BETWEEN 2014 AND 2019	% MORTALITY
<i>Gymnosporia cassinoides</i>	5	5	4	1	20
<i>Heberdenia excelsa</i>	15	15	9	6	40
<i>Hypericum canariense</i>	54	52	50	2	3.85
<i>Jasminum odoratissimum</i>	37	37	35	2	5.41
<i>J. turbinata</i> ssp. <i>canariensis</i>	58	52	50	2	3.85
<i>Olea cerasiformis</i>	36	36	34	2	5.56
<i>Pistacia atlantica</i>	2	2	2	0	0
<i>Visnea mocanera</i>	8	8	8	0	0
All	215	207	192	15	7.25

RESULTS

MORTALITY

In the six study plots, there were 207 surviving plants in 2014, and 192 in 2019 (a mean of 32 per plot). This equates to a density in 2019 of 512 plants hectare⁻¹, suggesting a mortality of approximately 59% compared to the initial estimated plantation density of 1237 plants ha⁻¹ (Fernández-Palacios *et al.* 2008). These estimates are broadly consistent with an initial monitoring exercise that was carried out in autumn of 2006, 2007, 2008 and in spring of 2007, 2008, which reported initial survival rates of around 50%. Between 2014 and 2019 around 7% of the plants recorded as alive in 2014 died (table 1). Of the five species with a minimum of 10 individuals in 2014, four had mortality rates of 3-6%, while *Heberdenia excelsa* lost 6 of 15 individuals, a mortality rate of 40% and accounting for over a third of the total mortality. Across all species an increase of 5% in the number of individuals of the highest vitality classes (1-2) was observed between 2014 and 2019 (when it stood at 80%).

PHENOLOGY

In 2019, across all species and sites, we recorded 57 plants producing flowers and fruits, which corresponds to 30% of the surviving individuals showing evidence of reproductive effort, up from c. 18% in 2014. While only one juniper was observed to have cones in 2017, three *Juniperus* individuals were observed with



TABLE 2. MEAN AND STANDARD DEVIATION (SD) OF HEIGHT, CROWN AREA AND STEM DIAMETER OF SURVIVING INDIVIDUALS IN THE SIX PLOTS (COMBINED) AS OF 2014 AND 2019 (FOR N VALUES SEE TABLE 1). WE EXCLUDED *G. cassinoides* AND *P. atlantica* DUE TO LOW NUMBER OF LIVING INDIVIDUALS. (HEIGHT = cm, CROWN AREA = m², STEM DIAMETER = mm).

SPECIES	HEIGHT		CROWN AREA		STEM DIAMETER	
	2014	2019	2014	2019	2014	2019
<i>Heberdenia excelsa</i>	37.42 (15.71)	33.67 (17.07)	0.04 (0.02)	0.04 (0.05)	12.54 (4.27)	25.87 (16.08)
<i>Hypericum canariense</i>	78.07 (21.61)	88.1 (32.37)	0.40 (0.27)	0.93 (0.81)	17.50 (8.06)	27.19 (15.58)
<i>Jasminum odoratissimum</i>	71.02 (21.58)	91.59 (24.7)	0.20 (0.16)	0.7 (0.6)	21.54 (10.29)	31.58 (24.93)
<i>Juniperus turbinata</i> ssp. <i>canariensis</i>	75.64 (28.74)	108.3 (40.01)	0.37 (0.28)	1.94 (1.29)	27.14 (13.65)	64.24 (13.05)
<i>Olea cerasiformis</i>	87.64 (22.57)	140.85 (35.78)	0.53 (0.38)	2.64 (1.26)	39.74 (18.43)	82.86 (30.27)
<i>Visnea mocanera</i>	50.33 (18.28)	99.38 (52.05)	0.10 (0.08)	0.66 (0.62)	16.08 (5.95)	34.48 (17.56)

cones in 2018 and in 2019. Many *Olea*, *Hypericum* and *Jasminum* individuals bore fruits and flowers. The number of individuals flowering or fruiting per species, across all six sites, were as follows: *Olea cerasiformis* 2014, 0; 2015, 0; 2016 1; 2017 8; 2018, 1, and 2019, 3; *Hypericum canariense* 2014, 20; 2015, 8; 2016, 26; 2017, 23; 2018, 7, and 2019, 17; *Jasminum odoratissimum* 2014, 18; 2015, 28; 2016, 23; 2017, 31; 2018, 31, and 2019, 32; *Juniperus turbinata* ssp. *canariensis* 2014, 0; 2015, 1; 2016, 1; 2017, 2; 2018, 3, and 2019, 3. One individual of *Gymnosporia cassinoides* started fruiting in 2018 and one individual of *Visnea mocanera* was first observed flowering in 2019. There was no evidence of flowering or fruiting in the surviving individuals of *Heberdenia excelsa*.

GROWTH TRAITS AND RATES

The size (Height, Crown Area and Stem Diameter) attained by 2014 and 2019 by surviving individuals varied significantly between species (Kruskal-Wallis sum rank test, $p < 0.001$ for each trait for both 2014 and 2019). The mean values and SD for each variable are reported in table 2. *Heberdenia excelsa* was found to be the most different from the other species for each attribute. *Olea* individuals are on average the tallest, the largest in crown area and in stem size, followed by *Juniperus* (tables 2, 3). All six species of $n > 8$ individuals show significant growth increments over the sampling period except *Heberdenia excelsa* (figure 4).

We provide more detailed plot-by-plot analyses of our two structural species *O. cerasiformis* and *J. turbinata* ssp. *canariensis*, both of which have relatively large representation in the study. The Kruskal-Wallis test showed significant ($p < 0.001$) variation among the plots only for the juniper, both in the initial and final stage of



TABLE 3. MANN-WHITNEY U TEST FOR THE SIZE VARIABLES FOR THE INITIAL MONITORING YEAR (2014) AND THE FINAL MONITORING YEAR (2019), VALUES SHARING A LETTER ARE NOT SIGNIFICANTLY DIFFERENT FOR EACH YEAR (P < =0.05 WITH BONFERRONI CORRECTION)

SPECIES	HEIGHT		CROWN AREA		STEM DIAMETER	
	2014	2019	2014	2019	2014	2019
<i>Heberdenia excelsa</i>	a	a	a	a	a	a
<i>Hypericum canariense</i>	bc	b	bc	b	ab	a
<i>Jasminum odoratissimum</i>	bc	b	d	b	bc	a
<i>Juniperus turbinata</i> ssp. <i>canariensis</i>	bc	b	bd	c	c	bc
<i>Olea cerasiformis</i>	b	c	c	d	d	b
<i>Visnea mocanera</i>	ac	abc	ad	bc	abc	ac

TABLE 4. KRUSKAL-WALLIS RANK SUM TEST COMPARING EACH SIZE VARIABLE PER YEAR AGAINST PLOT FOR THE TWO DOMINANT SPECIES (PLOT B WAS EXCLUDED FOR *Olea Cerasiformis* BECAUSE IT HAS ONLY 1 INDIVIDUAL)

SPECIES	df	HEIGHT - PLOT				CROWN AREA - PLOT				STEM DIAMETER - PLOT			
		2014		2019		2014		2019		2014		2019	
		p	χ^2	p	χ^2	p	χ^2	p	χ^2	p	χ^2	p	χ^2
<i>Juniperus turbinata</i> ssp. <i>canariensis</i>	5	<0.001	21.801	<0.001	24.642	<0.001	26.127	<0.001	24.714	0.002	19.347	<0.001	26.214
<i>Olea cerasiformis</i>	4	0.845	1.393	0.42	3.896	0.461	3.615	0.389	4.126	0.17	6.476	0.46	3.619

TABLE 5. MANN-WHITNEY U TEST FOR THE SIZE VARIABLES FOR THE INITIAL MONITORING YEAR (2014) AND THE FINAL MONITORING YEAR (2019) AMONG FIXED-MONITORING PLOTS (A TO F), VALUES SHARING A LETTER ARE NOT SIGNIFICANTLY DIFFERENT (P < = 0.05 WITH BONFERRONI CORRECTION) FOR THE DOMINANT SPECIES *Juniperus turbinata* ssp. *Canariensis*

SPECIES	PLOT	HEIGHT		CROWN AREA		STEM DIAMETER	
		2014	2019	2014	2019	2014	2019
<i>Juniperus turbinata</i> ssp. <i>canariensis</i>	A	ab	ab	a	a	ab	ab
	B	a	a	bc	ab	ab	ab
	C	b	b	ab	a	a	a
	D	ab	ab	a	a	ab	ab
	E	a	a	c	b	b	b
	F	ab	ab	abc	ab	ab	ab

the monitoring (table 4). The juniper shows considerable between-plot variation in performance for the height in plots B and E for both the initial and final stage of the monitoring (table 5). Even within plots, there appears to be some variation in



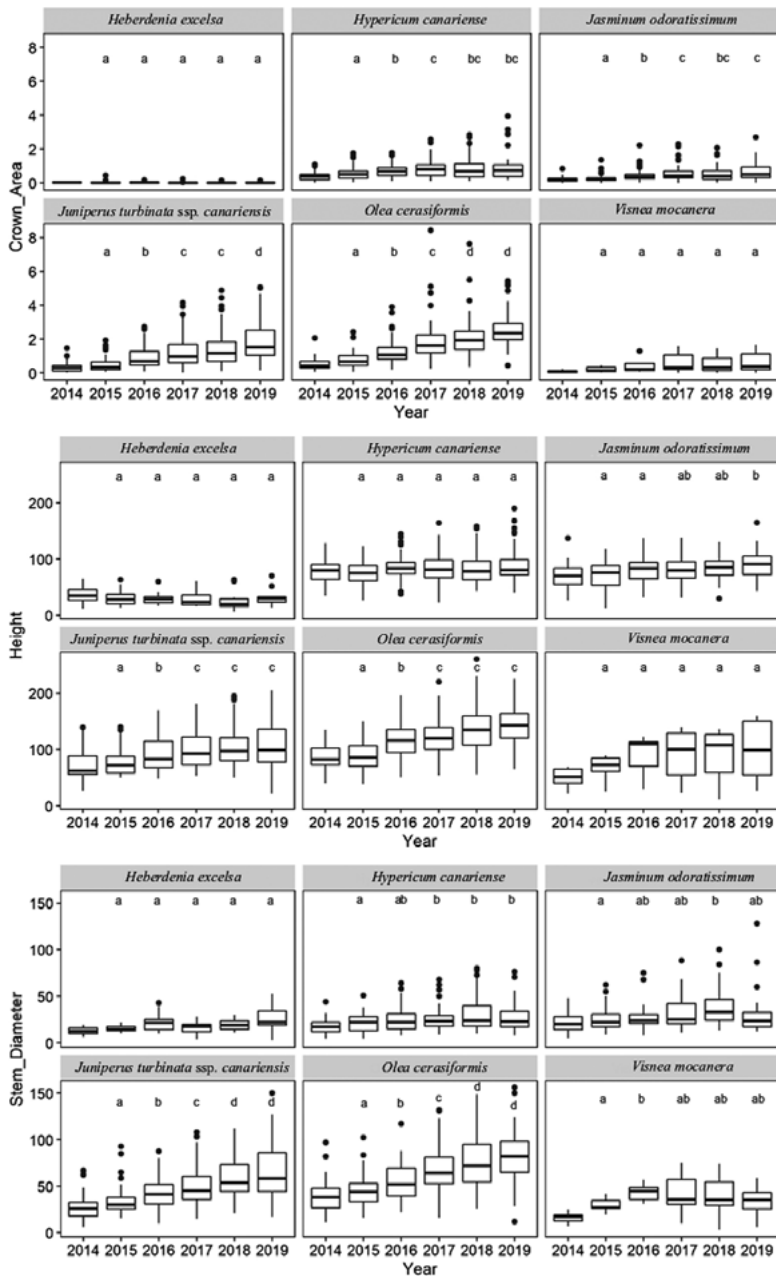


Figure 4. Plots showing variation in height (cm), crown area (m²) and stem diameter (mm) for six different species across time (2014 to 2019). Values sharing a letter are not significantly different after pairwise Mann–Whitney comparison test along the years ($p < 0.05$ with Bonferroni correction). (middle bar = median or 50th percentiles, box limits = 25% and 75% (25th and 75th percentile), vertical lines = minimum and maximum, dots = outliers)

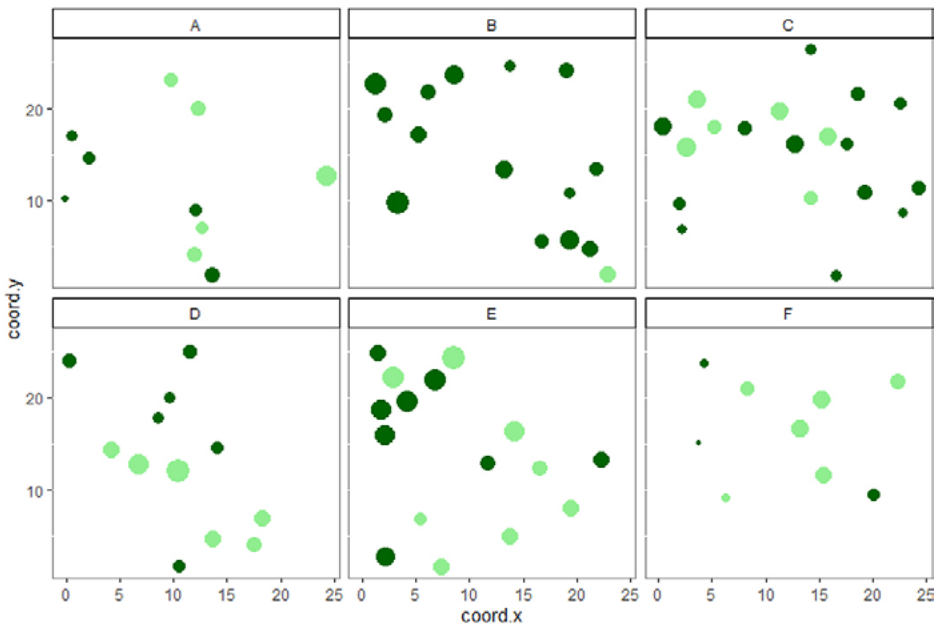


Figure 5. Maps of the six permanent 25 m × 25 m plots: A and F show little growth compared to the other plots. Dark green corresponds to junipers while light-green to wild olive while the size of the circle corresponds to the crown area (m²) for each surviving juniper and wild olive in 2019.

growth of these two species in response to local topography and variations in soil depth and shelter, although it should be understood that sample sizes are rather small for format testing (see figure 5).

DISCUSSION

Monitoring is important for evaluating the success of restoration experiments (Michener, 1997, Ruiz-Jaén and Aide, 2005, Herrick *et al.* 2006). The monitoring should be conducted over a sufficiently long time to ensure that the populations have adjusted to time-dependent changes resulting from restoration treatments and also to incorporate the range of environmental conditions allowing for valid estimates of process variation (Block *et al.* 2001). However, for this particular project there were no funds specifically allocated to continuing the monitoring activities, a component of such projects described as critical by Lindenmayer and Likens (2010) policy-makers and managers. (By taking advantage of an educational opportunity (the annual visits of a field course of MSc students), we were able to implement a simple monitoring project extending over a number of years, and which we hope to be able to continue.



Overall, we have estimated the total mortality since planting to be around 59%, most of which happened very shortly after planting. This fairly high mortality may reflect that due to practical constraints, the planting out of many of the seedlings had to be done at the start of the driest part of the year. It should be noted, however, that this particular estimate is rather crude, being based on sites located in the upper part of the site and on a general estimate of planting density across the whole site, as we only began tracking the fate of plants in the six plots in 2014, some six years after the planting was completed. In another thermophilous restoration project carried out in the neighboring island of Gran Canaria (LIFE+Guguy LIFE12 NAT/ES/000286, 2013), where planting was completed in 2014, there was a reported 42.2% initial mortality rate (Gesplan, 2019), not far below the c. 50% initial reported rate in the Teno study c. 2008 (above). There were some differences between the two studies, which shared just three species in common (*Juniperus turbinata* ssp. *canariensis*, *Olea cerasiformis* and *Pistacia atlantica*), but these data indicate broadly similar levels of early mortality.

Our monitoring of the Juniper woodland restoration project in Teno Rural Park in Tenerife has shown that between 2014 and 2019, now a little over a decade on from the planting, the plantation can be considered reasonably well established, although most plants remain small and the cover provided by the plantation species remains limited. During this time, survival has been good and growth steady for each of the species in the study plots, with the exception of *Heberdenia excelsa*. Cubas et al. (2019) demonstrate that endemic plant species are often more vulnerable to browsing damage from introduced herbivores than non-endemic plant species in oceanic islands. In the case of *Heberdenia excelsa*, a Macaronesian endemic species in the family Primulaceae, we consider rabbits to be the principal cause of the herbivory damage that has limited their growth and indeed caused plant shrinkage and mortality. That has happened especially after the retrieval of the protectors, which took place mostly in 2014 and 2015, paradoxically to avoid damage to the plants from chaffing against the wire as they grew through the gaps and to permit access for measurements. Observations of nibbled stems and characteristic angled cut marks, combined with the incidence of rabbit droppings in the site, support this inference. For this species, at least in open sites favored by rabbits, it appears that some form of browsing protector shield is necessary for the plants to survive and reach adulthood. Removal of the wire protectors was necessary to conduct the monitoring and because plants were being damaged by the wire, but it has had a mixed outcome. To avoid that, better designed protective shields are needed.

In general, the good survival and growth of both structural dominant species, and especially of *Olea*, suggests that there is a strong prospect of both maturing to form, at least in the upper parts of the restored area, the largest component of the woodland, attaining at least one element of the key goals of the restoration project. Individuals of most species in the restoration remain far below their potential mature size, especially so for *Olea* and *Juniperus*, which can potentially reach heights 10-12 m of and 5-8 m, respectively. Even specimens of *Hypericum canariense*, for which a mean height of 88 cm was obtained, have potential to grow 2 to 3 m in height in the right conditions, but have yet to do so within the site. The variation in growth



and survival recorded within our plots is probably a function of local topographic controls on soil depth, moisture and exposure to strong winds and drought. This points to the likelihood that this site will show rather slow and patchy development of thermophilous woodland in the coming years, with some variation in composition developing across the site, resulting both from intentional variation in initial planting but also from varying species performance. In these upper reaches of the site, the conditions seem to be particularly suited to the wild olive, mixed also with clumps of juniper.

Another key feature of such a restoration project is the capacity of the replanted stands to regenerate themselves and to provide a habitat for the spontaneous appearance of additional native species through seed dispersal into the newly developing woodland habitat. Here there are some encouraging signs, in that individuals of six of our study species were showing evidence of reproductive effort (fruits or flowers). In addition, in 2018 and 2019, around 45 seedlings (in total) of two of the study species were observed to have established within the study sites: *Jasminum* in three of the plots (C, D and F) and *Hypericum* in one plot (E). They are quite hard to find given the ground vegetation cover is quite dense in March and it is more than likely that more thorough investigation of the sites would have revealed rather more seedlings of these particular species.

Providing that the restoration area is allowed to continue undisturbed and even without further intervention, our data support the hope that in time, the restoration project will give rise to a new patch of thermophilous woodland within the Barranco de Taburco de Adentro. Further management intervention to provide protection from grazing for particular species, especially for *Heberdenia excelsa*, modest interventions to control re-invasion of more open parts of the site by the exotic invasive species *Opuntia maxima* and *Agave americana*, and an extension of the monitoring work to examine lower elevations within the restoration area (following Otto et al. 2012) would each be worthwhile steps, which we recommend be considered. We close by expressing the hope that the thermophilous woodland restoration project in Teno may serve as a model system for improving our understanding of the dynamics of this greatly endangered ecosystem type and as an inspiration for further efforts to restore this ecosystem type in other locations.

RECIBIDO: octubre de 2019, ACEPTADO: octubre de 2020



REFERENCES

- ADAMS, R.P., NGUYEN, S. and ACHAK, N. (2006). Geographic variation in *Juniperus phoenicea* from the Canary Islands, Morocco and Spain, based on RAPDS analysis. *Phytologia* 88: 270-278.
- BELLO-RODRÍGUEZ, V., GARCÍA, C., DEL ARCO, M.J., HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ, R. and GONZÁLEZ-MANCEBO, J.M. (2016). Spatial dynamics of expanding fragmented thermophilous forests on a Macaronesian island. *Forest Ecology and Management*, 379, 165-172. doi:10.1016/j.foreco.2016.08.015.
- BLOCK, W.M., GANEY, J.L., WARD, J.P., WHITE, G.C. and FRANKLIN, A.B. (2001). Design and Implementation of Monitoring Studies to Evaluate the Success of Ecological Restoration on Wildlife. *Restoration Ecology*, 9(3), 293-303. doi:10.1046/j.1526-100x.2001.009003293.x.
- BURTON, P.J. (2014). Considerations for Monitoring and Evaluating Forest Restoration. *Journal of Sustainable Forestry*, 33(SUP1), 37-41. doi:10.1080/10549811.2014.884001.
- CUBAS, J., IRL, S.D.H., VILLAFUERTE, R., BELLO-RODRÍGUEZ, V., RODRÍGUEZ-LUENGO, J.L., DEL ARCO, M., MARTÍN-ESQUIVEL, J.L. and GÓNZALEZ-MANCEBO, J.M. (2019). Endemic plant species are more palatable to introduced herbivores than non-endemics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286.
- DEL ARCO AGUILAR, M.J., GONZÁLEZ-GONZÁLEZ, R., GARZÓN-MACHADO, V. and PIZARRO-HERNÁNDEZ, B. (2010). Actual and potential natural vegetation on the Canary Islands and its conservation status. *Biodiversity and Conservation*, 19(11), 3089-3140. doi:10.1007/s10531-010-9881-2.
- ELZINGA, Caryl, L., SALZER, Daniel W. and WILLOUGHBY, John W. (2019). "MEASURING and MONITORING Plant Populations." U.S. Bureau of Land Management Papers. 41.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M., OTTO, R., DOMINGO DELGADO, J., ARÉVALO, J.D., NARANJO, A., GONZÁLEZ ARTILES, F., ..., BARONE, R. (2008). Los bosques termófilos de Canarias: Proyecto LIFE04/NAT/ES/000064. Cabildo Insular de Tenerife, 1-202.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M., OTTO, R., TOSCO, R.B., CIGALA, A.N., GARCÍA, J.D.D., SIERRA, J.R.A. and PÉREZ, R.S.A. (2020). Los sabinas canarios. *Rincones del Atlántico*, (10), 138-155.
- FORSYTH, D.M., SCROGGIE, M.P., ARTHUR, A.D., LINDEMAN, M., RAMSEY, D.S.L., MCPHEE, S.R., ... STUART, I.G. (2015). Density-dependent effects of a widespread invasive herbivore on tree survival and biomass during reforestation. *Ecosphere*, 6(4), 1-17. doi:10.1890/ES14-00453.1.
- GESPLAN (2019). Acción D.1.: Evaluación de la implementación de las acciones de restauración y mejora del hábitat. Proyecto LIFE+ Guguy (LIFE12 NAT/ES/000286).
- GRAVES, S., PIEPHO, H-P. and SELZER, L. with help from Sundar DORAI-RAJ (2015). multcompView: Visualizations of Paired Comparisons. R package version 0.1-7. <https://CRAN.R-project.org/package=multcompView>.
- GUILLOU, H., CARRACEDO, J.C., PARIS, R. and TORRADO, F.J.P. (2004). Implications for the early shield-stage evolution of Tenerife from K/Ar ages and magnetic stratigraphy. *Earth and Planetary Science Letters*, 222(2), 599-614.
- HALL, F.C. (2002). Photo Point Monitoring Handbook: Field Procedures (Part A) and Concepts and Analysis (Part B). United States Department of Agriculture Forest Services Pacific Northwest Research Station. doi:10.1016/j.ecoleng.2004.06.003.



- HERRICK, J.E., SCHUMAN, G.E. and RANGO, A. (2006). Monitoring ecological processes for restoration projects. *Journal for Nature Conservation*, 14(3-4), 161-171. doi:10.1016/j.jnc.2006.05.001.
- LINDENMAYER, D.B. and LIKENS, G.E. (2010). The science and application of ecological monitoring. *Biological Conservation*, 143(6), 1317-1328. doi:10.1016/j.biocon.2010.02.013.
- MANGIAFICO, S. (2020). rcompanion: Functions to Support Extension Education Program Evaluation. R package version 2.3.25. <https://CRAN.R-project.org/package=rcompanion>.
- OTTO, R., BARONE, R., DELGADO, J.D., ARÉVALO, J. R., GARZÓN-MACHADO, V., CABRERA-RODRÍGUEZ, F., and FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. (2012). Diversity and distribution of the last remnants of endemic juniper woodlands on Tenerife, Canary Islands. *Biodiversity and Conservation*, 21(7), 1811-1834. doi:10.1007/s10531-012-0278-2.
- OTTO, R., KRÜSI, B.O., DELGADO, J.D., FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M., GARCÍA-DEL-REY, E. and ARÉVALO, J.R. (2010). Regeneration niche of the Canarian juniper: the role of adults, shrubs and environmental conditions. *Annals of Forest Science*, 67(7), 709-709. doi:10.1051/forest/2010034.
- R CORE TEAM (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- RUIZ-JAÉN, M.C. and AIDE, T.M. (2005). Restoration success: how is it being measured? *Restoration Ecology*, 13(3), 569-577.
- SCHULTZ, C.A., JEDD, T. and BEAM, R.D. (2012). The collaborative forest landscape restoration program: A history and overview of the first projects. *Journal of Forestry*, 110(7), 381-391. doi:10.5849/jof.11-082.



REEF ENVIRONMENTS OF MURCIÉLAGO ISLANDS AND SANTA ELENA PENINSULA, GUANACASTE CONSERVATION AREA, COSTA RICAN PACIFIC

Juan José Alvarado^{*,****}, Juan Carlos Azofeifa-Solano^{*},
Andrés Beita-Jiménez^{*}, Jorge Cortés^{*,****}, Sebastián Mena^{**},
Carolina Salas-Moya^{*}, Cindy Fernández-García^{*,***}

ABSTRACT

The ecology of the marine environments of the Murciélago Islands and the Santa Elena Peninsula have been studied little despite their high biodiversity. This area is influenced by a coastal upwelling. In 2014, 2016 and 2018, the region was visited to assess the composition and diversity of its reef environments. Bottom coverage, macroinvertebrate diversity and abundance, and reef fish biomass were quantified. The substrate was dominated by turf and crustose calcareous algae. Live coral coverage has decreased compared to previous reports for the area. Sea urchins were the macroinvertebrates with the highest densities, while species of commercial interest presented low densities, this may suggest some degree of fishing pressure. 84 reef fish species were identified, making the islands area with the greatest diversity of reef fish in the North Pacific of Costa Rica. Coral biotopes in this region are key to the conservation of connectivity between reef areas due to their high diversity.

KEYWORDS: Coastal ecosystems, continental island, coral reefs, rocky reefs, seaweed.

AMBIENTES ARRECIFALES DE LAS ISLAS MURCIÉLAGO Y LA PENÍNSULA DE SANTA ELENA, ÁREA DE CONSERVACIÓN GUANACASTE, PACÍFICO DE COSTA RICA

RESUMEN

Las Islas Murciélago y la península de Santa Elena han sido ambientes marinos poco estudiados a pesar de la alta biodiversidad de sus ecosistemas. Esta zona está influenciada por un afloramiento costero. En el 2014, 2016 y 2018 se visitó la región para evaluar la composición y diversidad de sus ambientes arrecifales. Se cuantificó la cobertura del fondo, la diversidad y abundancia de macroinvertebrados y la biomasa de peces arrecifales. El sustrato estuvo dominado por tapetes algales (turf) y algas calcáreas costrosas. La cobertura de coral vivo se ha reducido con lo previamente reportado para la zona. Los erizos de mar tuvieron las densidades más altas entre los macroinvertebrados, mientras que especies de interés comercial presentaron bajas densidades, lo que sugiere cierta presión pesquera. Se observaron 84 especies de peces arrecifales, lo que hace de esta área una de las mayores diversidades del Pacífico norte de Costa Rica, esto puede atribuirse a la presencia de áreas marinas protegidas. Los biotopos coralinos de esta región son claves para la conservación de la conectividad entre zonas arrecifales, debido a su alta diversidad.

PALABRAS CLAVE: ecosistemas costeros, islas continentales, arrecifes de coral, arrecifes rocosos, algas.

DOI: <https://doi.org/10.25145/j.SI.2021.04.03>

REVISTA SCIENTIA INSULARUM, 4; diciembre 2021, pp. 45-61; ISSN: e-2659-6644



INTRODUCTION

The Murciélago Islands, Guanacaste Conservation Area (ACG, by its Spanish acronym), are located in North Pacific of Costa Rica. The oldest scientific references to the Murciélago Islands are from the Templeton Crocker expedition of the California Academy of Science (Crocker 1933) and the Zaca expedition of the New York Zoological Society to the Eastern Pacific (Beebe 1938), which visited the islands and collected specimens and contributed to the knowledge of Costa Rican marine diversity. Since the mid-1990s, Costa Rican expeditions have frequented the islands to record the region's marine biodiversity, reporting 594 species with a focus on mollusks, crustaceans, and fishes (Cortés 2014, 2017). In 2015, the BioMar-ACG project was launched and recorded upwards of 1097 species, including 50 potentially new species, thus increasing the known biodiversity of the ACG to 1453 species (Cortés and Joyce 2020).

The coral reefs of the Murciélago Islands were first described 20 years ago (Cortés 1996-1997). Later, the impact of the 1997-1998 El Niño Event on these reefs was recorded (Jiménez *et al.* 2001), the coral species and reefs descriptions were reviewed (Cortés and Jiménez 2003), and aquarium related extraction of the populations of the Cortez rainbow wrasse (*Thalassoma lucasanum*) was studied with a proposal for sustainable management (McCauley *et al.* 2008). More recently, a detailed description of coral ecosystems was provided for the Murciélago Islands and three bays on the Santa Elena Peninsula (Playa Blanca, Santa Elena, and Cuajiniquil) between 2004 and 2008, with records of 21 coral ecosystems (nine coral reefs), 21 scleractinian coral species, with a mean live coral cover of $47.4 \pm 29.4\%$ in the coral reefs and $30.2 \pm 21.0\%$ in the coral communities, accounting for a total of 24480 m² (Bassey-Fallas 2010).

These islands have been considered one of the most important reef areas in Costa Rica (Cortés 1996-1997; Cortés and Jiménez, 2003; Cortés *et al.* 2010). During the last decade they have been degraded by natural and anthropogenic impacts that threaten its biodiversity and ecological stability (Alvarado *et al.* 2018). Our study quantifies the composition and diversity of reef bottom substrates, macroinvertebrates, and fishes. These results are compared with historical data from the region with the aim of identifying possible drivers of these changes over time.

* Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad de Costa Rica; 2060-1000 San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica; juan.alvarado@ucr.ac.cr; juan.azofeifa@ucr.ac.cr; jorge.cortes@ucr.ac.cr; sebas.menago@gmail.com; caro.salasm@gmail.com.

** Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; 2060-1000 San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica.

*** Centro de Investigación en Biodiversidad y Ecología Tropical, Universidad de Costa Rica; 2060-1000 San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica.

• Center for Fisheries Ecosystems Research, Fisheries and Marine Institute, Memorial University of Newfoundland, Canada; abeitaj@gmail.com.

•• Herbario, Universidad de Costa Rica; 2060-1000 San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica; cindy.fernandezgarcia@ucr.ac.cr.

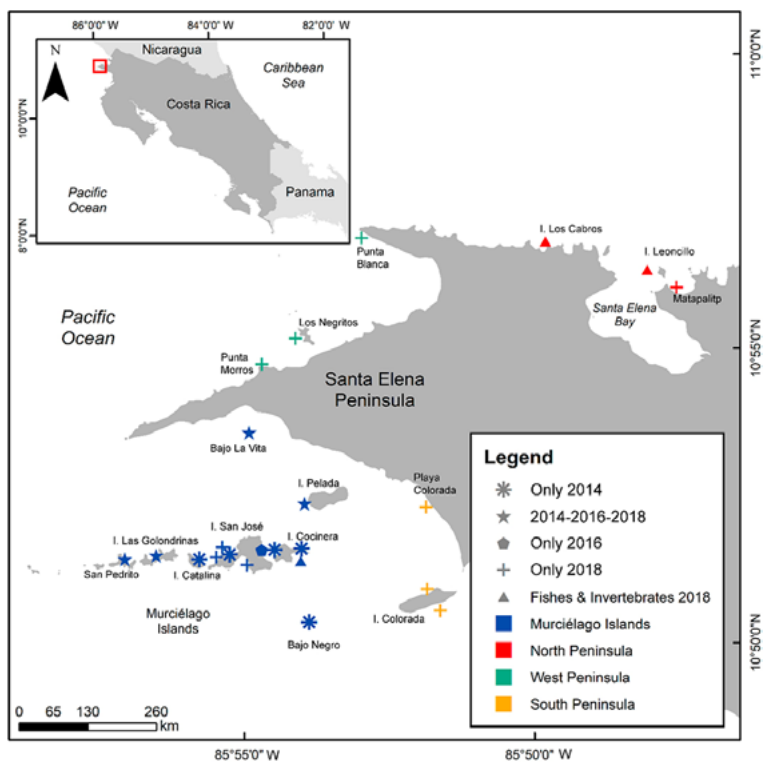


Figure 1. Map showing sites of sampling localities, methods and years, in the Costa Rican North Pacific.

MATERIALS AND METHODS

STUDY AREA

The Murciélago Islands (MI) and Santa Elena Peninsula (SE) are located on the western side of the ACG on the Costa Rican North Pacific coast (figure 1). The marine environments are included within the 430 km² of the ACG's Marine Sector. The islands (five main islands and at least ten islets) are 5 km off the coast of the peninsula, are of volcanic origin as evidenced by the presence of columnar, pad and massive basalts, with an estimated age of 109 million years (Cretaceous) (Hauff *et al.* 2000; Denyer *et al.* 2005; Denyer 2019). The peninsula is made up of a sequence of alkaline basalts, radiolarite, and polymictic gaps from around the Jurassic-Cretaceous (Denyer *et al.* 2005; Denyer and Gazel 2009; Denyer 2019).

The North Pacific of Costa Rica is subjected to a strong seasonality, with a dry season from December to April, a first rainy season from May to June and a second from August to October. During the dry season, the influence of northeastern



trade winds increases, causing a tropical seasonal upwelling, and exposing shallow coastal habitats to cold, nutrient-rich waters (Alfaro and Cortés 2012; Cortés *et al.* 2014; Lizano and Alfaro 2014). A variety of forests, meadows, shrubs, cacti, and succulents dominate terrestrial foliage on MI, while SE is covered by a tropical dry forest that extends from the mountains to the coastline (Janzen 1988).

SAMPLING

The sampling of reef ecosystems was carried out in 2014 (June 18-20; 26 transects), 2016 (July 27-28; 14 transects), and 2018 (April 21-May 1; 38 transects). Sampling was always carried out between the upwelling and rainy seasons for improved navigation and visibility underwater. Surveys of the MI were conducted at nine sites in 2014, five in 2016 and six in 2018. Seven sites were surveyed at SE in 2018. (figure 1). Due to sea conditions not all sites could be re-surveyed.

We estimated diversity and abundance of reef bottom substrates (diversity and cover), conspicuous macroinvertebrates (> 2.5 cm), and fishes inhabiting the reef (diversity and density), following methods described by Alvarado *et al.* (2015, 2018). To quantify diversity and abundance of these three reef components, we used three 10 m transects along the reef, parallel to the coast, and between 6 m and 15 m depth. The transects were separated by 10 m.

At each transect, a 1 m² quadrat subdivided in 100 quadrats of 0.01 m² each was placed successively 10 times along the transect to quantify the area occupied by each substrate taxa to the lowest identifiable taxonomic level. The reef bottom categories were: live coral, dead coral, bleached coral, macroalgae (more than 6 cm), turf (less than 6 cm), crustose calcareous algae (CCA), other crustose algae, sponges and “others” (such as sea squirts, sea anemones, bryozoans, polychaetes and barnacles).

Belt transects of 10 m length × 2 m width, centered in the same transects used for the reef bottom quadrats, were used to quantify the population densities of conspicuous macroinvertebrates (> 2.5 cm), including benthic shelled gastropods, nudibranchs, octopuses, bivalves, holothuroids, asteroids, echinoids and some decapods (spiny lobsters and large conspicuous crabs).

Tunnel transects of 10 m length × 5 m width × 5 m height, centered in the same transects used for reef bottom and macroinvertebrates, were used to quantify densities of reef fishes, identify, count and estimate the sizes of fishes encountered within the tunnel transect. The fish census was carried out prior to any other monitoring of the bottom or counting of invertebrates, in order not to modify the behavior of the reef fish and to have a better appreciation of the diversity of these organisms. The diver who carried out the fish census dives at a constant speed ahead of the rest of the work team, with adequate buoyancy management, without making sudden movements that could disturb the ichthyofauna. The sizes of fish were classified by categories (<5 cm, 5-10, 10-15, 15-20, 20-25, 25-50, 50-100, 100-150, 150-200, 200-250, 250-300 cm). A trophic group classification was assigned to the reef fishes according to Quimbayo *et al.* (2017).



We used non-metric multidimensional scaling (nMDS) to determine similarities between sampled localities considering reef bottom cover, macroinvertebrate density, and fish biomass, using the Bray-Curtis index (Clarke and Gorley 2006). Data were standardized and square root-transformed for reef bottom, and fourth root-transformed for macroinvertebrates and fishes. Localities were grouped by sites around MI and SE: North Peninsula, West Peninsula, South Peninsula and Murciélago Islands (figure 1). We used one-way Analysis of Similarities (ANOSIM) to determine differences among localities considering as factors: site (North Peninsula, West Peninsula, South Peninsula and Murciélago Islands) and sampling year (2014, 2016 and 2018). A test of Similarity Percentages (SIMPER) was used to determine the trophic groups of fish contributed the most to similarities between sampling years. All the statistical analyses were performed using PRIMER® 7.

RESULTS

REEF BOTTOM COVER

Overall, the dominate substrate by localities and years was turf algae, with an average cover (\pm standard error) of $38.5 \pm 5.3\%$ (with a maximum in San Pedrito during 2014 with 82.0%), followed by CCA ($12.9 \pm 3.7\%$), live coral ($2.6 \pm 0.8\%$) and macroalgae ($1.3 \pm 0.4\%$) (figure 2). The other substrate categories such as sponges, crustose algae, barnacles, and sea squirts, comprised less than 1% of the reef floor coverage.

In this region we found some isolated coral communities built mainly by the coral *Pavona gigantea*, which is not commonly observed in other regions of the country. Also, in places like Colorada Island, we found *Sargassum* forests, where algae can reach 20 to 30 cm high. These forests are unique in the Costa Rican Pacific coast.

The results of the ANOSIM supported five groups of localities from the reef bottom cover data (figure 2). Group I only included Bajo Negro, with the highest CCA (89.00%). Group II included three localities sampled during 2018 (including MI and Western SE), where turf cover was low to moderate when compared with other localities, ranging between 1.34% and 37.26%, CCA coverage ranged between 2.33% and 26.72%, and live coral coverage was between 0.23% and 4.70%. Group III included Matapalito 2018 and south side of Colorada Island 2018, where sand cover was highest, 12.69% and 29.45%, respectively. Matapalito also had the highest live coral cover among localities (20.31%). Group IV included all localities sampled during 2014 and Isla Golondrina 2016, with moderate sand and CCA cover, and high to moderate turf cover. Group V was made up of localities with high turf cover sampled during the three years (figure 2).



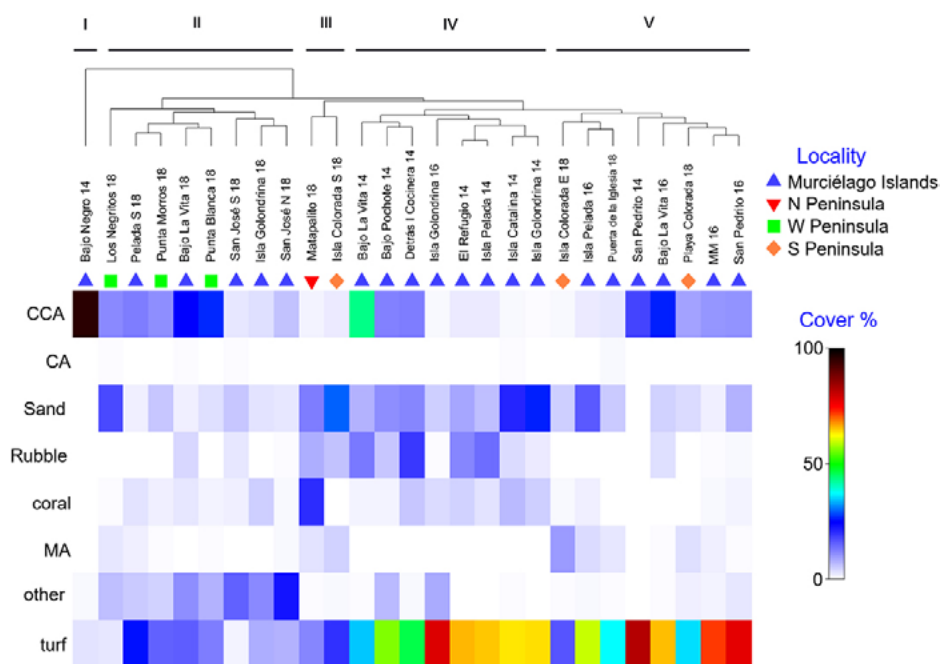


Figure 2. Similarities among localities (see fig. 1) considering the cover of the reef floor by categories of benthic organisms in Murciélago Islands and Santa Elena Peninsula, based on a Bray-Curtis index. CCA: crustose calcareous algae; CA: crustose algae; MA: macroalgae.

MACROINVERTEBRATES

The highest density of invertebrates was found at Bajo La Vita 2016 ($23.2 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$), while the lowest occurred at San Pedro Island in 2018 ($1.14 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$). Echinoids were the macroinvertebrates with the highest mean densities (\pm standard deviation) $2.98 \pm 1.66 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ (max: 6.58; min: 0.32), while other groups had mean densities lower than $1.00 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ (bivalves: $0.06 \pm 0.05 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$; decapods: $0.34 \pm 0.45 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$; asteroids: $0.25 \pm 1.05 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$; nudibranchs: $0.06 \pm 0.17 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$; holothuroid: $0.46 \pm 1.11 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$; octopuses: $0.01 \pm 0.02 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$).

The results of the ANOSIM for macroinvertebrates showed a highly heterogeneous composition between localities, and conspicuous groups were not observed (figure 3A). However, there was a subgroup from MI that was not similar to the others. We observed differentiation by sampling year between 2014 and 2018, and between 2016 and 2018 (figure 3B), suggesting there was a variable influencing the macroinvertebrate assemblages during the study period.

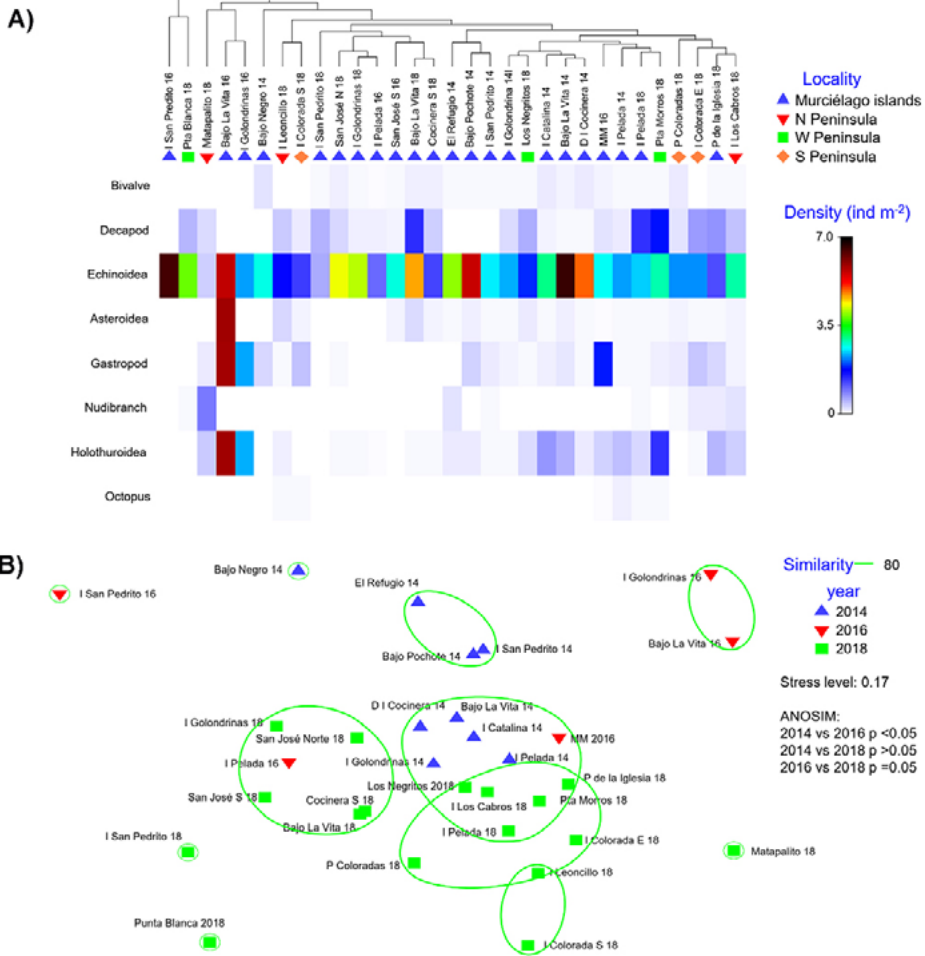


Figure 3. Similarities among localities considering the composition of macroinvertebrate densities (ind·m⁻²) in Murciélago Islands and Santa Elena Peninsula, based on a Bray-Curtis index, using a A) dendrogram and an B) nMDS plot.

FISHES

We recorded a total of 84 species of fishes, distributed in 20 families and 10 orders. The biomass was dominated by piscivores with the highest mean (\pm standard deviation) biomass of 0.63 ± 1.01 ton·ha⁻¹, followed by macroalgae-eating herbivores (0.39 ± 1.09 ton·ha⁻¹). The detritivores (0.13 ± 0.17 ton·ha⁻¹), invertebrate feeders (0.10 ± 0.15 ton·ha⁻¹), and planktivores (0.07 ± 0.12 ton·ha⁻¹) presented intermediate biomass values. The omnivores presented the lowest biomass: 0.01 ± 0.05 ton·ha⁻¹.



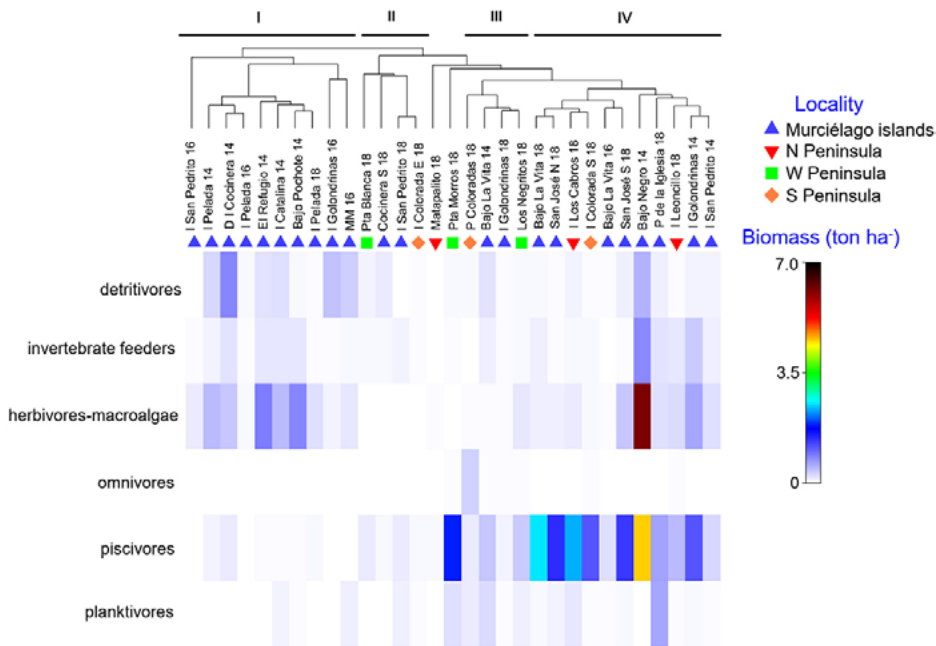


Figure 4. Similarities among localities considering the biomass composition of fishes by functional groups (ton·ha⁻¹) in Murciélago Islands and Santa Elena Peninsula, based on a Bray-Curtis index.

The results of the ANOSIM of fish assemblages based on the biomass of trophic groups suggested four main groups of localities. Group I only included MI localities during 2014, 2016 and 2018 (figure 4), where detritivores, invertebrate feeders and herbivores-macroalgae dominated the assemblages, while piscivores were uncommon or rare. Group II included several localities from the four areas (MI, and Northern, Southern and Western SE) only during 2018, where the overall biomass of all trophic groups was low. Groups III and IV included localities from 2014 and 2018, with high to moderate biomass of piscivores, with a relatively low biomass of herbivores-macroalgae in group III. Most localities sampled during 2016 were grouped apart from 2018 (figure 4).

The herbivores-macroalgae made the largest contribution to community similarities during 2014 and 2016, contributing 28.0% and 35.77%, respectively (table 1). However, during 2018 piscivores contributed the most to similarities among localities (34.06%). The similarities within a year among the sampled localities were high (> 70%), while similarities between years were relatively low (< 35%). The herbivores-macroalgae played a key role in differentiating between 2014 and 2018, while piscivores had a stronger influence between 2014 and 2016 (32.14%), and between 2016 and 2018 (32.14%) (table 1).

TABLE 1. SIMPER TEST FOR FISH TROPHIC GROUPS CONTRIBUTING TO SIMILARITIES AMONG LOCALITIES CONSIDERING YEAR AS A FACTOR, MURCIÉLAGO ISLANDS AND SANTA ELENA PENINSULA

YEAR	SIMILARITY %	TROPHIC GROUP	CONTRIBUTION %
2014	83.25	Herbivore-macroalgae	28.0
		Invertebrate feeder	22.75
		Detritivore	21.48
2016	71.05	Herbivore-macroalgae	35.77
		Detritivore	29.32
		Invertebrate feeder	27.27
2018	77.27	Piscivore	34.06
		Invertebrate feeder	19.26
		Detritivore	17.62
Year	Similarity %	Trophic group	Contribution %
2014 - 2016	24.14	Piscivore	36.05
		Planktivore	22.23
		Detritivore	18.30
2014 - 2018	24.89	Herbivore-macroalgae	27.04
		Planktivore	18.38
		Piscivore	17.91
2016 - 2018	35.86	Piscivore	32.14
		Herbivore-macroalgae	18.97
		Planktivore	17.07

DISCUSSION

REEF BOTTOM

The live coral cover decreased by almost 95% in the region during the last decade, from 47.4% to 2.6% (Bassey-Fallas 2010; Alvarado *et al.* 2018; present study). The sharp decline of live coral could be related to several factors, such as El Niño-Southern Oscillation (ENSO) (1997-1998, 2010, 2015-2016), harmful algal blooms (HABs) in the area, inadequate fisheries practices and lack of enforcement of MPAs. The El Niño event of 2015-2016 heavily impacted coral biotopes along the southern Pacific coast of Costa Rica, resulting in a decrease in live coral coverage by up to 75% (Alvarado *et al.* 2020). Similarly, reefs along the northern Pacific coast of Costa Rica have suffered some level of deterioration, related to ENSO



events, HABs, the proliferation of invasive seaweed (*Caulerpa sertularioides*), high densities of bioeroders (such as sea urchins), a decline in water quality and increase in fishing pressure (Jiménez 2007; Fernández-García *et al.* 2012; Alvarado 2013; Alvarado *et al.* 2018). Culebra Bay, located ~40 km south from MI and SE, has lost live coral coverage during the last decades, from 43.09% in 1995-1996 to 1.25% in 2014-2016, attributed to both natural and anthropogenic causes (Alvarado *et al.* 2018; Sánchez-Noguera *et al.* 2018; Arias-Godínez *et al.* 2019). However, MI and SE differ from other localities from the North Pacific coast of Costa Rica, because they have not been heavily impacted by extensive coastal development that can be seen in Culebra Bay (Sánchez-Noguera 2012). The shoreline and lands at MI and SE are strictly protected within the Guanacaste Conservation Area.

During our three-year study, we only found one healthy coral reef in the study area, located at Matapalito Bay, Northern Peninsula, dominated by *Pocillopora* corals. Currently, Matapalito holds some level of protection, due to the recent creation of the Santa Elena Bay Marine Management Area in 2018 (Executive Decree N°41171-MINAE). However, the identification of Matapalito as the only locality with a coral reef raises awareness of its conservation and management. The Matapalito reef should be protected because it is a shelter for coral reef dependent species and a reservoir of corals, that could help to populate other areas through natural dispersion or to be used as sources of fragments for coral gardening (Mora *et al.* 2006; Almany *et al.* 2009; Bridge *et al.* 2013).

MACROINVERTEBRATES

The echinoids are the dominate macroinvertebrates at MI and SE, as has also been recorded in other areas of the northern and the southern Pacific coast of Costa Rica (Alvarado *et al.*, 2015; Alvarado *et al.* 2018). Sea urchins play an important role in reefs as grazers, controlling algae growth, but high densities might result in bioerosion for some reef bottom substrates, such as corals (Alvarado *et al.* 2012, 2016). Despite the lack of evident negative influence of the high densities of echinoids found at MI and SE, these populations should be regularly surveyed, as high densities of echinoids could be related to inadequate management of marine resources, absence of predators due to overfishing, high availability of food (algae), or intense climate events (Alvarado *et al.* 2016).

In Culebra Bay, the invertebrates associated with healthy *Pocillopora* reefs were more diverse after the seasonal upwelling than before it, presumably due to recruitment and settlement during and after the event (Alvarado and Vargas-Castillo 2012). However, there are echinoid aggregations such as *Astropyga pulvinata*, with higher abundances between December and April (Alvarado 2008). Since all study sites were sampled between May and July, our observations only recorded variation occurring during the rainy season after the seasonal upwelling. These submarine assemblages should be studied considering the great environmental variation observed in the region, as recommended for intertidal invertebrates as well (Sibaja-Cordero and Cortés 2008; Sibaja-Cordero and García-Méndez 2014; Sibaja-



Cordero *et al.* 2014). Our observations should be carefully analyzed considering the seasonality of some species in the region coupled with the seasonal upwelling when the conditions are unfavorable for SCUBA diving and sampling.

Lobsters and sea cucumbers presented low densities; this can be an effect of reef deterioration and fishing pressure. In the North Pacific of Costa Rica, there is a dive fishery that targets both lobsters and sea cucumbers, among other resources. The regulation and enforcement of this fishery is deficient, and there are some illegal and unreported catches (Villalobos-Rojas *et al.* 2014). Lobsters and sea cucumbers have a high market value (Naranjo-Madrigal 2011; Purcell *et al.* 2014) that provides an incentive for opportunistic exploitation regardless of the regulations or abundance of the population (Branch *et al.* 2013). The few occurrences with low densities reported here are the consequence of the effects of overfishing on these resources, which have been discussed in previous studies (Toral-Granda 2008; Naranjo-Madrigal 2011; Alvarado *et al.* 2013, *et al.* 2018)

FISHES

We have recorded a relatively high species richness of fishes inhabiting the reef habitats around MI and SE (84 species). In the Catalinas Islands and Ocotol, south of our study area, a total of 46 species were reported during a short study period (Espinoza & Salas 2005). In Culebra Bay, Dominici-Arosemena *et al.* (2005) reported a total of 75 species of 28 families of reef fishes in 1997, when the reefs in that area were in healthy conditions. More recently, Arias-Godínez *et al.* (2019) indicated the presence of 56 species and 24 families surveyed between 2014-2016 in Culebra Bay, indicating a reduction of over 40% of reef fish orders between both periods. The higher diversity of reef fishes in MI and SE could be the result of the presence of the MPA (Beita-Jiménez *et al.* 2019).

The high biomass of piscivores suggests that MI and SE have high productivity where top-down control is probably occurring (Stevenson *et al.* 2007; Baum & Worm 2009). These patterns have been observed within MPAs, such as Isla del Coco, Costa Rica (Friedlander *et al.* 2012; Fourrière *et al.* 2019). However, the piscivores in MI and SE were represented by medium-sized predatory bony fishes, such as snappers (Lutjanidae) and jacks (Carangidae), and not by large-bodied top predators such as sharks as in Isla del Coco (Friedlander *et al.* 2012, Fourrière *et al.* 2019). Fishing pressure can affect large predators before other trophic groups due to life history features that make them vulnerable to extraction, such as low fecundity, late maturity, and long-life cycles, and their absence could be related to fisheries (Goeden 1982; Pauly *et al.* 1998; Francis *et al.* 2016). The absence of large predatory fishes (e.g., sharks, groupers) in our study could be related to the fishing pressure influence in the area.

Many fisheries in the region target large-bodied predators, including sharks, billfishes, snappers, croakers, snooks, and groupers; however, decreasing landings of some of these groups have been recorded (Villalobos-Rojas *et al.* 2014). The northern Pacific coast of Costa Rica has been subjected to fishing pressure



overall, and illegally within its MPAs, including inadequate management and weak enforcement (Sánchez-Jiménez *et al.* 2014). In Culebra Bay, large-bodied predators suffered population declines during the last 20 years, while herbivore populations increased in response to lower abundance of predator and higher macroalgae cover (Arias-Godínez *et al.* 2019). The ACG's marine sector, which includes MI and SE, is subjected to illegal incursions of fishers, and park ranger staff do not have enough resources to enforce the MPA's regulations (M.M. Chavarría, personal communication). Authorities should allocate resources for protecting the MPA and ensure the no-take regulations of the ACG. Moreover, buffer zones should be managed around the no-take areas where responsible fishing regulations should prevail in order to protect the fish populations and other marine resources, as well as the reef ecosystems.

Grunts (Haemulidae) were abundant and dominated the fish assemblages at MI and SE. Their population dynamics probably play an important role in these ecosystems. Grunts control different populations of small invertebrates and fishes while experiencing ontogenetic diet shifts and changes in migration patterns through its life-cycle (De La Morinière *et al.* 2003). Special focus on the population dynamics of grunts could shed light on our understanding of the reef habitats at MI and SE.

CONCLUDING REMARKS

The reef habitats found at MI and SE are subjected to strong environmental seasonality, influenced by both the dry and rainy seasons and the seasonal coastal upwelling. The biological assemblages inhabiting these reefs are highly dynamic due to this seasonality and the geomorphology of the coast. However, despite this being a three-year study, we only recorded data during the transition from the upwelling to the rainy season and focusing on reef environments due to sea conditions. We suggest that further studies should include samplings during at least three different times during the year, in order to record the variation during the dry season before and during the upwelling, and during the rainy season after the upwelling. We also suggest performing surveys on other coastal habitats found at MI and SE, such as *Sargassum* forests, sand flats, reefs (formed by polychaetes), and mesophotic environments.

The rocky reefs are highly important to preserve the great marine biodiversity in the region and serve to keep connectivity between the few coral reefs found on the northern Pacific coast of Costa Rica. Protection and management of these rocky reefs are necessary to enhance the ecological processes driving the marine biodiversity. We also highlight the necessity to protect the only coral reef found around, at Matapalito Bay, that can be used as a reservoir of corals to populate other areas through natural dispersion or coral gardening. We strongly suggest that authorities allocate resources to protect the MPA and ensure enforcement of the no-take regulations.



ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to Vicerrectoría de Investigación of the Universidad de Costa Rica, to the BioMar-ACG project and to the Waitt Foundation, for financially supporting this study. We are thankful to J.C. Hernández, L. Chacón, M. Lara, F. Joyce, A. Lara, the Plan B crew, MarViva, the Murciélago Islands rangers and M.M. Chavarría. Sampling permits were provided by MINAE-SINAC, permits: ACG-PI-031-2014, ACG-PI-043-2016 and ACG-PI-022-2018. We are grateful for the suggestions and corrections made by an anonymous reviewer, as well as by B. Chomitz.

AUTHORS' CONTRIBUTION

Conceptualization: JJA, CFG.
Methodology and field work: all authors.
Data analysis: JJA.
Original draft: JJA, JCA, SM.
Review and edition of the final draft: all authors.

RECIBIDO: mayo de 2020, ACEPTADO: noviembre de 2021



REFERENCES

- ALFARO, E.J. and CORTÉS, J. 2012. Atmospheric forcing of cold subsurface water events in Bahía Culebra, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 60 (Suppl. 2): 173-186.
- ALMANY, G.R., CONNOLLY, S.R., HEATH, D.D., HOGAN, J.D., JONES, G.P., MCCOOK, L.J., MILLS, M., PRESSEY, R.L. and WILLIAMSON, D.H. 2009. Connectivity, biodiversity conservation and the design of marine reserve networks for coral reefs. *Coral Reefs*, 28: 339-351.
- ALVARADO, J.J. 2008. Seasonal occurrence and aggregation behavior of the sea urchin *Astropyga pulvinata* (Echinodermata: Echinoidea) in Bahía Culebra, Costa Rica. *Pac. Sci.*, 62: 579-592.
- ALVARADO, J.J. 2013. Sobrepoblación de erizos de mar en Bahía Culebra: síntoma de mal estado de conservación. *Ambientico*, 230-231: 35-41.
- ALVARADO, J.J. and VARGAS-CASTILLO, R. 2012. Invertebrados asociados al coral constructor de arrecifes *Pocillopora damicornis* en Playa Blanca, Bahía Culebra, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 60 (Suppl. 2): 77-92.
- ALVARADO, J.J., CORTÉS, J. and REYES-BONILLA, H. 2012. Reconstruction of *Diadema mexicanum* bioerosion impact on three Costa Rican Pacific coral reefs. *Rev. Biol. Trop.*, 60 (Suppl. 2): 121-132.
- ALVARADO, J.J., BARRAZA, E. and SANCHO-MEJÍA, T. 2013. «Central America Echinoderms: diversity, ecology and future perspectives», in Alvarado, J.J., & Solís-Marín, F.A., editors. Echinoderm Research and Diversity in Latin America. Berlin, Germany, Springer. pp. 67-106.
- ALVARADO, J.J., BEITA-JIMÉNEZ, A., MENA, S., FERNÁNDEZ-GARCÍA, C. and GUZMAN, A.G. 2015. Ecosistemas coralinos del Área de Conservación Osa, Costa Rica: análisis estructural y necesidades de conservación. *Rev. Biol. Trop.*, 63 (Supl. 1): 219-259.
- ALVARADO, J.J., CORTÉS, J., GUZMAN, H.M. and REYES-BONILLA, H. 2016. Bioerosion by the sea urchin *Diadema mexicanum* along Eastern Tropical Pacific coral reefs. *Mar. Ecol.*, 37: 1088-1102.
- ALVARADO, J.J., BEITA-JIMÉNEZ, A., MENA, S., FERNÁNDEZ-GARCÍA, C., CORTÉS, J., SÁNCHEZ-NOGUERA, C., JIMÉNEZ, C. and GUZMÁN-MORA, A.G. 2018. Cuando la conservación no puede seguir el ritmo del desarrollo: Estado de salud de los ecosistemas coralinos del Pacífico Norte de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 66: S280-S308.
- ALVARADO, J.J., SÁNCHEZ-NOGUERA, C., ARIAS-GODÍNEZ, G., ARAYA, T., FERNÁNDEZ-GARCÍA, C., and GUZMÁN-MORA, A.G. 2020. Impact of El Niño 2015-2016 on the coral reefs of the Pacific of Costa Rica: the potential role of marine protection. *Rev. Biol. Trop.*, 68 (S1): S271-S282.
- ARIAS-GODÍNEZ, G., JIMÉNEZ, C., GAMBOA, C., CORTÉS, J., ESPINOZA, M. and ALVARADO, J.J. 2019. Spatial and temporal changes in reef fish assemblages on disturbed coral reefs, north Pacific coast of Costa Rica. *Mar. Ecol.* 40: e12532.
- BASSEY-FALLAS, G. 2010. Evaluación ecológica de los arrecifes y comunidades coralinas de las Islas Murciélagos y sección norte de la Península de Santa Elena en el Pacífico de Costa Rica [tesis de maestría]. Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica. 124 p.
- BAUM, J.K. and WORM, B. 2009. Cascading top-down effects of changing oceanic predator abundances. *Journal of Animal Ecology*, 78: 699-714.



- BEEBE, W. 1938. Eastern Pacific expeditions of the New York Zoological Society, xiv. Introduction, itinerary, list of stations, nets and dredges of the eastern Pacific Zaca expedition, 1937-1938. *Zoologica*, 23: 287-298.
- BEITA-JIMÉNEZ, A., ALVARADO, J.J., MENA, S. and GUZMÁN-MORA, A.G. 2019. Benefits of protection on reef fish assemblages in a human impacted region in Costa Rica. *Ocean Coast. Manag.*, 169: 165-170.
- BRANCH, T.A., LOBO, A.S. and PURCELL, S.W. 2013. Opportunistic exploitation: an overlooked pathway to extinction. *Trends Ecol. Evol.* 28: 409-413.
- BRIDGE, T.C., HUGHES, T.P., GUINOTTE, J.M. and BONGAERTS, P. 2013. Call to protect all coral reefs. *Nature Climate Change*, 3: 528-530.
- CLARKE, K.R. and GORLEY, R.N. 2006. PRIMER v6: User manual. PRIMER-E Ltd, Plymouth, U.K.
- CORTÉS, J. 1996-1997. Comunidades coralinas y arrecifes del Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 44/45: 623-625.
- CORTÉS, J. 2014. Compilación y análisis de las investigaciones científicas sobre temas marinos y atmosféricos en el Pacífico Norte de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 62 (Supl. 4): 151-184.
- CORTÉS, J. 2017. Marine biodiversity baseline for Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica: published records. *ZooKeys*, 652: 129-179.
- CORTÉS, J. and JIMÉNEZ, C. 2003. Corals and coral reefs of the Pacific of Costa Rica: history, research and status. In Cortés, J., editor. Latin American Coral Reefs. Amsterdam, Elsevier Science. pp. 361-385.
- CORTÉS, J. and JOYCE, F. 2020. BioMar-ACG: A successful partnership to inventory and promulgate marine biodiversity. *Biotropica*, 52: 1104-1107.
- CORTÉS, J., JIMÉNEZ, C.E., FONSECA, A.C. and ALVARADO, J.J. 2010. Status and conservation of coral reefs in Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 58 (Suppl. 1): 33-50.
- CORTÉS, J., SAMPER-VILLARREAL, J. and BERNECKER, A. 2014. Seasonal phenology of *Sargassum liebmannii* J. Agardh (Fucales, Heterokontophyta) in an upwelling area of the Eastern Tropical Pacific. *Aqua. Bot.*, 119: 105-110.
- CROCKER, T. 1933. The Templeton Crocker Expedition of the California Academy of Sciences, 1932, No. 2: Introductory statement. *Proc. Cal. Acad. Sci.*, 4:3-9.
- DE LA MORNIÈRE, E.C., POLLUX, B.J.A., NAGELKERKEN, I. and VAN DER VELDE, G. 2003. Diet shifts of Caribbean grunts (Haemulidae) and snappers (Lutjanidae) and the relation with nursery-to-coral reef migrations. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 57: 1079-1089.
- DENYER, P. 2009. Perspectiva geológica del noroeste de Costa Rica: Historia, evolución y cartografía. Editorial UCR, San Pedro, Costa Rica. 347 p.
- DENYER, P. and GAZEL, E. 2009. The Costa Rican Jurassic to Miocene oceanic complexes: Origin, tectonics and relations. *J. South Am. Earth Sci.*, 28: 429-442.
- DENYER, P., CORTÉS, J. and CÁRDENES, G. 2005. Hallazgo de dunas fósiles de final del pleistoceno en las Islas Murciélagos, Costa Rica. *Rev. Geol. Am. Centr.*, 33: 29-44.
- DOMINICI-AROSEMENA, A., BRUGNOLI-OLIVERA, E., CORTÉS-NUÑEZ, J., MOLINA-UREÑA, H. and QUESADA-ALFÁZAR, M. 2005. Community structure of eastern Pacific reef fishes (Gulf of Papagayo, Costa Rica). *Tecnociencia*, 7: 19-41.
- ESPINOZA, M. and SALAS, E. 2005. Estructura de las comunidades de peces de arrecife en las Islas Catalinas y Playa Ocotol, Pacífico Norte de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 53: 523-536.



- FERNÁNDEZ-GARCÍA, C., CORTÉS, J., ALVARADO, J.J. and NIVIA-RUÍZ, J. 2012. Physical factors contributing to the benthic dominance of the alga *Caulerpa sertularioides* (Caulerpaceae, Chlorophyta) in the upwelling Bahía Culebra, north Pacific of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 60 (Suppl. 2): 93-107.
- FOURRIÈRE, M., ALVARADO, J.J., CORTÉS, J., TAYLOR, M.H., AYALA-BOCOS, A., AZOFEIFA-SOLANO, J.C., ARAUZ, R., HEIDEMEYER, M., LÓPEZ-GARRO, A., ZANELLA, I. and WOLFF, M. 2019. Energy flow structure and role of keystone groups in shallow water environments in Isla del Coco, Costa Rica, Eastern Tropical Pacific. *Ecol. Mod.*, 396: 74-85.
- FRANCIS, M.P., HARASTI, D. and MALCOLM, H.A. 2016. Surviving under pressure and protection: a review of the biology, ecology and population status of the highly vulnerable grouper *Epi-nephelus daemeli*. *Mar. Fresh. Res.*, 67: 1215-1228.
- FRIEDLANDER, A., ZGLICZYNSKI, B.J., BALLESTEROS, E., ABURTO-OROPEZA, O., BOLAÑOS, A. and SALA, E. 2012. The shallow-water fish assemblage of Isla del Coco National Park, Costa Rica: structure and patterns in an isolated, predator-dominated ecosystem. *Rev. Biol. Trop.*, 60 (Suppl. 3), 321-338.
- GOEDEN, G.B. 1982. Intensive fishing and a 'keystone'predator species: ingredients for community instability. *Biol. Conser.*, 22: 273-281.
- HAUFF, F., HOERNLE, K. and BOGAARD, P. 2000. Age and geochemistry of basaltic complexes in western Costa Rica: Contributions to the geotectonic evolution of Central America. *Geochem. Geophys. Geosyst.*, 1, 1009, doi:10.1029/1999GC000020.
- JANZEN, D.H. 1998. Conservation analysis of the Santa Elena property, Peninsula Santa Elena, north-western Costa Rica. Univ. Pennsylvania, Philadelphia. 129 p.
- JIMÉNEZ, C. 2007. Arrecifes coralinos, ¿víctimas de los cambios? *Ambientico*, 171: 5-7.
- JIMÉNEZ, C., CORTÉS, J., LEÓN, A. and RUÍZ, E. 2001. Coral bleaching and mortality associated with the 1997-98 El Niño in an upwelling environment in the eastern Pacific (Gulf of Papagayo, Costa Rica). *Bull. Mar. Sci.*, 69: 151-169.
- LIZANO, O.G. and ALFARO, E.J. 2014. Características de la dinámica atmosférica y oceánica en algunas regiones del Área de Conservación Guanacaste (ACG), Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 62 (Supl. 4): 17-31.
- MCCAULEY, D.J., JOYCE, F.J. and LOWENSTEIN, J.H. (2008). Effects of the aquarium fish industry in Costa Rica on populations of the Cortez rainbow wrasse *Thalassoma lucasanum*. *Cien. Mar.*, 34: 445-451.
- MORA, C., ANDRÉFOUËT, S., COSTELLO, M.J., KRANENBURG, C., ROLLO, A., VERON, J. GASTON, K.J. and MYERS, R.A. 2006. Coral Reefs and the Global Network of Marine Protected Areas. *Science*, 312: 1750-1751
- NARANJO-MADRIGAL, H. 2011. Biología pesquera de la langosta *Panulirus gracilis* en Playa Lagarto, Guanacaste, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 59(2): 619-633.
- PAULY, D., CHRISTENSEN, V., DALSGAARD, J. FROESE, R. and TORRES, F. 1998. Fishing down marine food webs. *Science*, 279: 860-863.
- PURCELL, S.W., POLIDORO, B.A., HAMEL, J.F., GAMBOA, R.U. and MERCIER, A. 2014. The cost of being valuable: predictors of extinction risk in marine invertebrates exploited as luxury seafood. *Proc. Royal Soc. B: Biol. Sci.* 281: 20133296.



- QUIMBAYO, J.P., MENDES, T.C., KULBICKI, M., FLOERTER, S.R. and ZAPATA, F.A. 2017. Unusual reef fish biomass and functional richness at Malpelo, a remote island in the Tropical Eastern Pacific. *Environ. Biol. Fish.*, 100: 149.
- SÁNCHEZ-JIMÉNEZ, A., MORALES-RAMÍREZ, A., SAMPER-VILLARREAL, J. and SÁNCHEZ-NOGUERA, C. 2014. Percepción comunitaria y procesos de Gestión Integrada de Zonas Costeras en el Pacífico Norte de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 62 (Suppl. 4) 139-149.
- SÁNCHEZ-NOGUERA, C. 2012. Entre historias y culebras: más que una bahía (Bahía Culebra, Guanacaste, Costa Rica). *Rev. Biol. Trop.*, 60 (Suppl. 2): 01-17.
- SÁNCHEZ-NOGUERA, C., JIMÉNEZ, C. and CORTÉS, J. 2018. Desarrollo costero y ambientes marino-costeros en Bahía Culebra, Guanacaste, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 66 (Suppl. 1): S309-S327.
- SIBAJA-CORDERO, J.A. and CORTÉS, J. 2008. Vertical zonation of rocky intertidal organisms in a seasonal upwelling area (Eastern Tropical Pacific). *Rev. Biol. Trop.* 56 (Suppl. 4): 91-104.
- SIBAJA-CORDERO, J.A. and GARCÍA-MÉNDEZ, K. 2014. Variación espacial y temporal de los organismos de un intermareal rocoso: Bahía Panamá, Pacífico Norte, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 62 (Suppl. 4): 85-97.
- SIBAJA-CORDERO, J.A., CAMACHO-GARCÍA, Y.E. and VARGAS-CASTILLO, R. 2014. Riqueza de especies de invertebrados en playas de arena y costas rocosas del Pacífico Norte de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 62 (Suppl. 4): 63-84.
- STEVENSON, C., KATZ, L.S., MICHELI, F., BLOCK, B., HEIMAN, K.W., PERLE, C., WENG, K., DUNBAR, R. and WITTING, J. 2007. High apex predator biomass on remote Pacific islands. *Coral Reefs*, 26: 47-51.
- TORAL-GRANDA, V. 2008. "Population status, fisheries and trade of sea cucumbers in Latin America and the Caribbean," in Toral-Granda, V., Lovatelli, A., & Vasconcellos, M., editors. *Sea cucumbers. A global review of fisheries and trade. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper*. No. 516. Rome, FAO. P 213-229.
- VILLALOBOS-ROJAS, F., HERRERA-CORREAL, J., GARITA-ALVARADO, C.A., CLARKE, T. and BEITA-JIMÉNEZ, A. 2014. Actividades pesqueras dependientes de la ictiofauna en el Pacífico Norte de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 62 (Suppl. 4): 119-137.



TROPHIC ECOLOGY OF CATS (*FELIS CATUS*) IN MONTAÑA DE GUAZA: IMPLICATIONS FOR THE CONSERVATION OF THE CRITICALLY ENDANGERED GIANT LIZARD OF TENERIFE (*GALLOTIA INTERMEDIA*)

Adrián Jesús Flores Ravelo*, Juan Carlos Rando Reyes**
Universidad de La Laguna

ABSTRACT

Cats have accompanied humans since they were domesticated, spreading and settling in a large number of islands where they modify environments and prey on native species. In the Canary Islands, several studies have shown that cat's prey on native species, including Critically Endangered species such as the giant lizards of Tenerife (*Gallotia intermedia*), La Gomera (*G. bravoana*) and El Hierro (*G. simonyi*). This study focuses on the trophic ecology of the cat in Montaña de Guaza, where a population of the giant lizard of Tenerife is located. The current results show important changes in the diet of this alien species at this area in relation to the obtained by others author in 2004. The main changes detected are the low level of consumption of mammals and the high levels of birds and lizards. These changes seem to be a direct consequence of a low density of rabbit (*Oryctolagus cuniculus*), the main prey at the different habitats of Canary Islands, probably due to the rabbit hemorrhagic disease virus (RHDV) incidence. The high consumption of reptiles detected in this study could explain the reduction of both distribution area and number of giant lizards at this locality.

KEYWORDS: conservation, depredation, invasive mammals, islands, native fauna.

ECOLOGÍA TRÓFICA DE LOS GATOS (*FELIS CATUS*) EN LA MONTAÑA DE GUAZA: IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN DEL LAGARTO GIGANTE DE TENERIFE (*GALLOTIA INTERMEDIA*), EN PELIGRO DE EXTINCIÓN

RESUMEN

Los gatos han acompañado al ser humano desde su domesticación, extendiéndose y asentándose en un gran número de islas donde modifican los entornos y depredan sobre especies autóctonas. En Canarias, varios estudios han demostrado que los gatos depredan sobre especies autóctonas, incluyendo especies en peligro crítico como los lagartos gigantes de Tenerife (*Gallotia intermedia*), La Gomera (*G. bravoana*) y El Hierro (*G. simonyi*). El presente estudio se centra en la ecología trófica del gato en la montaña de Guaza, donde se localiza una población del lagarto gigante de Tenerife. Los resultados muestran importantes cambios en la dieta de esta especie exótica en esta zona en relación con los obtenidos por otros autores en 2004. Los principales cambios detectados son los bajos niveles de consumo de mamíferos y los altos niveles de aves y lagartos. Estos cambios parecen ser una consecuencia directa de la baja densidad de conejos (*Oryctolagus cuniculus*), principal presa en los diferentes hábitats de Canarias, probablemente debido a la incidencia del virus de la enfermedad hemorrágica del conejo (RHDV). El elevado consumo de reptiles detectado en este estudio podría explicar la reducción tanto del área de distribución como del número de lagartos gigantes en esta localidad.

PALABRAS CLAVE: conservación, depredación, fauna nativa, islas, mamíferos invasores.

DOI: <https://doi.org/10.25145/j.SI.2021.04.04>

REVISTA SCIENTIA INSULARUM, 4; diciembre 2021, pp. 63-80; ISSN: e-2659-6644



INTRODUCTION

Since their domestication approximately 9,000 years ago (Vigne *et al.* 2009), cats (*Felis catus*) have accompanied humans in their movements, reaching a large number of territories, disturbing the environments in which they settle and preying on native species. This has occurred and has been observed in both continental (Woods *et al.* 2003; Loss *et al.* 2013; Woinarski *et al.* 2017, 2018; Mori *et al.* 2019) and island territories (Nogales *et al.* 2006; Bonnaud *et al.* 2011; Medina *et al.* 2011, 2014). Island environments are often more vulnerable to biological invasions, as the species that inhabit them are often more vulnerable to alien predators, competitors, pathogens, and parasites. This explains why more than 80% of bird extinctions and more than 90% of reptile extinctions since 1600 have occurred on islands, despite representing only 5% of the planet's emerged land surface (Whittaker & Palacios 2007). It has been found that cats have been involved in the extinction of at least 33 species of birds, mammals, and reptiles in island environments over the last few centuries (Medina *et al.* 2014).

In The Canary Islands have been numerous studies on the trophic ecology of this species and on its impact on the native fauna. These studies have shown that cat's diet in the main habitats (xerophilous environments, thermophilus forests, laurel forests, Canary Island pine forests and high mountain scrubland) is based mainly on introduced mammals, which account for more than 77% of the biomass of the diet (Nogales *et al.* 2006). Likewise, birds and reptiles are less important in the diet, with their percentage of biomass contributed varying in the different ecosystems. The highest contribution by birds to cat diet was obtained in the thermophilic forest of El Hierro with 8% (Nogales *et al.* 1988). On the other hand, the highest contribution of reptiles was 20.9%, obtained in the high mountain scrubland of Tenerife (Nogales *et al.* 1990).

The total number of species preyed by cats in the Canary Islands is at least 68 (5 mammals, 16 birds, 15 reptiles and 32 invertebrates) (Medina & Nogales 2009). Of these, all reptiles are endemic, all 16 bird species are endemic or native except for the red-legged partridge (*Alectoris rufa*). As for invertebrates, most of them are endemic or native. Special mention should be made for endangered species, such as the Gran Canaria blue chaffinch (*Fringilla polatzeki*) or Tenerife (*Gallotia intermedia*), La Gomera (*G. bravoana*) and El Hierro (*G. simonyi*) giant lizards. These three species are "Critically Endangered" according to IUCN criteria (IUCN 2021), and in the category of "en Peligro de Extinción" under Spanish and Canary Islands laws.

The distribution of these lizards was wider in the past on each of their respective islands. However, these species currently survive in areas that are difficult to access, of small size, and at times, scarce trophic resources. Predation by cats has

* Universidad de La Laguna. alu0100913859@ull.edu.es.

** Universidad de La Laguna. jcrando@ull.edu.es. Departamento de Biología Animal, Edafología y Geología.



Figure 1. (a): Tenerife Isla and Montaña de Guaza (square); (b): Montaña de Guaza Natural Monument (red) and critical area for Tenerife giant lizard (green) were survive a population of this lizard. The urban areas of Los Cristianos (1) and El Palm-Mar (2) are showed.

been a decisive factor that has led these species to their current situation (García-Márquez *et al.* 1997; Rando 2002; Afonso & Mateo 2009). So to know the impact of cats on the last wild populations of these giant reptiles could be a key factor to apply effective conservation action to avoid extinctions. Unlike the giant lizards of El Hierro and La Gomera, which have a single natural population, the giant lizard of Tenerife has two populations 30 km apart. They are located in the cliffs of Teno and Guaza mountain (Rando *et al.* 2004), the latter with the highest number of individuals (Ginovés *et al.* 2005). However, the last population size estimation for the giant lizard of Tenerife (Padilla *et al.* 2019) showed an important reduction of both distribution area and number of the giant lizards at Montaña de Guaza in relation to previous studies (Ginovés *et al.* 2005).

The aim of this work is to study the diet of cat in Montaña de Guaza and to compare the current results with those obtained by Ginovés *et al.* (2004), to know the current impact of cats on one of the last populations of the giant lizard of Tenerife.

MATERIAL AND METHODS

STUDY AREA

The study was performed in Montaña de Guaza, located in the southern part of Tenerife between two urban centers, Los Cristianos and El Palm-Mar. According to Canarian Laws this area is a Protected Natural Space under the category of “natural monument” (figure 1).

The climate in this area is characterized by high average temperatures, high insolation, and low rainfall of less than 200 mm per year (MINCMG 2008). The

vegetation of this area is conditioned by the rainfall and temperature regime, with a predominance of tabaibal-cardonal species.

Due to anthropogenic action, some species have been introduced into this area, including the Indian prickly pear cactus (*Opuntia dilenii*), which is widely distributed in the area, and at least, 5 species of introduced mammals, the black rat (*Rattus rattus*), the house mouse (*Mus musculus*), the european rabbit (*Oryctolagus cuniculus*), the algerian hedgehog (*Atelerix algirus*) and the cat (*Felis catus*) (MINCMG 2008, Nogales *et al.* 2006)

This area hosts a population of the Tenerife giant lizard in its cliff area and adjacent ravines. This area, occupied by the giant lizard, was declared as a “critical area” for the conservation in the recovery plan for this species (Decreto 230/2017, de 20 de noviembre, por el que se aprueba el Plan de Recuperación del Lagarto Gigante de Tenerife *Gallotia intermedia*; BOC 229 de 20.11.2017). These shore cliffs are also home to colonies of seabirds such as yellow-legged gulls (*Larus michahellis*), Bulwer’s petrel (*Bulweria bulwerii*) and Cory’s shearwater (*Calonectris borealis*) (Martín & Lorenzo 2001).

SAMPLING AND IDENTIFICATION

A total of three surveys were carried out (December 2019, January, and February 2020) by visually locating the scats on the ground, most of which were found in the ravine beds. Each scats group was geo-referenced, collected and labelled for transport to the laboratory. Scats were collected both inside the critical area and outside, in order to clarify possible differences in diet between these areas.

Subsequently, scats were broken up in the laboratory to extract the prey remains, such as bones, feathers, scales, and hair, and to make a comparison with specimens conserved in the vertebrate collection of the Departamento de Biología Animal, Edafología y Geología of La Laguna University (DZUL) using a binocular magnifying glass (16 ×) in order to identify the species.

The minimum number of individuals was calculated for those samples with more than one individual of the same species in a group of scats, based on the identification of repeated anatomical elements. Invertebrates were not considered when characterizing the diet due to their low weight and because indirect prey could not be ruled out.

DATA ANALYSIS

To calculate the biomass of each prey in the diet, the weights shown in table 1 were assigned. For large prey such as rabbits (*Oryctolagus cuniculus*), pigeons (*Columba livia*), and gulls (*Larus michahellis*), which have a biomass greater than the daily intake of the cats, the biomass applied was 170 g, following the criteria of previous works (Medina *et al.* 2010; Fitzgerald & Karl 1979).



TABLE 1. WEIGHT ASSIGNED TO EACH SPECIES		
SPECIES	WEIGHT (GRAMS)	REFERENCE
<i>Rattus rattus</i>	84,5	Rando & López 2001
<i>Mus musculus</i>	18,5	Blanco <i>et al.</i> 1998
<i>Tarentola delalandii</i>	6,5	Nogales & Medina 1996
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	170	Average maximum intake of a cat (Fitzgerald & Karl, 1979)
<i>G. galloti</i>	21,5	Our data
<i>G. intermedia</i>	69	Albaladejo 2014
<i>Columba livia</i>	170	Average maximum intake of a cat (Fitzgerald & Karl, 1979)
<i>Bulweria bulweri</i>	99	Dunning 2008
<i>Anthus berthelotii</i>	16	Dunning 2008
<i>Bucanetes githagineus</i>	19,6	Dunning 2008
<i>Sylvia sp.</i>	10	Dunning 2008
<i>Larus michahellis</i>	170	Average intake of a cat (Fitzgerald & Karl, 1979)

In order to detect possible variations in cat diet over time, the samples obtained within the critical area were compared with the data obtained by Ginovés *et al.* (2005). These authors collected their samples inside this critical area or very close to it.

The parameters calculated from the results of the analyses were: number of individuals of each species, total biomass consumed, total weight contributed by each species, frequency of occurrence of each prey (F), percentage of each prey (N) and the percentage of biomass contributed by each prey (W). The index of relative importance (IRI) was also calculated for each dietary category.

On the other hand, the standardized Levins niche breadth index (B) was calculated based on the prey percentage, and the overlap between the diets of the two studied areas and between the current diet and the one obtained in 2004 (Ginovés *et al.* 2005) was analyzed by calculating the Morisita similarity index (C) (Krebs 1989) based on the prey percentage. All calculations were performed using Microsoft Excel.

Finally, a chi-square test (χ^2) was performed using the “Past326b” program (Hammer *et al.* 2001) in order to detect possible differences in the consumption of the prey items between the two areas and data from 2004 (Ginovés *et al.* 2005).

RESULTS

The total number of samples collected was 77, 57 from the inside of the critical area (figure 2) and 20 from the outside (figure 3). Seven samples were excluded from the study due to the impossibility of identifying any remains. A total



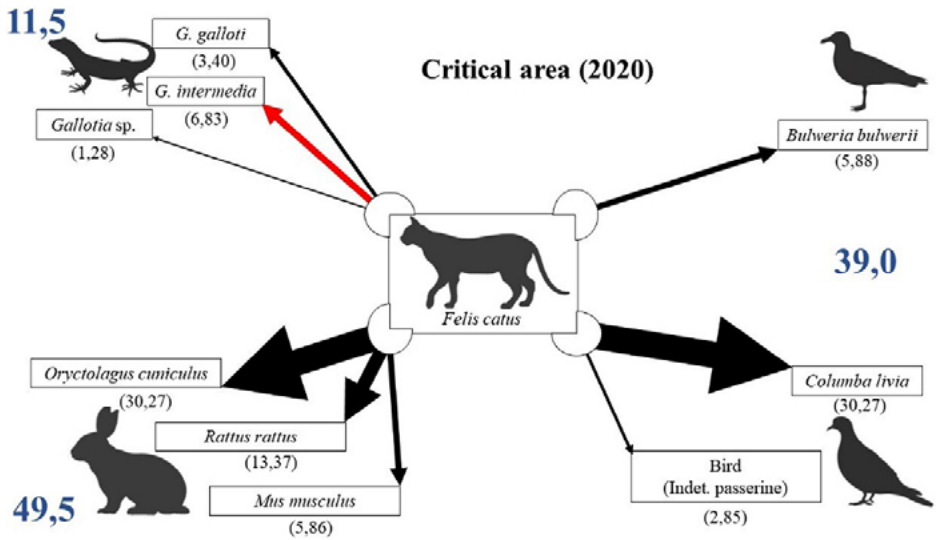


Figure 2. representation of the percentage of biomass contributed by each prey inside the critical area. In blue, the percentage of total biomass contributed by each group (mammals, birds, and reptiles). The percentage of biomass contributed by each species is shown in brackets.

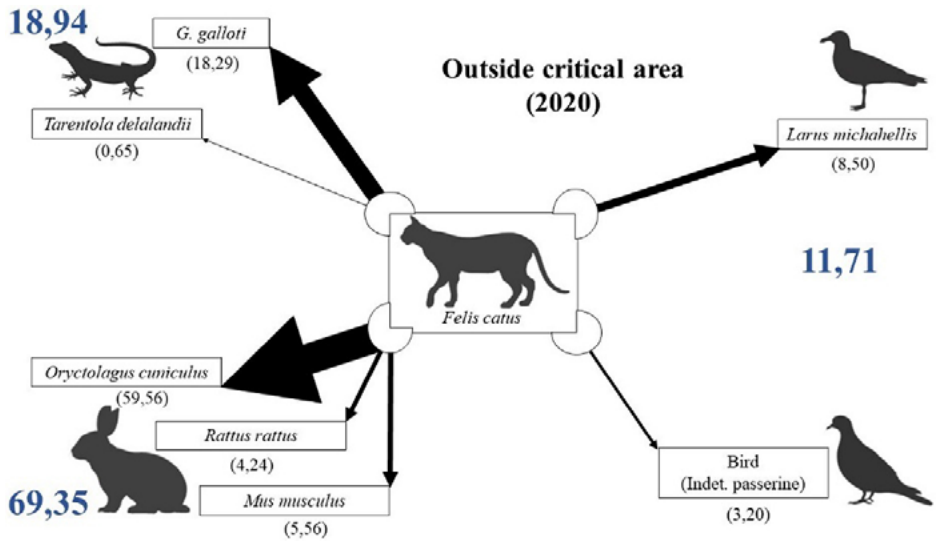


Figure 3. representation of the percentage of biomass contributed by each prey outside the critical area. In blue, the percentage of total biomass contributed by each group (mammals, birds, and reptiles). The percentage of biomass contributed by each species is shown in brackets.



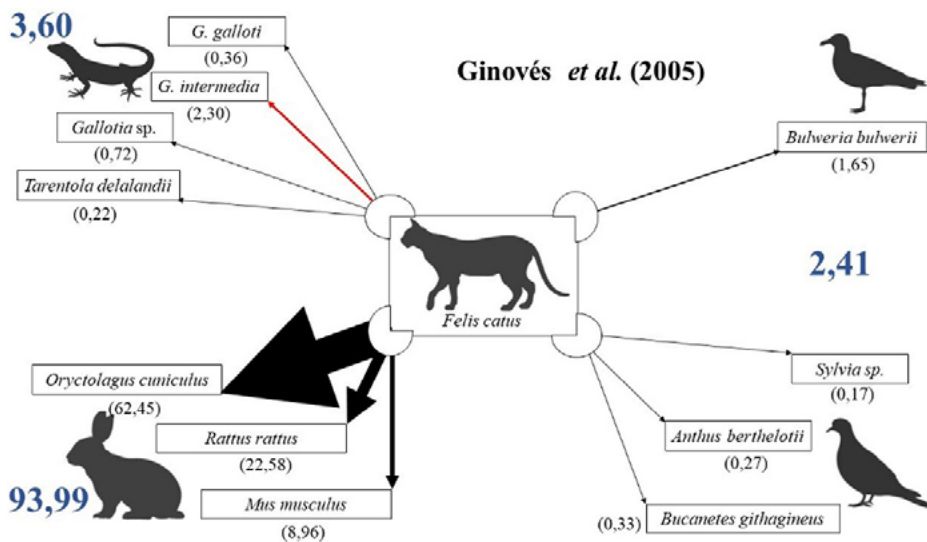


Figure 4. representation of the percentage of biomass contributed by each prey in 2004 (Ginovés *et al.* 2005). In blue, the percentage of total biomass contributed by each group (mammals, birds, and reptiles). The percentage of biomass contributed by each species is shown in brackets.

of 70 samples were analyzed, 51 from inside the critical area and 19 from outside. In addition, 36 samples of Ginovés *et al.* (2005) were included in the analyses (figures 4 and 5).

CRITICAL AREA

The data from the critical area (table 2) show that mammals are the most important in terms of total individuals preyed, index of relative importance and biomass, being a 49.5% of the total biomass of the diet. Among the mammals, house mice (*M. musculus*) are the most numerous preys, followed by the European rabbit (*O.cuniculus*) and the black rat (*R. rattus*). Birds are the second most important group, contributing 38.99% of the biomass of the diet. In this group, the rock dove (*C. livia*) stands out, contributing 30.27% of the biomass, very similar to that contributed by rabbits. In addition, 3 Bulwer's petrels (*B. bulwerii*) and 9 passerines that could not be identified to species level were also detected. Reptiles are the group with the lowest biomass contribution with 11.5%. In this group, a minimum of 5 specimens of the Tenerife giant lizard (*G. intermedia*) (6.83% of the total biomass) and 8 Tenerife common lizards (*G. galloti*) (3.40% of the total biomass) were detected. The bones identified as *Gallotia* sp. correspond to individuals that could not be clearly assigned to either of the two species mentioned (figure 2, 5 and 6).



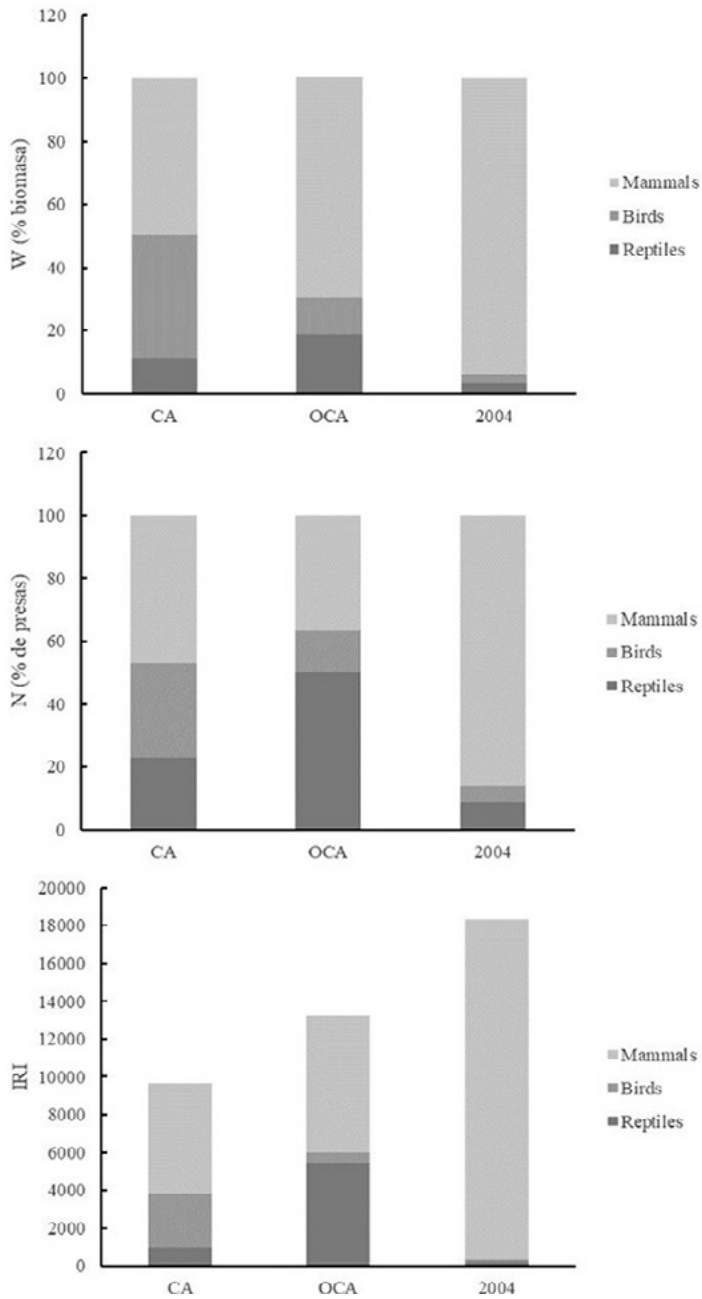


Figure 5. Comparison of the percentage of biomass contribution by each prey (W), percentage of prey (N) and index of relative importance for each group studied.

CA: critical area. OCA: outside of the critical area.

2004: results obtained from the data of Ginovés *et al.* (2005).

TABLE 2. DATA FROM THE SAMPLES OBTAINED IN THE CRITICAL AREA IN MONTAÑA DE GUAZA

PREY	MNI	TOTAL WEIGHT	W	F	N	IRI
TOTAL REPTILES	16	581,5	11,50	27,44	22,86	943,13
<i>G. galloti</i>	8	172,0	3,40	11,76	11,43	174,50
<i>Gallotia</i> sp.	3	64,5	1,28	5,88	4,29	32,73
<i>G. intermedia</i>	5	345,0	6,83	9,80	7,14	136,86
TOTAL BIRDS	21	1971,0	38,99	41,18	30,01	2841,62
<i>Bird (indet. passerine)</i>	9	144,0	2,85	17,65	12,86	277,26
<i>Columba livia</i>	9	1530,0	30,27	17,65	12,86	761,25
<i>Bulweria bulwerii</i>	3	297,0	5,88	5,88	4,29	59,78
TOTAL MAMMALS	33	2502,0	49,50	60,79	47,15	5875,38
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	9	1530,0	30,27	17,65	12,86	761,25
<i>Rattus rattus</i>	8	676,0	13,37	15,69	11,43	389,18
<i>Mus musculus</i>	16	296,0	5,86	27,45	22,86	788,26
TOTAL	70,00	5054,5	100		100	

MNI: Minimum numbers of individuals; W: Biomass %; F: Frequency of occurrence; N: Percentage of prey; IRI: Index of relative importance.

OUTSIDE THE CRITICAL AREA

On the other hand, outside the critical area (table 3), a greater importance of mammals in the diet is observed (69.35% of the total biomass), followed by reptiles. Among the mammals, rabbits predominate, accounting for 18.42% of the prey and contributing 59.56% of the diet biomass. Reptiles accounted for 50% of the preys (17 Tenerife common lizards (*G. galloti*) and two Tenerife gecko (*Tarentola delalandii*) and contributed 18.94% of the biomass of diet in this area. The last group in importance in this area were birds, with 4 passerines and 1 yellow-legged gull (*L. michahellis*). This group contributes 11.71% of the biomass to the diet of the cat (figure 3, 5 and 6).

THE DIET OF THE CAT IN 2004 vs. 2020

The same parameters calculated for the current samples were obtained from data obtained by Ginovés *et al.* (2005) in the year 2004 (table 4). That year, the importance of mammals in the diet was high (93.99% of the total biomass), with the European rabbit (*O. cuniculus*) accounting for 62.45% of the total biomass of the diet. Birds and reptiles accounted for 2.41% and 3.6% respectively. As far as the Tenerife giant lizard is concerned, in 2004 they represented 2.3% of the total biomass of the cat's diet (figure 4 and 5).





Figure 6. Bone remains found in cat scats from Montaña de Guaza (A1-F1). A-B rock pigeon (*Columba livia*), A1 fragment of premaxilar, A2 reference skull (DZUL 1061), B1 proximal fragment of femur, B2 reference femur (DZUL 1061); C1-D1 giant lizard of Tenerife (*Gallotia intermedia*), C1 (from top to bottom) vertebra, fragment of pelvic girdle and proximal fragment of femur, D1 premaxilar, C2-D2 Tenerife common lizard (*G. galloti*) reference specimen (DZUL 2792), C2 vertebra, fragment of pelvic girdle and proximal fragment of femur, D2 premaxilar; E1 coracoids of Bulwer's petrel (*Bulweria bulwerii*), E2 reference specimen (DZUL 393); F carpo ulnar bones of yellow-legged gull (*Larus michabellis*), F2 reference specimen (DZUL 2877).

TABLE 3. DATA FROM THE SAMPLES OBTAINED OUTSIDE THE CRITICAL IN MONTAÑA DE GUAZA

PREY	MNI	TOTAL WEIGHT	W	F	N	IRI
TOTAL REPTILES	19	378,5	18,94	78,95	50,00	5442,81
<i>G. galloti</i>	17	365,5	18,29	73,68	44,74	4643,82
<i>T. delalandii</i>	2	13,0	0,65	10,53	5,26	62,27
TOTAL BIRDS	5	234,0	11,71	21,05	13,16	523,47
<i>Bird (indet. passerine)</i>	4	64,0	3,20	21,05	10,53	288,94
<i>Larus michabellis</i>	1	170,0	8,51	5,26	2,63	58,60
TOTAL MAMMALS	14	1385,5	69,35	68,42	36,84	7265,66
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	7	1190,0	59,56	36,84	18,42	2872,82
<i>Rattus rattus</i>	1	84,5	4,23	5,26	2,63	36,09
<i>Mus musculus</i>	6	111,0	5,56	31,58	15,79	674,22
TOTAL	38	1998,0	100		100	

MNI: Minimum numbers of individuals; W: Biomass %; F: Frequency of occurrence; N: Percentage of prey; IRI: Index of relative importance.

TABLE 4. DATA FROM GINOVÉS *ET AL.* (2005) IN MONTAÑA DE GUAZA

PREY	MNI	TOTAL WEIGHT	W	F	N	IRI
TOTAL REPTILES	7	215,5	3,60	19,44	8,97	244,39
<i>G. galloti</i>	1	21,5	0,36	2,77	1,28	4,53
<i>Gallotia</i> sp.	2	43,0	0,72	5,55	2,57	18,22
<i>G. intermedia</i>	2	138,0	2,30	5,55	2,57	27,03
<i>T. delalandii</i>	2	13,0	0,22	5,55	2,57	15,44
TOTAL BIRDS	4	144,6	2,41	11,11	5,11	83,59
<i>Anthus berthelotii</i>	1	16,0	0,27	2,77	1,28	4,28
<i>Bucanetes githagineus</i>	1	19,6	0,33	2,77	1,28	4,44
<i>Bulweria bulwerii</i>	1	99,0	1,65	2,77	1,28	8,12
<i>Sylvia</i> sp.	1	10,0	0,17	2,77	1,28	4,00
TOTAL MAMMALS	67	5628,5	93,99	100,00	85,92	17990,49
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	22	3740,0	62,45	61,11	28,22	5540,79
<i>Rattus rattus</i>	16	1352,0	22,58	41,66	20,52	1795,45
<i>Mus musculus</i>	29	536,5	8,96	58,33	37,18	2691,23
TOTAL	78	5988,6	100		100	

MNI: Minimum numbers of individuals; W: Biomass %; F: Frequency of occurrence; N: Percentage of prey; IRI: Index of relative importance.

The values obtained for the standardized Levins index (B) reflect a poorly specialized diet inside the critical area (0.83), while those obtained outside (0.44) and in 2004 (0.39) show greater dietary specialization. Whereas the standardized Morisita index shows notable differences when comparing the inside and outside of the critical area (0.005), as well as the inside of the critical area in 2020 and in 2004 (0.008).

Likewise, Chi2 test results (table 5) show significant differences in the number of reptiles ($\chi^2 = 8.28$; $df = 4$; $p = 0.004$) and, in particular, in number of predated lizards ($\chi^2 = 10.8$; $df = 4$; $p = 0.001$) between the inside and outside of the critical area.

When this test was carried out with the data from the critical area at present and those obtained in 2004 (table 6), significant differences were obtained in the total number of reptiles depredated ($\chi^2 = 5.41$; $df = 4$; $p = 0.0229$), *G. galloti* ($\chi^2 = 6.06$; $df = 4$; $p = 0.0138$), total birds ($\chi^2 = 16.25$; $df = 4$; $p = 0.0001$), total mammals ($\chi^2 = 25.28$; $df = 4$; $p = 0.0001$) and European rabbit (*O. cuniculus*) ($\chi^2 = 5.2$; $df = 4$; $p = 0.022$).



TABLE 5. CHI² TEST RESULTS OF DIET COMPARISON BETWEEN OUTSIDE AND INSIDE THE CRITICAL AREA

SPECIES	CHI ²	p VALUE
TOTAL REPTILES	8,28	0,004**
<i>G. galloti</i>	10,80	0,001**
TOTAL BIRDS	3,82	0,051
<i>Passeriformes</i>	0,13	0,7222
<i>B. bulwerii</i>	1,67	0,1956
TOTAL MAMMALS	1,06	0,303
<i>O. cuniculus</i>	0,60	0,437
<i>R. rattus</i>	2,49	0,1142
<i>M. musculus</i>	0,76	0,3838

** Highly significant differences.

DISCUSSION

CRITICAL AREA

Previous data from the main ecosystems of the Canary Islands showed that the diet of feral cats consisted essentially of mammals, with birds and reptiles playing a less important role depending on their abundance (Nogales & Medina 2009). Data obtained in Montaña de Guaza in 2004 (Ginovés *et al.* 2005) fit this pattern, but important changes in the cat's trophic ecology have now been revealed in this locality. The present data shows significant variations within the critical area between 2004 and today, with the mammalian biomass contribution to the diet having been reduced from 93.99% to 49.5%, the lowest value recorded to date in the Canary Islands (Nogales & Medina 2009; Piquet *et al.* 2019). The mammals decline is particularly focused on the rabbit (*O. cuniculus*) (figures 2, 4 and 5).

Reptiles and birds have increased their importance compared to 2004. Reptiles have gone from accounting for 3.6% to 11.5% of the biomass contributed to the diet. The Tenerife giant lizard (*G. intermedia*) shows no significant differences; however, it has gone from accounting for 2.57% of its prey and contributing 2.3% of biomass to the diet in 2004 to 7.14% and 6.83% respectively at present. As for birds, they have gone from contributing 2.41% to 39% of the total biomass of the diet, which is the highest value in the studies carried out to date in the Canary Islands. These changes are also reflected in the values obtained for the standardized Levins index, which shows a more specialized diet in 2004 (0.39) than today (0.83).



TABLE 6: CHI² TEST RESULTS OF COMPARISON BETWEEN CURRENT DIET AND THOSE OF 2004 (GINOVÉS *ET AL.*, 2005)

SPECIES	CHI ²	p VALUE
TOTAL REPTILES	5,41	0,0229*
<i>G. galloti</i>	6,06	0,0138*
<i>G. intermedia</i>	1,7	0,19
TOTAL BIRDS	16,25	0,0001**
<i>Passeriformes</i>	4,02	0,045*
<i>B. bulwerii</i>	1,27	0,261
TOTAL MAMMALS	25,28	0,0001**
<i>O. cuniculus</i>	5,25	0,022*
<i>R. rattus</i>	2,24	0,1344
<i>M. musculus</i>	3,58	0,0586

* Significant differences.

** Highly significative differences.

OUTSIDE THE CRITICAL AREA

Compared with current data from inside the critical area, an increase in the importance of mammals and a decrease in the importance of birds was observed outside the critical area. However, significant differences were only observed in the consumption of reptiles. This increase in reptile consumption may be due to the reduced presence of birds in the inland ravines of this area. It is worth noting that the consumption of birds in this area is the second highest of those recorded in the Canary Islands, only behind those recorded in the interior of the critical area in this study. Mammal consumption is the second lowest of those recorded to date, behind only that obtained within the critical area in the present study. The standardized Levins index shows a moderately specialized diet (0.44).

DIETARY CHANGES AND IMPLICATIONS FOR THE CONSERVATION OF THE GIANT LIZARD

The changes observed in the diet between 2004 and 2020 show a decrease in the consumption of mammals, especially rabbits, (Ginové *et al.* 2005). These changes may be due to the general decline in rabbit populations in Tenerife (Nadal 2020), which may be caused by the high prevalence of rabbit hemorrhagic fever virus (RHDV) and the presence of its new variant RHDV2 on the island (Foronda *et al.* 2017). Other studies have found declines of approximately 75% of the rabbit population due to this virus in some areas of the Iberian Peninsula (Delibes-Mateos *et al.* 2014). On the other hand, the generalist predator nature



of the cat allows it to consume a wide variety of prey depending on their availability and abundance in the environment (Fitzgerald & Turner 2000; Nogales & Medina 2009), which could explain the increased consumption of birds and reptiles detected in this study.

The data obtained in the present study show that reptiles are the least important group in the cat's diet. However, the increase in importance observed in relation to 2004 may have important implications for the conservation of the population of the Tenerife giant lizard (*G. intermedia*) that survives in this locality. Latest census of the population of this giant lizard shows a decrease in the number of individuals of this species from 884-1100 estimated by Ginovés *et al.* (2005) to 359-587 estimated by Padilla *et al.* (2019) in Montaña de Guaza. Moreover, it has been observed that this decline is not homogeneous, decreasing considerably in the populations located in the ravines that penetrate towards the interior of this locality, which are more accessible to cats, being the main part of the lizard population in the more inaccessible marine cliff of this locality. To confirm this decrease, these authors indicate that it is necessary to repeat this census with a similar methodology in the appropriate season (Padilla *et al.* 2019).

Food webs in Guaza integrates trophic relations between native and alien species, so the reduction in number of some of them (i.e. one alien species) could have negative impacts on the native (Zavaleta *et al.* 2001; Courchamp *et al.* 2002). So The reduction of the European rabbit, an invasive species, seems to be having a negative effect on a native and endangered species such as the Tenerife giant lizard (*G. intermedia*) in this locality.

Likewise, it has been shown that domestic cats with access to the environment can easily exceed a range of 1 km (Turner & Bateson 2000). Therefore, considering the proximity of the urban centers of Los Cristianos and El Palm-Mar, it is not possible to rule out that some of the samples analyzed correspond to stray cats that frequent these urban centers or even domestic cats with access to the environment. In this way, remains of rubbish (plastic or glass fragments) were found in 5 of the samples analyzed, which could indicate that these animals have fed on rubbish in the aforementioned urban centers (figure 1).

These results calls for a better managements of cats to try to ensure the survival of the giant lizard of Tenerife in Montaña de Guaza. To reduce free roaming cats in the close urban areas of Los Cristianos and El Pal-Mar through calls to cat owners for a better control of their pets, and the prohibitions of feed cat at the public spaces are necessary. In addition, a better monitoring of the population of giant lizard on this locality and carry out some actions (i.e. control of feral and free roaming cats, and fenced at least a part of this population) are necessary to avoid the extinction of this giant lizard population.

By other hand, given the wide distribution of cats and rabbits (their most important prey) in the Canary Islands, it is likely that the dietary changes reported in this study have occurred in other areas where rabbits have experienced declining in their populations. For this reason, further studies on the current diet of cats are necessary, especially in localities hosting endangered species.



ACKNOWLEDGMENT

We thank to Área de Medio Ambiente del Cabildo de Tenerife and its personal. This paper is the Master's Dissertation of the first author that coursed the master "Biodiversidad terrestre y conservación en islas" in the University of La Laguna, Canary Islands.

RECIBIDO: junio de 2021, ACEPTADO: octubre de 2021



REFERENCES

- AFONSO, O. and MATEO, J.A. 2009. Depredación por gatos de Lagartos Gigantes de La Gomera *Gallotia bravoana* (Sauria; Lacertidae). *Bol. Asoc. Herpetol. Esp.*, 20: 107-110.
- ALBALADEJO, G. 2014. Caracterización de la población del lagarto canario moteado, *Gallotia intermedia*, en el Espacio Natural Protegido de la Montaña de Guaza (Tenerife) [Master final project]. University of La Laguna. 35 pp.
- Blanco, J.C. 1998. «Ratón casero o doméstico», pp. 209-214. En *Mamíferos de España II: cetáceos, artiodáctilos, roedores y lagomorfos de la Península Ibérica*, Baleares. Geoplaneta, Barcelona.
- BONNAUD, E., MEDINA, F., VIDAL, E., NOGALES, M., TERSHY, B., ZAVALETA, E., DONLAN, C.J., KEITT, B., LE CORRE, M. and HORWATH, S.V. 2011. The diet of feral cats on islands: a review and a call for more studies. *Biol. Invasions*, 13: 581-603.
- COURCHAMP, F., CHAPUIS, J. and PASCAL, M. 2003. Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biol. Rev.*, 78: 347-383.
- DELIBES-MATEOS, M., FERREIRA, C., CARRO, F., ESCUDERO, M.A. and GORTAZAR, C. 2014. Ecosystem effects of variant rabbit hemorrhagic disease virus, Iberian Peninsula. *Emerg. Infec. Dis.*, 20 (12): 20166-2168.
- DUNNING JR, J. 2008. *CRC Handbook of Avian Body Masses*. Boca Raton: CRC Press. 672 pp.
- FITZGERALD, B.M. and KARL, B.J. 1979. Foods of feral house cats (*Felis catus* L.) in forest of the Orongorongo Valley, Wellington. *New Zealand Journal of Zoology*, 6: 107-126.
- FITZGERALD, B.M. and TURNER, B.M. 2000. Hunting behaviour of domestic cats and their impact on prey populations. In: Turner, D.C. and Bateson, P., editors. *The domestic cat: the biology of its behaviour*, 2nd edition. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 151-175.
- FORONDA, P., VALLADARES, B., MARTÍN, N., GARCÍA, K. and MARTÍN, A. 2017. Estudio de patógenos que afectan al conejo silvestre en Tenerife. Obstetrics and Gynaecology, Paediatrics, Preventive Medicine and Public Health, Toxicology, Legal and Forensic Medicine and Parasitology Department. University of La Laguna. 55 pp.
- GARCÍA-MÁRQUEZ, M., LÓPEZ-JURADO, L. and MATEO, J. 1997. Predación de *Gallotia simonyi* por gatos cimarrones. *Bol. Asoc. Herpetol. Esp.*, 8: 20-23.
- GINOVÉS, J., BETORET, A. and MARTÍN, A. 2005. Estudio de la población del lagarto gigante de Tenerife (*Gallotia intermedia*) en el Espacio Natural Protegido de la Montaña de Guaza. Animal Biology Department (zoology). University of La Laguna. 126 pp.
- HAMMER, Ø., HARPER, D.A.T., RYAN, P.D. 2001. «PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis». *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp.
- KREBS, C.J. 1989. *Ecological methodology*. New York: Harper and Row Publishers Inc. 654 pp.
- LOSS, S., WILL, T. and MARRA, P. 2013. The impact of free-ranging domestic cats on wildlife of the United States. *Nat. Commun.*, 4: 1396.
- MARTÍN, A. and LORENZO, J.A. 2001. *Aves del archipiélago canario*. La Laguna. Francisco Lemus Editor. 787 pp.
- MEDINA, F. and NOGALES, M. 2009. A review on the impacts of feral cats (*Felis silvestris catus*) in the Canary Islands: implications for the conservation of its endangered fauna. *Biodivers. Conserv.*, 18: 829-846.



- MEDINA, F., OLIVEIRA, P., MENEZES, D., TEIXEIRA, S., GARCÍA, R. and NOGALES, M. 2010. Trophic habits of feral cats in the high mountain shrublands of the Macaronesian islands (NW Africa, Atlantic Ocean). *Acta Theriologica*, 55: 241-250.
- MEDINA, F., BONNAUD, E., VIDAL, E., TERSHY, B., ZAVALA, E., DONLAN, C.J., KEITT, B., LE CORRE, M., HORWATH, S.V. and NOGALES, M. 2011. A global review of the impacts of invasive cats on island endangered vertebrates. *Glob. Chang. Biol.*, 17: 3503-3510.
- MEDINA, F., BONNAUD, E., VIDAL, E. and NOGALES, M. 2014. Underlying impacts of invasive cats on islands: not only a question of predation. *Biodivers. Conserv.*, 23: 327-342.
- (MINCMG 2008). Gobierno de Canarias, Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial. 2008. Memoria Informativa Normal de Conservación Monumento Natural Montaña de Guaza. 42 pp.
- MORI, E., MENCHETTI, M., CAMPORESI, A., CAVIGIOLI, L., TABARELLI, K. and GIRARDELLO, M. 2019. License to kill? Domestic cats affect a wide range of native fauna in a highly biodiverse Mediterranean country. *Front. Ecol. Evol.*, 7: 477.
- NADAL, J. 2020. Seguimiento de la población de conejo en Tenerife. Unidad Orgánica de Biodiversidad. Cabildo Insular de Tenerife.
- NOGALES, M., MARTÍN, A., DELGADO, G. and EMMERSON, K. 1988. Food spectrum of the feral cat (*Felis catus* L. 1758) in the juniper woodland on El Hierro (Canary Islands). *Bonner zoologische Beiträge*, 39: 1-6.
- NOGALES, M., ABDOLA, M., ALONSO, C. and QUILIS, V. 1990. Premières données sur l'alimentation du chat haret (*Felis catus* L., 1758) du Parc National du Teide. Ténérife (Iles Canaries). *Mammalia*, 54: 189-196.
- NOGALES, M. and MEDINA, F. 1996. A review of the diet of feral domestic cats (*Felis silvestris* f. *catus*) on the Canary Islands, with new data from the laurel forest of La Gomera. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 61: 1-6.
- NOGALES, M., RODRÍGUEZ-LUENGO, J.L. and MARRERO, P. 2006. Ecological effects and distribution of invasive non-native mammals on the Canary Islands. *Mammal Rev.*, 36: 49-65.
- NOGALES, M. and MEDINA, F. 2009. Trophic ecology of feral cats (*Felis silvestris* f. *catus*) in the main environments of an oceanic archipelago (Canary Islands): An updated approach. *Mamm. Biol.*, 74: 169-181.
- PADILLA, D., CARMONA, J.M. and MARTÍN-CARBAJAL, J. 2019. Censo de las poblaciones de lagarto gigante de Tenerife (*Gallotia intermedia*) en el macizo de Teno y la Montaña de Guaza. Cabildo de Tenerife. 72 pp.
- PIQUET, J.C., BAUMGARTNER, E.S., MEDINA, F., DÍAZ-LUIS, N., SEVILLA, J., LÓPEZ, H., NOGALES, M. and LÓPEZ-DARIAS, M. 2019. A resource-efficient procedure to improve planning of invasive cat management on inhabited islets. *Biol. Invasions*, 21: 1817-1831.
- RANDO, J.C. and LÓPEZ, M. 2001. Actuaciones para la conservación del lagarto canario moteado (*Gallotia intermedia*). Conserjería de Política Territorial y Medio Ambiente del Gobierno de Canarias. Santa Cruz de Tenerife.
- RANDO, J.C. 2002. "Gallotia intermedia Hernández *et al.*, 2000. Lagarto canario moteado," in Pleguezuelos, J.M., Márquez, R., Lizana, M., editors. Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España. Madrid, España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Asociación Herpetológica Española pp. 204-206.



- RANDO, J.C., BETORET, A., MARTÍN, A. and BARONE, R. 2004. Discovery of a new population of the spotted lizard of the Canary Islands. *Oryx*, 38 (2): 134.
- TURNER, D.C. and BATESON, P. 2000. *The domestic cat: the biology of its behaviour*, 2nd edition. Cambridge: Cambridge University Press. 256 pp.
- IUCN 2021. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2021-1. <<https://www.iucnredlist.org>>.
- VIGNE, J.D., GUILAINE, J., DEBUE, K., HAYE, L. and GÉRARD, P. 2004. Early taming of the cat in Cyprus. *Science*, 304: 259.
- WHITTAKER, R.J. and FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. 2007. *Island Biogeography, Ecology, Evolution, and Conservation*. Oxford: Oxford University Press. 401 pp.
- WOINARSKI, J.C.Z., MURPHY, B.P., LEGGE, S.M. GARNETT, S.T., LAWES, M.J., COMER, S., DICKMAN, C.R., DOHERTY, T.S., EDWARDS, G., NANKIVELL, A., PATON, D., PALMER, R. and WOOLLEY, L.A. 2017. How many birds are killed by cats in Australia? *Biol. Conserv.*, 214: 76-87.
- WOINARSKI, J.C.Z., MURPHY, B.P., PALMER, R., LEGGE, S.M., DICKMAN, C.R., DOHERTY, T.S., EDWARDS, G., NANKIVELL, A., READ, J.L. and STOKELD, D. 2018. How many reptiles are killed by cats in Australia? *Wildl. Res.*, 45: 247-266.
- WOODS, M., McDONALD, R. and HARRIS, S. 2003. Predation on wildlife by domestic cats *Felis catus* in Great Britain. *Mamm. Rev.*, 33: 174-188.
- ZAVALETA, E.S., HOBBS, R.J. and MOONEY, H.A. 2001. Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. *Trends. Ecol. Evol.*, 16: 454-459.



DIFFERENCES IN METALLIC CONTENT BETWEEN MARINE VERTEBRATES AND INVERTEBRATES LIVING IN OCEANIC ISLANDS

Enrique Lozano-Bilbao*, José María Espinosa**,
Gonzalo Lozano*, Arturo Hardisson***,
Carmen Rubio***, Dailos González Weller*,
Soraya Paz***, Ángel J. Gutiérrez***

ABSTRACT

The metallic content in each class of organism varies in different ways, depending on metabolism, habitat behavior, and where it is found in the trophic network. In this study, 845 specimens of different types of marine invertebrate and vertebrate organisms of the Canary Islands have been analyzed, of them the content of 20 metals and trace elements has been analyzed (Al, B, Ba, Ca, Cd, Co, Cr, Cu, Fe, K, Li, Mg, Mn, Mo, Na, Ni, Pb, Sr, V and Zn) in mg / kg. In the PCoA analyzes it is clearly seen how the invertebrate and vertebrate organisms are separated according to their metallic content, there being significant differences between these two groups in each of the trace elements and metals. Invertebrate species having the highest concentration in all metals and trace elements, may have a higher concentration of metals than vertebrates because they have a very fast growth, and with it a high metabolic rate that causes higher concentrations of the elements to bioaccumulate.

KEYWORDS: vertebrate, invertebrate, trace elements, metal.

DIFERENCIAS EN EL CONTENIDO EN METALES DE LOS VERTEBRADOS E INVERTEBRADOS MARINOS QUE VIVEN EN ISLAS OCEÁNICAS

RESUMEN

El contenido metálico en cada clase de organismo varía de diferentes formas; según el metabolismo, el hábitat y el lugar de la red trófica en que se encuentre. En este estudio se han analizado 845 ejemplares de diferentes tipos de organismos vertebrados e invertebrados marinos de Canarias, de ellos se ha analizado el contenido de 20 metales y elementos traza (Al, B, Ba, Ca, Cd, Co, Cr, Cu, Fe, K, Li, Mg, Mn, Mo, Na, Ni, Pb, Sr, V y Zn) en mg/kg. En los análisis de PCoA se observa claramente cómo los organismos invertebrados y vertebrados se separan según su contenido metálico, existiendo diferencias significativas entre estos dos grupos en cada uno de los elementos traza y metales estudiados. Las especies de invertebrados tienen la mayor concentración en todos los metales y oligoelementos, pueden tener una mayor concentración de metales que los vertebrados debido a que tienen un crecimiento muy rápido, y con ello una alta tasa metabólica que hace que se bioacumulen concentraciones más altas de los elementos.

PALABRAS CLAVE: vertebrados, invertebrados, elementos traza, metal.

DOI: <https://doi.org/10.25145/j.SI.2021.04.05>

REVISTA SCIENTIA INSULARUM, 4; diciembre 2021, pp. 81-92; ISSN: e-2659-6644



INTRODUCTION

The Animalia kingdom comprises two large groups, vertebrates and invertebrates, which are very varied internally. Vertebrates represent a small group in the animal kingdom, although due to their location on the trophic scale, they play a key role for life on Earth (Fischer *et al.*, 2012).

Although we find cartilage tissue in different organisms of the animal kingdom, bone, dentin and enamel are exclusive tissues of vertebrates (Grillner, 2018; Hedges, 1998; Kumar *et al.*, 2017; Roach *et al.*, 2005). The main constituent mineral of hard tissues is hydroxyapatite, a form of calcium phosphate (Kawasaki and Weiss, 2003; Kikuchi *et al.*, 2004; Pezzotti *et al.*, 2016). The shells and other hard tissues of invertebrates are made of a different substance, carbonate.

Invertebrates represent many animals on Earth, and they do not possess a notochord or dorsal cord, nor a vertebral column, nor an articulated internal skeleton. In this set 95% of the known living species are found, between 1.7 and 1.8 million species (Brittain and Eikeland, 1988; Kurtz and Franz, 2003; Ratcliffe *et al.*, 1985). These differences cause them to have different metabolic rates, being higher in invertebrates that have a much shorter life expectancy and that have large amounts of nutrients for their growth and development, having fewer detoxification mechanisms, therefore accumulating toxins and other xenobiotics in the body (Brockington and Clarke, 2001; Heikens *et al.*, 2001; Mason *et al.*, 2000; Livingstone, 1991).

Trace elements and metals are incorporated into the marine trophic network in various ways, such as the anthropic of discharges from the coast to the ocean, runoff in plantation areas, contamination by factories, etc. Naturally, we find the effects of upwelling that ascends nutrients and elements from the lower layers of the ocean, sandstorms from deserts that enrich the ocean, etc. (Afandi *et al.*, 2018; Lozano-Bilbao *et al.*, 2019b, 2020d; Ruilian *et al.*, 2008; Qing *et al.*, 2015).

All organisms have evolved and developed detoxification techniques for compounds that are harmful to your body, either the accumulation of these elements in the body such as in fat or in organs such as the hepatopancreas in molluscs and arthropods or the liver in most vertebrates. There are mechanisms of excretion of harmful substances that depend on the chelating substances that organisms can create (Bustamante *et al.*, 2008; Lozano-Bilbao *et al.*, 2020b, 2019a; Raimundo *et al.*, 2005; Rainbow and Luoma, 2011; Saénz de Rodríguez *et al.*, 2005). The main

* Departamento de Biología Animal y Edafología y Geología, Unidad Departamental de Ciencias Marinas, Universidad de La Laguna, 38206 La Laguna, Santa Cruz de Tenerife, Spain.

** Fundación del Sector Público Estatal Observatorio Ambiental Granadilla (Unidad Técnica), 38001, Santa Cruz de Tenerife, Spain.

*** Departamento de Obstetricia y Ginecología, Pediatría, Medicina Preventiva y Salud Pública, Toxicología, Medicina Legal y Forense y Parasitología. Área de Toxicología, Universidad de La Laguna, 38200 La Laguna, Santa Cruz de Tenerife, Spain.

• Servicio Público Canario de Salud, Laboratorio Central, Santa Cruz de Tenerife, Spain.
Corresponding author: lozaenr@gmail.com.

objective of this research is to verify the possible group (invertebrate and vertebrate) by metallic content and trace elements of species.

MATERIAL AND METHODS

A total of 845 samples of 20 different species were collected from Canary Islands (Spain (15°30'0"W; 28°0'0"N)): *Scomber colias* Gmelin, 1789, *Trachurus picturatus* (Bowdich, 1825), *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792), *Serranus cabrilla* (Linnaeus, 1758), *Mullus surmuletus* (Linnaeus, 1758), *Diplodus sargus* (Linnaeus, 1758), *Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758), *Chelon labrosus* (Risso, 1827), *Sparisoma cretense* (Linnaeus, 1758), *Anemonia sulcata* (Pennant, 1777), *Sepia officinalis* Linnae, 1758, *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797, *Loligo vulgaris* Lamarck, 1798, *Patella aspera* Röding, 1798, *Patella candei crenata* D'Orbigny, 1840, *Palaemon elegans* Rathke, 1837, *Plesionika narval* (Fabricius, 1787), *Physeter macrocephalus* Linnae *Stenella frontallis* (Cuvier, 1829) and *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821). Part of this data was used in (Lozano-Bilbao *et al.*, 2020a). In the present study, live verbs were not manipulated, the samples were taken from stranded animals (cetaceans) and fish markets (fish).

TREATMENT OF THE SAMPLES

The sample consisted of a portion of muscle between 10-15 g. The samples were dried in an oven at a temperature of 70°C for 24 hours. Subsequently, they were incinerated in a muffle-furnace for 48 hours at 450°C ± 25°C, until obtaining white ashes.

Obtained the white ashes, they were filtered with a 1.5% HNO₃ solution until 25 mL of total volume for the subsequent determination of the metallic content (Al, B, Ba, Ca, Cd, Co, Cr, Cu, Fe, K, Li, Mg, Mn, Mo, Na, Ni, Pb, Sr, V y Zn) by Inductively Coupled Plasma Optical Emission Spectrometry (ICP-OES) (Lozano-Bilbao *et al.*, 2018b).

STATISTICAL ANALYSIS

In order to study existence of differences in the content and relative composition of metals and trace metals among the analyzed samples, a statistical analysis was performed, using a distance-based permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) with Euclidean distances (Anderson and Braak, 2003).

A one-way design was used with the fixed factor of "Organism type" with two levels of variation:

Vertebrate = *Scomber colias*, *Trachurus picturatus*, *Sardina pilchardus*, *Physeter macrocephalus*, *Stenella frontallis*, *Tursius truncatus*, *Serranus cabrilla*, *Mullus surmuletus*, *Diplodus sargus*, *Sarpa salpa*, *Chelon labrosus* and *Sparisoma cretense*.





TABLE 1. MEAN METAL AND TRACE ELEMENT CONCENTRATIONS (MG/KG), STANDARD DEVIATION AND STATISTICAL PARAMETER OF THE PAIR TEST (PERMANOVA) BETWEEN INVERTEBRATE AND VERTEBRATE

	VERTEBRATE		INVERTEBRATE		VERTEBRATE VS. INVERTEBRATE
Al	4.060	± 3.342	5.828	± 5.943	0.001*
B	0.189	± 0.188	0.871	± 1.040	0.001*
Ba	0.208	± 0.191	0.417	± 0.534	0.001*
Ca	696.853	± 935.076	797.231	± 1006.970	0.001*
Cd	0.040	± 0.112	0.531	± 0.819	0.001*
Co	0.006	± 0.006	0.022	± 0.027	0.001*
Cr	0.157	± 0.274	0.207	± 0.258	0.001*
Cu	0.891	± 0.613	1.877	± 2.073	0.001*
Fe	13.352	± 25.180	27.332	± 37.495	0.001*
K	2074.230	± 759.03	935.876	± 790.995	0.001*
Li	0.494	± 0.458	0.587	± 0.665	0.001*
Mg	281.871	± 84.911	387.106	± 450.859	0.001*
Mn	0.255	± 0.407	0.494	± 0.573	0.001*
Mo	0.013	± 0.023	0.068	± 0.078	0.001*
Na	671.279	± 285.698	1333.420	± 1062.840	0.001*
Ni	0.171	± 0.434	0.366	± 0.755	0.001*
Pb	0.059	± 0.074	0.316	± 0.637	0.001*
Sr	1.455	± 1.834	1.870	± 1.716	0.001*
V	0.108	± 0.547	0.179	± 0.216	0.001*
Zn	6.970	± 5.888	5.438	± 4.126	0.001*

* p<0.01

Invertebrate = *Loligo vulgaris*, *Anemonia sulcata*, *Sepia officinalis*, *Octopus vulgaris*, *Patella aspera*, *Patella candei crenata*, *Palaemon elegans* and *Plesionika narval*.

Relative dissimilarities among the groups were studied using a principal coordinate analysis (PCoA) where metals that best explained data variability were represented as vectors.

In all analyzes, 9999 permutations of exchangeable units and a posteriori pairwise comparisons were used to verify the differences between the levels of the significant factors (p-value <0.01) (Anderson, 2004). The statistical packages PRIMER 7 & PERMANOVA + v.1.0.1 were used for the statistical analyzes.

RESULTS

Table 1 shows the metal average concentration (mg/kg) by vertebrate and invertebrate species. K (2074 ± 759 mg/kg) level in vertebrates is higher than K (936 ± 791 mg/kg) in invertebrates. Levels of the other metals and trace elements stand out in invertebrates.

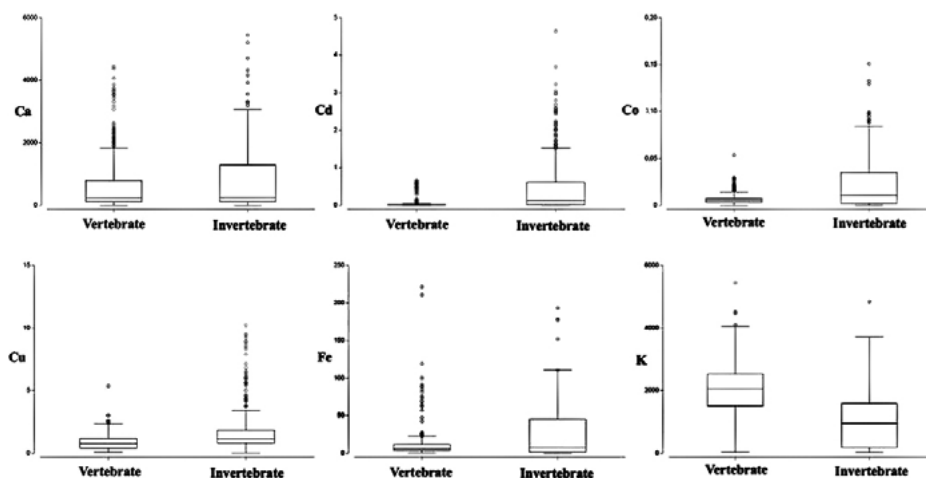


Figure 1. Boxplot graphs showing mean values for the metal contents, and minimum, maximum mg/kg (w.w.), for each kind of organism.

According to the type of organism (vertebrates or invertebrates), PERMANOVA revealed significant differences in the content of trace elements and metals between vertebrates and invertebrates ($F = 254.63$; $p = 0.001$). The PERMANOVA results better explained the variability of the data for all metals and trace elements, since all presented significant differences, with invertebrates showing the highest concentration in all metals and trace elements except for K (fig. 1). These differences are clearly seen in the PCoA (fig. 2), in this graph it is observed how the vertebrate and invertebrate samples are clearly separated due to the content of metals and trace elements that they contain in the muscle.

DISCUSSION

The growing of marine vertebrate species, generally, is slowly than invertebrate species. This is due to the large resources that are required for the formation of the bones and organs (Golling *et al.*, 2002; Naiche *et al.*, 2005; Schier, 2003). Vertebrate organisms have more detoxification mechanisms than invertebrates, and like them, they have the liver, which is a storage organ for many toxins that regulates most of the chemical levels in the blood and excretes bile, which helps to break down fats and prepares them for later digestion and absorption. The liver acts processing the blood and separates in its components, balances them, and creates nutrients for the body to use. It also metabolizes substances present in the blood to make them easier for the body to use (Angulo, 2002; Brasch, 1980; Eastwood and Couture, 2002; Tal *et al.*, 2017).

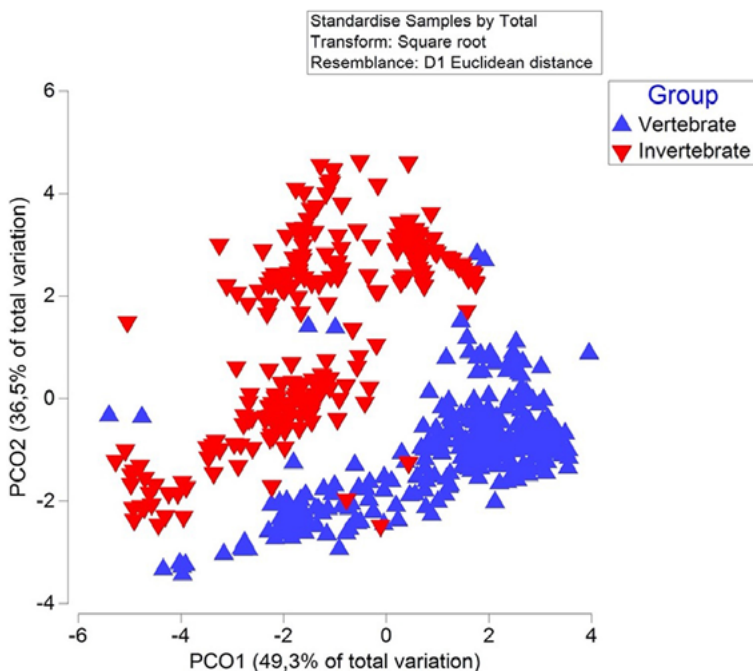


Figure 2. Principal coordinate analysis (PCoA) showing the first two axes (85.8% of variability), based on Euclidean distances of square-root-transformed data and standardise of the metal and trace element content in the groups of vertebrate and invertebrate.

In general, the growing process of the marine invertebrate species is faster than vertebrate species and have a younger age period, presenting an accelerated growth in the first stages of life, this first phase being only an increase in mass with a very high metabolic rate and high nutrient requirements, while having few detoxification mechanisms so that high concentrations of toxins or heavy metals are not harmful to your health (Brockington and Clarke, 2001; Dallinger, 1994; Livingstone, 1991). Subsequent development involves physiological and structural changes in that mass (Bergquist *et al.*, 2000; Brittain and Eikeland, 1988; Gallardo *et al.*, 1997; Sutton *et al.*, 2001). Therefore, invertebrates will bioaccumulate most of the metals and trace elements in the early stages of life, and it should be noted that different organisms, when growing very quickly, can reach large sizes and change the diet during growth as they can. this is the case of cephalopods (Gales *et al.*, 1993; Lacoue-Labarthe *et al.*, 2011; Piatkowski *et al.*, 2002; Storelli *et al.*, 2006). Mollusks and arthropods have developed the hepatopancreas, which acts as a warehouse for all these toxins and heavy metals, even so it is not enough and it has been observed in many studies that invertebrates such as anemones, cephalopods and crustaceans have high concentrations of metals and trace elements (Adami *et al.*, 2002; Dallinger and Prosi, 1988; Fischer and Dietrich, 2000; Iijima *et al.*, 1998), which in the case



of cephalopods have very high Cd concentrations in muscle. (Bustamante *et al.*, 2002; Carvalho *et al.*, 2005; Lozano-Bilbao *et al.*, 2020a; Storelli *et al.*, 2006, 2005). For all this, they may have higher concentrations of metals and trace elements than vertebrate species. Invertebrate marine species are the most widely used as bioindicators of marine pollution; each species can be useful for more than one biomarker and by accumulating trace metals and elements more easily, it is easier to know the state of the ecosystem thanks to them (Dolenec *et al.*, 2011; Li *et al.*, 2019; Lionetto *et al.*, 2003; Lozano-Bilbao *et al.*, 2020c, 2018a).

RECIBIDO: junio de 2021, ACEPTADO: octubre de 2021



REFERENCES

- ADAMI, G., BARBIERI, P., FABIANI, M., PISELLI, S., PREDONZANI, S. and REISENHOFER, E., 2002. Levels of cadmium and zinc in hepatopancreas of reared *Mytilus galloprovincialis* from the Gulf of Trieste (Italy). *Chemosphere* 48, 671-677. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0045-6535\(02\)00196-0](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0045-6535(02)00196-0).
- AFANDI, I., TALBA, S., BENHRA, A., BENBRAHIM, S., CHFIRI, R., LABONNE, M., MASSKI, H., LAË, R., TITO DE MORAIS, L., BEKKALI, M. and BOUTHIR, F.Z., 2018. Trace metal distribution in pelagic fish species from the north-west African coast (Morocco). *Int. Aquat. Res.* 10, 191-205. <https://doi.org/10.1007/s40071-018-0192-7>.
- ANDERSON, M. and BRAAK, C. Ter, 2003. Permutation tests for multi-factorial analysis of variance. *J. Stat. Comput. Simul.* 73, 85-113. <https://doi.org/10.1080/00949650215733>.
- ANDERSON, M.R., 2004. The Resource for the Power Industry Professional. Proc. ASME POWER 32.
- ANGULO, P., 2002. Nonalcoholic Fatty Liver Disease. *N. Engl. J. Med.* 346, 1221-1231. <https://doi.org/10.1056/NEJMr011775>.
- BERGQUIST, D.C., WILLIAMS, F.M. and FISHER, C.R., 2000. Longevity record for deep-sea invertebrate. *Nature* 403, 499-500. <https://doi.org/10.1038/35000647>.
- BRASCH, K., 1980. Endopolyploidy in vertebrate liver: An evolutionary perspective. *Cell Biol. Int. Rep.* 4, 217-226. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0309-1651\(80\)90077-6](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0309-1651(80)90077-6).
- BRITTAİN, J.E. and EIKELAND, T.J., 1988. Invertebrate drift –A review. *Hydrobiologia* 166, 77-93. <https://doi.org/10.1007/BF00017485>.
- BROCKINGTON, S. and CLARKE, A., 2001. The relative influence of temperature and food on the metabolism of a marine invertebrate. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 258, 87-99. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(00\)00347-6](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0022-0981(00)00347-6).
- BUSTAMANTE, P., COSSON, R.P., GALLIEN, I., CAURANT, F. and MIRAMAND, P., 2002. Cadmium detoxification processes in the digestive gland of cephalopods in relation to accumulated cadmium concentrations. *Mar. Environ. Res.* 53, 227-241. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0141-1136\(01\)00108-8](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0141-1136(01)00108-8).
- BUSTAMANTE, P., GONZÁLEZ, A.F., ROCHA, F., MIRAMAND, P., GUERRA, A., 2008. Metal and metalloids concentrations in the giant squid *Architeuthis dux* from Iberian waters. *Mar. Environ. Res.* 66, 278-287. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2008.04.003>.
- CARVALHO, M.L., SANTIAGO, S., NUNES, M.L., 2005. Assessment of the essential element and heavy metal content of edible fish muscle. *Anal. Bioanal. Chem.* 382, 426-432. <https://doi.org/10.1007/s00216-004-3005-3>.
- DALLINGER, R., 1994. Invertebrate organisms as biological indicators of heavy metal pollution. *Appl. Biochem. Biotechnol.* 48, 27-31. <https://doi.org/10.1007/BF02825356>.
- DALLINGER, R. and PROSI, F., 1988. Heavy metals in the terrestrial isopod *Porcellio scaber* Latreille. II. Subcellular fractionation of metal-accumulating lysosomes from hepatopancreas. *Cell Biol. Toxicol.* 4, 97-109. <https://doi.org/10.1007/BF00141289>.
- DOLENEC, M., ŽVAB, P., MIHELČIĆ, G., LAMBAŠA BELAK, Ž., LOJEN, S., KNIEWALD, G., DOLENEC, T. and ROGAN ŠMUC, N., 2011. Use of stable nitrogen isotope signatures of anthropogenic organic matter in the coastal environment: The case study of the Kosirina Bay (Murter Island, Croatia). *Geol. Croat.* 64, 143-152. <https://doi.org/10.4154/gc.2011.12>.

- EASTWOOD, S. and COUTURE, P., 2002. Seasonal variations in condition and liver metal concentrations of yellow perch (*Perca flavescens*) from a metal-contaminated environment. *Aquat. Toxicol.* 58, 43-56. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0166-445X\(01\)00218-1](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0166-445X(01)00218-1).
- FISCHER, J.D., CLEETON, S.H., LYONS, T.P. and MILLER, J.R., 2012. Urbanization and the Predation Paradox: The Role of Trophic Dynamics in Structuring Vertebrate Communities. *Bioscience* 62, 809-818. <https://doi.org/10.1525/bio.2012.62.9.6>.
- FISCHER, W.J. and DIETRICH, D.R., 2000. Pathological and Biochemical Characterization of Microcystin-Induced Hepatopancreas and Kidney Damage in Carp (*Cyprinus carpio*). *Toxicol. Appl. Pharmacol.* 164, 73-81. <https://doi.org/https://doi.org/10.1006/taap.1999.8861>.
- GALES, R., PEMBERTON, D., LU, C.C. and CLARKE, M.R., 1993. Cephalopod diet of the Australian fur seal: Variation due to location, season and sample type. *Mar. Freshw. Res.* 44, 657-671.
- GALLARDO, W.G., HAGIWARA, A., TOMITA, Y., SOYANO, K. and SNELL, T.W., 1997. Effect of some vertebrate and invertebrate hormones on the population growth, mictic female production, and body size of the marine rotifer *Brachionus plicatilis* Müller. *Hydrobiologia* 358, 113-120. <https://doi.org/10.1023/A:1003124205002>.
- GOLLING, G., AMSTERDAM, A., SUN, Z., ANTONELLI, M., MALDONADO, E., CHEN, W., BURGESS, S., HALDI, M., ARTZT, K., FARRINGTON, S., LIN, S.-Y., NISSEN, R.M. and HOPKINS, N., 2002. Insertional mutagenesis in zebrafish rapidly identifies genes essential for early vertebrate development. *Nat. Genet.* 31, 135-140. <https://doi.org/10.1038/ng896>.
- GRILLNER, S., 2018. Evolution: Vertebrate Limb Control over 420 Million Years. *Curr. Biol.* 28, R162-R164. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.12.040>.
- HEIKENS, A., PEIJNENBURG, W.J.G. and HENDRIKS, A.J., 2001. Bioaccumulation of heavy metals in terrestrial invertebrates. *Environ. Pollut.* 113, 385-393. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0269-7491\(00\)00179-2](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0269-7491(00)00179-2).
- IJIMA, N., TANAKA, S. and OTA, Y., 1998. Purification and characterization of bile salt-activated lipase from the hepatopancreas of red sea bream, *Pagrus major*. *Fish Physiol. Biochem.* 18, 59-69. <https://doi.org/10.1023/A:1007725513389>.
- KAWASAKI, K. and WEISS, K.M., 2003. Mineralized tissue and vertebrate evolution: The secretory calcium-binding phosphoprotein gene cluster. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100, 4060 LP-4065. <https://doi.org/10.1073/pnas.0638023100>.
- KIKUCHI, M., IKOMA, T., ITOH, S., MATSUMOTO, H.N., KOYAMA, Y., TAKAKUDA, K., SHINOMIYA, K. and TANAKA, J., 2004. Biomimetic synthesis of bone-like nanocomposites using the self-organization mechanism of hydroxyapatite and collagen. *Compos. Sci. Technol.* 64, 819-825. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.compscitech.2003.09.002>.
- KUMAR, S. and HEDGES, S.B., 1998. A molecular timescale for vertebrate evolution. *Nature* 392, 917-920. <https://doi.org/10.1038/31927>.
- KURTZ, J. and FRANZ, K., 2003. Evidence for memory in invertebrate immunity. *Nature* 425, 37-38. <https://doi.org/10.1038/425037a>.
- LACOUÉ-LABARTHE, T., RÉVEILLAC, E., OBERHÄNSLI, F., TEYSSIÉ, J.L., JEFFREE, R. and GATTUSO, J.P., 2011. Effects of ocean acidification on trace element accumulation in the early-life stages of squid *Loligo vulgaris*. *Aquat. Toxicol.* 105, 166-176. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2011.05.021>.
- LANDIS, M.J. and SCHRAIBER, J.G., 2017. Pulsed evolution shaped modern vertebrate body sizes. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 114, 13224 LP-13229. <https://doi.org/10.1073/pnas.1710920114>.



- LI, J., LUSHER, A.L., ROTCHELL, J.M., DEUDERO, S., TURRA, A., BRÅTE, I.L.N., SUN, C., SHAHADAT HOSSAIN, M., LI, Q., KOLANDHASAMY, P. and SHI, H., 2019. Using mussel as a global bioindicator of coastal microplastic pollution. *Environ. Pollut.* 244, 522-533. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2018.10.032>.
- LIONETTO, M.G., CARICATO, R., GIORDANO, M.E., PASCARIELLO, M.F., MARINOSCI, L. and SCETTINO, T., 2003. Integrated use of biomarkers (acetylcholinesterase and antioxidant enzymes activities) in *Mytilus galloprovincialis* and *Mullus barbatus* in an Italian coastal marine area. *Mar. Pollut. Bull.* 46, 324-330. [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(02\)00403-4](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(02)00403-4).
- LIVINGSTONE, D.R., 1991. Organic Xenobiotic Metabolism in Marine Invertebrates BT - *Advances in Comparative and Environmental Physiology: volume 7*, in Houlihan, D.F., Livingstone, D.R., Lee, R.F. (eds.). Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 45-185. https://doi.org/10.1007/978-3-642-75897-3_2.
- LOZANO-BILBAO, E., ALCÁZAR-TREVIÑO, J. and FERNÁNDEZ, J.J., 2018a. Determination of $\delta^{15}\text{N}$ in *Anemonia sulcata* as a pollution bioindicator. *Ecol. Indic.* <https://doi.org/10.1016/j.ecoind.2018.03.017>.
- LOZANO-BILBAO, E., CLEMENTE, S., ESPINOSA, J.M., JURADO-RUZAFÁ, A., LOZANO, G., RAIMUNDO, J., HARDISSON, A., RUBIO, C., GONZÁLEZ-WELLER, D., JIMÉNEZ, S. and GUTIÉRREZ, Á.J., 2019a. Inferring trophic groups of fish in the central-east Atlantic from eco-toxicological characterization. *Chemosphere* 229, 247-255. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.04.218>.
- LOZANO-BILBAO, E., DÍAZ, Y., LOZANO, G., JURADO-RUZAFÁ, A., HARDISSON, A., RUBIO, C., JIMÉNEZ, S., GONZÁLEZ-WELLER, D. and GUTIÉRREZ, Á.J., 2019b. Metal Content in Small Pelagic Fish in the North-West Africa. *Thalassas* 35, 643-653. <https://doi.org/10.1007/s41208-019-00141-7>.
- LOZANO-BILBAO, E., ESPINOSA, J.M., JURADO-RUZAFÁ, A., LOZANO, G., HARDISSON, A., RUBIO, C., GONZÁLEZ WELLER, D. and GUTIÉRREZ, Á.J., 2020a. Inferring Class of organisms in the Central-East Atlantic from eco-toxicological characterization. *Reg. Stud. Mar. Sci.* 35. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2020.101190>.
- LOZANO-BILBAO, E., ESPINOSA, J.M., JURADO-RUZAFÁ, A., LOZANO, G., HARDISSON, A., RUBIO, C., WELLER, D.G. and GUTIÉRREZ, Á.J., 2020b. Inferring Class of organisms in the Central-East Atlantic from eco-toxicological characterization. *Reg. Stud. Mar. Sci.* <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2020.101190>.
- LOZANO-BILBAO, E., ESPINOSA, J.M., LOZANO, G., HARDISSON, A., RUBIO, C., GONZÁLEZ-WELLER, D. and GUTIÉRREZ, Á.J., 2020c. Determination of metals in *Anemonia sulcata* (Pennant, 1777) as a pollution bioindicator. *Environ. Sci. Pollut. Res.* <https://doi.org/10.1007/s11356-020-08684-6>.
- LOZANO-BILBAO, E., GUTIÉRREZ, Á.J., HARDISSON, A., RUBIO, C., GONZÁLEZ-WELLER, D., AGUILAR, N., ESCÁNEZ, A., ESPINOSA, J.M., CANALES, P. and LOZANO, G., 2018b. Influence of the submarine volcanic eruption off El Hierro (Canary Islands) on the mesopelagic cephalopod's metal content. *Mar. Pollut. Bull.* 129, 474-479. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.10.017>.
- LOZANO-BILBAO, E., LOZANO, G., JIMÉNEZ, S., JURADO-RUZAFÁ, A., HARDISSON, A., RUBIO, C., WELLER, D.G., PAZ, S. and GUTIÉRREZ, Á.J., 2020d. Ontogenic and seasonal variations of metal content in a small pelagic fish (*Trachurus picturatus*) in northwestern African



- waters. *Mar. Pollut. Bull.* 156, 111251. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2020.111251>.
- MASON, R.P., LAPORTE, J.-M. and ANDRES, S., 2000. Factors Controlling the Bioaccumulation of Mercury, Methylmercury, Arsenic, Selenium, and Cadmium by Freshwater Invertebrates and Fish. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 38, 283-297. <https://doi.org/10.1007/s002449910038>.
- NAICHE, L.A., HARRELSON, Z., KELLY, R.G. and PAPAIOANNOU, V.E., 2005. T-Box Genes in Vertebrate Development. *Annu. Rev. Genet.* 39, 219-239. <https://doi.org/10.1146/annurev.genet.39.073003.105925>.
- PEZZOTTI, G., McENTIRE, B.J., BOCK, R., BOFFELLI, M., ZHU, W., VITALE, E., PUPPULIN, L., ADACHI, T., YAMAMOTO, T., KANAMURA, N. and BAL, B.S., 2016. *Silicon Nitride: A Synthetic Mineral for Vertebrate Biology*. *Sci. Rep.* 6, 31717. <https://doi.org/10.1038/srep31717>.
- PIATKOWSKI, U., VERGANI, D.F. and STANGANELLI, Z.B., 2002. Changes in the cephalopod diet of southern elephant seal females at King George Island, during El Niño-La Niña events. *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom* 82, 913-916. <https://doi.org/DOI: 10.1017/S0025315402006343>.
- QING, X., YUTONG, Z. and SHENGGAO, L., 2015. Assessment of heavy metal pollution and human health risk in urban soils of steel industrial city (Anshan), Liaoning, Northeast China. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 120, 377-385. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2015.06.019>.
- RAIMUNDO, J., PEREIRA, P., VALE, C. and CAETANO, M., 2005. Fe, Zn, Cu and Cd concentrations in the digestive gland and muscle tissues of *Octopus vulgaris* and *Sepia officinalis* from two coastal areas in Portugal. *Ciencias Mar.* 31, 243-251.
- RAINBOW, P.S. and LUOMA, S.N., 2011. Metal toxicity, uptake and bioaccumulation in aquatic invertebrates—Modelling zinc in crustaceans. *Aquat. Toxicol.* 105, 455-465. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2011.08.001>.
- RATCLIFFE, N.A., ROWLEY, A.F., FITZGERALD, S.W. and RHODES, C.P., 1985. "Invertebrate Immunity: Basic Concepts and Recent Advances," in Bourne, G.H.B.T.-I.R. of C. (ed.), *Academic Press*, pp. 183-350. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0074-7696\(08\)62351-7](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0074-7696(08)62351-7).
- ROACH, J.C., GLUSMAN, G., ROWEN, L., KAUR, A., PURCELL, M.K., SMITH, K.D., HOOD, L.E. and ADEREM, A., 2005. The evolution of vertebrate Toll-like receptors. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 102, 9577 LP - 9582. <https://doi.org/10.1073/pnas.0502272102>.
- RUILIAN, Y., XING, Y., ZHAO, Y., HU, G. and TU, X., 2008. Heavy metal pollution in intertidal sediments from Quanzhou Bay, China. *J. Environ. Sci.* 20, 664-669. [https://doi.org/10.1016/S1001-0742\(08\)62110-5](https://doi.org/10.1016/S1001-0742(08)62110-5).
- SAÉNZ DE RODRIGÁÑEZ, M., ALARCÓN, F.J., MARTÍNEZ, M.I. and MARTÍNEZ, T.F., 2005. Caracterización de las proteasas digestivas del lenguado senegalés. *X Congr. Nac. Acuic.* 21, 21-22.
- SCHIER, A.F., 2003. Nodal Signaling in Vertebrate Development. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.* 19, 589-621. <https://doi.org/10.1146/annurev.cellbio.19.041603.094522>.
- STORELLI, M.M., BARONE, G. and MARCOTRIGIANO, G.O., 2005. Cadmium in Cephalopod Molluscs: Implications for Public Health. *J. Food Prot.* 68, 577-580. <https://doi.org/10.4315/0362-028X-68.3.577>.
- STORELLI, M.M., GIACOMINELLI-STUFFLER, R., STORELLI, A. and MARCOTRIGIANO, G.O., 2006. Cadmium and mercury in cephalopod molluscs: Estimated weekly intake. *Food Addit. Contam.* 23, 25-30. <https://doi.org/10.1080/02652030500242023>.



- SUTTON, M., BRIGGS, D.E.G., SIVETER, D.J. and SIVETER, D.J., 2001. Invertebrate evolution (Communications arising): Acaenoplax–polychaete or mollusc? *Nature* 414, 602+.
- TAL, A.O., FINKELMEIER, F., FILMANN, N., KYLÄNPÄÄ, L., UDD, M., PARZANESE, I., CANTÙ, P., DECHÊNE, A., PENNDORF, V., SCHNITZBAUER, A., FRIEDRICH-RUST, M., ZEUZEM, S. and ALBERT, J.G., 2017. Multiple plastic stents versus covered metal stent for treatment of anastomotic biliary strictures after liver transplantation: a prospective, randomized, multi-center trial. *Gastrointest. Endosc.* 86, 1038-1045. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.gie.2017.03.009>.



BIRD COMMUNITY STRUCTURE AND SPECIES RESPONSES TO EDGES IN LAUREL FOREST FRAGMENTED BY NARROW ROADS (TENERIFE, CANARY ISLANDS)

Juan D. Delgado*, Natalia Arroyo**, José R. Arévalo***,
José María Fernández-Palacios*

ABSTRACT

We examined interacting effects of habitat structure, topographic landscape, road edge and vehicle traffic (density and noise), on bird species composition, abundance and diversity in the laurel forest of Tenerife (Canaries). We examined multivariate habitat and landscape factors determining bird community composition and structure, and modality of specific responses by comparing road edge vs interior zones. Abundance of breeding birds in laurel forest showed slight to no increases in response to roads. Two specialized taxa, the palaeoendemic pigeon *Columba bollii* and *Regulus regulus*, revealed nearest negative reductions in abundance near roads. Higher noise levels, vegetation density, lower canopy closure and wood selective extraction characterized roadsides. Most passerines showed moderate affinity for forest edges and did not evidence decreases due to road proximity. The topographic landscape in these mountainous areas strongly interacted with road edge effects to determine bird community structure. Narrow road disturbances on the laurel forest was related to moderate increase in bird abundance and diversity near edges, but at the cost of losing presence of forest-demanding species playing important ecological roles.

KEYWORDS: *Columba bollii*, laurel forest, topographic landscape, bird modal responses, road impact.

RESPUESTA DE LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE AVES Y LAS ESPECIES DE BOSQUES DE LAURISILVA FRAGMENTADOS A LA TRANSICIÓN CON CARRETERAS ESTRECHAS

RESUMEN

Cuantificamos los efectos de la estructura del hábitat, la topografía, el efecto de borde viario y del tráfico de vehículos (intensidad de circulación y ruido) sobre la composición, abundancia y diversidad de aves en el bosque de laurisilva de Tenerife (Canarias). Modelizamos las respuestas de las aves comparando el borde con el interior forestal. La abundancia de aves nidificantes mostró una variación poco acusada en respuesta al efecto de borde, con dominancia de especies ampliamente tolerantes e incluso afines a estos ecotonos. Casi todos los paseriformes mostraron afinidad por los bordes viarios. Dos taxones especializados, la paloma paleoendémica *Columba bollii* y el pequeño paseriforme *Regulus regulus*, fueron menos abundantes en los bordes viarios. Los altos niveles de ruido, la mayor densidad de la vegetación, menor cobertura del dosel forestal y la extracción de madera fueron los principales factores de incidencia negativa sobre las palomas. El paisaje topográfico en estas áreas montañosas interactuó con esos efectos de borde e influyó en la estructura de la comunidad de aves. Las alteraciones del hábitat están relacionadas con un aumento de la abundancia y diversidad de la mayoría de especies orníticas en los márgenes, mientras que otros taxones importantes son menos frecuentes.

PALABRAS CLAVE: *Columba bollii*, laurisilva, paisaje topográfico, respuesta modal de las aves, impacto de las carreteras.

DOI: <https://doi.org/10.25145/j.SI.2021.04.06>

REVISTA SCIENTIA INSULARUM, 4; diciembre 2021, pp. 93-124; ISSN: e-2659-6644



INTRODUCTION

Birds in road-fragmented forests face impacts from area reduction and ecosystem division, especially near urban, heavily disturbed areas (Yahner 1988, Bierregaard and Lovejoy 1989, Reijnen *et al.* 1995, Blair 1996, Canaday 1997). Changes in forest structure, microclimate and plant species composition may lead to population losses that may be critical for vulnerable, forest-dependent and endemic species, especially for those taxa relying on foraging and nesting places affected by habitat transformation (Bierregaard and Lovejoy 1989, Santos *et al.* 1998, Rolstad 1991, Maas *et al.* 2009).

Roads induce additional fragmentation by facilitating human access to formerly remote areas, producing changes in territorial uses, facilitating dispersal and transport of alien species, and by subsequent division of already separated remnants (Forman *et al.* 2002a, Donaldson and Bennet 2004, Coffin 2007, Fahrig and Rytwinski 2009, van der Ree *et al.* 2015). Bird species composition, abundance and diversity can be affected by roads in various ways, and these alterations may propagate large distances toward the preserved forest interior (Canaday 1997, Ortega and Capen 1999, Forman and Deblinger 2000, Forman *et al.* 2002a, b). Ecological gradients may favor edge-prone or habitat-generalist species whereas negatively impacting edge-avoiders or habitat-interior taxa (Lindell *et al.* 2007). Bird species richness decreases near highways and this effect propagates several kilometers into surrounding habitat (Brotons and Herrando 2001). Narrow forest roads can cause significant reductions in richness of area-sensitive bird species (or edge-avoiding taxa) (Laurance 2004, Laurance *et al.* 2004, Rich *et al.* 1994, Arévalo and Newhard 2011).

Road edges also induce high bird population densities, especially if birds are favored by habitat supplementation at these ecotones (Havlin 1987, Meunier *et al.* 1999, D'Amico *et al.* 2013). Habitat quality in road-fragmented forests determines bird density and use of space for nesting and feeding (Reijnen and Foppen 1994, Willson *et al.* 1994, Kociolek *et al.* 2011). Šálek *et al.* (2010) found that bird richness decreased from forest edges, to low traffic road edges, to forest interior in central Europe. Forest road margins provide complementary resources that are unavailable at forest interior (Yahner 1988). However, this habitat use may involve other risks. For example, Holm and Laursen (2011) found that Great tit *Parus major* broods

* Área de Ecología, Dept. Sistemas Físicos, Químicos y Naturales, Universidad Pablo de Olavide, E-41013, Ctra. de Utrera Km. 1, Sevilla, Spain. *E-mail:* jddelgar@upo.es.

** Department of Applied Economics, Universidad de La Laguna, Tenerife, Canary Islands, Spain.

*** Department of Botany, Ecology and Vegetal Physiology, Universidad de La Laguna, Tenerife, Canary Islands, Spain.

• Island Ecology and Biogeography Research Group, Inst. Universitario de Enfermedades Tropicales y Salud Pública de Canarias (IUNETSPC), Universidad de La Laguna, Tenerife, Canary Islands, Spain.

suffered greater mortality in hedgerows near roads with dense and high-speed traffic than in others of lower intensity or without any traffic.

So far, road impacts on birds have been studied mostly in continental areas of the Northern hemisphere. Road disturbances to oceanic island birds are much less studied (Delgado *et al.* 2008). A particularly poorly studied aspect is the roadkill incidence from traffic on animal populations on oceanic islands, particularly on birds and mammals (Tejera *et al.* 2018). For instance, bird roadkill in the Lanzarote Biosphere Reserve has been found to be high even under relatively low traffic intensity (Tejera *et al.* 2018). Fragmentation processes other than roads are also known to induce severe declines in island bird species (Castelleta *et al.* 2005, García-del-Rey *et al.* 2013).

Roads have increased in area and extended their effects in spatially-limited island ecosystems over the last few decades. However, their effects on oceanic island biotas are still poorly known. Most bird extinctions have been reported from oceanic islands (Steadman 2006). The role of human transport corridors in this demise is not well understood for oceanic islands. Other causes of threatening, like hunting or alien predators may interact with a developed road net to augment impact on native avifaunas on islands (Whittaker and Fernández-Palacios 2007, García-Carrasco *et al.* 2020). Ecological impacts of roads traversing orographically complex landscapes such as mountain forests on islands are scarcely studied (Gucinski *et al.* 2001). On oceanic islands and mainland mountain habitats, orography may greatly determine impacts of road fragmentation and ecological responses of birds (McGarigal and McComb 1995, Miller *et al.* 1996).

The Canarian laurel forest (or laurisilva) is a Tertiary-relict, subtropical ecosystem, which harbors exclusive bird taxa, partly due to insular conditions, as well as Palearctic elements (Báez 1992, Martín and Lorenzo 2001). These island bird assemblages are relatively poor in species diversity, forming simple communities if compared to nearest continental grounds (Iberia, North Africa). However, the laurisilva shelters interesting populations of palaeoendemic frugivore pigeons and several subspecific endemic passerines, internationally relevant, deserving efforts in basic and applied research, and which interact with the landscape structure and impacts derived from roads traversing these forests.

Apart from birds, diverse road edge effects on other biotic and abiotic aspects of the laurisilva, conferring forest interior-edge contrast which in turn may interact and affect birds have been already reported (Delgado *et al.* 2001, 2007a,b, 2013a,b). Furthermore, in a previous study comparing bird communities near road edges and at forest interior, we found a weak dependence of bird abundance on road proximity (Delgado *et al.* 2008). Road edge effects on birds may be obscured by or interact with other concurrent habitat factors such as landscape configuration and vegetation structure. Hence, there is a need to disentangle those factors likely explaining the observed pattern of bird species abundance in this road-fragmentation context. We thus performed a multifactorial approach to bird species responses to roads as linear elements integrated in the forest landscape, considering both vegetation structure and diversity and landscape type.

We aimed to answer the following questions: Does road proximity affect breeding bird community structure, i.e. in terms of abundance, species composition,



diversity, and species-specific abundance responses? We compared forest structure (habitat types and vegetation) between road edges and forest interior to assess how the bird community responds to such variation. We aimed to classify bird species regarding their responses to forest structure and road proximity. Finally, distance between natural areas and the suburban zone determines human accessibility by car, and the intensity of direct and indirect road disturbances (traffic, noise, human presence) reaching remote patches. Hence, we also aimed to assess the extent of impact on the bird species abundances along a gradient of motorized traffic and noise.

MATERIAL AND METHODS

STUDY AREA

Here we realized bird censuses along asphalt roads and at forest interior of the laurisilva in the Anaga mountains, the largest laurisilva remnants on NE Tenerife, Canaries (28-29°N, 16-17°W) (fig. 1, table 1). We performed censuses in both mature laurisilva (mainly formed by *Laurus novocanariensis*, *Morella faya*, *Ilex canariensis*, *Erica arborea*, *Persea indica*, *Prunus lusitanica* and *Apollonias barbujana*) and *Erica-Morella* formations (tree-heath-wax-myrtle thicket) (del Arco *et al.* 2010). These forests are traversed by a narrow, two-lane asphalt road mostly running along the ridge and steep ravine slopes of the massif dorsal, connecting sparse settlements by a set of minor secondary roads (fig. 1, table 1). We divided the census zones following the gradient of increasing distance from the periurban area (W of the study forest, Las Mercedes), toward the easternmost sector of Anaga (table 1). Due to road width, high frequency of curves and asphalt surface conservation and remoteness, the motorized traffic losses intensity, and human disturbance decreases along the road from W to E. General features of structure, composition and diversity of the study forests have been exposed in detail elsewhere (Delgado *et al.* 2008, Delgado 2009, Fernández-Palacios 2009).

To assess the magnitude of the gradient in traffic density between suburban and remote areas, we noted number of vehicles per hour, at every sampling point along bird count transects (table 1). We also used official traffic density data (Mean Daily Intensity, MDI; Cabildo de Tenerife 2001). To obtain a general view of motorized traffic in the study area, we used data from 5 gauging measuring stations to check for MDIs for years 2002 (that of this study), 2008, 2013 and 2017 (last year with available traffic data) (Cabildo de Tenerife, 2018). MDIs averaged 1311.3 vehicles/day (708.23, SD) for the whole period; no significant differences in traffic intensity were found between years by means of a chi-square test ($\chi^2_3 = 1.544$, $p > 0.05$).

BIRD COUNTS

We performed bird counts between april-june, 2002, encompassing the breeding season for most species (Martín and Lorenzo 2001). Censuses started early in the morning (07:00-08:00 am) and lasted for 3-4 hours depending on weather.



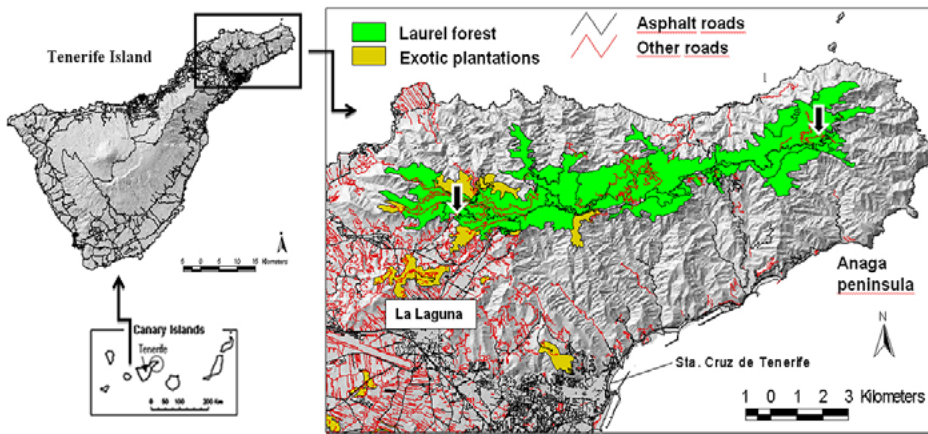


Figure 1. Map of the study area in eastern Tenerife (Canary Islands) showing the road-remoteness gradient along the Anaga peninsula. The black arrows represent the extremes of the gradient along the road transect (enclosed within the laurel forest tract longitudinally arranged along the peninsula) between the periurban area near La Laguna city (West) and the farthest road end (East). The concentrations of urban and periurban areas and vial infrastructure are depicted by the line pattern (asphalt and other roads).

We perform census only in absence of windy or rainy weather and relatively calm weather conditions.

We used linear transects which were subdivided into replicates with a fixed band of 50 m width (Bibby *et al.* 2000). Each complete transect was replicated three times, yielding a total of 36 count sessions distributed in 12 major transect units (table1), changing the order of transects between census days. We distributed transects and transect length between road edges and forest interior as homogeneously as possible according to area and topography limitations of this forest ecosystem. Forest interior was defined as areas distant ≥ 100 m from any transport or urban infrastructure, human-made clearings or forest-shrubland ecotones. We chose this distance because of the frequency and density with which in these forests there appear paths and dust tracks interrupting transects longer than such distance. We aimed to avoid influence of proximity of such linear gaps to our focal linear infrastructures. Many studies have shown that road influence reaches far into the traversed habitats (review in Forman *et al.* 2002). However, in our study area there were a higher chance of intersection with other interposed linear structures such as firebreaks, paths and roads, and other forest edges within the first 100 m from our focal road (Delgado *et al.* 2007, 2008). Hence, forest interior was defined as areas distant ≥ 100 m from any transport or urban infrastructure, human-made clearings or forest-shrubland ecotones.

We subdivided each transect in 100×50 m (0.5 ha) subunits to take bird data and traffic noise. The overall census effort was 72 and 113 sampling subunits along road edges and interior forest respectively (table 1). Different sampling size



TABLE 1. DESCRIPTIVE FEATURES OF ROAD TRANSECTS

SITE CODE	SITE NAME	TRANSECT LENGTH (KM)	N.º OF 0,5 HA CENSUS SUBUNITS	ROAD EDGE/ FOREST INTERIOR	AVERAGE DISTANCE TO NEAREST URBAN/ SUBURBAN NUCLEI (KM)	ALTITUDINAL RANGE (M A.S.L.)	AVERAGE ROAD WIDTH (M)	AVERAGE TRAFFIC DENSITY (N.º VEHICLES/H ± 1 ET
1	Las Mercedes-1	1.5	15	Edge	0.25	660-770	9.1	106.1 ± 46.5
2A	Las Mercedes-2	1.1	11	Edge	0.5	810-855	7.5	96.5 ± 45.1
2B	Cruz del Carmen	0.6	6	Edge	0.9	880-920	8.2	133.3 ± 78.9
7	Las Yedras	1	10	Interior	1	885-835	-	-
9	Pedro Álvarez-Cruz del Carmen	1.2	12	Interior	1	700-690	-	-
6	Las Mercedes-3 (El Moquinal road)	2.5	25	Edge	1.2	800-820	11.3	18.4 ± 9.5
3	Aguirre-1	1.5	15	Interior	2	770-890	-	-
8	Las Quebradas-Pedro Álvarez	2	20	Edge	2	780-700	7.1	14.1 ± 7.5
11	Aguirre-2	1.5	15	Interior	2	750-650	-	-
10	Pijaral-Ensellada	2.1	21	Edge	8	760-785	7.4	20 ± 20.9
4	Ensellada-Pista de C. Tejo	1.5	15	Edge	9	785-810	5.4	7.3 ± 3.5
5	Chinobre-Anambro	2	20	Interior	9	810-900	-	-
Totals		18.5	185 (92.5 ha)	Interior 7.2 km Edge 11.3 km		650-920	8	51.2 ± 27.4

¹ Asphalt right-of-way plus roadsides, ditches and surfaces accessible by vehicles.

for forest edge and interior is due to limitations of accessibility and on-road safety in abrupt terrain. We also established these census subunits to facilitate collection of sound, habitat and vegetation data in order to relate these attributes with bird variables (see below).

NOISE AND TRAFFIC DENSITY

Noise recording was performed by a person walking ca. 10-20 m behind the bird observer (J.D. Delgado), along with bird census from 07:00-08:00 h and during 3-4 hours. Noise level samples were taken along roads and at forest interior. Roads were walked along the asphalt edge; interior forest was subdivided in 100-m long transect subunits running further than 100 m from the edge. At the start and the end of each subunit, we took three consecutive 1-min noise samples (3 minutes per sampling point) (Harris 1998). We recorded noise with a handheld YF-22, Type 2 sound level meter. Measures were taken within the frequency range 31.5Hz-8 KHz. Bird vocalizations are mostly produced within the 2-4 KHz range (Dooling and Popper 2007, Wright *et al.* 2010). This means that any non-wanted sound within this frequency will have the highest probability to mask bird sounds and affect song perception through changes in the sound environment of birds. Noise intensity was adjusted to the range 20-130 decibels (dB(A)), weighed logarithmic measure A, or A-weighting (Harris 1998). We used this procedure because the A-weighting mode for decibels is the most commonly used method in bird studies. A-weighting is useful to estimate overall sound pressure in a mode which maximizes similarity with bird hearing range, taking into account that there also differences between bird species and habitat structure (Dooling and Popper 2007, Wright *et al.* 2010). Resolution was 0.1 dB(A) and precision ± 1.5 dB(A). The sound level meter was used in Lmax-Lmin mode held at ~ 1.3 m above ground (probe directed to the opposite edge; the same road edge was always sampled). Minimum, maximum and average values were obtained for each 1-min sample and 3 min overall. As a noise level indicator we used a sound pressure level or *energy equivalent level* (*Leq*; Harris 1998). For a measurement period of 1 min, *Leq* expresses a continuous-value signal having the same total energy than the single sound recordings. In other words, it represents, for birds being affected by traffic noise, the level or pressure of noise which equals the energy average of sequential individual measurements taken over a sampling period. The following equation (Harris 1998) was computed:

$$Leq = 10 \log_{10} [1/T \sum t_i \cdot 10^{Li/10}] \text{ [dB(A)]}$$

where

T = recording time during which the noise level is: $Li \pm 2$ [dB(A)]

Li = single sound record (i) [dB(A)]

t_i = time duration of each single sound record



TABLE 2. DESCRIPTIVE LANDSCAPE AND HABITAT STRUCTURE VARIABLES

VARIABLE	CODE	DETAILS
<i>Road and other landscape attributes</i>		
1) Total width (m)	RW	Asphalt surfaces + accessible roadsides (with graduated tape)
2) Verge (side) width (m)	SW	On both sides of the asphalt surface
3) Average slope (°)	Slope	With hand clinometer
4) Topographic category (ridge, slope, valley)	Topo	
<i>Vegetation and substrate attributes¹</i>		
Vegetation		
5) Tree canopy cover (%) ²	CCover	With spherical forest densiometer (Lemmon, 1957).
6) Average canopy height (m)	CHeight	
7) Understory shrub cover (%)	ShrubCov	
8) Average shrub height (m)	ShrubHe	
9) Herb/grass cover (%)	GrassCov	
10) Stem (trunk) density (diameter classes ³ , in cm): <5; 5-10; 10-20; 20-30; >30	T5, T10, T20, T30, Tm30	
11) N.° vertical vegetation strata ⁴	NStra	
12) N.° fleshy-fruit producing plant species	FruitSpp	
13) N.° shrub species	ShrubSpp	
14) N.° tree canopy species	TreeSpp	
15) N.° stumps of woody plant species (selective logging)	Stump	
Ground or substrate		
16) Litter cover (%)	LittCov	
17) Rocky cover (%)	RockCov	

¹ Variables taken within 10 m-radius circles; all visual counts and visual estimates unless otherwise indicated.

² Along road transects tree canopy cover was recorded directly above the corridor center and at 5 m from the road edge toward the forest.

³ Diameter at breast height (DBH).

⁴ Number of vegetation strata between ground level and canopy above the circle center.

HABITAT STRUCTURE ASSESSMENT

We surveyed habitat structure to analyze its correlations with bird community patterns along road edges and forest interior. Two habitat surveying points were set at the beginning and the end of each 100 m transect subunits (n = 370 points overall). Each point was a circle (radius: 10 m; 314.2 m² = 0.031 ha) within which habitat variables were estimated (table 2). The pooled area of the 2 points

(0.062 ha) covered -12 % of transect area (0.5 ha). We recorded general landscape features and local habitat variables to explore their influence on bird community structure: a) road width, and b) width of both road edges combined (since birds often use such edges for foraging), c) terrain slope, d) three topographic categories (ridge, slope or hillside, and valley bottom or ravine basin) to determine if topography affects other structural variables (Miller *et al.* 1996); e) eleven descriptors of structure and composition of vegetation, and two descriptors of ground substrate at the plot scale (table 2).

STATISTICAL ANALYSIS

We estimated differences between road edge and forest interior in composition, species richness, Shannon's diversity ($H' = -\sum p_i \ln p_i$; where p_i is the frequency of species i in relation to total number of individuals in a sample of n species), equitativity or evenness ($E = H'/H'_{\max}$, where $H'_{\max} = \ln S$), Simpson's dominance index ($D = 1/\sum p_i^2$), and bird density (n° birds/10 ha) (Magurran 2004). Between (edge vs. interior) and among (ridge, slope, valley) habitat categories in community descriptors were tested for significance by the Kruskal-Wallis and Mann-Whitney's U tests (Sokal and Rohlf 1995).

Associations between distance to suburban edge, traffic density and noise levels, and the parameters of the bird community were assessed by non-parametric correlation (Spearman's Rho, r_s). To test the relationship between our two problem variables, namely noise levels (independent variable) and bird abundances (dependent variable), partial correlation analysis was used as an additional way to control for the influence of road edge proximity, and distance to suburban edge. We aimed to ascertain that any potential bird-noise relationship were not due to their association with transect location regarding road edges, or transect proximity to urban areas. We thus fixed the effect of transect location (road edge vs. forest interior), and transect distance in km to the nearest urban or suburban nuclei. We performed these analyses in SPSS (SPSS 1999).

To explore the structure of the bird community, both species and subunits were ordinated by means of a detrended correspondence analysis (DCA, a unimodal, indirect gradient analysis; Hill and Gauch 1980, ter Braak and Smilauer 1998). A weighting factor was assigned to species depending on their relative abundance. By canonical correspondence analysis (CCA) we analyzed the species-habitat interactions within a context of road proximity (ter Braak and Smilauer 1998, Pearman 2002). Goodness-of-fit for variables exerting significant effects on bird abundance was assessed by Monte Carlo permutation tests with 500 randomizations. Previously to the ordination, we identified redundant environmental information by exploring the relationships within our variable pool through factor analysis (Principal Components Analysis, PCA, Gauch 1982). We followed the Kaiser-Meyer-Olkin adequacy test ($KMO \geq 7$), sphericity test ($p < 0.05$), selecting eigenvalues > 1 and Varimax rotation of the analytical solution.



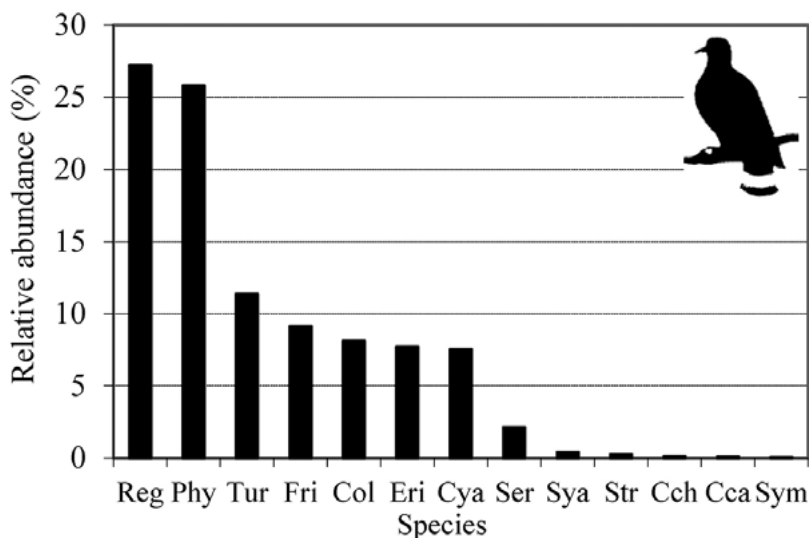


Figure 2. Composition and distribution of relative abundance of laurisilva birds in the breeding season (road and interior data combined). Species codes: Cca: *Carduelis carduelis*; Cch: *Carduelis chloris*; Col: *Columba bollii*; Eri: *Erithacus rubecula*; Fri: *Fringilla coelebs*; Cya: *Cyanistes teneriffae*; Phy: *Phylloscopus canariensis*; Reg: *Regulus regulus*; Ser: *Serinus canarius*; Str: *Streptopelia turtur*; Sya: *Sylvia atricapilla*; Sym: *Sylvia melanocephala*; Tur: *Turdus merula*.

The responses in population density to roads were analyzed for each species by locally weighted regression scatterplot smoothing (LOWESS, Cleveland *et al.* 1992). With this we aimed to explore the shape and strength of the association between bird species density and habitat structure. We thus adjusted the best available function to successive pairs of data, without assuming a linear relationship between dependent (bird density) and independent (habitat) variables. For DCA, CCA and LOWESS analysis we used CANOCO v. 4.5 (ter Braak and Smilauer 1998).

RESULTS

BIRD COMMUNITY COMPOSITION AND STRUCTURE

We recorded a total of 13 bird species, 11 passeriformes and 2 columbiformes (fig. 2). The community was dominated by two small passerines, *Regulus regulus* and *Phylloscopus canariensis*, which made ca. 53% of the bird assemblage (fig. 2, table 3). The other quantitatively important species were *Turdus merula*, *Fringilla coelebs*, *Columba bollii*, *Erithacus rubecula*, *Cyanistes teneriffae* and, in smaller numbers, *Serinus canaria*, *Sylvia atricapilla* and *Streptopelia turtur*.

TABLE 3. DENSITY (BIRDS/10 HA, MEAN \pm 1 STANDARD DEVIATION, SD), FOR THE THREE CENSUS REPLICATES COMBINED. SHOWN IS THE SPECIES FREQUENCY (N.º OF 0.5 HA SUBUNITS WITH A SPECIES PRESENCE N= 185 \times 3 = 555 SAMPLES) AND RELATIVE ABUNDANCE IN THE COMMUNITY (%)

SPECIES	DENSITY	FREQUENCY	%
<i>Regulus regulus</i>	29.9 \pm 23.79	374	27.21
<i>Phylloscopus canariensis</i>	28.4 \pm 21.89	391	25.80
<i>Turdus merula</i>	12.5 \pm 16.69	223	11.37
<i>Fringilla coelebs</i>	10 \pm 17.47	161	9.13
<i>Columba bollii</i>	8.93 \pm 19.26	132	8.12
<i>Erethacus rubecula</i>	8.49 \pm 12.46	181	7.72
<i>Cyanistes teneriffae</i>	8.29 \pm 14.39	152	7.54
<i>Serinus canarius</i>	2.34 \pm 9.01	38	2.13
<i>Sylvia atricapilla</i>	0.44 \pm 2.93	11	0.40
<i>Streptopelia turtur</i>	0.28 \pm 2.66	6	0.25
<i>Chloris chloris</i> *	0.16 \pm 2.18	3	0.14
<i>Carduelis carduelis</i> *	0.12 \pm 1.54	3	0.11
<i>Sylvia melanocephala</i>	0.08 \pm 1.259	2	0.07

Chloris chloris, *Carduelis carduelis* and *Sylvia melanocephala* represented only 0.32% of the assemblage, and were present at only few local spots of secondary growth or bushy marginal patches. *Chloris* and *Carduelis* were detected only at the road edge nearby the suburban forest limit at transect #1 (table 3).

COMMUNITY AND SPECIES LEVEL RESPONSES TO ROAD PROXIMITY AND ROAD ACTIVITY

Structure and composition of the laurisilva bird community were not significantly different between road edges and forest interior (fig. 3, table 4). There were slightly higher richness, diversity, equitativity, overall population density and single species densities near road margins. General bird abundances were slightly higher along road edges, except for both *Columba* species. Two passerines (*Fringilla* and *Phylloscopus*) were significantly more abundant along road edges than at forest interior, whereas the endemic pigeon *Columba* was significantly more abundant at forest interior (table 5).

Traffic density varied between 175 and 3199 vehicles/day between the eastern (most remote) and the western suburban ends of the gradient (fig. 4). Noise levels were neatly higher along road edges [Leq = 43.3 \pm 7.9 dB(A); maximum = 96.2 dB(A)] than at forest interior [Leq = 36.7 \pm 4.8 dB(A); maximum = 69.7 dB(A)] (U = 13.049, p<0.001) (fig. 5).



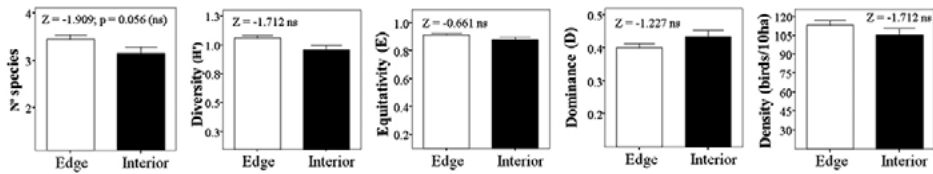


Figure 3. Comparison of parameters of bird community structure between road edge and forest interior (mean + 1 SE) and Mann-Whitney's tests; ns = not significant.

TABLE 4. DESCRIPTORS OF THE BIRD COMMUNITY OF THE TENERIFE LAUREL FOREST FOR EACH TRANSECT (SHOWN ARE MEAN \pm 1 STANDARD DEVIATION, DT), COMBINED OVER THE 3 REPLICATE TRANSECTS; TRANSECT CODES AS IN TABLE 1)

TRANSECT	HABITAT	S, SPECIES NUMBER	SHANNON'S H'	SHANNON'S E	SIMPSON'S D	DENSITY (BIRDS/10 HA)
1	Road edge	4 \pm 2	1.25 \pm 0.5	0.41 \pm 0.02	0.33 \pm 0.18	134 \pm 72
2A	Road edge	4 \pm 2	1.10 \pm 0.4	0.40 \pm 0.02	0.38 \pm 0.14	134 \pm 65
2B	Road edge	3 \pm 1	1 \pm 0.32	0.42 \pm 0.02	0.40 \pm 0.11	104 \pm 45
3	Interior	5 \pm 1	1.43 \pm 0.32	0.41 \pm 0.01	0.27 \pm 0.09	173 \pm 71
4	Road edge	3 \pm 2	0.95 \pm 0.54	0.40 \pm 0.03	0.46 \pm 0.25	112 \pm 78
5	Interior	2 \pm 2	0.63 \pm 0.54	0.41 \pm 0.03	0.55 \pm 0.27	69 \pm 60
6	Road edge	3 \pm 1	1.03 \pm 0.47	0.41 \pm 0.02	0.41 \pm 0.21	107 \pm 57
7	Interior	3 \pm 2	0.88 \pm 0.49	0.42 \pm 0.02	0.46 \pm 0.22	93 \pm 67
8A	Road edge	4 \pm 2	1.15 \pm 0.47	0.41 \pm 0.02	0.35 \pm 0.17	110 \pm 53
8B	Road edge	4 \pm 1	1.32 \pm 0.41	0.41 \pm 0.02	0.31 \pm 0.17	143 \pm 65
9	Interior	3 \pm 2	0.93 \pm 0.52	0.40 \pm 0.04	0.47 \pm 0.25	105 \pm 57
10	Road edge	2 \pm 2	0.72 \pm 0.59	0.42 \pm 0.01	0.53 \pm 0.29	70 \pm 57
11	Interior	3 \pm 1	1.02 \pm 0.52	0.43 \pm 0.01	0.38 \pm 0.21	72 \pm 45
Total		3 \pm 2	1.02 \pm 0.53	0.41 \pm 0.02	0.41 \pm 0.23	110 \pm 69

Minimum and maximum noise levels were significantly higher along roads than at forest interior (Minimum levels: $U = 5.079$, $p < 0.001$; maximum levels: $U = 13.406$, $p < 0.001$). This was largely determined by peak noise recordings along roads (fig. 5). Apart from higher “baseline” noise levels, traffic noise generated a more variable and unpredictable sound environment near road edges than at forest interior (fig. 5).

We did not detect a significant association between maximum noise level (as a proxy for maximum negative impact on birds) and bird density or richness along road edges (table 6). Only 3 species showed a significant negative association

TABLE 5. DIFFERENCES (MANN-WHITNEY'S) IN MEAN DENSITY BETWEEN ROAD EDGE AND INTERIOR FOREST FOR THE MOST FREQUENT BIRD SPECIES IN LAURISILVA. THE NUMBER (N) OF 0.5 HA CENSUS SUBUNITS (3 REPLICATES INCLUDED) IS SHOWN; NS = NOT SIGNIFICANT

SPECIES	ROAD EDGE (N = 339)	INTERIOR (N = 216)	U
<i>Regulus regulus</i>	1.54 ± 1.2	1.42 ± 1.2	1.29 ns
<i>Phylloscopus canariensis</i>	1.5 ± 1.0	1.28 ± 1.2	2.44 *
<i>Turdus merula</i>	0.65 ± 0.9	0.58 ± 0.8	0.89 ns
<i>Fringilla coelebs</i>	0.59 ± 1	0.35 ± 0.6	2.50 *
<i>Erithacus rubecula</i>	0.44 ± 0.6	0.40 ± 0.7	1.25 ns
<i>Cyanistes teneriffae</i>	0.42 ± 0.7	0.41 ± 0.7	0.49 ns
<i>Columba bollii</i>	0.3 ± 0.8	0.7 ± 1.2	4.90 **
<i>Serinus canarius</i>	0.14 ± 0.5	0.07 ± 0.3	1.45 ns
<i>Streptopelia turtur</i>	0.02 ± 0.2	-	1.88 ns

* p<0.05; ** p<0.001

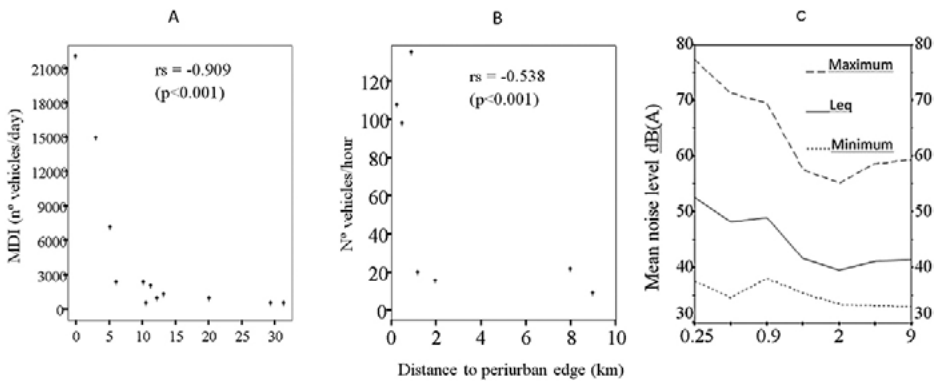


Figure 4. Effect of distance of bird road transects to the periurban zone on traffic density and noise level. A, MDI: Mean Daily Intensity (vehicles/day) (Cabildo de Tenerife 2001). Distance measured as kilometers of “driving” distance on the road, to obtain a measure of accessibility to cars and humans; B, hourly traffic intensity; C, noise level recorded during bird censuses (distance measured in straight line on a map). Shown are Spearman correlations and p values.

with maximum noise levels (table 6). Population density of *Columba* was negatively associated with noise level. On the other hand, densities of *Serinus* and *Cyanistes* showed weak positive associations with noise levels. Vehicle traffic density, measured both as n.º vehicles/h (from our transects) and official MDI data (Cabildo de Tenerife, 2001) was significantly higher near the suburban area and followed a decreasing gradient toward the eastern end of Anaga (table 1, fig. 4).



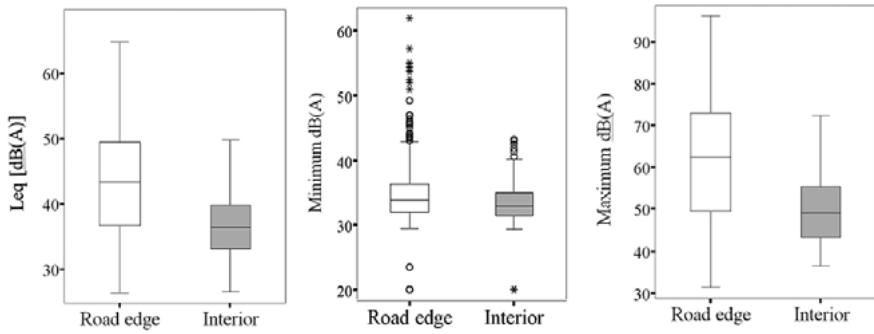


Figure 5. Variation in levels of traffic noise between road edge and laurel forest interior. Diagrams show median (horizontal line), quartiles, standard error, extreme values (o) and atypical values (*).

TABLE 6. SPEARMAN (r_s) AND PARTIAL CORRELATIONS (C_p , EDGE VS INTERIOR) BETWEEN THE MAXIMUM NOISE LEVEL [DB(A)], TRAFFIC DENSITY (N.° VEHICLES/H), DISTANCE TO THE MAIN URBAN AREA (KM) AND DENSITY OF THE MOST FREQUENT LAUREL FOREST BIRD SPECIES. NOISE-ABUNDANCE CORRELATIONS WERE ONLY CALCULATED FOR BIRDS ALONG FOREST ROAD EDGES

SPECIES	r_s (VEHICLES/H)	r_s DISTANCE TO URBAN AREA (KM)	C_p DISTANCE TO URBAN AREA (KM)	r_s dB(A)
<i>Regulus regulus</i>	-0.025 ns	0.372*	0.342 ns ²	0.037 ns
<i>Phylloscopus canariensis</i>	0.078 ns	0.018 ns	-0.222 ns	0.105 ns
<i>Turdus merula</i>	-0.034 ns	0.039 ns	-0.150 ns	0.148 ns
<i>Fringilla coelebs</i>	0.209 ns	0.023 ns	-0.075 ns	0.086 ns
<i>Erithacus rubecula</i>	-0.115 ns	0.310 ns	-0.114 ns	-0.139 ns
<i>Cyanistes teneriffae</i>	0.038 ns	-0.020 ns	-0.132 ns	0.294**
<i>Columba bollii</i>	-0.730***	0.604***	0.326 ns ¹	-0.278**
<i>Serinus canarius</i>	0.137 ns	-0.294 ns	-0.306 ns	0.272**
Overall population density (birds/10 ha)	0.156 ns	-0.280 ns	-0.382*	0.062 ns
Richness (n° of species)	0.065 ns	-0.238 ns	-0.433*	0.102 ns
Shannon's diversity (H')	0.168 ns	-0.269 ns	-0.470**	0.023 ns
Shannon's equitativity (E)	0.194 ns	-0.384*	-0.552***	-0.036 ns
Simpson's dominance (D)	-0.152 ns	0.302 ns	0.478**	-0.042 ns

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$; ns: not significant; ¹ $p = 0.06$; ² $p = 0.05$.

The noise level showed a significant but weak negative correlation with distance to the suburban area (maximum dB(A): $r_s = -0.240$, $p < 0.001$; minimum

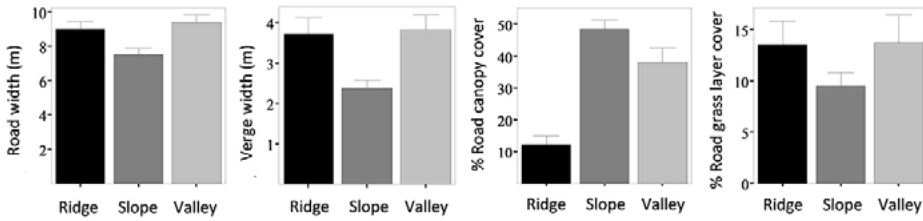


Figure 6. Variation in road width (total and road edges only) and vegetation cover along a topographic gradient in laurisilva.

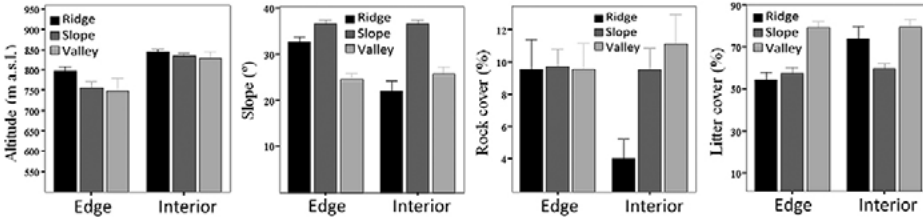


Figure 7. Comparison of variation in altitudinal location, slope and substrate features along a topographic gradient in laurisilva roads and interior areas.

dB(A): -0.170 , $p < 0.001$; Leq : -0.222 , $p < 0.001$). Between gradient extremes, the difference in maximum sound pressure was 17 dB(A), whereas basal sound pressure was only 4 dB(A) and Leq increased in 11dB(A) between the suburban road and remote forest areas (fig. 4).

Population density of the pigeon *Columba* decreased near the suburban edge and showed a strong negative response to traffic density (table 6). Density of *Regulus* also decreased near the suburban edge, although it showed no significant response to noise levels (table 6). On the other hand, densities of *Cyanistes* and *Serinus* were positively correlated with noise levels (table 6). Densities of the remaining species were not significantly related with traffic density or noise levels (table 6).

After controlling for situation (road edge vs. interior) by partial correlation, population density of all species combined increased significantly near the suburban edge. Finally, community richness, diversity and equitativity showed a significant increase toward the suburban edge (table 6).

HABITAT HETEROGENEITY, TOPOGRAPHY AND ROAD PROXIMITY

The studied sites encompassed a relatively narrow altitudinal range (~ 100 m) within the Anaga laurisilva, and we considered that the altitude effect on bird community composition was negligible at the ecosystem scale (fig. 6). Mean slope was similar for hillsides and valleys in both edge and interior (fig. 7). Roads and

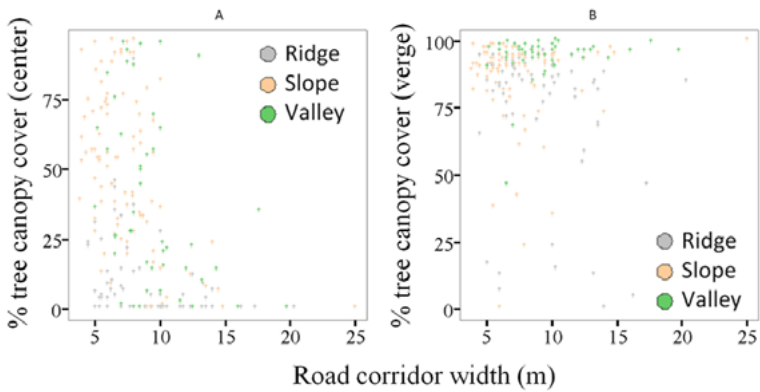


Figure 8. Effect of road width (asphalt lanes + open verges) on canopy cover [at the center of the road (A) and at 5 m from edge (B)] controlling for topography. Partial correlations: (A) $r = -0.456$, $p < 0.001$; (B) $r = -0.095$, $p = 0.183$.

road edges were wider in valleys and ridges, and narrower in hillsides (fig. 6, overall mean road width: 8.4 ± 3.3 m).

Grass cover within the road corridor was directly correlated with verge width. Ridges and valleys showed a denser grass layer than slopes (fig. 6). Rock cover increased significantly from ridges to hillsides to valleys, but only at forest interior (fig. 7). Litter cover was lower along ridge road edges than in other situations, but it did not differ between slopes and valleys nor between edge and interior (fig. 7). Tree cover over the road was denser on slopes (~45-50%) and valleys (~40%) than on ridges (~10%) (fig. 6). Tree canopy cover over the road center, and road width, were negatively correlated (fig. 8).

With only a few exceptions, the structure and floristic composition followed similar patterns of variation with topography when comparing edge and interior (fig. 9). Canopy height, cover, tree species richness, number of fleshy-fruited plant species, number of vertical vegetation strata, and number of trees with DBH > 10 cm increased from ridge to slope to valley, regardless of road proximity (fig. 9). Conversely, shrub cover and richness, stump density, and number of trees with DBH ≤ 10 cm decreased from ridge to slope to valley, and mostly regardless of road vicinity. Ridge habitats were an exception because shrub richness and cover, grass cover and density of trees with DBH < 10 cm were higher at forest interior than along road edges. Stump density (an indicator of intensity of selective wood extraction) was always larger near road edges than at forest interior.

A great heterogeneity was observed in bird abundance regarding the topographic pattern in interaction with road proximity (fig. 10). Abundance of 6 of the 8 most frequent species did not vary among topographic categories. *Columba* was more abundant in valley bottoms than on slopes or ridges, and in forest interior than at the forest edge. *Phylloscopus* was more abundant on hillsides

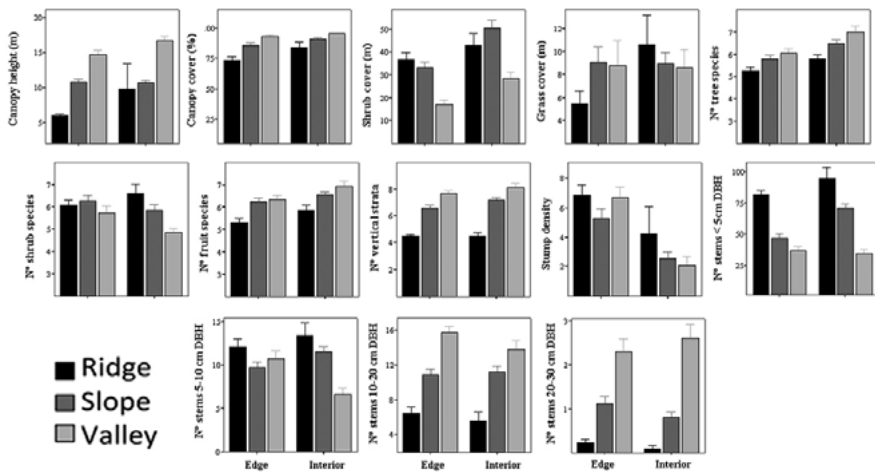


Figure 9. Variation in vegetation structure and floristic composition along the topographic gradient in laurisilva roads and interior areas.

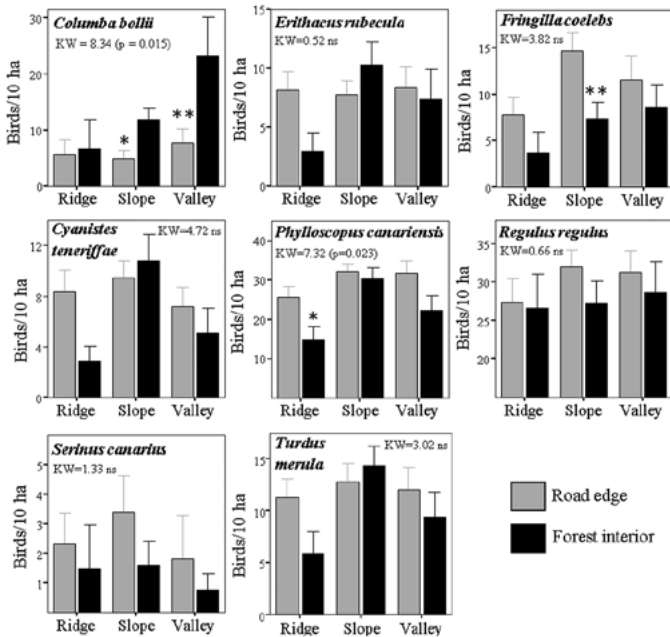


Figure 10. Variation in bird population density along the topographic gradient in laurisilva roads and interior. For each species: Kruskal-Wallis chi-square tests and p values are shown; ns = not significant ($p > 0.05$); significant differences between road edge and interior for each topographic category (Mann-Whitney's U, * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$); the remaining edge-interior differences were not significant.



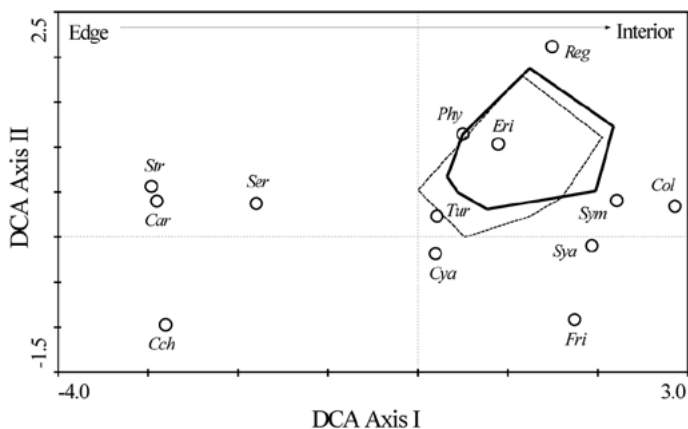


Figure 11. Detrended Correspondence Analysis (DCA) of the laurisilva bird community. Plot of species in the ordination space defined by the 2 first axes. Polygons comprise the sample space of road edges (dotted line) and interior (black line). Axis units are mean typical deviations (DT) of species turnover. Species codes as in fig. 2.

and valley bottoms than along ridges, where it was more abundant along road edges. *Fringilla* was more abundant at the edge and did not exhibit variation regarding topography. The remaining species presented higher population densities along road edges excepting *Erithacus*, *Cyanistes* and *Turdus*, which were more abundant at the interior of hillside forests.

VEGETATION GRADIENTS AND MULTIVARIATE ASSOCIATIONS

Forest edge and interior showed a high degree of overlapping in terms of bird species composition and abundance (fig. 11). The two first DCA axis described 40% of variance in the distribution of bird species, with the first axis indicating the most intense gradient (Axis I: -26%, Axis II: -14%; table 7, fig. 11). The small spatial segregation of samples between edge and interior is explained by the scarce separation of dominant species along the first axis (compare abundances in tables 3 and 5). Habitat generalists like *Phylloscopus*, *Cyanistes*, *Erithacus*, and *Turdus* had an intermediate position along the gradient. The first ordination axis sorted the edge-related species (*Chloris*, *Carduelis*, *Serinus* and *Streptopelia*). Both *Sylvia* species scored high mainly in marginal habitats. *Columba* exhibited a higher dependence of forest patches far from roads, as suggested by its high scoring on the first axis.

Direct gradient analysis (CCA) accounted for a significant contrast in habitat features between edge and interior. First and second axis explained 41.3 and 17% of the variance in the relationship birds-habitat (table 7, fig. 12). Axis I showed significant positive correlations with canopy tree species richness, canopy cover



TABLE 7. RESULTS OF DCA AND CCA ON BIRD ABUNDANCE AND 13 RELEVANT FEATURES OF HABITAT STRUCTURE. VARIABLE CODES AS IN TABLE 2. ONLY SIGNIFICANT CORRELATIONS ARE SHOWN FOR EACH AXIS, SORTED BY MAGNITUDE

DCA (SPECIES)	Axis I	Axis II
Eigenvalues	0.182	0.1
% cumulative variance	25.8	40
Gradient length	2.173	1.875
CCA (SPECIES-HABITAT RELATIONSHIPS)		
Eigenvalues	0.029	0.012
% cumulative variance	41.3	58.3
Species-habitat correlations	0.490	0.391
Habitat variables-axis correlations		
TreeSpp	-0.639	
CCover	-0.629	
CHeight	-0.465	
T20	-0.416	
GrassCov	0.405	
T10	-0.366	
ShrubCov	0.340	
Slope	0.328	
T30	-0.163	
ShrubHe		-0.593
T5		0.540
Stump		0.361
NStra		-0.344

($R^2 > 0.6$), height, density of stems ≤ 20 cm DBH and grass cover ($R^2 > 0.4$) (table 7). The density of stems ≤ 10 cm and > 30 cm DBH, average terrain slope and shrub cover had a weak significant influence (axis I) on bird abundance ($R^2 < 0.4$) (fig. 12). Axis II had higher scores in variables describing marginal forest conditions (taller shrub patches, higher density of stems < 5 cm DBH [$R^2 > 0.5$], diversity of vegetation layers and higher disturbance due to selective wood extraction of mainly stems < 5 cm DBH [$R^2 \sim 0.3-0.4$]). These factors were related to more dense vegetation next to road edges, where bird density was slightly higher, contrasting with interior mature stages largely preserved from human disturbance.



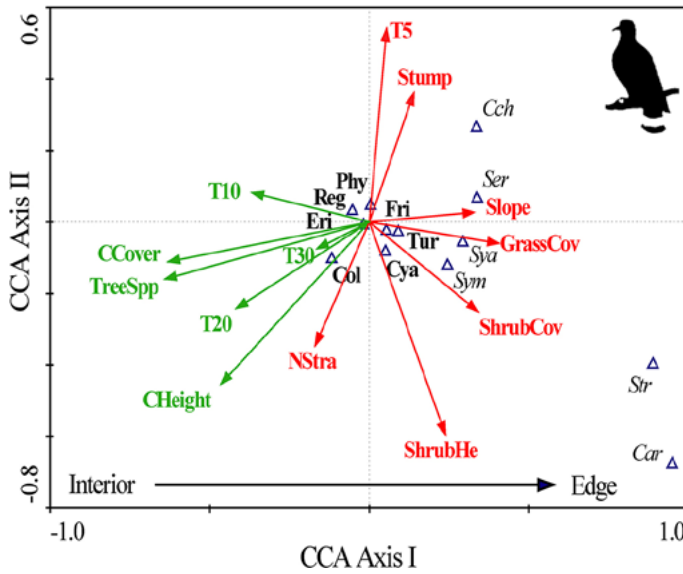


Figure 12. Canonical Correspondence Analysis (CCA) of the bird-habitat relationships.

Biplot of species/variables in the ordination space defined by the first 2 axis (table 7).

Arrows: direction of the most intense environmental change in the focal variable; its length is directly related to the importance in community structuring; its direction shows its degree of association to the respective axis; angles between arrows indicate correlation between variables (the smaller angle, the stronger correlation); the position of species regarding variables suggests habitat preferences. Species and variable codes as in fig. 2 and table 2. The following variables were excluded to avoid redundancy based on a previous PCA: RockCov, LittCov, Tm30, FruitSp, ShrubSp. The positive section of Axis I scored high in variables related to marginal habitats and secondary forest (red), which were in general more densely vegetated. The negative section of Axis I scored high in variables indicating more mature forest (green). Note the aggregation of dominant bird species (bold) near the axes coordinate origin. The variables showing a stronger correlation with Axis I were CHeight, TreeSp, CCover and T20 whereas ShrubHe, T5, Stump and NStra were related more strongly with Axis II (table 7).

MODALITY OF BIRD RESPONSES TO ROAD PROXIMITY AND HABITAT CONFIGURATION

The responses (Lowess regression curves) of species density to habitat gradients were very heterogeneous (fig. 13). *Erithacus* and *Regulus* exhibited clear unimodal responses along both axes. *Phylloscopus* displayed higher densities at intermediate conditions between edge and interior (fig. 12). *Columba*, *Fringilla*, *Cyanistes*, *Serinus*, *Streptopelia* and *Turdus* revealed lineal associations with different gradients. *Columba* responded negatively ($R^2=0.3$) to forest disturbance depicted by increases of Axis I (fig. 12). The remaining 5 species exhibited the opposite trend, positive responses to increases in the disturbance gradient (Axis I). *Fringilla* was

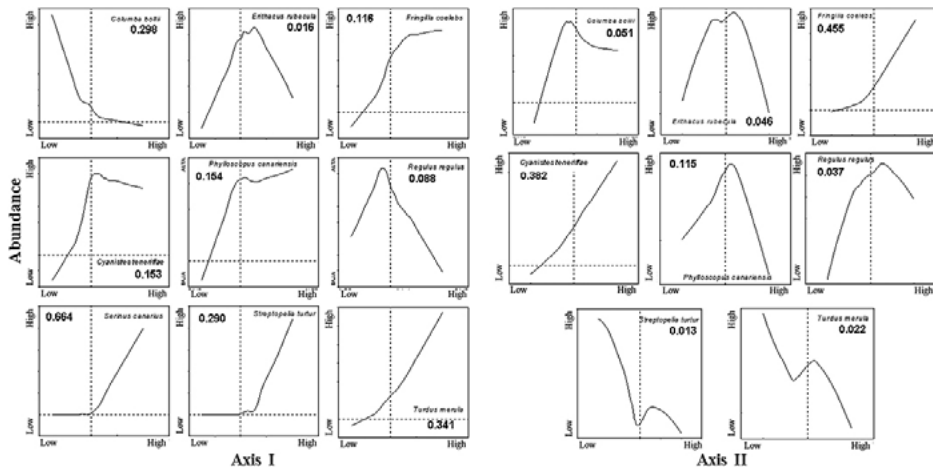


Figure 13. Species-habitat relationships. Locally-weighted regression functions (Lowess) on bird abundances along the environmental gradient defined by the CCA (table 7, fig. 11). Shown are R^2 values for each function. The R^2 for *Serinus canarius* on Axis II was 0 (no adjustment obtained).

associated to greater vegetation density and disturbance degree occurring along road margins (Axis II). *Cyanistes* showed a linear monotonic increase in abundance toward road edges. Both *Cyanistes* and *Fringilla* exhibited more intense responses to changes in forest structure with independence of road proximity (Axis II). However, *Serinus*, *Turdus*, and *Streptopelia* showed higher positive influence of road proximity (larger variance explained by Axis I).

DISCUSSION

RESPONSES OF THE LAURISILVA BIRD COMMUNITY TO ROAD PROXIMITY

Our results revealed that: 1) the general structure of the laurisilva breeding bird community changed relatively little in the vicinity of narrow forest roads; 2) regarding population density, 91% of the assemblage is formed by Passeriformes (only 2 insectivores equaled 50% of the overall density); with such a distinctively high dominance, it seems not surprising that the community profiles, species composition and abundance of different guilds were very similar between interior and road edges; any contrast could be ameliorated by generalized high densities of all principal species (especially of *Phylloscopus*); 3) although most species showed wide tolerance to road proximity, the palaeoendemic *Columba bollii* was characterized as the most interior-preferring species of the assemblage. Abundance of this pigeon decreased neatly near roads. Responses to road proximity of the two dominant passerines were

weakly positive (*Regulus*) or even moderately positive (*Phylloscopus*); this was also the situation for the rest of mostly habitat-generalist species (including passerines and *Streptopelia*); 4) moderate increase of bird population density along road edges remained consistent after controlling for the effects of traffic, noise, habitat structure and foraging behavior.

We found similar abundance and diversity indicators between road edges and interior in a previous study in Tenerife forests (Delgado *et al.* 2008). In coherence with this finding, most bird species showed only slight differences in abundance between road edges and forest interior. Only *Turdus* was more abundant along unpaved tracks than at forest interior or asphalt roads, whereas four birds (*Columba*, *Fringilla*, *Regulus* and *Serinus*) were more abundant at forest interior (Delgado *et al.* 2008).

Our results are consistent with the traditional hypothesis of increase of density and richness of bird populations at ecotonal zones (Odum 1971, De Graaf 1992). However, this occurs at the cost of reduced presence of species sensible to road edges, whilst gaining generalist elements near road margins. At a landscape scale, this would involve an overall reduction in richness, diversity, and singularity for the island laurisilva. Blair (1996) also found that the more sensitive native species were less frequent and abundant towards areas with a higher road proliferation and human use. However, richness, diversity and global bird biomass increased at the intermediate disturbance levels. The Anaga laurisilva would exemplify a similar situation, even when sensitive species (*Columba bollii*) responded negatively.

The laurisilva bird community could be divided into three classes regarding road tolerance. A first group is formed by a single, interior-preferring species (Bolle's pigeon). Apart from their status as palaeoendemics, these pigeons have several functional traits which distinguish them from the other bird species (Appendix 1). *Columba bollii* has a long incubation period, and a small clutch size (1 egg) involving higher risk of predation (Hernández *et al.* 1999, Martín and Lorenzo 2001). Rats are the chief nest predators of both *Columba* species in laurisilva (Hernández *et al.* 1999, Delgado *et al.* 2005). Road synergies with alien predators such as rats may induce losses in vulnerable birds. Rats are widespread in the laurisilva of Tenerife, occupying all vegetation layers (Contreras 1988, Hernández *et al.* 1999). In the Anaga laurel forest, rats exerted higher predation pressure along road edges than at forest interior, and along road margins on ridges and slopes than at ravine beds (Delgado *et al.* 2001). Breeding success in Bolle's pigeon has been found correlated with low density of bush understory, distance of nest to trunk and distance to inferior canopy (Hernández *et al.* 1999). Sparse understory and larger and taller trees are typical features of the interior patches of laurisilva. These findings are all consistent with our result of a higher abundance and activity of Bolle's pigeons at forest interior than near roads. At least for this forest-dependent species, large forest areas would ensure mature forest structure, high-quality nesting sites, food, and adequate distance from road disturbance.

The group of edge-preferring taxa (formed by *Sylvia melanocephala* and *S. atricapilla*, *Carduelis*, *Chloris*, *Serinus*, and *Streptopelia*) was more frequently found near road edges. Finally, a group of road-tolerant birds (*Cyanistes*, *Erithacus*, *Phylloscopus*, *Regulus*, *Fringilla*) can be defined, species with variable responses to



road vicinity. In this group, *Regulus* is the most forest-dependent and road-avoiding element, and *Phylloscopus* the most road-tolerant (coherently, it is also the most widely distributed passerine in the Canary Islands; Martín and Lorenzo 2001).

ROAD EDGE EFFECTS ON FOREST BIRDS FROM A BIOGEOGRAPHICAL PERSPECTIVE

Research on bird community responses to road edges has reported both absence and existence of edge effects in temperate forests. Large expanses of territory have been transformed into homogeneous agricultural land, where contrasting roadside vegetation is associated to high bird density and diversity (Forman *et al.* 2002a). Kroodsmá (1984) found similar densities along edges and interior of North American forests. Small and Hunter (1989) did not find changes in abundance and composition at forest-corridor ecotones. Hunter *et al.* (2001) found that birds of early successional stages or disturbance-dependent birds benefited from road edge use. Higher bird population densities have been described from abrupt edges in North America and Europe (DeGraaf 1992). Other works, however, have associated road proximity with negative effects on native and migrant birds (Ferris 1979, Rich *et al.* 1994). In agricultural land in Australia, most passeriformes responded negatively to disturbed road margins, because they offered low quality nesting and foraging sites and of refuge against predators (Lynch and Saunders 1991). Roads may favor generalist species depending on the type of traversed habitat (Meunier *et al.* 1999). Blair (1996) found that richness, diversity and global bird biomass increased at intermediate disturbance levels along a gradient of road density and human use. Persistence of bird populations of the forest-dependent species can be negatively affected by roads, as in Iberian pine fragments surrounded by agricultural matrix (Brotons and Herrando 2001).

As far as human-generated edges are concerned, a latitudinal gradient in sensitivity of the avifauna seem to occur. Tropical forests usually suffer net losses of density and diversity near edges (Bierregaard 1990, Báldi 1996, Canaday 1997, Watson *et al.* 2004), whereas temperate forests frequently experience general increases (Wilcove *et al.* 1986, Santos and Tellería 1998). Some induced forest edges, however, experience increases in open-canopy or edge species whilst interior species avoid these zones (Whitcomb *et al.* 1981, McWethy *et al.* 2009). In tropical forests overall biodiversity and climatic homogeneity over large spatial scales are comparatively higher than in temperate zones, and this would be related to differential sensitivity of birds to proliferation of artificial edges (Dale *et al.* 1994). On the contrary, in temperate ecosystems human influence is secular, both natural and artificial fragmentation is intense and the landscape heterogeneous (Harris 1984, Báldi 1996), features that would increase presence of species of wider ecological amplitude. The laurisilva bird community shows mostly features typical of a temperate-zone assemblage. Many bird species shared by the Canaries and the Palearctic have similarly weak density responses or even edge-proneness (Carrascal *et al.* 1992, Moskát and Waliczky 1992, Meunier *et al.* 1999, Brotons and Herrando 2001, Carrascal and Palomino 2005, Morelli *et al.* 2014).



Several factors may be postulated to explain the moderate to low road edge effect appreciated in this bird community. Firstly, insularity is related with fewer species, increases in average density per species (which compensates for absence of competing taxa), interannual stability in species composition, species richness and niche expansion (Báez 1992, Oliveira *et al.* 1998, Whittaker & Fernández-Palacios 2007); species impoverishment and niche expansion have also been suggested in other studies (Carrascal *et al.* 1992). These processes could provide adaptive advantages to many bird species in the fragmented laurisilva. Secondly, higher availability of marginal habitats coinciding with high prevalence of species related to such environments (Brotons and Herrando 2001).

From the review by Báldi (1996: p. 165) on anthropogenic edges in mainland temperate areas, 30-75% (mean: ~60%) of species was indifferent to edges, 34% was formed by edge species and only 10% were strictly interior species. The overall response of the avifauna of subtropical laurisilva is consistent with this geographical pattern. In our study, out of 13 species, 12 (~92%) showed indifference or appetence for road edges. We neither found a strong contrast between vegetation structures used by birds along roads or interior (fig. 12). In sum, this result is consistent with a majority of species showing some affinity or/and ample limits of tolerance for narrow road edges (Delgado *et al.* 2008).

INTERACTION OF TRAFFIC AND OROGRAPHY: IMPLICATIONS FOR LAUREL FOREST BIRDS

Many factors are involved in appetence for or avoidance of roads by birds. Negative effects of roads on bird populations have been most frequently attributed to traffic noise and mortality (Forman *et al.* 2002a). This depends on the type of habitat, species vulnerability, requirements and tolerance to road disturbance, and on the magnitude, extension and chronicity of impacts derived from road use (Jaeger *et al.* 2005). Noise produced by busy roads has been correlated to large reductions in abundance of breeding bird populations (Reijnen and Thissen 1987, Reijnen *et al.* 1997, Forman *et al.* 2002b, Parris and Schneider 2008). Along with induced topographical complexity, road corridors on grassland introduce prominent and diverse vegetation elements attracting a variety of bird species, leading to local increment in species richness and abundance, especially along the quieter and narrower roads (Forman *et al.* 2002). It has been also suggested that birds tend to avoid infrastructures more consistently in open habitat than in forests (Benítez-López *et al.* 2010).

Orographic complexity in the laurisilva is a shaping factor in vegetation pattern and the associated bird assemblages (Martín *et al.* 2000). Levels of traffic noise would be strongly modulated by relief and remoteness in highly convoluted mountain roads such as in our study area. Noise avoidance and aversion to the road right-of-way and passing cars by birds, may be ameliorated by screening of dense vegetation, steep slopes and convoluted road design adapting to relief (Wolf *et al.* 2013).

Among causes adduced to explain why birds avoid roadsides include sing distortion and stress (Reijnen and Foppen 1994, Reijnen *et al.* 1995, Parris and



Schneider 2008). These pressures reduce habitat quality of breeding insectivorous passerines (eg, *Phylloscopus trochilus*, Reijnen and Foppen 1994). Reijnen *et al.* (1997) found that 33 of 45 forest species (73.3%) decreased their population densities near highways. These authors found that *Regulus* and *Fringilla* were negatively affected by noise. In another study, however, *Turdus* and other birds did not experience reductions due to traffic noise (Reijnen and Thissen 1987). Brotons and Herrando (2001), in *Pinus halepensis* fragments found lower occurrence of forest species (both specialist and generalist birds) near highways, although the effects were weaker for secondary roads. In our case, most bird species (or their close relatives) shared with mainland areas, did not show significant negative responses to traffic noise.

Some roads have been suggested to offer suitable nesting sites in their vicinity that could be scarce in the adjacent habitats, and this factor could compensate reductions in habitat quality due to traffic (Morelli *et al.* 2014). Increases in species richness along highway edges with forest and cultured land have also been found even with traffic intensities of 25,000-52,000 cars/day (Meunier *et al.* 1999). Environmental factors such as roadside vegetation structure, quality of adjoining habitats, or topography would affect noise levels and other road-related disturbances acting on birds (Reijnen *et al.* 1997). For lower noise pressures, some authors have not observed negative effects on bird abundance. Under a 36-58 dB(A) threshold in forests, bird abundance was not affected, though it was reduced 35-100% when noise levels exceeded 58 dB(A) depending on species (Reijnen *et al.* 1997). In our work, traffic intensity was lower (averaging ~1229 vehicles/day) than those recorded in most studies (table 1). Sound levels were nevertheless relatively high on all the segments, and peak values were recorded even at the most remote forest stands along the road transect. Notably, noise levels were negatively correlated with abundance of the two most neatly forest-dependent species in these laurel forests (*Regulus* and *Columba*) although the negative response of the endemic pigeon was the most intense. These results add evidence of negative impact of traffic noise amplitude on passerines and other birds (Weiserbs and Jacob 2002, Peris and Pescador 2004).

The Bolle's pigeon may be considered a key frugivorous bird species in the laurel forest (Martín *et al.* 2000, Marrero *et al.* 2010). Its presence and abundance indicates the degree of conservation of the forest and of other taxa, largely due to its fruit consumer role. Roads in this study reach forest stands far from urban areas, facilitating human accessibility to critical areas for such sensible birds. At the same time, forest roads extend edge effects at local and regional scales, inducing additional disturbances of forest areas (road and trail construction, edifications, trampling, dumping, tourism, noise, illegal hunt, among other factors; Martín *et al.* 2000), as shown from other places (Heilman *et al.* 2002, Weiserbs and Jacob 2002, Riitters and Wickham 2003). This cumulative process is clearly harmful for vulnerable birds like *Columba*, which demand large (or at least quiet, undisturbed smaller forest patches) and exhibit forest dependence for mating, breeding and foraging (Canaday 1997; Martín *et al.* 2000). In contrast with most small to medium-sized forest birds, our results suggest, from several angles, detrimental impacts on the frugivorous pigeons next to the suburban edge in Anaga. Traffic intensity, noise level, suboptimal altered vegetation structure and composition (lower height, cover,



tree diversity, and higher understory density from logging) are the main suggested factors of disturbance. Other potential road impacts which could create negative synergies with the above mentioned are the alteration of roadside microclimate, alteration of vegetation structure and composition, nest predation, and collision with vehicles. Relatively high traffic noise levels and road-related disturbances to populations of some forest-dependent species may be produced even by narrow roads in these island forests.

Some of the limitations of our study refer to palaeoendemic pigeons (focused on the more abundant *Columba bollii* in our study area). We have not included here the detailed use of foraging space or daily and seasonal activity patterns (mating and foraging activities), which include extensive movements of Bolle's pigeons (Martín *et al.* 2000, Martín and Lorenzo 2001). These columbiforms are regular users of the roadsides in their search for food and water, especially in the early or late afternoon when there is little or no traffic, and not unfrequently, they use road and trail edges for nesting. The use of habitat by pigeons can be significantly influenced by variation in human presence and motorized traffic, which increases on weekends in these forest areas due to tourism. Studies are needed on the use of the habitat and its spatio-temporal variation depending on the incidence of traffic and the human presence and accessibility to the protected pigeon habitats.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Samuel González, Carlos G. Escudero, Gustavo Morales and Manuel Marrero for helping during field work or supplying material.

RECIBIDO: mayo de 2020, ACEPTADO: mayo de 2021



REFERENCES

- ARÉVALO, J.E. and NEWHARD, K. 2011. Traffic noise affects forest bird species in a protected tropical forest. *Revista de Biología Tropical* 59: 969-980.
- BÁEZ, M. 1992. Zoogeography and evolution of the avifauna of the Canary Islands. *Natural History Museum of Los Angeles County Science Series* 36: 425-431.
- BÁLDI, A. 1996. Edge effects in tropical versus temperate forest bird communities: three alternative hypotheses for the explanation of differences. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 42: 163-172.
- BENÍTEZ-LÓPEZ, A., ALKEMADE, R. and VERWEIJ, P.A. 2010. The impacts of roads and other infrastructure on mammal and bird populations: A meta-analysis. *Biological Conservation* 143: 1307-1316
- BIBBY, C.J., BURGESS, N.D., HILL, D.A. and MUSTOE, S.H. 2000. *Bird Census Techniques*, 2nd ed. Academic Press, London.
- BIERREGAARD, R.O. JR. and LOVEJOY T.E. 1989. Effects of forest fragmentation on Amazonian understory bird communities. *Acta Amazonica* 19: 215-241.
- BLAIR, R.B. 1996. Land use and avian species diversity along an urban gradient. *Ecological Applications* 6: 506-519.
- BROTONS, L. and HERRANDO, S. 2001. Reduced bird occurrence in pine forest fragments associated with road proximity in a Mediterranean agricultural area. *Landscape and Urban Planning* 57: 77-89.
- CANADAY, C. 1997. Loss of insectivorous birds along a gradient of human impact in Amazonia. *Biological Conservation* 77: 63-77.
- CARRASCAL, L.M., TELLERÍA, J.L. and VALIDO, A. 1992. Habitat distribution of canary chaffinches among islands: competitive exclusion or species-specific habitat preferences? *Journal of Biogeography* 19: 383-390.
- CARRASCAL, L.M. and PALOMINO, D. 2005. Preferencias de hábitat, densidad y diversidad de las comunidades de aves en Tenerife (Islas Canarias). *Animal Biodiversity and Conservation* 28(2): 101-119.
- CLEVELAND, W.S., GROSSE, E. and SHYU, W.M. 1992. "Local regression models," in Chambers, J.M. & Hastie, T., eds. *Statistical models in S*. Pacific Grove, California, Wadsworth & Brooks/Cole, 309-376.
- COFFIN, A.W. 2007. From roadkill to road ecology: A review of the ecological effects of roads. *Journal of Transport Geography* 15: 396-406.
- CONTRERAS, M.J. 1988. *Seguimiento de los micromamíferos del P.N. de Garajonay-La Gomera. Resultados: noviembre 1987-nov.88*. Informe no publicado, La Laguna. [In Spanish].
- DALE, V.H., PEARSON, S.M., OFFERMAN, H.L. and O'NEILL, R.V. 1994. Relating patterns of land-use change to faunal biodiversity in the Central Amazon. *Conservation Biology* 8: 1027-1036.
- D'AMICO, M., ROUCO, C., RUSSELL, J.C., ROMÁN J. and REVILLA, E. 2013. Invaders on the road: synanthropic bird foraging along highways. *Oecologia Australis* 17(1): 86-95.
- DELGADO J.D., ARÉVALO, J.R. and FERNÁNDEZ-PALACIOS J.M. 2001. Road and topography effects on invasion: edge effects in rat foraging patterns in two oceanic island forests (Tenerife, Canary Islands). *Ecography* 24: 539-546.



- DELGADO J.D., ARÉVALO, J.R. and FERNÁNDEZ-PALACIOS J.M. 2005. Patterns of artificial nest predation by exotic rats in a fragmented subtropical forest (Tenerife, Canary Islands). *Journal of Natural History* 38: 2661-2669.
- DELGADO J.D., ARÉVALO, J.R. and FERNÁNDEZ-PALACIOS J.M. 2007. Road edge effects on the abundance of the lizard *Gallotia Gallotia* (Sauria: Lacertidae) in two Canary Islands forests. *Biodiversity and Conservation* 16, 2949-2963.
- DELGADO J.D., ARROYO, N., ARÉVALO, J.R. and FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. 2007. Edge effects of roads on temperature, light, canopy cover, and canopy height in laurel and pine forests (Tenerife, Canary Islands). *Landscape and Urban Planning* 81: 328-340.
- DELGADO J.D., ARÉVALO, J.R. and FERNÁNDEZ-PALACIOS J.M. 2008. Bird communities in two oceanic island forests (Tenerife, Canary Islands) fragmented by roads. *Ostrich* 79: 219-226.
- DELGADO, J.D. 2009. «Brezales macaronésicos endémicos», in VV.AA., *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España*. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid. 62 p. [In Spanish].
- DELGADO J.D., ARROYO, N., ARÉVALO, J.R. and FERNÁNDEZ-Palacios, J.M. 2013a. Road edge effects on litter invertebrate communities of subtropical forests. *Journal of Natural History* 47(3-4): 203-236.
- DELGADO, J.D., MORALES, G., ARROYO, N. and FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. 2013b. Environmental responses of leaf litter invertebrates to road edges in subtropical island forests. *Pedobiologia* 56: 137-146.
- DEL ARCO, M., GONZÁLEZ-GONZÁLEZ, R., GARZÓN-MACHADO, V. and PIZARRO-HERNÁNDEZ B. 2010. Actual and potential natural vegetation on the Canary Islands and its conservation status. *Biodiversity Conservation* 19: 3089-3140.
- DEGRAAF, R.M. 1992. Effects of even-aged management on forest birds at northern hardwood stand interfaces. *Forest Ecology and Management* 46: 5-110.
- DONALDSON, A. and BENNETT, A. 2004. Ecological effects of roads: Implications for the internal fragmentation of Australian parks and reserves. *Parks Victoria Technical Series* No. 12. Parks Victoria, Melbourne.
- FAHRIG, L. and RYTWINSKI, T. 2009. Effects of roads on animal abundance: an empirical review and synthesis. *Ecology and Society* 14(1), 21. [online] URL: <http://www.ecologyandsociety.org/vol14/iss1/art21/>.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. 2009. 9360 «Laurisilvas macaronésicas (*Laurus*, *Ocotea*)», in VV.AA., *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España*. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid, 68 p. [In Spanish].
- FERRIS, C.R. 1979. Effects of Interstate 95 on breeding birds in northern Maine. *Journal of Wildlife Management* 43: 421-427.
- FORMAN, R.T.T. and DEBLINGER, R.D. 2000. The ecological road-effect zone of a Massachusetts (USA) suburban highway. *Conservation Biology* 14: 36-46.
- FORMAN, R.T.T., SPERLING, D., BISSONETTE, J.A., CLEVINGER, A.P., CUTSHALL, C.D., DALE, V.H., FAHRIG, L., FRANCE, R., GOLDMAN, C.R., HEANUE, K., JONES, A.J., SWANSON, F.J., TURRENTINE, T. and WINTER, T.C. 2002a. *Road ecology: science and solutions*. Island Press, Washington, D.C., USA.



- FORMAN, R.T.T., REINEKING, B. and HERSPERGER, A.M. 2002b. Road traffic and nearby grassland bird patterns in a suburbanizing landscape. *Environmental Management* 29: 782-800.
- FRASER, G.S. and STUTCHBURY, B.J.M. 2004. Area-sensitive forest birds move extensively among forest patches. *Biological Conservation* 118: 377-387.
- GAUCH, H.G., Jr. 1982. *Multivariate Analysis in Community Structure*. Cambridge University Press, Cambridge.
- GARCÍA-CARRASCO, J.-M., TAPIA, W. and MUÑOZ, A.-R. 2020. Roadkill of birds in Galapagos Islands: a growing need for solutions. *Avian Conservation and Ecology* 15(1):19.
- GUCINSKI, H., FURNISS, M.J., ZIEMER, R.R. and BROOKES, M.H. 2001. *Forest roads: a synthesis of scientific information*. Gen. Tech. Rep. PNWGTR-509. Portland, OR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, 103 p.
- HARRIS, C.M. 1998. *Manual de medidas acústicas y control del ruido*. MacGraw-Hill, Madrid. [In Spanish].
- HARRIS, L.D. 1984. *The fragmented forest: island biogeography theory and the preservation of biotic diversity*. University of Chicago Press, Chicago.
- HAVLIN, J. 1987. Motorways and birds. *Folia Zoologica* 36: 137-153.
- HEILMAN, G.E., STRITHTOLT, J.R., SLOSSER, N.C. and DELLASALA, D.A. 2002. Forest fragmentation of the conterminous United States: assessing forest intactness through road density and spatial characteristics. *BioScience* 52: 411-422.
- HERNÁNDEZ, M.A., MARTÍN, A. and NOGALES, M. 1999. Breeding success and predation on artificial nests of the endemic pigeons Bolle's laurel pigeon *Columba bollii* and white-tailed laurel pigeon *Columba junoniae* in the laurel forest of Tenerife (Canary Islands). *Ibis* 141: 52-59.
- HILL, M.O. and GAUCH, H.G. 1980. Detrended correspondence analysis: An improved ordination technique. *Vegetatio* 42: 47-58.
- HOLM, T.E. and LAURSEN, K. 2011. Car traffic along hedgerows affects breeding success of Great Tits *Parus major*. *Bird Study* 58: 512-515.
- HUNTER, W.C., BUEHLER, D.A., CANTERBURY, R.A., CONFER, J.L. and HAMEL, P.B. 2001. Conservation of disturbance-dependent birds in eastern North America. *Wildlife Society Bulletin* 29: 440-455.
- JAEGER, J.A.G., BOWMAN, J., BRENNAN, J., FAHRIG, L., BERT, D., BOUCHARD, J., CHARBONNEAU, N., FRANK, K., GRUBER, B. and VON TOSCHANOWITZ, K.T. 2005. Predicting when animal populations are at risk from roads: an interactive model of road avoidance behavior. *Ecological Modeling* 185: 329-348.
- KOCIOLEK, A.V., CLEVINGER, A.P., ST. CLAIR, C.C. and PROPPE, D.S. 2011. Effects of road networks on bird populations. *Conservation Biology* 25: 241-249.
- KROODSMA, R.L. 1984. Effect of edge on breeding forest bird species. *Wilson Bulletin* 96: 426-436.
- LAURANCE, S.G.W. 2004. Responses of understory rain forest birds to road edges in central Amazonia. *Ecological Applications* 14: 1344-1357.
- LAURANCE, S.G.W., STOFFER, P.C. and LAURANCE, W.F. 2004. Effects of road clearings on movement patterns of understory rainforest birds in central Amazonia. *Conservation Biology* 18 (4): 1099-1109.
- LINDELL, C.A., RIFFELL, S.K., KAISER, S.A., BATTIN, A.L., SMITH, M.L. and SISK, T.D. 2007. Edge responses of tropical and temperate birds. *Wilson Journal of Ornithology* 119: 205-220.



- LYNCH, J.F. and SAUNDERS, D.A. 1991. «Responses of bird species to habitat fragmentation in the wheatbelt of Western Australia: interiors, edges and corridors», pp 143-158, in Saunders, D.A., R.J. Hobbs (eds.), *Nature Conservation 2: The role of corridors*. Surrey Beatty and Sons, Sydney.
- MAAS, B., PUTRA, D.D., WALTERT, M., CLOUGH, Y., TSCHARNTKE, T. and SCHULZE, C.H. 2009. Six years of habitat modification in a tropical rainforest margin of Indonesia do not affect bird diversity but endemic forest species. *Biological Conservation* 142(11): 2665-2671.
- MAGURRAN, A., Measuring biological diversity. Blackwell Publishing, Oxford.
- MARRERO, P., CABRERA, V.M., PADILLA, D.P. and NOGALES, M. 2010. Ecología trófica de las palomas endémicas de las Islas Canarias (*Columba bollii* y *C. junoniae*) y dispersión de semillas en la laurisilva del Parque Nacional de Garajonay (La Gomera). *Proyectos de investigación en parques nacionales 2006-2009*: 409-424.
- MARTÍN, A., HERNÁNDEZ, M.A., LORENZO, J.A., NOGALES, M. and GONZÁLEZ, C. 2000. *Las palomas endémicas de Canarias*. Tenerife: Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente de Canarias, SEO-Birdlife, p. 191. [In Spanish].
- MARTÍN, A. and LORENZO, J.A. 2001. *Aves del archipiélago Canario*. Francisco Lemus (Ed.). La Laguna, Tenerife, Canary Islands. [In Spanish].
- MCGARIGAL, K. and MCCOMB, W.C. 1995. Relationships between landscape structure and breeding birds in the Oregon Coast Range. *Ecological Monographs* 65(3): 235-260.
- MCWETHY, D.B., HANSEN, A.J. and VERSCHUYL, J.P. 2009. Edge effects for songbirds vary with forest productivity. *Forest Ecology and Management* 257: 665-678.
- MEUNIER, F.D., VERHEYDEN, C. and JOUVENTIN, P. 1999. Bird communities of highway verges: influence of adjacent habitat and roadside management. *Acta Oecologica* 20: 1-13.
- MILLER, J.R., JOYCE, L.A., KNIGHT, R.L. and KING, R.M. 1996. Forest roads and landscape structure in the southern Rocky Mountains. *Landscape Ecology* 11: 115-127.
- MORELLI, F., BEIM, M., JERZAK, L., JONES, D. and TRYJANOWSKI, P. 2014. Can roads, railways and related structures have positive effects on birds? –A review. *Transportation Research Part D Transport and Environment* 30: 21-31
- MOSKÁT, C. and WALICZKY, Z. 1992. Bird-vegetation relationships along ecological gradients: ordination and plexus analysis. *Ornis Hungarica* 2: 45-60.
- ODUM, E.P. 1971. *Fundamentals of ecology*. W.B. Saunders Co, Filadelfia.
- OLIVEIRA, P., NEVES, H.C. and SILVA, I. 1998. Composition, structure and density changes of passerine communities in Laurel Forest, exotic forest and agricultural fields on Madeira Island. *Boletim do Museu Municipal do Funchal* Sup. 5: 291-298.
- ORTEGA Y.K. and CAPEN, D.E. 1999. Effects of forest roads on habitat quality for Ovenbirds in a forested landscape. *Auk* 116: 937-946.
- PARRIS, K.M. and SCHNEIDER, A. 2008. Impacts of traffic noise and traffic volume on birds of roadside habitats. *Ecology and Society* 14(1), 29. [online] URL: <http://www.ecologyandsociety.org/vol14/iss1/art29/>.
- PEARMAN, P.B. 2002. The scale of community structure: habitat variation and avian guilds in tropical forest understory. *Ecological Monographs* 72: 19-39.
- PERIS, S.J. and PESCADOR, M. 2004. Effects of traffic noise on passerine populations in Mediterranean wooded pastures. *Applied Acoustics* 65: 357-366.



- REIJNEN, R. and THISSEN, J.B.M. 1987. «Effects from road traffic on breeding-bird populations in woodland», pp. 121-132, in *Annual Report 1986*, Jaarverslag, Research Institute for Nature Management, Arnhem.
- REIJNEN, R. and FOPPEN, R. 1994. The effects of car traffic on breeding bird populations in woodland. Part I. Evidence of reduced habitat quality for willow warblers (*Phylloscopus trochilus*) breeding close to a highway. *Journal of Applied Ecology* 31: 85-94.
- REIJNEN, R., FOPPEN, R., TERBRAAK, C. and THISSEN, J. 1995. The effects of car traffic on breeding bird populations in woodland. III. Reduction of density in relation to the proximity of main roads. *Journal of Applied Ecology* 32: 187-202.
- REIJNEN, R., FOPPEN, R. and VEENBAAS, G. 1997. Disturbance by traffic of breeding birds: evaluation of the effect and considerations in planning and managing road corridors. *Biodiversity and Conservation* 6: 567-581.
- RICH, A.C., DOBKIN, D.S. and NILES, L.J. 1994. Defining forest fragmentation by corridor width: the influence of narrow forest-dividing corridors on forest-nesting birds in southern New Jersey. *Conservation Biology* 8, 1109-1121.
- RIITERS, K.H. and WICKHAM, J.D. 2003. How far to the nearest road? *Frontiers in Ecology and the Environment* 1: 125-129.
- ROLSTAD, J. 1991. Consequences of forest fragmentation for the dynamics of bird populations: conceptual issues and the evidence. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 149-163.
- ŠÁLEK, M., SVOBODOVÁ, J. and ZASADIL, P. 2010. Edge effect of low-traffic forest roads on bird communities in secondary production forests in central Europe. *Landscape Ecology* 25: 1113-1124.
- SANTOS, T., TELLERÍA, J.L., CARBONELL, R., GARCÍA, F. and LÓPEZ, M. 1998. «Patrones de distribución de las aves en encinares fragmentados de la meseta», in Santos, T., Tellería, J.L. (eds.). *Efectos de la fragmentación de los bosques sobre los vertebrados en las mesetas ibéricas*. Colección Técnica, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid. [In Spanish].
- SOKAL R.R. and ROHLF, F.J. 1995. *Biometry*. W.H. Freeman and Company, New York.
- SPSS Inc. 1999. *SPSS Base 10.0 for Windows User's Guide*. SPSS Inc., Chicago IL.
- STEADMAN, D.W. 2006. *Extinction and biogeography of tropical Pacific birds*. The University of Chicago Press.
- TEJERA G., RODRÍGUEZ, B., ARMAS, C. and RODRÍGUEZ, A. 2018. Wildlife-vehicle collisions in Lanzarote Biosphere Reserve, Canary Islands. *PLoS ONE* 13(3): e0192731.
- TER BRAAK, C.J.F. and SMILAUER, P. 1998. *CANOCO reference manual and user's guide to Canoco for Windows – software for canonical community ordination (version 4)*. Microcomputer Power, Ithaca, NY.
- VAN DER Ree, R., SMITH, D.J. and GRILO, C. 2015. *Handbook of Road Ecology. A Practitioner's Guide to Impacts and Mitigation*. Wiley-Blackwell.
- WATSON J.E.M., WHITTAKER, R.J. and DAWSON, T.P. 2004. Habitat structure and proximity to forest edge affect the abundance and distribution of forest-dependent birds in tropical coastal forests of southeastern Madagascar Original Research. *Biological Conservation* 120: 311-327.
- WEISERBS, A. and JACOB, J.-P. 2002. Does the noise due to the highway traffic influence the distribution of the breeding birds? *Aves* 39: 54-56.
- WHITCOMB, R.E., LYNCH, J.E., KLIMKIEWICZ, M.K., ROBBINS, C., WHITCOMB, B.L. and BYSTRAK, D. 1981. Effects of forest fragmentation on avifauna of the eastern deciduous forest,



pp. 25-205, In: *Forest island dynamics in man-dominated landscapes* (Burgess, R.L., Sharpe, D.M., eds.). Springer-Verlag, New York.

WHITTAKER, R.J. and FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. 2007. *Island biogeography: ecology, evolution, and conservation*, 2nd ed. Oxford Univ. Press.

WILCOVE, D.S., McLELLAN, C.H. and DOBSON, A.P. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. In: *Conservation Biology: Science of Scarcity and Diversity*. M. Soulé ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

WILLSON, M.F., DE SANTO, T.I., SABAG, C. and ARMESTO, J.J. 1994. Avian communities of fragmented south-temperate rainforests in Chile. *Conservation Biology* 8: 508-520.

WOLF, I.D., HAGENLOH, G. and CROFT, D.B. 2013. Vegetation moderates impacts of tourism usage on bird communities along roads and hiking trails. *Journal of Environmental Management* 129: 224-234.

YAHNER, R.H. 1988. Changes in wildlife communities near edges. *Conservation Biology* 2: 333-339.



CRONIUS RUBER (LAMARCK, 1818), UN NUEVO DECÁPODO EN LOS FONDOS SOMEROS DE CANARIAS

Yolanda Maggio*, Jorge Núñez*, José Ramón Docoito**, Leopoldo Moro***, Rogelio Herrera***, José Carlos Hernández*

RESUMEN

Estudio observacional sobre la llegada y el estado actual de las poblaciones del cangrejo decápodo pantropical *Cronius ruber* (Lamarck, 1818) en la isla de Tenerife. Se trata de una especie de la familia Portunidae, cuyos primeros registros publicados en Canarias se producen en el año 2017, siendo citada por primera vez en el litoral de Tenerife en el año 2018; aunque por la información recabada para este trabajo, los primeros registros de la presencia de esta especie en Tenerife se remontan al año 2008. Se trata de una especie neocolonizadora a tener en cuenta por su potencialidad invasora en los archipiélagos de Madeira y Canarias. Su aparición en las Islas ha sido relacionada principalmente con el intenso transporte marítimo entre Canarias y África occidental; sin embargo, no podemos descartar una expansión natural de sus poblaciones relacionada con el calentamiento reciente de las aguas de Canarias, propicias para el establecimiento de especies tropicales. Con este estudio pretendemos además definir el nicho ecológico ocupado por *C. ruber* y valorar de manera cualitativa el grado de competencia con otras especies de crustáceos decápodos nativos presentes en el litoral de Canarias.

PALABRAS CLAVE: especie neocolonizadora, cambio climático, transporte marítimo, Portunido, hábitats costeros, islas.

CRONIUS RUBER (LAMARCK, 1818), A NEW DECAPOD IN THE SHALLOW BOTTOMS OF THE CANARIES

ABSTRACT

Observational study about the arrival and the actual status of the populations of the pantropical decapod crab *Cronius ruber* (Lamarck, 1818) in the island of Tenerife. It is a species of the family Portunidae, whose first records in the Canary Islands were published in 2017, being cited for the first time on the coast of Tenerife in 2018. Although due to the information collected in this work, the first records of the presence of this species in Tenerife date back to 2008. It is a neocolonizer specie and a very important one because of its potential to act as an invasive species in the archipelagos of Madeira and the Canary Islands. Its arrival to the islands have been related with the intense maritime transports between the Canaries and occidental Africa. However, we cannot be ruled out a natural expansion of its populations related with the recent water warming of the Canaries, favorable to the establishment of tropical species. With this study, we aim to define the ecological niche occupied by *C. ruber* and to qualitative assess the degree of competition with other species of native decapods crustaceans present on the Canary littoral.

KEYWORDS: neocolonizer species, climate change, marine transport, Portunid, costal habitats, Islands.

DOI: <https://doi.org/10.25145/j.SI.2021.04.07>

REVISTA SCIENTIA INSULARUM, 4; diciembre 2021, pp. 125-142; ISSN: e-2659-6644



INTRODUCCIÓN

Recientemente, la especie de cangrejo *Cronius ruber* (Lamarck, 1818) ha llegado a Canarias y en base a las observaciones de pescadores, buceadores aficionados y científicos su número está en aumento. Los primeros registros publicados de *Cronius ruber* en Canarias fueron en el año 2017 para la isla de Gran Canaria (González *et al.*, 2017; Triay-Portella *et al.*, 2018). Sin embargo, ya existen avistamientos en todo el archipiélago (<https://redpromar.org/app/guide/species/cronius-ruber>). Lo que pone de manifiesto la clara tendencia expansiva de esta especie en Canarias.

Los portúnidos en sentido amplio o cangrejos nadadores (superfamilia Portunoidea Rafinesque, 1815) pertenece al subphylum Crustacea y orden Decapoda; se trata de un grupo de cangrejos bien representados en los ecosistemas marinos (De Grave *et al.*, 2009), siendo también importante el registro fósil. Su distribución es amplia, apareciendo en todos los océanos y mares del mundo, desde las zonas costeras litorales hasta grandes profundidades. Muchas de las especies de portúnidos forman parte de niveles tróficos altos, ya que se definen como depredadores estrictos. Son especies que ocupan hábitats blandos de gravas, arenas y limos, jugando un papel trófico clave en estos ambientes (Abelló, 1989; Koch y Đuriš, 2016).

En general, algunas de las especies de Portunoidea, debido a su tamaño, sus densidades poblacionales y su carne fina, son consumidos como un apreciado marisco en diversas áreas geográficas, siendo de gran importancia algunas especies en la economía de la región (Holthuis, 1987). Podemos citar a la comunidad de Galicia, donde el consumo local de nécoras (*Necora puber* (Linnaeus, 1767), Fam. Polybiidae Ortmann, 1893) y su exportación son de gran importancia en la economía de esa comunidad desde hace mucho tiempo. Un caso más reciente se ha producido en el delta del Ebro, donde el portúnido *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896, conocido por su nombre vulgar «jaiba azul», invade todo el delta del Ebro, produciéndose una rápida expansión por zonas similares en todo el mar Mediterráneo. Aunque los cambios en estos ecosistemas son evidentes, por el asentamiento masivo de estas poblaciones, con alta tasa reproductiva, también se ha propuesto para su posible utilización como marisco, debido a la rápida reproducción junto con sus propiedades culinarias, y el alto valor nutricional de este portúnido, llegando a su comercialización en lonja.

En la actualidad, en Canarias se han citado unas 25 especies de Portunoidea (González-Pérez, 2018). Debido a la ecología y etología de los Portunoidea, pues se trata de cangrejos con gran movilidad y capacidad de natación, su capacidad de

* Departamento de Biología Animal, Edafología y Geología, Universidad de La Laguna, Tenerife. Canary Islands, Spain. Autor para la correspondencia: José Carlos Hernández (jocarher@ull.es).

** Consejería de Educación. Universidades, Cultura y Deportes.

*** Servicio de Biodiversidad, Gobierno de Canarias, Edif. Usos Múltiples I, Av. Anaga n.º 35, Pl. 11, 38071 S/C de Tenerife, Canary Islands, Spain.

neocolonización es alta; además, en las últimas décadas esta capacidad se ha visto potenciada por las actividades humanas y el incremento descontrolado del tráfico marítimo (Koch y Āuriš, 2016).

Tenerife y Gran Canaria, donde se realizaron las primeras observaciones de la especie en cuestión, son las islas con mayor tráfico portuario de Canarias. En los últimos años hay que destacar también que se ha incrementado la llegada de plataformas petrolíferas de zonas tropicales (Atlántico Nororiental) (Falcón 2015), las cuales traen consigo gran número de organismos, incluso trasladando ecosistemas enteros, que potencialmente pueden adaptarse a vivir en Canarias. También se registró la presencia de varias especies de cnidarios escleractínidos de los géneros *Tubastraea* y *Oculina*, las cuales tienen una distribución básicamente tropical, siendo estas especies también introducidas a través del puerto de Las Palmas y, como vector de transmisión, el tránsito marítimo de plataformas petrolíferas (Brito *et al.*, 2017); lo mismo que ha ocurrido con varias especies de peces litorales (Falcón, 2015).

Por lo señalado anteriormente, el tráfico marítimo podría ser el modo de llegada de esta especie a las Islas, tal y como sugieren González *et al.* (2017). Sin embargo, la lejanía a los puertos comerciales de los primeros registros de esta especie en Canarias, que se aportan en este trabajo, apoya la hipótesis de que su llegada haya ocurrido de manera natural mediante larvas. El calentamiento actual de las aguas que rodean a Canarias (Hernández, 2016), además de la cercanía a los trópicos, hacen de Canarias una zona subtropical idónea para la expansión septentrional de muchas especies tropicales. Así pues, quedan importantes cuestiones por resolver que hacen muy necesaria la toma de datos que nos ayuden a dibujar fielmente la vía de llegada de esta especie, así como a determinar el rol que va a jugar en los ecosistemas marinos de Canarias.

El objetivo principal de este trabajo es sacar a la luz datos no publicados hasta el momento que adelantan el año de aparición de esta especie en Canarias y que sirven además para evaluar la evolución de sus poblaciones en el litoral de Tenerife. Por otro lado, y de manera complementaria, basándonos en nuestras observaciones definimos el nicho ecológico que está ocupando esta especie en comparación con el resto de fauna decápoda nativa. Por último, articulamos una serie de recomendaciones para paliar su posible efecto invasor.

MATERIAL Y MÉTODOS

La metodología empleada ha consistido básicamente en la realización de muestreos directos, para la observación y visualización pasiva de ejemplares de *Crownius ruber*, en diferentes estaciones del litoral de Tenerife, que aparecen pormenorizados en la tabla 1, con las distintas localidades en donde se procedió al muestreo, en diferentes columnas se señalan el tipo de muestreo (diurno/nocturno) y la apreciación cualitativa del grado de presencia de *C. ruber* en cada estación, siendo el resultado «nulo» cuando no se visualizaron ejemplares durante el tiempo de muestreo. Los muestreos han sido desarrollados en diferentes meses, a partir del año 2008 hasta la actualidad, por biólogos marinos expertos y conocedores de la fauna de crustáceos



TABLA 1. ESTACIONES DE MUESTREO DE *CRONIUS RUBER*
Y DATOS RELATIVOS A CADA OBSERVACIÓN

LOCALIDAD	LUGAR	LATITUD (N)	LONGITUD (O)	FECHA	ACTIVIDAD	ABUNDANCIA CUALITATIVA	OBSERVACIÓN	MUESTREADOR
Teño	Pta. Diente de Ajo	28.3420	-16.9172	29-jun-08	diurna	escaso		J.R. Docoito
Teño	Cabezo de la Jábiga	28.3270	-16.8981	5-jul-08	diurna	escaso		J.R. Docoito
Los Gigantes	Pta. de los Infiernillos	28.2900	-16.8663	17-ago-08	diurna	escaso		J.R. Docoito
Güímar	El Puertito	28.2939	-16.3749	22-may-11	diurna/ nocturna	escaso		J.R. Docoito
Armeñime	Puertito de Adeje	28.1124	-16.7683	1-mar-09	diurna/ nocturna	abundante		J.R. Docoito
Armeñime	Puertito de Adeje	28.1124	-16.7683	Ene-dic12	diurna/ nocturna	abundante		J.R. Docoito
Armeñime	El Balito	28.1409	-16.7897	1-jul-16	diurna	abundante		J.C. Hernández
Playa San Juan	Playa de Agua Dulce	28.1034	-16.4835	1-jul-17	diurna	abundante		J.C. Hernández
Las Eras	Playa y saliente	28.1929	-16.4223	1-may-17	diurna	escaso		J.C. Hernández
Armeñime	Puertito de Adeje	28.1124	-16.7683	1-oct-17	diurna/ nocturna	abundante		J.R. Docoito
Montaña Amarilla	Caletilla	28.0094	-16.6384	1-ago-17	diurna	abundante	pareja en cópula	J.C. Hernández
Teño	Pta. Diente de Ajo	28.3420	-16.9172	1-may-18	diurna	escaso		J.C. Hernández
Armeñime	Puertito de Adeje	28.1124	-16.7683	1-jun-19	diurna/ nocturna	abundante		J.R. Docoito
Los Gigantes	Pta. de las Higueras	28.2829	-16.8636	21-ago-19	diurna	escaso		J.R. Docoito
Los Gigantes	Ensenada de la Frescura	28.2738	-16.8572	22-ago-19	diurna	escaso		J.R. Docoito
Armeñime	Puertito de Adeje	28.1124	-16.7683	1-sep-19	diurna	abundante		J.R. Docoito
Armeñime	Puertito de Adeje	28.1124	-16.7683	30-ago-19	diurna/ nocturna	escaso		J. Núñez
El Médano	Pta. del Médano	28.0447	-16.5323	30-sep-19	diurna	escaso		J. Núñez
El Médano	Pta. del Médano	28.0447	-16.5323	16-oct-19	diurna	escaso	hembra ovígera	J.C. Hernández
Porís de Abona	Playa del Muelle	28.1653	-16.4314	14-sep-19	diurna	escaso		J. Núñez
Armeñime	Puertito de Adeje	28.1124	-16.7683	1-oct-19	diurna	escaso	pareja en cópula	J. Núñez
Güímar	Playa del Cabezo-sector B, C	28.2893	-16.3775	Ene-dic-19	diurna	nulo		J. Núñez
Icod de los Vinos	San Marcos	28.3764	-16.7240	27-feb-20	diurna	escaso		J.R. Docoito

Güímar	Playa del Cabezo-sector B, C	28.2893	-16.3775	Ene-may-20	diurna	nulo		J. Núñez
Güímar	Playa del Náutico a los Túneles	28.2848	-16.3821	1-may-20	diurna	nulo		J. Núñez
Güímar	Playa del Cabezo-sector B, C	28.2893	-16.3775	24-jul-20	diurna	nulo		J. Núñez
Adeje	La Caleta	28.0990	-16.7567	1-ago-20	diurna	muy abundante	hembra ovígera	J.C. Hernández
Teño	Pta. Diente de Ajo	28.3420	-16.9172	1-ago-20	diurna	muy abundante		J.C. Hernández
Boca Cangrejo	Playa cerca escollera La Nea	28.4056	-16.3158	1-ago-20	diurna	escaso		J.C. Hernández
Abades	Pta. de Abades	28.1409	-16.4364	1-ago-20	diurna	escaso		J.C. Hernández

decápodos de Canarias. Cada muestreo ha consistido en realizar sesiones de media hora de buceo con equipo ligero, abarcando una franja ancha de unos 2,5 metros en las zonas en donde posiblemente podrían encontrarse ejemplares de *C. ruber*. El muestreo pasivo consiste en observar la presencia de ejemplares sin manipulación del sustrato, es decir, sin volteo de bolos o la utilización de cualquier producto agresivo para el medio. En una tablilla de metacrilato se iban apuntando el número de ejemplares sin determinación del sexo de los mismos, aunque en algún caso se encontraron ejemplares en cópula. Solo en dos localidades, en El Médano y en el Puertito de Armeñime, se llegaron a colectar ejemplares a mano, con la protección de guantes.

El material colectado ha consistido en dos ejemplares (macho y hembra) que estaban copulando descaradamente en el Puertito de Armeñime (fig. 1). En El Médano se colectó una sola hembra con incubación de óvulos, la cual se mantuvo un tiempo en los acuarios del laboratorio produciéndose el desove de larvas zoeas de manera espontánea.

Para la caracterización del hábitat se utilizó una cámara de vídeo GoPro 7.

RESULTADOS

SISTEMÁTICA Y DESCRIPCIÓN

Filo ARTRÓPODA

Subfilo CRUSTACEA

Clase MALACOSTRACA

Orden DECAPODA

Familia PORTUNIDAE (Rafinesque, 1815)

La superfamilia Portunoidea incluye a las especies conocidas vulgarmente como «cangrejos nadadores», caracterizados por presentar un caparazón aplanado,





Figura 1. Ejemplares de macho (izquierda) y hembra (derecha) de *Cronius ruber* recolectados mientras copulaban en el Puertito de Armeñime.

en la mayoría más ancho que largo, con una serie de 5-9 dientes anterolaterales. La zona frontal más o menos horizontal o ligeramente arqueada, con las órbitas y pedúnculos oculares moderadamente largos y con una serie de espinas laterales bien desarrolladas. Una de las características más comunes de estos cangrejos es la de poseer el último par de patas adaptado tanto para la natación como para enterrarse en los sustratos blandos, para lo cual poseen el dactilopodio transformado en una paleta, aplanada y de forma más o menos ovalada (fig. 3).

En la actualidad, las diferentes subfamilias que englobaba la familia Portunidae han sido elevadas a nivel de familia (Brusiniidae Števcíć, 1991; Carcinidae MacLeay, 1838; Geryonidae Colosi, 1923; Ovalipidae Spiridonov, Neretina & Schepetov, 2014; Polybiidae Ortmann, 1893; Portunidae Rafinesque, 1815; y Thiidae Dana, 1852) y agrupadas en la superfamilia Portunoidea, siendo *Cronius* Stimpson, 1860 un género monoespecífico de la subfamilia Thalamitinae Paulson, 1875 (fam. Portunidae).

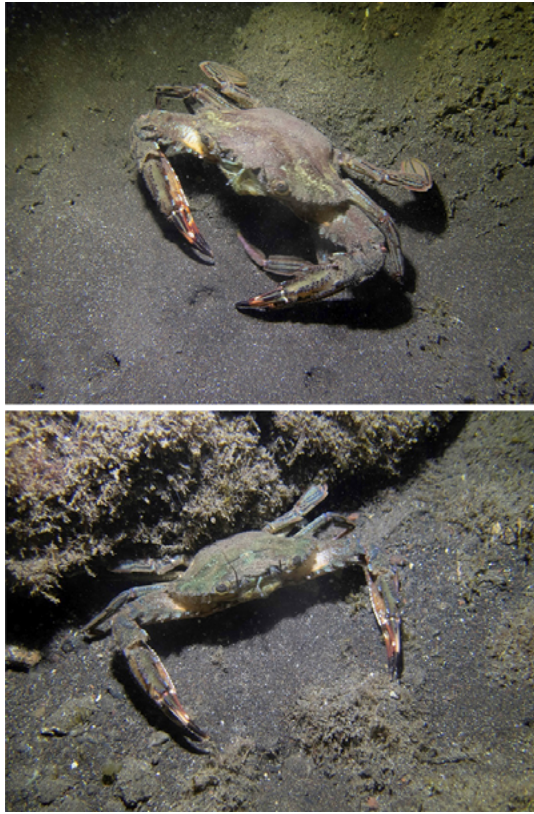


Figura 2. Ejemplares de *Cronius ruber* en su hábitat natural, al borde de su refugio. Interfase roca-arena.

DIAGNOSIS DE *CRONIUS RUBER*

Medidas del caparazón.- Los machos adultos tienen unos 50 mm de largo por 75 mm de ancho; las hembras suelen tener mayor tamaño que los machos, con una anchura de unos 85 mm y 55 mm de largo (fig. 1). Estas medidas, tomadas con los ejemplares de Tenerife, coinciden con las de otras latitudes.

Coloración.- Rojo violeta o rojo púrpura intenso, más o menos vetado con tonos más claro o blanquecinos; la parte distal de todas las espinas de color negro (Rathbun, 1930). Los ejemplares observados en Tenerife muestran una coloración más críptica, con una pubescencia pardo-verdosa (fig. 2), muy parecida a la nécora de Galicia.

Descripción morfológica (fig. 3 como apoyo para la descripción del plan corporal).- Caparazón hexagonal, liso, pubescente; una cresta transversal sinuosa que se extiende entre las espinas laterales y otra cresta biarcuada más corta, trans-





versal, a medio camino entre esta cresta y la parte frontal. Zona frontal con cuatro espinas, sin incluir las orbitales internas; un par de espinas submedianas más prominentes; el segundo par son más puntiagudas, y dirigidas ligeramente hacia atrás, estando separadas de los orbitales internos por muescas de corte más o menos profundas (fig. 1). La órbita es casi de forma circular. El artejo basal de las antenas presenta una espina debajo de la inserción de la porción móvil (articulada). Las espinas anterolaterales son desiguales, se presentan alternando grandes y pequeñas; la última espina lateral no se encuentra notablemente desarrollada como en otras especies de portúnidos. Los quelípedos son fuertes y alargados; el mero lleva de 4-6 espinas hacia la parte externa (frontal), con una pequeña espina distal en la parte de atrás; carpo con crestas granuladas, una espina interna grande y tres espinas pequeñas en la superficie externa; dáctilo con crestas granuladas en toda la superficie, armada con cuatro espinas en la zona superior, dos en el borde interior y dos en el exterior (según Williams, 1965).

Reproducción.- Datos de zonas del Atlántico occidental, se registran hembras ovígeras desde mayo a septiembre en Curazao, en junio y en julio en el litoral de Cuba y Jamaica respectivamente (Rathbun, 1930). Durante los muestreos realizados en Tenerife se ha encontrado solo una hembra ovígera en octubre, que coincide también con la época de reproducción de otros decápodos como *Maja brachydactyla* (centollo) en Canarias. No obstante, analizando los reportes registrados en la RedPROMAR se ha constatado la presencia en Canarias de hembras ovígeras desde finales de julio hasta finales de noviembre, mientras que las cópulas se han registrado de entre los meses de febrero y agosto, aunque con observaciones puntuales en noviembre (R. Herrera, com. pers.). Este amplio periodo con actividad reproductora puede ser una de las causas por las que su expansión haya sido tan rápida, pero son necesarios más muestreos dirigidos a conocer cuándo son los picos reproductivos en Canarias.

Hábitat y distribución.- El hábitat preferente de esta especie es en zonas sublitorales someras (1-20 m) y pedregosas con diversas facies algales y con interfases arenosas. De hábitos nocturnos, siendo definida como una especie esciáfila, aunque también es posible encontrarla, pero en menor densidad poblacional, en horas diurnas.

Su distribución es pantropical: costa del Atlántico occidental desde Carolina del Norte hasta Florida, golfo de Méjico, América Central, las Antillas, norte de Sudamérica desde las Guayanas a Brasil (de Amapá a Rio Grande del Sur), costas del Atlántico oriental desde Senegal hasta Angola, Macaronesia (islas de Cabo Verde, Madeira y Canarias), costa del Pacífico oriental desde California hasta Perú e Islas Galápagos (Fransozo *et al.*, 2002).

En la última década su distribución se ha visto ampliada, ya que se hacen registros por primera vez en Canarias, con anterioridad ya era conocido de las islas de Cabo Verde y Senegal (González *et al.*, 2017). Recientemente, también ha sido registrado en el litoral de Madeira, lo que representa los registros más septentriona-

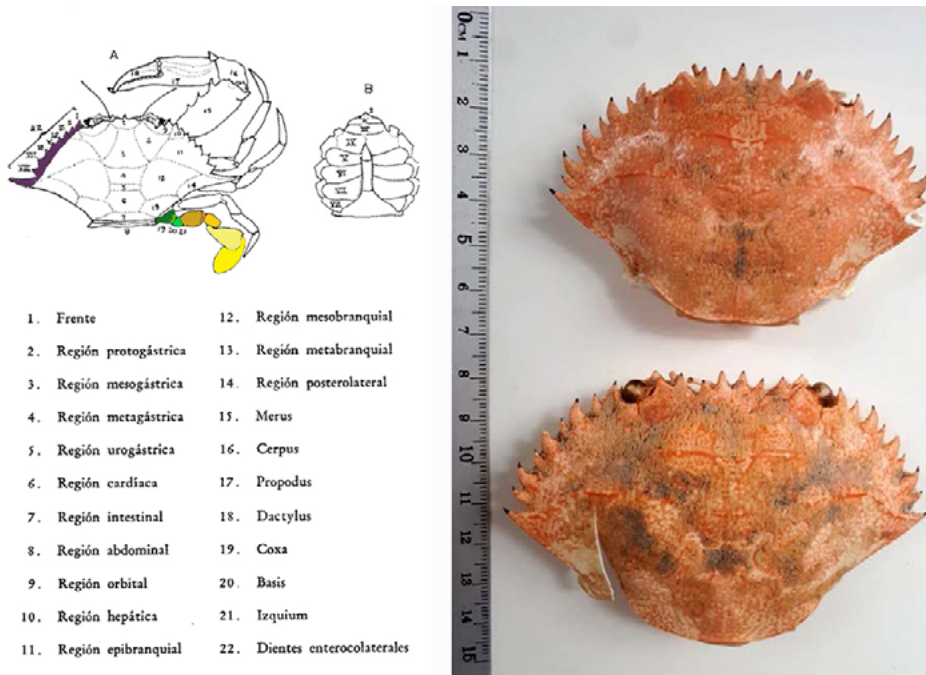


Figura 3. Izquierda: A. Portúnido en visión dorsal. B. Esternón torácico y placa abdominal en visión ventral. Derecha: Caparazón de un macho (arriba) y una hembra (debajo) de *Cronius ruber*.

les y un paso más hacia el norte en su distribución en el Atlántico oriental (Schäfer *et al.*, 2019).

SOBRE EL HÁBITAT DE *CRONIUS RUBER*

Si atendemos a la Directiva Hábitats (D. 92/43/EEC), la definición de hábitat marino es «área acuática diferenciada por sus características geográficas, abióticas y bióticas, ya sean enteramente naturales o seminaturales, en las cuales viven las especies en cualquier estado del ciclo de su vida». Se trata de una definición muy general por la que, de acuerdo con Frasschetti *et al.* (2008), el hábitat constituye el medio físico en donde viven los organismos, teniendo en cuenta que muchos de los organismos sésiles forman parte constituyente de ese medio físico, ya que estas poblaciones se instalan sobre el sustrato primario, siendo soporte para otras especies, aumentando la complejidad del conjunto del hábitat. En esta sección definimos de manera muy general algunos de los hábitats donde se encuentra *Cronius ruber* en la isla de Tenerife.



Los ejemplares que nosotros hemos observado o estudiado provienen de la isla de Tenerife, sobre todo de las costas este, sur y oeste. La mayoría de las observaciones han sido sin colecta, solo de manera puntual se han colectado ejemplares, en concreto tres ejemplares colectados a mano, dos en Armeñime (Adeje) y uno en El Médano, en total dos hembras y un macho.

En general, los fondos donde se han localizado son bastante irregulares, de tipo mixtos, con dominancia de fondos de cantos y pedregales con interfases arenosas, limoso-arenosas, en profundidades someras entre 1,5 y 6 m (fig. 4), que están de acuerdo con las características del hábitat y rango batimétrico definido para esta especie. En algunas zonas de la costa oeste, los muestreos se realizaron en las proximidades de cuevas submarinas, sobre todo en la entrada de las mismas, en donde los fondos son también rocosos, con cornisas, y existen pequeñas interfases de arena y limo, y a veces grava y picón. En ninguno de los muestreos realizados se llegó a zonas de praderas, ni de caulerpales ni sebadales, aunque sí existen visualizaciones de esta especie en estos hábitats de Canarias (González *et al.*, 2017).

Para comprobar si la especie es de hábitos crepusculares y nocturnos, también se realizaron algunos muestreos de visualización nocturna, observándose un patrón similar a otros portúnidos como por ejemplo la nécora (*Necora puber* Linnaeus, 1767) en aguas de Galicia, cuya actividad nocturna es su comportamiento más habitual. Durante las horas diurnas suelen aparecer activos, aunque en bajo número de ejemplares y, generalmente, se encuentran refugiados en fisuras y grietas, con capacidad para semienterrarse en las interfases arenosas y limosas, con un comportamiento agresivo de defensa, enseñando las quelas, y de movimientos muy rápidos, similar a una nécora de Galicia. Durante los muestreos, en solo una ocasión se observó cópula en periodo diurno y también se llegó a colectar una hembra ovígera, también en muestreo diurno, entre septiembre y octubre, que coincide en Canarias también con la reproducción del centollo canario (*Maja brachydactyla* Balss, 1922). Aunque no se realizaron muestreos específicos para la determinación correcta de su dieta, su comportamiento alimentario es similar al de la nécora gallega, mostrándose como una especie omnívora que consume invertebrados y pequeños brotes algales con detritus. En cautividad se ha comprobado la potencia de sus quelas, siendo capaz de trocear pequeños erizos. Todas estas observaciones, ya corroboradas por otros equipos de investigadores, la definen como una especie ya establecida en el litoral de Canarias, e indican que *C. ruber* ya se ha instaurado en ecosistemas sublitorales canarios y con actividad reproductiva (González *et al.*, 2017).

El portúnido *C. ruber* se caracteriza como una especie euritérmica y eurihalina, que habita en variados tipos de fondo (Le Loeuff *et al.*, 1968); en áreas de África occidental se ha constatado que se trata de una especie de fondos someros y que habita en gran variedad de sustratos desde rocosos a sustratos blandos de tipo grava, arena y limo (Manning & Holthuis, 1981, Fransen, 1991). En otras áreas geográficas se ha registrado desde el intermareal, incluso en charcos de marea hasta profundidades próximas a los 30 m (Manning & Holthuis, 1981; Fransen, 1991), aunque existen algunos registros hasta 70 m.

El tipo de fondo en donde se ha instalado *C. ruber* en Tenerife lo definimos como un sustrato rocoso de naturaleza volcánica situado inmediatamente por debajo



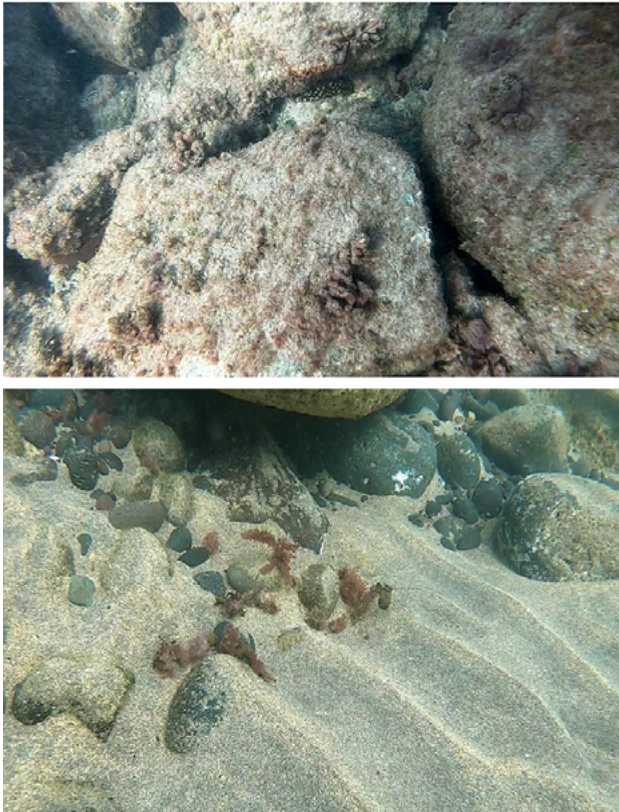


Figura 4. Ejemplos de hábitats predregosos con algas cespitosas con interfases arenosas.

del nivel de la bajamar y permanentemente sumergido (sublitoral). Las comunidades que se establecen, en general, son muy diversas, ya que se encuentran distintas facies con diferentes algas dominantes, en función de la iluminación, la exposición al oleaje, la inclinación y el tipo de sustrato, incluso se trata de facies de algas estacionales que cambian a lo largo del año. Aunque todas las facies no están constituidas por comunidades de macrófitos, en nuestro caso, la proximidad de poblaciones del erizo *Arbacia lixula* ha sido evidente, con zonas menos colonizadas por algas, con excepción de coralináceas incrustantes, especialmente en fondos de callao de zonas expuestas; mientras que en las áreas resguardadas es sustituido por otro erizo, *Paracentrotus lividus*, la holoturia *Holothuria sactori* y la ofiura *Ophioderma longicaudum*. A medida que progresamos en profundidad, llegamos a zonas de blanquiazales en donde es dominante el erizo de púas largas *Diadema africanum*, también presente en los hábitats de *C. ruber*.

Las comunidades de cuevas y tubos volcánicos submarinos, sobre todo en los tramos de entrada, son un refugio para muchas especies móviles, que encuentran



en estos enclaves su hábitat idóneo, habiéndose observado ejemplares de *C. ruber* en algunos enclaves de la isla de Tenerife. En estas áreas las comunidades de macrófitos algales son escasas y las especies presentes son generalmente algas esciáfilas calcáreas en la entrada de las cuevas y tubos, siendo frecuentes los géneros *Peyssonnelia* y *Lithothamnium*.

DISCUSIÓN

Se confirma la expansión de las poblaciones del decápodo portúnido *Cro-nius ruber* en el litoral somero de la isla de Tenerife, sobre todo en zonas de caletas abrigadas. Las poblaciones muestran su estado ovígero en los meses más cálidos, entre julio y octubre, coincidente con otros crustáceos de hábitos similares como el centollo (*Maja brachydactyla*), y solapándose en parte con otras áreas más cálidas del Atlántico caribeño en donde aparecen hembras ovígeras entre mayo y septiembre. No se han estudiado cambios en los ecosistemas donde habita, ocupando un nicho ecológico del submareal somero que en principio no estaba ocupado por otro decápodo similar. En estas zonas del litoral pulpos y sepias (chocos) pueden actuar como depredadores del *C. ruber*, según constatamos al entrevistar a mariscadores y submarinistas. Desde el punto de vista de su control, se trata de una especie de fácil recolección, ya sea a mano o con la utilización de nasas específicas para su captura, pudiendo ser controladas sus poblaciones; incluso tiene el potencial de convertirse en un recurso marisquero nuevo en las Islas.

Ya hemos comentado que los decápodos portúnidos, en general, son especies con gran movilidad, buenos nadadores, gregarios y con gran capacidad de colonización, ya que muchas de las especies presentan una amplia distribución de tipo pantropical. Por otra parte, la tasa reproductiva es alta, ya que está constatado que *C. ruber* es una especie que se aparea durante todo el año, lo que, unido a su régimen alimentario de gran espectro, la hace capaz de adaptarse a cualquier tipo de fondo somero. Estos son factores que contribuyen a que la especie se comporte como neocolonizadora de forma natural y que pueda tener un carácter de especie invasora en su nuevo hábitat, alterando la estructura de las comunidades en las que está presente.

En las aguas de Canarias *C. ruber* se ha registrado desde hace más de una década, en concreto en la isla de Tenerife, aunque como ya hemos comentado anteriormente, el dato se presenta ahora en esta publicación. Es evidente que en la actualidad los registros de la especie son numerosos, en la mayoría de las islas del archipiélago, en donde las poblaciones han ido creciendo, siendo numerosos en algunos enclaves. Ya se ha comprobado que se reproducen de una forma natural (hembras ovígeras y asentamiento de juveniles) y quizás le haya beneficiado el calentamiento del agua de mar que se está produciendo en las Islas, siendo este uno de los factores más probables de su gran éxito neocolonizador.

En general, muchas de las especies de decápodos son gregarias con altas densidades poblacionales. Esto, unido a su valor comercial como marisco, lo hace un recurso económico de gran importancia en muchos países. En el caso de *C. ruber*, entraría en esta calificación, ya que sería la «nécora canaria», ya que hasta el



momento no existía en aguas de Canarias una especie con estas características. Por otra parte, digamos que, en relación con su nicho ecológico, no ocupa el lugar de otro cangrejo similar, al menos en lo observado en algunos enclaves de Tenerife (ver siguiente apartado para mayor detalle). Sí se ha observado que es presa de los cefalópodos, sobre todo de pulpos y sepias. En Canarias, los recursos marisqueros son muy escasos y fácilmente agotables, es por ello por lo que existen leyes de protección de todas aquellas especies vulnerables y de poblaciones mermadas. No pensamos que *C. ruber* pueda rellenar un vacío en este sentido; en todo caso, pensamos que el control de las poblaciones sería más o menos fácil, permitiendo su marisqueo, en caso de que las poblaciones vayan en aumento. Se trata de un cangrejo que incluso se puede mariscar a mano, con equipo ligero de buceo, y también se podrían utilizar nasas selectivas, de esta forma se podrían controlar las poblaciones. En Canarias, actualmente uno de los platos más populares de marisco de crustáceos son los camarones del género *Plesionika*, ya que como recurso de marisqueo con nasas profundas es rentable en las Islas y muy apreciado por los visitantes. Existe además precedente en España, concretamente en el delta del Ebro, donde el portúnido invasor *Callinectes sapidus* ya se ha comercializado como marisco (Fuentes *et al.*, 2019). En nuestro caso, para proponer a *C. ruber* como recurso, se necesitaría hacer un muestreo más detallado de las poblaciones existentes para obtener los primeros datos demográficos y ecológicos que ayuden a estudiar su biomasa y evalúen correctamente el posible impacto en el medio natural, poniendo en marcha, si fuese necesario, métodos de capturas y zonas de prioridad para su pesca.

CRUSTÁCEOS DECÁPODOS LITORALES DE INTERÉS MARISQUERO QUE PODRÍAN COMPETIR CON *CRONIUS RUBER*

En el litoral costero de Canarias, los crustáceos decápodos más frecuentes representados por poblaciones relativamente numerosas son varias especies pertenecientes a la superfamilia Grapsoidea. Estas son especies bien conocidas por los mariscadores, ya sea por su consumo como marisco o como cebo o carnada, para la pesca de la «vieja». El «cangrejo blanco» (*Plagusia depressa*) (fig. 5a) constituye uno de los mariscos más apreciados en Canarias, por el extraordinario sabor de su carne (Barquín *et al.*, 2005), que se podría comparar con el de la especie objeto del presente trabajo (*Cronius ruber*) (fig. 5b), y con otra especie costero-litoral presente en Canarias, el centollo de patas cortas (*Maja brachydactyla*) (fig. 5c). Descartamos en este apartado las especies de langostas, por ser grupos con otra ecología y, en general, de hábitos más profundos y crípticos que la especie en cuestión.

De las tres especies más conspicuas de grápsidos frecuentes en Canarias: *P. depressa*, *Grapsus adscensionis* (fig. 5d) y *Percnon gibbesi* (fig. 5e), quizás la que más entraría con solapamientos de hábitat con *C. ruber* sería el cangrejo araña (*P. gibbesi*), ya que, de los tres grápsidos, es el que tiene un comportamiento más sublitoral, y el de menor porte, ya que por su tamaño se marisquea en las Islas, siendo utilizado como cebo de carnada de «vieja», sobre todo los ejemplares juveniles que se colectan durante la bajamar. Las otras dos especies ocuparían biotopos bastante



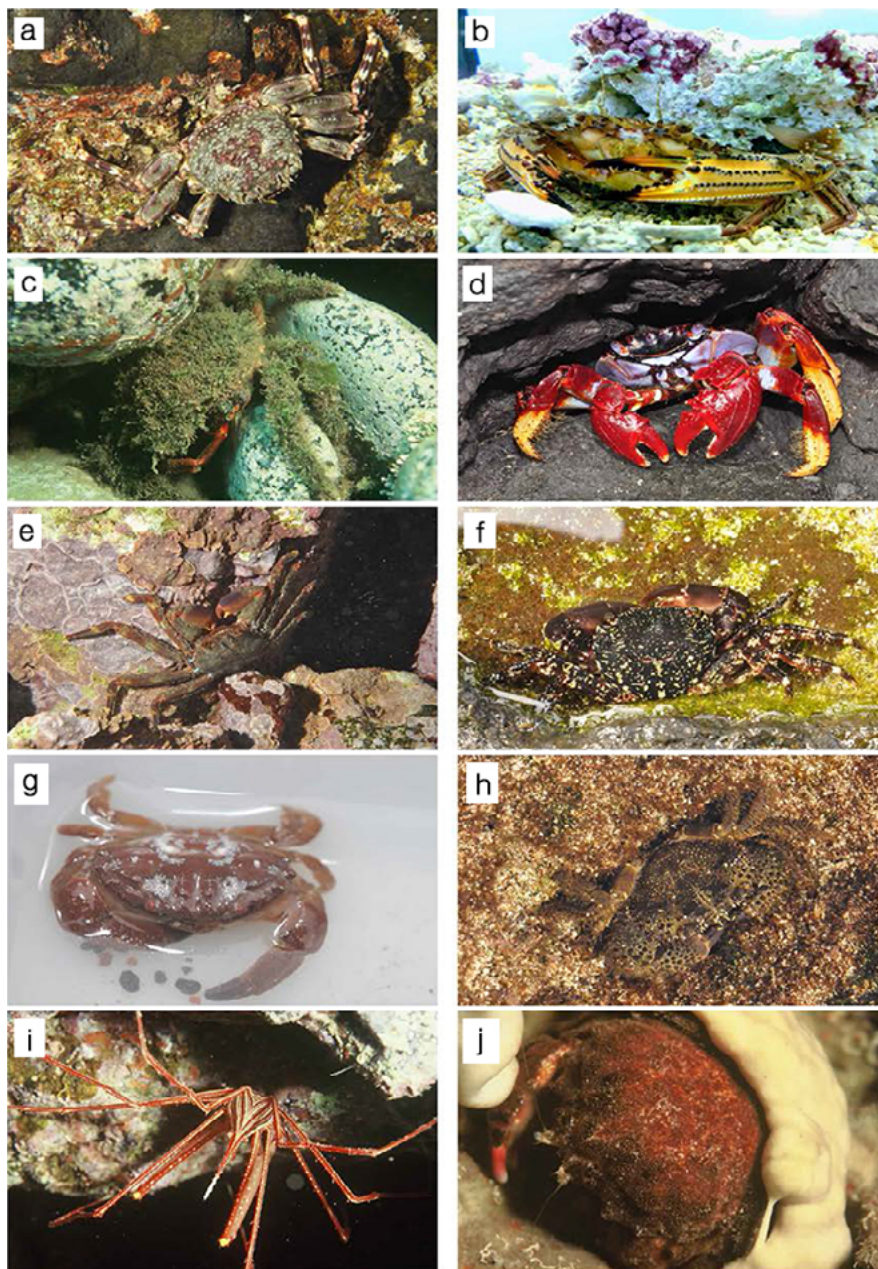


Figure 5. Crustáceos decápodos litorales de Canarias: a. *Plagusia depressa* (cangrejo blanco); b. *Cronius ruber* (nécora tropical); c. *Maja brachydactyla* (centollo); d. *Grapsus adscensionis* (cangrejo moro macho); e. *Percnon gibbesi* (cangrejo araña); f. *Pachygrapsus marmoratus* (juyón); g. *Xantho poressa* (carnada de viejas); h. *Eriphia verrucosa* (jaca); i. *Stenorhynchus lanceolatus* (araña de patas largas); j. *Dromia personata*. Fotos realizadas por José Carlos Hernández.

diferentes a *C. ruber*, pues se localizan en los niveles más altos de marea, incluso *G. adscensionis* (cangrejo moro) llega hasta zonas supralitorales, siendo el cangrejo más visible en el litoral isleño, sobre todo en escolleras artificiales, ramoneando o simplemente soleándose; aunque el porte del cangrejo moro suele ser mayor que el cangrejo blanco, pues puede superar los 25 cm; no obstante, su carne es menos apreciada como marisco, ya que es bastante amarga (Barquín *et al.*, 2005). Otras especies de grápsidos de menor porte, abundantes en los ambientes intermareales pedregosos, son el cangrejo juyón o juyona, que se utiliza como carnada para la pesca de la vieja, entre otras especies de peces; el género *Pachygrapsus* (fig. 5f), con varias especies registradas en el litoral de Canarias, se suelen recolectar por volteo de piedras o callaos en el intermareal, ya que se trata de especies esciáfilas, que permanecen infralapidícolas durante las horas diurnas en la bajamar. Estas especies comentadas difícilmente competirían con *C. ruber*.

Además de los cangrejos juyones (*Pachygrapsus*), utilizados como cebo de pesca, también se recolectan otras especies presentes en el intermareal, como por ejemplo *Xantho poressa* (fig. 5g) y *Xantho incisus*, especies de la superfamilia Xanthoidea, son especies de pequeño tamaño que se recolectan también por el volteado de piedras durante la bajamar en el litoral isleño. Todas estas últimas especies, más o menos crípticas, ocupan biotopos muy diferentes al frecuentado por *C. ruber*. Existen en Canarias otras especies de cangrejos que ocupan biotopos en el intermareal rocoso, la especie de mayor tamaño es la jaca (*Eriphia verrucosa*) (fig. 5h), un cangrejo de quelas muy potentes que cada vez es más escaso en el litoral de Canarias; los ejemplares de mayor tamaño eran capturados como marisco, ya que se trata también de una especie de carne muy apreciada.

La superfamilia Majoidea también se encuentra bien representada con varias especies en el litoral canario, aunque se trata de especies menos visibles que las tres anteriores, ya que se mimetiza perfectamente con el fondo que la rodea; además, son más activas de noche, pues también tienen un comportamiento esciáfilo. La araña de patas largas (*Stenorhynchus lanceolatus*) (fig. 5i) es una especie bastante común y se puede ver desde los charcos intermareales, muy a menudo se refugia en zonas de oquedades y entradas de cuevas submarinas. Por lo que la especie que ocupa biotopos más afines a *C. ruber* es *Maja brachydactyla* (centollo de Canarias), especie que se encuentra en fondos de 2 a 20 m de profundidad, o incluso más, en fondos rocosos, aunque también pueden recorrer zonas arenosas, los ejemplares más jóvenes con camuflaje de algas sobre el caparazón y tendencia a habitar en zonas resguardadas tanto de barlovento como de sotavento. Se trata de especies muy abundantes en zonas con aguas ricas en nutrientes, como por ejemplo en las costas de Galicia, donde la centolla o centollo (*Maja squinado*) y la nécora (*Necora puber*) son especies de marisqueo en esas latitudes y de gran importancia económica. En Canarias, con aguas oligotróficas en la mayor parte de su litoral, las poblaciones son bastante escasas, en el caso de *M. brachydactyla* y una tercera especie de pequeña centolla o santorra, *Maja goldziana*, que se encuentra a mayor profundidad (González-Pérez, 1995), y a veces es capturada en las artes de los pescadores (nasas).

Quedarían por nombrar algunas especies de cangrejos litorales de porte medio, frecuentes en fondos someros arenosos que llegan hasta los caulerpales y



sebadales más profundos, nos referimos a dos especies de la superfamilia Calappoidea, *Calappa granulata* y *Cryptosoma cristatum*, la primera de mayor porte y gran potencia de quelas, ambas especies son capaces de desaparecer a la vista del buceador enterrándose completamente en la arena, especies que cada vez son más escasas en los fondos arenosos insulares. Una última especie, también de ambientes someros, que incluso puede aparecer en el intermareal, es *Dromia personata* (fig. 5j), de la superfamilia Dromioidea, especie frecuente en tramos de entrada a cuevas submarinas y que se asocia con esponjas que utiliza como artilugio de enmascaramiento, sus poblaciones son poco numerosas y de difícil observación debido a sus hábitos esciáfilos.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Isidro González y Gabriel Dorado su inestimable ayuda y apoyo.

RECIBIDO: junio de 2021; ACEPTADO: septiembre de 2021



REFERENCIAS

- ABELLÓ P. 1989. Feeding habits of *Macropipus tuberculatus* (Brachyura, Portunidae) off the Catalan coast (NW Mediterranean). *Misc. Zool.* 13: 45-50.
- BARQUÍN-DÍEZ, J., NÚÑEZ-FRAGA, J., FALCÓN-TOLEDO, J.M. y BRITO-HERNÁNDEZ, A. 2005. *Fauna marina, los invertebrados* (pp. 325-342). En Patrimonio natural de la isla de Fuerteventura, medio físico, el mundo vegetal y la fauna. Edit. Rodríguez-Delgado, O. Centro de la Cultura Popular Canaria.
- BRITO, A., LÓPEZ, C., OCAÑA, O., HERRERA, R., MORO, L., MONTERROSO, O., RODRÍGUEZ, A., CLEMENTE, S. y SANCHEZ, J.J. 2017. Colonization and expansion of potentially invasive coral species in the Canary Islands in traduced through oil platforms. *Vieraea*, 45:65-82.
- DE GRAVE, S., PENTCHEFF, N.D., AHYONG, S.T., CHAN, T.-Y., CRANDALL, K.A., DWORSCHAK, P.C., FELDER, D.L., FELDMANN, R.M., FRANSEN, C.H.J.M., GOULDING, L.Y.D., LEMAITRE, R., LOW, M.E.Y., MARTIN, J.W., NG, P.K.L., SCHWEITZER, C.E., TAN, S.H., TSHUDY, D. y WETZER, R. 2009. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. *The Raffles Bulletin of Zoology*, Suppl. 21: 1-109.
- FALCÓN, J.M. 2015. Ictiofauna de las Islas Canarias. Análisis biogeográfico. Tesis doctoral, Universidad de La Laguna, 310 pp.
- FRANSEN, C.H.J.M. 1991. Preliminary report on Crustacea collected in the eastern part of the North Atlantic during the CANCAP and MAURITANIA. Expeditions of the former Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden. *National Natuurhistorisch Museum*, Leiden, 200 pp.
- FRANZOZO, A., MANTELATTO, F.L. y NEBECC, G.B. 2002. La primera etapa zoeal del género *Cronius* (Brachyura, Portunidae) de la costa brasileña, que eclosionó en un laboratorio. *Journal of Plankton Research*, 24 (11):1237-1244.
- FRASCHETTI, S., TERLIZZI, A. y BOERO, F. 2008. How many habitats are there in the sea (and where)? *Journal of Experimental marine biology and ecology*, 366: 309-332.
- FUENTES, M.A., TORRENT, L., BARRERA, S. y BOIX, D. 2019. Rapid invasion of the American blue crab *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896 in the North-East of the Iberian Peninsula. *BioInvasions Records* 8(1): 113-118.
- GOZÁLEZ-PÉREZ, J.A. 1995. Catálogo de los crustáceos decápodos de las islas Canarias. Gambas, langostas y cangrejos. Edit. Turquesa, 282 pp.
- GONZÁLEZ, J., TRIAY-PORTELLA, R., ESCRIBANO, A. y CUESTA, J. 2017. Northernmost record of the pantropical portunid crab *Cronius ruber* in the eastern Atlantic (Canary Islands): natural range extension or human-mediated introduction? *Scientia Marina*, 81(1): 81-89.
- HERNÁNDEZ, C. 2015. Sistema de carbono y productividad primaria en zonas costeras de Canarias en un contexto de Cambio Global. Tesis doctoral, Universidad de La Laguna. 210 pp.
- HOLTHUIS, L.B. 1987. «Vrais crabes», pp. 322-367. In W. Fischer, M.-L. Bauchot & M. Schneider (ed.): Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. (Révision 1). Méditerranée et mer Noire. Zone de pêche 37. Volume I. Végétaux et Invertébrés. FAO, Rome.
- KOCH, M. y ĎURIŠ, Z. 2016. Notes on distribution of some portunid crabs in the Mediterranean Sea (Decapoda: Brachyura: Portunidae). *Acta Mus. Siles. Sci. Natur.* 65: 117-128.
- LE LOEUFF P. y INTÈS A. 1968. La faune benthique du plateau continental de Côte d'Ivoire, récoltes au chalut, abondance-répartition-variations saisonnières (Mars 1966-Février 1967). *Centre de Recherches Océanographiques, Abidjan, Doc. Scient.* Provisoire 25: 1-78.



- MANNING R.B. y HOLTHUIS L.B. 1981. West African Brachyuran Crabs (Crustacea: Decapoda). *Smithson. Contr. Zool.* 306: 1-379.
- RATHBUN, M. J. 1930. The cancroids crabs of America of the families Euryalidae, Portunidae, Atelcyclidae, cancridae, and Xanthidae. *Bull. U. S. Nat. Mus.*, 152: 1-609.
- RODRÍGUEZ, B.D. 1982. Cangrejos de la familia portunidae (Decapoda, Brachyura) del Caribe colombiano. *An. Inst. Inv. Mar. Punta de Betín*, 12: 137-184.
- SCHÄFER, S., MONTEIRO, J., CASTRO, N., RILOY, G. y CANNING-CLODE, J. 2019. *Cronius ruber* (Lamarck, 1818) arrives to Madeira Island: a new indication of the ongoing tropicalization of the northeastern Atlantic. *Marine Biodiversity*.49: 2699-2707.
- SPIVAK, E.D. 1997. Los crustáceos decápodos del Atlántico sudoccidental (25°-55° S): distribución y ciclos de vida. *Investig. Mar.*, 25: 69-91.
- TEMPLADO-GONZÁLEZ, J., BALLESTEROS-SAGARRA, E., BRITO-HERNÁNDEZ, A., BORJA-YERRO, A., GALPARSORO-IZA, I., MARTÍN-GARCÍA, L. y SERRANO-LÓPEZ, A. 2012. *Inventario Español de Hábitats y Especies Marinos. Guía interpretativa: inventario español de hábitats marinos*. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Madrid, 229 pp.
- TRIAY-PORTELLA, R., MARTÍN, J.A., GONZÁLEZ, J.A., LORENZO, J.M. y PAJUELO, J.G. 2018. Conocer al invasor: dispersión del decápodo no nativo *Cronius ruber* en los ecosistemas marinos de Gran Canaria (Islas Canarias) *VI International Symposium on Marine Sciences Vigo (Spain)*.
- WILLIAMS, A.B. 1965. Marine decapods crustaceans of the Carolinas. *Fishery Bulletin*, 65 (1): 1-293.



SÍNTESIS / SYNTHESIS

LAS ALGAS CORALINAS (RHODOPHYTA) ANTE LA ACIDIFICACIÓN DEL OCÉANO CON ESPECIAL REFERENCIA A LAS ISLAS CANARIAS

Julio Afonso-Carrillo*
Universidad de La Laguna

RESUMEN

La futura acidificación de los océanos tendrá un impacto generalizado en las especies marinas y los ecosistemas. Las algas coralinas (Corallinophycidae, Rhodophyta) son elementos conspicuos de las comunidades litorales en todas las latitudes. En la pared celular de las algas coralinas interviene la forma más soluble de calcita, lo que las hace particularmente vulnerables a variaciones en el pH del mar. En esta síntesis discutimos el actual conocimiento sobre las algas coralinas de Canarias en el contexto de los avances producidos en las últimas décadas tanto en la taxonomía (aplicación de diferentes criterios taxonómicos) como en la ecología (un grupo de organismos que prestan unos servicios ecosistémicos muy valiosos). En Canarias las algas coralinas están actualmente representadas por 56 especies, pero existen fundadas razones para creer que es una subestimación del número real de especies. Participan en la mayoría de las comunidades litorales y su abundancia permite considerarlas como elementos característicos de numerosos hábitats, algunos de ellos escasamente investigados.

PALABRAS CLAVE: Acidificación oceánica, algas coralinas, algas coralinas costrosas, islas Canarias, servicios ecosistémicos.

THE CORALLINE ALGAE (RHODOPHYTA) FACED TO THE OCEAN ACIDIFICATION WITH SPECIAL REFERENCE TO THE CANARY ISLANDS

ABSTRACT

Future ocean acidification will have a widespread impact on marine species and ecosystems. Coralline algae (Corallinophycidae, Rhodophyta) are conspicuous elements of littoral communities at all latitudes. The more soluble form of calcite intervenes in the cell wall of coralline algae, making them particularly vulnerable to variations in the pH of the sea. In this review the current knowledge about the coralline algae of the Canary Islands is discussed in the context of the advances produced in recent decades both in the taxonomy (application of different taxonomic criteria) as in the ecology (a group of organisms that provide very valuable ecosystem services). In the Canary Islands, coralline algae are currently represented by 56 species, but there are good reasons to believe that this is an underestimation of the real number of species. They participate in most coastal communities and their abundance allows them to be considered characteristic elements of numerous habitats, some of them poorly investigated.

KEYWORDS: Canary Islands, coralline algae, crustose coralline algae, ecosystem services, ocean acidification.

DOI: <https://doi.org/10.25145/j.SI.2021.04.08>

REVISTA SCIENTIA INSULARUM, 4; diciembre 2021, pp. 145-204; ISSN: e-2659-6644



INTRODUCCIÓN

El incremento de las emisiones de CO₂ de origen antropogénico está alterando la química del océano con una disminución en el pH del agua de mar (acidificación del océano) de 0,1 unidades de promedio desde el pasado siglo y con una caída proyectada de otras 0,3-0,4 unidades para el final del presente siglo (Feely *et al.* 2004; Solomon *et al.* 2007; Bates *et al.* 2014). Los cambios en la química del agua de mar pueden aumentar los costos energéticos de la construcción y el mantenimiento de las estructuras en las que interviene el carbonato cálcico, puesto que la acidificación del océano conduce a una disminución del estado de saturación del CaCO₃ del agua de mar, comprometiendo la capacidad de muchos organismos marinos calcificantes para elaborar sus conchas o esqueletos (Raven *et al.* 2005; Orr *et al.* 2005; Atkinson y Cuet 2008; Hall-Spencer *et al.* 2008; Doney *et al.* 2009; Gao *et al.* 2019).

Con el descenso del pH las estructuras elaboradas con CaCO₃ se vuelven vulnerables, tanto por la reducción del proceso de calcificación como por la disolución de carbonatos. El carbonato de calcio forma parte de conchas, esqueletos y placas de muchos invertebrados, así como de los talos de algunas algas, por lo que resultarán implicados desde diminutos organismos del plancton hasta importantes bioconstructores, como erizos, moluscos, corales o algas (Ordóñez *et al.* 2017; Byrne y Fitzner 2019; Viotti *et al.* 2019). El carbonato cálcico de los organismos vivos se presenta bajo dos polimorfos: la calcita (cristaliza en sistema romboédrico) o el aragonito (cristaliza en sistema ortorrómbico). El magnesio (Mg²⁺) puede reemplazar parte del calcio (Ca²⁺) en la calcita y la calcita que contiene > 4% de MgCO₃ se define convencionalmente como calcita alta en Mg o Mg-calcita (Tucker y Wright 1990; Ries *et al.* 2009; Basso 2012). De estas dos formas biológicas de CaCO₃, el aragonito presenta el doble de solubilidad que la calcita pura, sin embargo, la calcita alta en magnesio es más soluble que el aragonito, por lo que es la forma más sensible a la acidificación (Andersson *et al.* 2008). Por lo tanto, en un futuro próximo la acidificación de los océanos tendrá un impacto generalizado tanto en las especies marinas como en los ecosistemas (Fabry *et al.* 2008; Guinotte y Fabry 2008; Hoegh-Guldberg *et al.* 2008; Hendriks *et al.* 2010; Porzio *et al.* 2011; Ragazzola *et al.* 2012; Mostofa *et al.* 2016) con graves consecuencias para los millones de personas que dependen de los ecosistemas costeros, la pesca y la acuicultura (Hall-Spencer y Harvey 2019).

Los tres principales grupos de macroalgas marinas (algas pardas: *Phaeophyceae*, algas rojas: Rhodophyta y algas verdes: *Chlorophyta*) incluyen formas calcificadas, pero son indiscutiblemente las algas rojas las que cuentan con una más amplia representación de organismos con depósitos de carbonato cálcico, entre las que destacan las algas coralinas (Johansen, 1981; Borowitzka y Larkum 2008). Entre las

* Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal. Universidad de La Laguna, Tenerife, Canary Islands, Spain (ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9455-6904>). E-mail: julio-afonsocarrillo@gmail.com.

algas pardas solo Dictyotales cuenta con una minúscula representación de formas calcificadas, que con unas 50 especies representa algo más del 2% de las algas pardas (Silberfeld *et al.* 2014). Hasta hace poco tiempo se tenía a *Padina*, un género ampliamente representado por costas templado-cálidas a tropicales y fácilmente reconocible por sus formas flabeladas y sus depósitos extracelulares de aragonito, como el único género calcificado entre las feoíceas (Ni-Ni-Win *et al.* 2011). Pero el descubrimiento de *Newhousia*, un género de formas costrosas con depósitos de aragonito tanto extracelulares como en la pared celular, acabó con la exclusividad de *Padina* (Kraft *et al.* 2004; Vieira *et al.* 2016).

En las algas verdes hay aproximadamente un millar de especies marinas actualmente aceptadas, y de ellas algo más de 200 especies ($\pm 20\%$) presentan depósitos extracelulares de aragonito (Leliaert *et al.* 2012). Las algas verdes calcificadas están especialmente bien representadas en regiones tropicales y subtropicales con géneros muy diversificados como *Acetabularia*, *Cymopolia*, *Halimeda*, *Parvocaulis*, *Penicillus* o *Udotea* (Hillis-Colinvaux 1980; Littler y Littler 1990; Kooistra 2002).

Por último, en unas 1200 (16,6%) de las más de 7200 especies de algas rojas actualmente conocidas, el carbonato cálcico interviene en su morfología (Johansen 1981). Ciertas algas rojas bastante habituales desde las costas tropicales a las templado-cálidas, como algunas Nemaliales (*Galaxaura*, *Ganonema*, *Liagora*, *Tricleocarpa*) y Peyssonneliales (*Peyssonnelia*) presentan carbonato cálcico como depósitos de aragonito extracelular (Kjellman 1900; Denizot 1968; Huisman y Lin 2018). Sin embargo, el grupo más numeroso de algas rojas calcificadas es el de las algas coralinas que agrupa en el presente cerca de 800 especies (Woelkerling 1988; Guiry y Guiry, 2020). En las algas coralinas el carbonato cálcico ocurre bajo la forma de Mg-calcita como constituyente de la pared celular, lo que les permite construir estructuras sólidas y duraderas sustentando formaciones como los arrecifes tropicales o los lechos de rodolitos (Littler y Littler 2013).

Los estudios sobre el proceso de calcificación en las algas coralinas son limitados y todavía no se conoce bien en comparación con la abundancia de estudios sobre otros calcificadores como los corales o los moluscos (Adey y Macintyre 1973; Borowitzka *et al.* 1974; Borowitzka 1984; Lewis *et al.* 2017). Junto con la influencia del estado de saturación del agua de mar, el pH interno o el papel de la fotosíntesis sobre la calcificación, se discute acerca del control que las algas coralinas ejercen sobre los procesos de calcificación, es decir, si es un proceso inducido como en las algas verdes (Borowitzka y Larkum 2008; Hofmann *et al.* 2016). Hay dos tipos de pared celular calcificada en las algas coralinas: la primaria, muy delgada, y la secundaria, en la que los cristales de Mg-calcita se disponen radialmente perpendiculares a la pared celular (Borowitzka *et al.* 1974; Nash y Adey 2017). La calcificación ocurre en varias etapas sucesivas desde la pared celular primaria, que se llena con fluido mineralizante de compuestos orgánicos y agua de mar, en el que los gránulos de Mg-calcita precipitan sobre microfibrillas de celulosa perpendiculares a la pared y se calcifican construyendo los cristales radiales de Mg-calcita (Nash *et al.* 2019). El análisis de características a escala nanométrica de las paredes celulares calcificadas ha mostrado la existencia de ocho morfotipos distintos de cristallitos primarios que parecen concordar con los principales grupos de algas coralinas (Auer y Piller 2020).



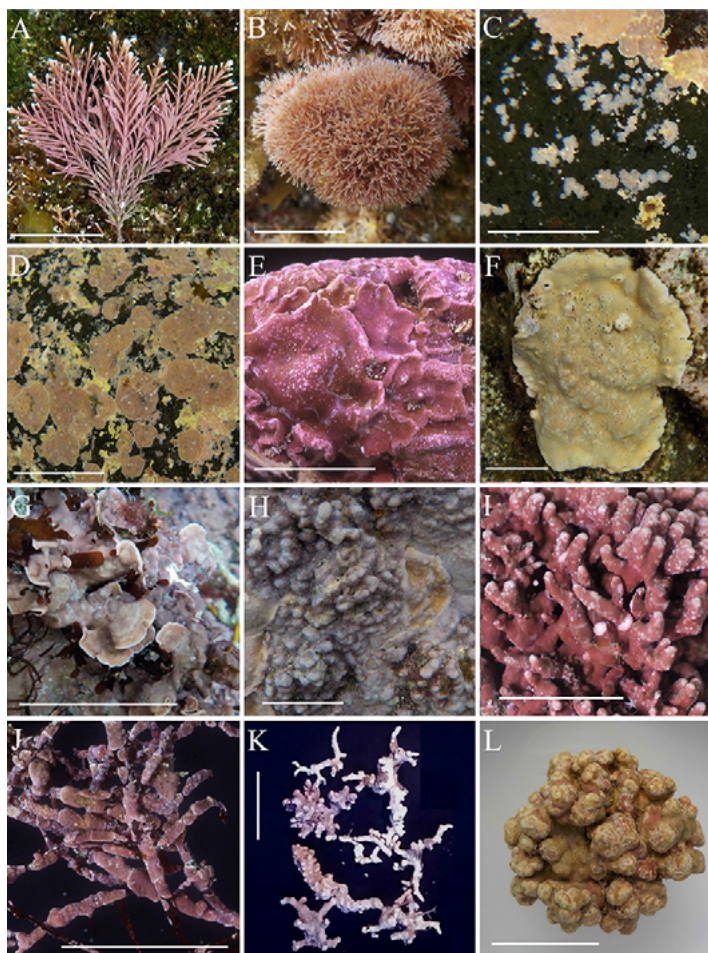


Figura 1. Ejemplos de la morfología externa de algunas algas coralinas de las islas Canarias. A. *Corallina* sp. B. *Jania rubens*. C. *Hydrolithon* sp. D. *Harveyolithon samoënsis*. E. *Lithophyllum vickersiae*. F. *Porolithon oligocarpum*. G. *Mesophyllum expansum*. H. *Titanoderma polycephalum*. I. *Melyvonnea canariensis*. J. *Titanoderma pustulatum* epífita en *Pterocladia capillacea*. K. *Lithothamnion corallioides*. L. Rodolito no identificado. Barra de escala = 20 mm.

Las algas coralinas (figura 1) han conseguido un incuestionable éxito evolutivo y en todas las regiones son elementos conspicuos de las comunidades bentónicas desde los polos al ecuador (Johansen 1981). En las islas Canarias están ampliamente representadas con más de 50 especies (Afonso-Carrillo y Sansón 1999; Gallardo *et al.* 2016), son participantes habituales en la mayor parte de las comunidades del fitobentos con rangos de abundancia que permite considerarlos como los elementos más característicos de numerosos hábitats bentónicos (Afonso-Carrillo *et al.* 1985a;

Templado *et al.* 2012), y las gentes de la mar se refieren a ellas como «caliches», «confites» o «anises» (Viera y Clavijo 1868; Afonso-Carrillo 1997; Machado y Morera 2005). La acidificación del océano tendrá un impacto sobre todas estas especies y, consecuentemente, sobre los ecosistemas marinos canarios.

Este trabajo ha sido diseñado con el propósito de revisar el actual conocimiento sobre las algas coralinas de las islas Canarias, en el contexto de los avances producidos en las últimas décadas tanto en la taxonomía como en la ecología de este grupo de organismos, que prestan unos muy valiosos servicios ecosistémicos en todas las latitudes. La calcificación de las paredes celulares de estas algas, con la forma más soluble de calcita, las hace particularmente vulnerables en el previsto escenario de acidificación de los océanos.

DIVERSIFICACIÓN DE LAS ALGAS CORALINAS

Por sus talos íntegramente calcificados las algas coralinas presentan un elevado potencial de conservación y han dejado un excelente y continuo legado fósil desde principios del Cretácico, hace 136 Ma, con plantas portadoras de estructuras reproductoras (Aguirre *et al.* 2000; Peña *et al.* 2020), un legado que también incluye algas coralinas de las islas Canarias (Rothpletz y Simonelli 1890; Meco 2008). Pero este grupo es mucho más antiguo, puesto que un fósil datado en 600 Ma es asignado a un ancestro de las algas coralinas (Xiao *et al.* 1998). Este grupo de algas ha sido un componente constante de las comunidades marinas a lo largo del tiempo, lo que no solo permite seguir la historia de este grupo, sino que, además, son buenos referentes sobre los que establecer las condiciones ambientales del pasado (Rösler *et al.* 2017). Su protagonismo ha sido tan elevado que, por ejemplo, los hábitats costeros carbonatados del Mioceno presentan una facies de depósitos de algas coralinas que reemplazaron temporalmente a los corales como productores dominantes de carbonatos en trópicos y subtrópicos (Littler y Littler 2013). Su distribución, mantenida en el tiempo y a escala global, ha permitido detectar en el pasado tanto picos de diversidad como periodos de extinción (Aguirre *et al.* 2000). Son indicadores paleoambientales de alta precisión que proporcionan una herramienta valiosa para contextualizar los recientes cambios oceánicos (Halfar *et al.* 2008; Williams *et al.* 2011), al tiempo que permiten reconstruir la historia evolutiva de estas algas mediante el calibrado de los análisis filogenéticos y la valoración de las tendencias evolutivas de los caracteres morfológicos (Peña *et al.* 2020).

Plinio, en el siglo primero, ya reconocía a *Corallina* como un organismo vivo, un nombre diminutivo que procede del latín *Corallo* (= coral) (Irvine y Chamberlain 1994), y que Linnaeus (1758) ya incluyó en su *Sistema Natura*. Por el siglo XVIII las algas coralinas se incluían junto a corales, hidroideos, esponjas, briozoos y otras algas calcificadas en el reino animal (Ellis 1775). Ese criterio fue seguido por Lamouroux (1812, 1816) y Lamarck (1815), que las trataron como «polypiers coralligènes flexibles». Fueron Philippi (1837) y Decaisne (1842) los que establecieron de forma inequívoca la naturaleza vegetal de estos organismos. Las formas geniculadas comenzaron a ser estudiadas por los ficólogos e incluidas en sus listados de especies,



sin embargo, las formas costrosas mucho más complejas de estudiar quedaron en manos de un número muy reducido de especialistas a los que se remitían las muestras para su identificación. Cuando se inició el siglo xx, Heydrich (1897a, b) y Foslie (1898a, b) rivalizaban en la configuración del grupo de las coralinas no geniculadas con la caracterización y descripción de nuevos taxones. Foslie fue particularmente prolífico (entre 1887 y 1909 describió 10 géneros, 240 especies y 235 taxones infra-específicos) y en la actualidad sus publicaciones y su herbario siguen constituyendo un recurso fundamental para investigar las coralinas no geniculadas (Printz 1929; Adey 1970; Woelkerling 1984).

A Heydrich y Foslie les sucedió Lemoine (1911, 1929a, b) como investigadora de referencia en el estudio de las algas coralinas, siendo durante la primera mitad del siglo xx muy limitados los avances en este grupo (*e.g.*, Suneson 1937, 1943; Manza 1940; Hamel y Lemoine 1953; Mason 1953). Fue a partir de los años sesenta cuando se recuperó el interés científico por estas algas (*e.g.*, Adey 1964; Cabioch 1966, 1971, 1972, 1988; Masaki 1968; Johansen 1969, 1976; Littler 1972, 1973; Adey y Adey 1973; Adey y MacIntyre 1973). En este periodo primaron estudios en los que se enfatizó la importancia de la estructura vegetativa y reproductora como características primordiales para el reconocimiento de las especies. Johansen (1981) resumió el estado de conocimientos al iniciarse la década de los ochenta, momento en que todas las algas coralinas se mantenían agrupadas en la gran familia Corallinaceae dentro del orden Cryptonemiales. Unos pocos años después sería establecido el orden Corallinales (Silva y Johansen 1986).

Las algas coralinas presentan un amplio rango de variabilidad morfológica en una misma especie, por lo que el aspecto externo no suele ser suficiente para distinguirlas. Por eso los caracteres relacionados con la anatomía se fueron generalizando como características diagnósticas (Cabioch 1972, 1988). En consecuencia, llevar a cabo identificaciones constituía un procedimiento metodológico largo y laborioso, por requerir, además de eliminar el CaCO_3 de las paredes celulares (descalcificación), la aplicación de técnicas histológicas (figura 2) para obtener secciones delgadas en planos convenientemente orientados (Afonso-Carrillo *et al.* 1984). Pero debido a la escasa información publicada sobre la mayor parte de las especies, disponer de secciones histológicas adecuadas no siempre aseguraba una identificación con garantías sin contar con la colaboración de uno de los escasos expertos en el grupo (Johansen 1981; Woelkerling 1988). Este conjunto de dificultades ha propiciado que en muchos estudios, tanto florísticos como ecológicos, las algas coralinas costrosas hayan sido pasadas por alto o simplemente tratadas colectivamente como «lithothamnia», «CCA» (acrónimo de Crustose Coralline Algae) o por «coralinas no geniculadas» (*e.g.*, Lawson y Norton 1971; Adey y Macintyre 1973; Ballesteros 1993; Sangil *et al.* 2011, 2016).

A partir de los años ochenta se generalizó la utilización de la microscopía electrónica de barrido (MEB), lo que permitió el estudio de los especímenes sin necesidad de eliminar el CaCO_3 (figura 3), reduciendo parcialmente el esfuerzo necesario para la caracterización morfoanatómica de estas algas (Afonso-Carrillo *et al.* 1985b). También comenzaron a aplicarse nuevos criterios diagnósticos sustentados en la morfología vegetativa y reproductora de los especímenes tipo, lo que



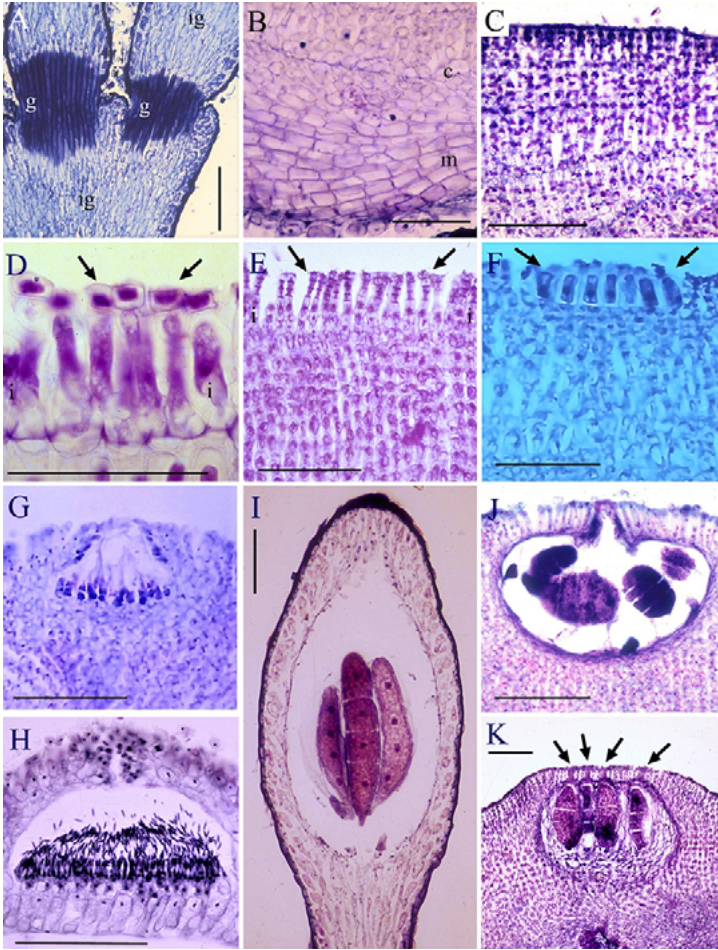


Figura 2. Ejemplos de morfología vegetativa y reproductora de algas coralinas de las islas Canarias empleando las técnicas histológicas tradicionales. Secciones longitudinales radiales de fragmentos descalcificados y tinción hematoxilina de Ehrlich-eosina (ver Afonso-Carrillo *et al.* 1984).

- A. Detalle de dos genículos (g) entre intergenículos (ig) en *Jania purpurata*. B. Detalle de filamentos medulares (m) de los que se originan filamentos corticales (c) en *Neogoniolithon hirtum*. C. Detalle de los filamentos corticales en *N. hirtum*. D. Detalle del estrato de células iniciales del córtex cubiertas por un estrato de células epiteliales (flechas) en *Titanoderma polycephalum*. E. Detalle del córtex mostrando varios estratos de pequeñas células epiteliales (flechas) sobre las células iniciales en *Lithophyllum incrustans*. F. Detalle de un campo de tricocitos (flechas) en *Porolithon oligocarpum*. G. Conceptáculo femenino con ramas carpogoniales en *Harveyolithon samoëense*. H. Conceptáculo masculino con espermatangios y espermacios en *Titanoderma pustulatum*. I. Conceptáculo con esporangios en *Jania purpurata*. J. Conceptáculo uniporado con esporangios en *Harveyolithon samoëense*. K. Conceptáculo multiporado, con cada esporangio con un tapón en cada poro (flechas) en *Phymatolithon lenormandii*. Barra de escala = 50 μm .



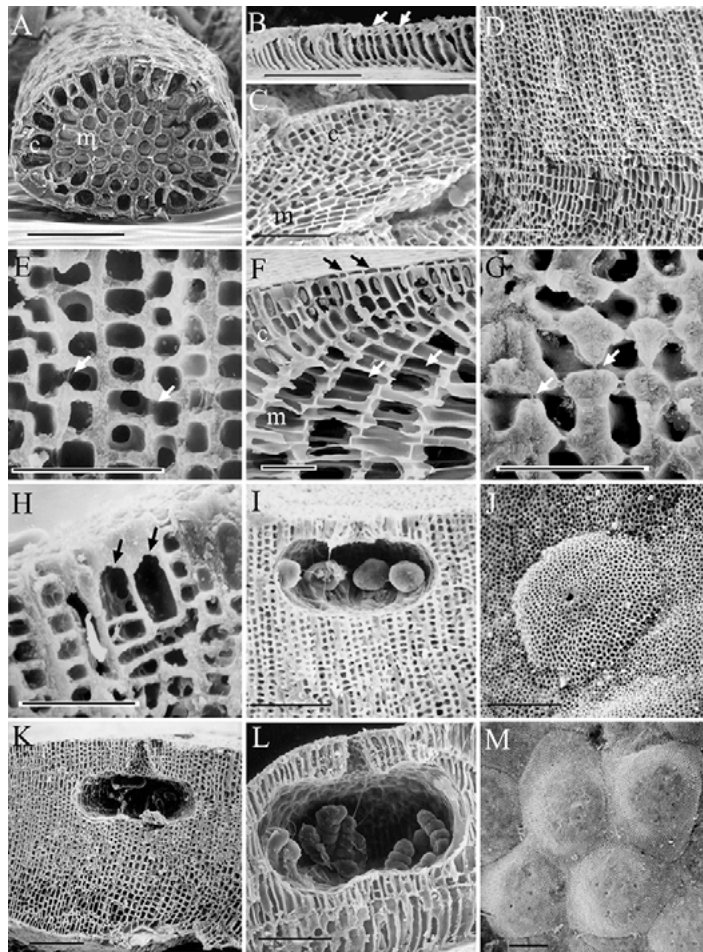


Figura 3. Ejemplos de morfología vegetativa y reproductora de algas coralinas de las islas Canarias en microscopía electrónica de barrido (MEB) (ver Afonso-Carrillo *et al.* 1985b). Secciones longitudinales radiales excepto las especificadas. A. Sección transversal de un intergenículo mostrando la médula (m) central y el córtex (c) en *Jania purpurata*. B. Margen del talo en *Titanoderma pustulatum*, donde cada célula basal porta una pequeña célula epitelial (flechas). C. Médula (m) y córtex (c) en el margen del talo en *Neogoniolithon hirtum*. D. Filamentos corticales en *Lithophyllum lobatum*. E. Detalle de filamentos corticales interconectados lateralmente por fusiones celulares (flechas) en *Harveyolithon samoëense*. F. Detalle de médula (m), córtex (c) y células epiteliales (flechas negras) en *Mesophyllum expansum*; células medulares con amplias fusiones (flechas blancas). G. Detalle de filamentos corticales con células interconectadas lateralmente por sinapsis secundarias (flechas) en *Lithophyllum* sp. H. Detalle de dos tricocitos (flechas) en *Harveyolithon samoëense*. I. Conceptáculo uniporado con carposporangios en *Harveyolithon samoëense*. J. Visión superficial de un conceptáculo uniporado en *H. samoëense*. K. Conceptáculo uniporado vacío en *Lithophyllum lobatum*. L. Conceptáculo uniporado con tetrasporangios en *Titanoderma pustulatum*. M. Visión superficial de varios conceptáculos multiporados en *Melyvonnea canariensis*. Barra de escala A-D, I-M = 50 μm ; E-H = 20 μm .

encadenó una significativa redefinición de géneros y de especies, y considerables cambios nomenclaturales (e.g., Chamberlain 1983; Woelkerling, 1983a, 1983b, 1985, 1988; Woelkerling *et al.* 1985, 1993; Irvine y Chamberlain 1994; Penrose y Woelkerling 1988). Se aceptó de manera generalizada la necesidad de utilizar la información obtenida a partir de los ejemplares tipo para establecer los caracteres diagnósticos de los diferentes taxones, potenciando de este modo la revisión crítica de las colecciones de herbario de los investigadores clásicos (e.g., Verheij y Woelkerling 1992; Woelkerling 1993; Woelkerling y Verheij 1995; Woelkerling y Lamy 1998; Woelkerling *et al.* 2005).

Ya en este siglo, la eclosión de los estudios moleculares desencadenó una revolución en la sistemática y la taxonomía de las algas coralinas que continúa en la actualidad (e.g., Harvey *et al.* 2003; Broom *et al.* 2008; Hind y Saunders 2013; Peña *et al.* 2015a, b; Melbourne *et al.* 2017; Caragnano *et al.* 2018). La secuenciación de ADN y los análisis filogenéticos están permitiendo una nueva evaluación de estas algas y el establecimiento de sus relaciones. Los nuevos órdenes Sporolithales (Le Gall *et al.* 2010), Hapalidiales (Nelson *et al.* 2015) y Corallinapetrales (Jeong *et al.* 2020) se han disgregado de Corallinales, para agrupar a los 59 géneros de algas coralinas actualmente aceptados, 19 de los cuales han sido descritos en las dos últimas décadas (e.g., Hind y Saunders 2013; Adey *et al.* 2015; Hind *et al.* 2016; Rösler *et al.* 2016; Caragnano *et al.* 2018; Liu *et al.* 2018; Townsend y Huisman 2018; Peña *et al.* 2019; Jesionek *et al.* 2020) (tabla 1). Además, de acuerdo con evidencias morfológicas se han propuesto hasta seis familias para Corallinales (Townsend y Huisman 2018), y dos para Hapalidiales (Athanasiadis 2016; Schneider y Wynne 2019) (tabla 1). Sin embargo, no hay consenso sobre esta materia y una reciente filogenia calibrada en el tiempo (Peña *et al.* 2020) solo respalda con claridad tres linajes en Corallinales, y ninguna de las propuestas define el conjunto de atributos morfoanatómicos para cada una de estas familias (Puckree-Padua *et al.* 2020).

El conjunto de caracteres morfológicos y anatómicos no siempre resulta suficiente para discriminar especies, por lo que se ha enfatizado sobre la importancia de secuenciar los especímenes tipo para asegurar la asignación inequívoca de los nombres (Hind *et al.* 2014; Peña *et al.* 2018). Los códigos de barras de ADN obtenidos al secuenciar el extremo 5' del gen mitocondrial citocromo oxidasa I (COI-5P) han demostrado ser muy efectivos para una identificación precisa de especies conocidas y para detectar nuevas especies (especies crípticas) que hasta entonces habían pasado desapercibidas por presentar diferencias morfológicas muy sutiles o atribuidas al propio rango de variación de la especie (Pardo *et al.* 2014). Para asegurar las identificaciones se plantea como línea de trabajo imprescindible la secuenciación de los especímenes tipo de las especies aceptadas, así como de todos aquellos taxones hoy tratados como sinónimos taxonómicos de acuerdo con los tradicionales criterios morfoanatómicos. Los recientes estudios genéticos están siendo muy clarificadores, no solo sustentando la descripción de nuevos géneros y la caracterización de las especies (e.g., Peña *et al.* 2011, 2015a, b; Hernández-Kantún *et al.* 2015; Hind *et al.* 2016; Richards *et al.* 2017, 2019; Carragnano *et al.* 2018), sino que, además, están aportando inequívocas evidencias de la existencia de una elevada diversidad críptica. Pero hay dificultad para establecer caracteres morfoanatómicos suficien-



TABLA 1. ÓRDENES, FAMILIAS Y GÉNEROS ACTUALES EN LAS ALGAS CORALINAS (*CORALLINOPHYCIDA*E). EXISTEN EVIDENCIAS MOLECULARES PARA RECONOCER CUATRO ÓRDENES*, NO ASÍ PARA LA DISTINCIÓN DE FAMILIAS, DONDE HAY CONTROVERSIAS. EN CORALLINALES SE INDICAN LAS SEIS FAMILIAS PROPUESTAS POR TOWNSEND Y HUISMAN (2018), AUNQUE PEÑA *ET AL.* (2020) SOLO RECONOCIERON TRES LINAJES SUPRAGENÉRICOS. EN *HAPALIDIALES* NO SE HAN APORTADO PRUEBAS GENÉTICAS PARA DISTINGUIR MÁS DE UNA FAMILIA

CORALLINALES	
Corallinaceae (14)	<i>Mastophora</i> Decaisne, 1842
<i>Alatocladia</i> (Yendo) Johansen, 1969	<i>Metamastophora</i> Setchell, 1943
<i>Arthrocardia</i> Decaisne, 1842	
<i>Bossiella</i> Silva, 1957	Porolithaceae (5)
<i>Calliarthron</i> Manza, 1937	<i>Dawsoniolithon</i> Caragnano, Foetisch, Maneveldt & Payri, 2018
<i>Chamberlainium</i> Caragnano, Foetisch, Maneveldt & Payri, 2018	<i>Floiophycus</i> Townsend & Huisman, 2018
<i>Chiharaea</i> Johansen, 1966	<i>Harveyolithon</i> Rösler, Perfectti, Peña & Braga, 2016
<i>Corallina</i> Linnaeus, 1758	<i>Metagoniolithon</i> Weber van Bosse, 1904
<i>Crusticorallina</i> Hind & Gabrielson, 2016	<i>Porolithon</i> Foslie, 1909
<i>Ellisolandia</i> Hind & Saunders, 2013	
<i>Jania</i> Lamouroux, 1812	Spongitaceae (3)
<i>Johansenia</i> Hind & Saunders, 2013	<i>Neogonolothon</i> Setchell & Mason, 1943
<i>Masakiella</i> Guiry & Selivanova, 2007	<i>Rhizolamiella</i> Shevejko, 1982
<i>Parvicellularium</i> Caragnano, Foetisch, Maneveldt & Payri, 2018	<i>Spongites</i> Kützing, 1841
<i>Pneophyllum</i> Kützing, 1843	
CORALLINAPETRALES	
Hydrolithaceae (2)	Corallinapetraceae (1)
<i>Adeyolithon</i> Peña, Le Gall & Braga, 2018	<i>Corallinapetra</i> Farr, Nelson & Sutherland, 2015
<i>Hydrolithon</i> (Foslie) Foslie, 1909	
HAPALIDIALES	
Lithophyllaceae (6)	Hapalidiaceae (14)
<i>Amphiroa</i> Lamouroux, 1812	<i>Austrolithon</i> Harvey & Woelkerling, 1995
<i>Ezo</i> Adey, Masaki & Akioka, 1974	<i>Boreolithon</i> Harvey & Woelkerling, 1995
<i>Lithophyllum</i> Philippi, 1837	<i>Callilithophytum</i> Gabrielson, Adey, Johnson & Hdez.-Kantún, 2015
<i>Lithothrix</i> Gray, 1867	<i>Choreonema</i> Schmitz, 1889
<i>Tenarea</i> Bory, 1832	<i>Crustaphytum</i> Liu & Lin, 2018
<i>Titanoderma</i> Nägeli, 1858	<i>Epulo</i> Townsend & Huisman, 2004
	<i>Exilicrusta</i> Chamberlain, 1992
Mastophoraceae (4)	<i>Lithothamnion</i> Heydrich, 1897
<i>Lesueuria</i> Woelkerling & Ducker, 1987	<i>Mastophoropsis</i> Woelkerling, 1978
<i>Lithoporella</i> (Foslie) Foslie, 1909	<i>Melobesia</i> Lamouroux, 1812



Hapalidiaceae (cont.)	
<i>Neopolyporolithon</i> Adey & Johansen, 1972	<i>Clathromorphum</i> Foslie, 1898
<i>Synarthrophyton</i> Townsend, 1979	<i>Kvaleya</i> Adey & Sperapani, 1971
<i>Phymatolithon</i> Foslie, 1898	<i>Melyvonnea</i> Athanasiadis & Ballantine, 2014
<i>Tectolithon</i> Bahia, Jesionek & Amado-Filho, 2020	<i>Mesophyllum</i> Lemoine, 1928
	<i>Phragmope</i> Athanasiadis, 2020
Mesophyllumaceae (8)	
<i>Amphithallia</i> Athanasiadis, 2019	SPOROLITHALES
<i>Capensia</i> Athanasiadis, 2017	Sporolithaceae (2)
<i>Carlskottsbergia</i> Athanasiadis, 2018	<i>Heydrichia</i> Townsend, Chamberlain & Keats, 1994
<i>Neopolyporolithon</i> Adey & Johansen, 1972	<i>Sporolithon</i> Heydrich, 1897

* Los órdenes pueden ser distinguidos por caracteres reproductivos: *Corallinales* (tetrasporangios zonados sin tapón apical, dispuestos en conceptáculos uniporados), *Hapalidiales* (tetrasporangios zonados con tapón apical, dispuestos en conceptáculos multiporados), *Sporolithales* (tetrasporangios cruciados con tapón apical, dispuestos de forma aislada o en soros) y *Corallinapetrales* (tetrasporangios zonados con tapón apical, separados por filamentos calcificados en el interior de conceptáculos multiporados).

tes para distinguir especies, cuando se conoce tan mal la variación infraespecífica por el reducido número de individuos estudiados de cada especie (Richards *et al.* 2018). En algunas especies ampliamente distribuidas tradicionalmente consideradas «bien conocidas», como las pantropicales *Melyvonnea erubescens* o *Porolithon onkodes* (Sissini *et al.* 2014; Gabrielson *et al.* 2018), se ha comprobado que representan realmente complejos en los que se incluyen un elevado número de especies genéticamente distintas. Algo similar se ha demostrado en la especie mediterránea *Lithophyllum stictiforme* (Pezzolesi *et al.* 2019).

Las filogenias también han evidenciado la artificial separación entre formas geniculadas y no geniculadas, demostrando que la pérdida y adquisición de genículos ocurrió varias veces a lo largo de la evolución de las algas coralinas (Hind y Saunders 2013), algo ya defendido por Cabioch (1972) con soporte morfoanatómico. Evidencias moleculares han demostrado diversidad críptica en el género *Corallina* del Atlántico Nororiental (Walker *et al.* 2009; Pardo *et al.* 2015). Así, *Corallina elongata* fue transferida al nuevo género *Ellisolandia* (Hind y Saunders 2013), y una nueva especie, *Corallina caespitosa* (Walker *et al.* 2009), que exhibe una amplia distribución global genéticamente confirmada que incluye Canarias (Brodie *et al.* 2013), ha resultado, de acuerdo con los análisis genéticos de los especímenes tipo, conespecífica con *C. ferreyrae* descrita para Perú (Bustamante *et al.* 2019). Análisis moleculares y morfológicos también determinaron que *Cheilosporum*, *Haliptilon* y *Jania* debían fusionarse en un solo género, teniendo *Jania* prioridad nomenclatural (Kim *et al.* 2007). La variación morfológica en *Jania* parece estar relacionada, al menos en parte, con las condiciones ambientales (Lugilde *et al.* 2019), por lo que solo con evidencias moleculares será posible esclarecer de manera concluyente la taxonomía tanto de *Jania* como de *Amphiroa*, que incluyen especies con amplias distribuciones. Dos espléndidas monografías recientes sobre *Amphiroa* (Harvey *et al.* 2013) y *Jania* (Harvey *et al.* 2020) de las costas de Australia, sustentadas en conceptos



morfoanatómicos y en los exámenes de material tipo de diferentes regiones (aunque en *Jania* la localización de los tipos ha fracasado en muchas especies), proporcionan una muy valiosa base para futuros estudios de sistemática molecular. Sin embargo, aquí mantendremos una postura conservadora antes de aceptar la propuesta de Harvey *et al.* (2020) de tratar a la ampliamente distribuida *Jania adhaerens* como una variedad de la australiana *J. pedunculata*, sin contar con evidencias moleculares.

La alfa-taxonomía asistida molecularmente se está convirtiendo en rutina en la identificación de las algas coralinas no geniculadas (Hind *et al.* 2014). La elevada diversidad críptica detectada supone que el uso únicamente de criterios morfoanatómicos puede propiciar resultados engañosos, con elevado riesgo de subestimar el número de especies o de realizar identificaciones erróneas (Rindi *et al.* 2019). Se ha estimado que la diversidad de especies en cada región geográfica probablemente es de dos a cuatro veces superior a la actualmente conocida (Richards *et al.* 2018). La solución parece estar en la aplicación de un enfoque integrador que incluya la secuenciación de especímenes contemporáneos para evaluar la diversidad, la secuenciación de los especímenes tipo (si no es posible, topotipos) para aplicar correctamente los nombres, y realizar estudios morfoanatómicos de las muestras secuenciadas para detectar y establecer nuevos caracteres diagnósticos que permitan realizar identificaciones con garantías (Hernández-Kantún *et al.* 2016).

CARACTERÍSTICAS DE LAS ALGAS CORALINAS

Las algas coralinas están casi enteramente calcificadas y tradicionalmente se han separado en dos grandes grupos, las formas geniculadas, que son erectas con sucesivas articulaciones no calcificadas (genículos) separando segmentos calcificados (intergenículos), y las formas no geniculadas, mayoritariamente costrosas (Johansen 1981; Afonso-Carrillo 1982a; Woelkerling 1988). Se trata de una segregación artificial, puesto que hay géneros como *Bossiella* que incluye especies de ambos tipos (Hind *et al.* 2018), pero de utilidad puesto que las metodologías de estudio son diferentes (Johansen 1981). Las formas geniculadas constan de un sistema de ramas erectas constituido por la sucesión regular de genículos e intergenículos (figuras 1A y 1B), que están firmemente adheridas al sustrato por un sistema basal de fijación, que puede consistir en una extensa costra (*Corallina*), o por estolones (ramas modificadas) originados desde los intergenículos basales y que reemplazan a la pequeña fijación inicial (*Jania*). Muchas formas geniculadas suelen ser caracterizadas e identificadas atendiendo a varios caracteres estables del hábito (forma de intergenículos, tipo de ramificación, posición y forma de conceptáculos) (Afonso-Carrillo y Sansón 1999).

El hábito de las formas costrosas (no geniculadas) incluye principalmente formas epilíticas que configuran sobre rocas y callaos sólidos recubrimientos, con márgenes regulares o no, planos y lisos, o que desarrollan en su superficie diferentes excrecencias o protuberancias (rugosidades, verrugas, crestas, ramas erectas simples o ramificadas) (figuras 1C-I). Algunas costras son laminares, discoides o foliosas y están parcialmente fijas al sustrato. Estas formas de crecimiento se pueden combinar entre sí, lo que reduce su valor para las identificaciones, por lo que no es posible



utilizar solo el aspecto externo del talo para identificarlas (Afonso-Carrillo 1982a). Algo similar sucede con el color, que puede variar en relación con la exposición a la luz. Aunque los tonos más comunes están en la gama del rojo, entre el rosado y el violeta, también se pueden encontrar talos de color gris, *beige*, pardusco, salmón o anaranjado (figura 1). Muchas formas costrosas de reducido tamaño crecen como epifitos sobre otras algas (figura 1J) y fanerógamas marinas, epizoicas sobre conchas o hidroideos, o incluso semiendófitos sobre otras algas coralinas (Afonso-Carrillo *et al.* 1985a). Por último, algunas formas viven libres, no adheridas a ningún sustrato, denominadas «rodolitos» o «maerl» según las regiones («confites» o «anises», en Canarias), y exhiben una gran variabilidad morfológica, desde pequeños y delicados talos arborescentes a sistemas complejos aplanados o subglobosos, alcanzando el aspecto de grandes bolas con ramas cortas radialmente dispuestas (figuras 1K y 1L). Estas formas de vida libre se acumulan formando lechos y se acepta que muchos rodolitos se originan a partir de ramas o fragmentos desprendidos de formas costrosas epilíticas, que una vez libres continúan creciendo y fragmentándose, manteniendo las poblaciones por multiplicación vegetativa (Irvine y Chamberlain 1994; Pardo *et al.* 2019). Recientemente se han documentado en Brasil lechos de formas geniculadas de vida libre (*Amphiroa*, *Jania*) similares a los de rodolitos (Tâmega *et al.* 2017).

Como en la mayor parte de las algas rojas, las algas coralinas están constituidas por filamentos. Salvo en unas pocas excepciones en las que los filamentos no están consolidados, la estructura consiste en un pseudoparénquima multiaxial reconocible en secciones longitudinales perpendiculares al margen o al ápice de los talos (Afonso-Carrillo *et al.* 1984). Las ramas de las formas geniculadas constan de una médula central de filamentos con crecimiento apical sincronizado de manera que todas las células tienen una longitud similar y quedan dispuestas en estratos superpuestos en los intergenículos. Regularmente, la no deposición de carbonato cálcico en uno (o varios) estratos origina un genículo (figura 2A). Desde los filamentos periféricos de la médula de los intergenículos se desarrolla el córtex de pequeñas células que crecen hacia la superficie a partir de células iniciales intercalares (subepiteliales) (figura 3A). En los talos costrosos el pseudoparénquima multiaxial se dispone dorsiventralmente con los filamentos de la médula dispuestos paralelos al sustrato en uno o varios estratos superpuestos (figuras 2B, 3B y 3C). Los filamentos medulares tienen crecimiento terminal y son responsables de incrementar la superficie del talo. Las formas más simples constan de un solo estrato de células medulares y sobre cada una de ellas se dispone dorsalmente una pequeña célula epitelial no calcificada (figura 3B), pero lo más habitual es que a partir de los filamentos medulares se formen verticalmente filamentos corticales a partir de células iniciales subepiteliales que contribuyen a incrementar el grosor del talo (figuras 2C y 3D). Esta posición intercalar de las células iniciales (figuras 2D y 2E) es única entre las algas rojas donde es dominante el crecimiento apical de los filamentos, y de su actividad se originan células corticales hacia el interior y una o varias células epiteliales hacia afuera (figuras 2D y 2E) (Cabioch 1972; Johansen 1981; Irvine y Chamberlain 1994). Tradicionalmente, al conjunto de filamentos medulares horizontales de las formas costrosas se les ha denominado «hipotalo» y a los filamentos



corticales erectos «peritalo», pero el uso de esos términos transmite la falsa idea de que la estructura de las algas coralinas difiere de la del resto de las algas rojas (Irvine y Chamberlain 1994).

La deposición de cristales de calcita en las paredes celulares se inicia durante el proceso de división de las células iniciales, y afecta a todas las células vegetativas del talo salvo a las de los genículos y las epiteliales. La calcificación de las paredes determina una cubierta rígida que envuelve a cada célula (figura 3E), pero cada célula se mantiene interconectada con las células de su filamento por tapones sinápticos (sinapsis primarias). Además, las células adyacentes de filamentos vecinos se pueden interconectar mediante fusiones celulares (figuras 3E y 3D) o sinapsis secundarias (figura 3G). Las fusiones pueden afectar a dos células o a grupos más numerosos (figuras 3E y 3D). Estas interconexiones celulares permiten la circulación de metabolitos y un cierto grado de especialización, con las células corticales próximas a la superficie dedicadas a la actividad fotosintética, mientras que las células corticales profundas y las medulares almacenando gránulos de almidón de florideas (Cabioch 1971; Afonso-Carrillo 1982a). Células portadoras de pelos (tricocitos) son muy comunes en muchas especies y se pueden originar aisladamente, en pequeños grupos (figura 3H) o en densos grupos circulares, conocidos como campos de tricocitos (figura 2F) (Cabioch 1971; Reyes y Afonso-Carrillo 1995). Los pelos son efímeros y caducos, pero una vez caídos, los tricocitos se reconocen por el mayor tamaño de estas células (figuras 2F y 3H).

Las algas coralinas tienen un ciclo de vida tipo-*Polysiphonia* con alternancia de generaciones isomórfica, con gametófitos haploides (monoicos o dioicos) y esporófitos diploides (Johansen 1981; Woelkerling 1988; Irvine y Chamberlain 1994). Las estructuras reproductoras no están calcificadas, y se encuentran dentro de cavidades (conceptáculos) rodeadas de paredes y techo, originadas en la superficie del talo (figuras 2G-2K, 3I-3M). Los conceptáculos que contienen los gametangios, tanto los femeninos o carpogonios (figura 2G) como los masculinos o espermatangios (figura 2H), tienen un solo poro (conceptáculos uniporados). Después de la fecundación el conceptáculo femenino se agranda para acoger al carposporófito que se desarrolla en su interior y que originará los carposporangios (figura 3I). Cada carpospora da lugar a un esporófito en el que habitualmente se desarrollan conceptáculos uniporados que contienen esporangios (tetrasporangios zonados rara vez cruciados o bisporangios) (figuras 2I, 2J, 3J-L) o conceptáculos multiporados con un poro formado en el extremo de cada tetrasporangio ocupado por un tapón (figuras 2K y 3M). Más raros son los soros difusos con un solo esporangio por cavidad que caracterizan a Sporolithales (Afonso-Carrillo 1982a; Irvine y Chamberlain 1994). La multiplicación vegetativa ocurre por fragmentación de ramas en las formas de vida libre (Pardo *et al.* 2019), o raramente mediante propágulos especializados (Afonso-Carrillo 1989).



ALGAS CORALINAS DE LAS ISLAS CANARIAS

Las primeras citas de algas coralinas para las islas Canarias fueron publicadas a lo largo del siglo XIX. A Lamarck (1815), Lamouroux (1816) y Montagne (1846) se deben las primeras citas y las descripciones de nuevas especies de formas geniculadas, mientras que las primeras formas costrosas fueron citadas por Piccone (1884, 1886) y Vickers (1896). A comienzos del pasado siglo, C. Sauvageau recolectó algas coralinas costrosas en Puerto Orotava (ahora Puerto de la Cruz, Tenerife) en el invierno de 1905 (Afonso-Carrillo 2003), que envió a M. Foslie para su estudio, quien describió varias especies nuevas (Foslie 1905, 1906) además de identificar un pequeño grupo de especies previamente conocidas (Sauvageau 1912). En ese mismo año apareció una pequeña lista de algas coralinas de La Gomera identificadas por F. Heydrich (May 1912). Años más tarde, las coralinas que recolectó F. Børgesen en Tenerife y Gran Canaria fueron estudiadas por M. Lemoine, que además revisó las colecciones de Vickers y Sauvageau, y documentó 29 especies costrosas, entre ellas 8 especies nuevas (Lemoine 1929a). Este grupo de formas costrosas junto con las especies geniculadas tratadas por Børgesen (1929) situó en 35 especies la flora de algas coralinas de Canarias, cuyas afinidades biogeográficas discutió Lemoine (1929b).

Después de varias décadas sin aportaciones noticiables, a principios de los años ochenta se iniciaron los estudios sobre este grupo de algas en la Universidad de La Laguna, con el propósito de aplicar los criterios taxonómicos del momento (Afonso-Carrillo 1980, 1982a, b, 1984; Afonso-Carrillo y Gil-Rodríguez 1982; Afonso-Carrillo *et al.* 1984). Por primera vez un mismo investigador realizó los trabajos de campo y de laboratorio, lo que permitió obtener una información directa sobre diversidad, hábitats y distribución de especies (Afonso-Carrillo *et al.* 1985a). Además, la aplicación de la microscopía electrónica de barrido (MEB) permitió reconocer nuevos caracteres distintivos para algunas especies (Afonso-Carrillo *et al.* 1985b; Afonso-Carrillo 1986; Afonso-Carrillo *et al.* 1986; Reyes *et al.* 1990; Sansón *et al.* 1991), profundizar en algunos aspectos de la morfología vegetativa y reproductora (Afonso-Carrillo 1985, 1988, 1989; Villena-Balsa *et al.* 1987; Reyes y Afonso-Carrillo 1993) y caracterizar la comunidad de coralinas costrosas epífitas en las hojas de *Cymodocea nodosa* (Reyes y Afonso-Carrillo 1993; Reyes *et al.* 1998).

Más recientemente se han realizado avances en la morfología vegetativa y reproductora de algunas especies (Athanasiadis y Neto 2010; Athanasiadis y Ballantine 2014), se ha sintetizado la información relativa a las algas coralinas geniculadas de la Macaronesia (Rosas-Alquicira *et al.* 2011), y secuenciado algunos de los especímenes tipo de algas coralinas costrosas descritas a partir de especímenes de Canarias (Rösler *et al.* 2016; Gabrielson *et al.* 2018; Pezolesi *et al.* 2019). De acuerdo con estos estudios las islas Canarias cuentan en la actualidad con un catálogo que reúne 56 especies de algas coralinas (tabla 2), pero probablemente se trata de una diversidad subestimada de acuerdo con las evidencias obtenidas en otras regiones tras aplicar estudios moleculares (Hernández-Kantún *et al.* 2016). Muchos hábitats de las costas canarias, como los fondos rocosos del sublitoral profundo y el circalitoral, o los lechos de rodolitos, han recibido muy escasa atención. Se trata de hábitats en los que en otras zonas del Atlántico Nororiental se ha constatado una elevada diversi-



TABLA 2. RELACIÓN DE LAS ALGAS CORALINAS (*CORALLINALES*, *HAPALIDIALES* Y *SPOROLITHALES*) CUYA PRESENCIA EN LAS ISLAS CANARIAS ES ACEPTADA EN LA ACTUALIDAD. EN NEGRITA LAS ESPECIES CONFIRMADAS POR EVIDENCIAS MOLECULARES

CORALLINALES	
<i>Amphiroa beauvoisii</i> Lamouroux	<i>Lithophyllum vickersiae</i> Lemoine
<i>Amphiroa fragilissima</i> (Linnaeus) Lamouroux	<i>Lithoporella sauvageaui</i> (Foslie) Adey
<i>Amphiroa rigida</i> Lamouroux	<i>Neogoniolithon accretum</i> (Foslie & Howe) Setchell & Mason
<i>Corallina ferreyrae</i> Dawson, Acleto & Foldvic	<i>Neogoniolithon caribaeum</i> (Foslie) Adey
<i>Corallina microptera</i> Montagne	<i>Neogoniolithon hirtum</i> (Lemoine) Afonso-Carrillo
<i>Corallina millegrana</i> Lamarck	<i>Neogoniolithon orotavicum</i> (Foslie) Lemoine
<i>Corallina officinalis</i> Linnaeus	<i>Pneophyllum confervicola</i> (Kützting) Chamberlain
<i>Ellisolandia elongata</i> (Ellis & Solander) Hind & Saunders	<i>Pneophyllum fragile</i> Kützting
<i>Fosliella paschalis</i> (Lemoine) Setchell & Gardner	<i>Porolithon oligocarpum</i> (Foslie) Foslie
<i>Hydrolithon boreale</i> (Foslie) Chamberlain	<i>Titanoderma corallinae</i> (Crouan & Crouan) Woelkerling, Chamberlain & Silva
<i>Hydrolithon cruciatum</i> (Bressan) Chamberlain	<i>Titanoderma cystoseirae</i> (Hauck) Woelkerling, Chamberlain & Silva
<i>Hydrolithon farinosum</i> (Lamouroux) Penrose & Chamberlain	<i>Titanoderma polycephalum</i> (Foslie) Woelkerling, Chamberlain & Silva
<i>Harveyolithon canariense</i> (Foslie) Rösler, Perfectti, Peña & Braga	<i>Titanoderma pustulatum</i> (Lamouroux) Nägeli
<i>Harveyolithon samoënsis</i> (Foslie) Rösler, Perfectti, Peña & Braga	HAPALIDIALES
<i>Jania adhaerens</i> Lamouroux	<i>Choreonema thuretii</i> (Bornet) Schmitz
<i>Jania capillacea</i> Harvey	<i>Lithothamnion corallioides</i> (Crouan & Crouan) Crouan & Crouan
<i>Jania longifurca</i> Zanardini	<i>Lithothamnion sonderi</i> Hauck
<i>Jania micrarthrodia</i> Lamouroux	<i>Melobesia membranacea</i> (Esper) Lamouroux
<i>Jania pumila</i> Lamouroux	<i>Melyvonnea canariense</i> (Foslie) Athanasiadis & Ballantine
<i>Jania purpurata</i> (Lamarck) Blainville	<i>Melyvonnea erubescens</i> (Foslie) Athanasiadis & Ballantine
<i>Jania rubens</i> (Linnaeus) Lamouroux	<i>Mesophyllum ectocarpon</i> (Foslie) Adey
<i>Jania squamata</i> (Linnaeus) Kim, Guiry & Choi	<i>Mesophyllum expansum</i> (Philippi) Cabioch & Mendoza
<i>Jania virgata</i> (Zanardini) Montagne	<i>Mesophyllum lichenoides</i> (Ellis) Lemoine
<i>Lithophyllum crouaniorum</i> Foslie	<i>Phymatolithon bisporum</i> (Foslie) Afonso-Carrillo
<i>Lithophyllum esperi</i> (Lemoine) South & Tittley	<i>Phymatolithon calcareum</i> (Pallas) Adey & Mckibbin
<i>Lithophyllum geometricum</i> Lemoine	<i>Phymatolithon lenormandii</i> (Areschoug) Adey
<i>Lithophyllum incrustans</i> Philippi	<i>Phymatolithon tenuissimum</i> (Foslie) Adey
<i>Lithophyllum irregulare</i> (Foslie) Huvé ex Steentoft	SPOROLITHALES
<i>Lithophyllum lobatum</i> Lemoine	<i>Sporolithon africanum</i> (Foslie) Afonso-Carrillo



ficación pasada por alto (Pardo *et al.* 2017, 2019). Por otra parte, son numerosas las muestras estudiadas sin una identificación definitiva (*e.g.*, Afonso-Carrillo 1982a; Reyes y Afonso-Carrillo 1995). La secuenciación de especímenes actuales, junto con la secuenciación de los tipos de las especies canarias, es un requisito ineludible para actualizar y avanzar en el conocimiento de las algas coralinas de esta región. Hasta el presente, de las 20 especies descritas con localidad tipo en Canarias (tabla 3), solo se ha secuenciado el material tipo de tres, que han confirmado su validez como buenas especies (Rösler *et al.* 2016; Gabrielson *et al.* 2018; Pezzolesi *et al.* 2019). De estas tres especies solo *Lithophyllum lobatum* había mantenido en el tiempo su nomenclatura original (Pezzolesi *et al.* 2019), sin embargo, *Harveyolithon canariense* se consideraba una variedad de *Neogoniolithon accretum* (Rösler *et al.* 2016) y *Porolithon oligocarpum* venía siendo tratado como un sinónimo de *P. onkodes* (Gabrielson *et al.* 2018). Además, evidencias moleculares han confirmado la presencia de *Mesophyllum expasum* (Peña *et al.* 2015a) y *Corallina ferreyrae* (como *C. caespitosa*, Brodie *et al.* 2013). El actual conocimiento sobre las algas coralinas canarias está principalmente sustentado en evidencias morfoanatómicas, que en otras regiones fueron insuficientes para detectar la considerable diversidad críptica destapada por los estudios moleculares (Hind *et al.* 2014; Hernández-Kantún *et al.* 2016; Peña *et al.* 2018; Gabrielson *et al.* 2018; De Jode *et al.* 2019; Pezzolesi *et al.* 2019).

IMPORTANCIA ECOLÓGICA DE LAS ALGAS CORALINAS

Por su distribución e importancia, las algas coralinas prestan unos reconocidos servicios ecosistémicos en todas las latitudes (McCoy y Kamenos 2015). Estas algas han tenido un indudable éxito evolutivo y su diversificación revela la capacidad de este grupo para colonizar hábitats en un amplio rango de temperatura, luz y perturbaciones. Están presentes desde las regiones polares hasta las tropicales, alcanzando su mayor diversidad en los arrecifes, donde proporcionan cementación a los corales y pueden ser productores de arrecifes primarios (Littler 1972; Adey y Macintyre 1973; Adey 1998; Nelson 2009; Littler y Littler 2013). Considerado como un grupo exclusivamente marino muy escasamente representado en los hábitats salobres (Irvine y Chamberlain 1994), recientemente se han descubierto poblaciones estrictamente dulciacuícolas de un río de Croacia (Žuljević *et al.* 2016). Las algas coralinas colonizan todos los niveles de la zona fótica desde el intermareal alto hasta el circalitoral, donde marcan el límite de distribución en profundidad de los organismos fotosintéticos pluricelulares (Littler *et al.* 1985; Nelson 2009). Las formas fijas (coralinas geniculadas y coralinas costrosas) están principalmente bien representadas en las costas rocosas abiertas (figura 4A), en las que el movimiento del agua puede desalojar a las algas frondosas generando espacios por los que compiten principalmente algas coralinas e invertebrados, además de algas especialistas (Steneck 1983, 1985; Irvine y Chamberlain 1994). Pero además dominan en ambientes con alto potencial de estrés y perturbación como las áreas con alta presión de herbívoros (figura 4B) o de muy violento oleaje (figura 4C); o de baja productividad como los ambientes sombríos de los bosques de macrófitos, oquedades (figura 4D) o la zona



TABLA 3. ESPECIES DE ALGAS CORALINAS CON LOCALIDAD TIPO EN LAS ISLAS CANARIAS. SE INDICA EL NOMBRE UTILIZADO POR PRIMERA VEZ AL DESCRIBIR LA ESPECIE (BASIÓNIMO), EL NOMBRE ACTUALMENTE ACEPTADO, LA LOCALIDAD TIPO Y LAS REFERENCIAS DE LOS CAMBIOS NOMENCLATURALES

BASIÓNIMO	NOMBRE ACTUALMENTE ACEPTADO	LOCALIDAD TIPO	REFERENCIAS
<i>Archaeolithothamnion africanum</i> Foslie	<i>Sporolithon africanum</i> (Foslie) Afonso-Carrillo	Puerto Orotava (Puerto de la Cruz) Tenerife	Foslie (1906), Afonso-Carrillo (1984)
<i>Corallina lobata</i> Lamouroux	<i>Jania purpurata</i> (Lamarck) Blainville	Islas Canarias	Lamouroux (1816), Blainville (1834), Afonso-Carrillo y Sansón (1999)
<i>Corallina microptera</i> Montagne	<i>Corallina microptera</i> Montagne	Puerto Orotava (Puerto de la Cruz) Tenerife	Montagne (1846)
<i>Corallina millegrana</i> Lamarck	<i>Corallina millegrana</i> Lamarck	Tenerife	Lamarck (1815)
<i>Corallina purpurata</i> Lamarck	<i>Jania purpurata</i> (Lamarck) Blainville	Islas Canarias	Lamarck (1815), Blainville (1834)
<i>Goniolithon accretum</i> f. <i>canariense</i> Foslie	<i>Harveyolithon canariense</i> (Foslie) Rösler, Perfectti, Peña & Braga	Puerto Orotava (Puerto de la Cruz) Tenerife	Foslie (1906), Rösler <i>et al.</i> (2016)
<i>Goniolithon orotavicum</i> Foslie	<i>Neogoniolithon orotavicum</i> (Foslie) Lemoine	Puerto Orotava (Puerto de la Cruz) Tenerife	Foslie (1906), Lemoine (1966)
<i>Litholepis sauvageaui</i> Foslie	<i>Lithoporella sauvageaui</i> (Foslie) Adey	Puerto Orotava (Puerto de la Cruz) Tenerife	Foslie (1905), Adey (1970)
<i>Lithophyllum applicatum</i> Lemoine	<i>Neogoniolithon hirtum</i> (Lemoine) Afonso-Carrillo	Puerto Orotava (Puerto de la Cruz) Tenerife / Bahía Confital, Gran Canaria	Lemoine (1929a), Afonso-Carrillo (1984)
<i>Lithophyllum geometricum</i> Lemoine	<i>Lithophyllum geometricum</i> Lemoine	Puerto Orotava (Puerto de la Cruz) Tenerife	Lemoine (1929a)
<i>Lithophyllum hirtum</i> Lemoine	<i>Neogoniolithon hirtum</i> (Lemoine) Afonso-Carrillo	Puerto Orotava (Puerto de la Cruz) Tenerife / Bahía Confital, Gran Canaria	Lemoine (1929a), Afonso-Carrillo (1984)
<i>Lithophyllum illitum</i> Lemoine	<i>Harveyolithon samoëense</i> (Foslie) Rösler, Perfectti, Peña & Braga	Puerto Orotava (Puerto de la Cruz) Tenerife / Las Palmas, Gran Canaria	Lemoine (1929a), Keats y Chamberlain (1994), Rösler <i>et al.</i> (2016)
<i>Lithophyllum lobatum</i> Lemoine	<i>Lithophyllum lobatum</i> Lemoine	Puerto Orotava (Puerto de la Cruz) Tenerife	Lemoine (1929a)
<i>Lithophyllum oligocarpum</i> Foslie	<i>Porolithon oligocarpum</i> (Foslie) Foslie	Puerto Orotava (Puerto de la Cruz) Tenerife	Foslie (1906, 1909)
<i>Lithophyllum vickersiae</i> Lemoine	<i>Lithophyllum vickersiae</i> Lemoine	Puerto Orotava (Puerto de la Cruz) Tenerife	Lemoine (1929a)
<i>Lithothamnion bisporum</i> Foslie	<i>Phymatolithon bisporum</i> (Foslie) Afonso-Carrillo	Puerto Orotava (Puerto de la Cruz) Tenerife	Foslie (1906), Afonso-Carrillo (1984)
<i>Lithothamnion canariense</i> Foslie	<i>Melyvonnea canariensis</i> (Foslie) Athanasiadis & Ballantine	Puerto Orotava (Puerto de la Cruz) Tenerife	Foslie (1906), Athanasiadis y Ballantine (2014)



<i>Pseudolithophyllum esperi</i> Lemoine	<i>Lithophyllum esperi</i> (Lemoine) South & Tittley	Puerto Orotava (Puerto de la Cruz) Tenerife	Lemoine (1929a), South y Tittley (1986)
<i>Spongites wildpretii</i> Afonso-Carrillo	<i>Harveyolithon samoëense</i> (Foslie) Rösler, Perfectti, Peña & Braga	Las Caletillas, Tenerife	Afonso-Carrillo (1988), Keats y Chamberlain (1994), Rösler <i>et al.</i> (2016)
<i>Tenarea adhaerens</i> Lemoine	<i>Neogoniolithon hirtum</i> (Lemoine) Afonso-Ca- rriilo	Puerto Orotava (Puerto de la Cruz) Tenerife	Lemoine (1929a), Afon- so-Carrillo (1984)

fótica profunda (Dethier 1994, Steneck y Dethier 1994; Dethier y Steneck 2001). Las formas de vida libre (rodolitos) constituyen extensos lechos submarinos que además juegan un papel fundamental en el ciclo global del carbono a través de la producción de sedimentos de CaCO_3 , constituyendo uno de los principales sumideros naturales de carbono (McCoy y Kamenos 2015; van der Heijden y Kamenos 2015).

FORMAS DE VIDA E INTERACCIONES BIÓTICAS

Las algas coralinas tienen un crecimiento lento que no suele superar los 10 mm al año en las formas costrosas (Adey y Vassar 1975; McCoy y Pfister 2014). Las formas costrosas ramificadas y las geniculadas, con una mayor capacidad fotosintética derivada del aumento de superficie, pueden crecer algo más rápido, hasta 30 mm al año (Steneck y Adey 1976). Sin embargo, las algas coralinas de latitudes altas y de aguas profundas pueden tener tasas de crecimiento muy bajas del orden de 200-300 μm al año debido a la más baja irradiación y temperatura (Littler *et al.* 1991; McCoy y Kamenos 2015). El éxito en las aguas profundas escasamente iluminadas se alcanza por la combinación del crecimiento lento (que minimiza los gastos respiratorios), una significativa acumulación de sustancias de reserva y la capacidad para resistir la presión de los herbívoros que posibilita la persistencia de talos muy longevos (Lüning 1990).

Entre las algas coralinas hay formas anuales que se comportan como especies oportunistas caracterizadas por un crecimiento rápido para formar un talo poco diferenciado en el que todas sus partes son fotosintéticas, una biomasa final baja y un potencial reproductivo alto. Algunos *Hydrolithon* (figura 4E) de las costas canarias reúnen todas estas características, muy evidentes cuando crecen como epifitos sobre las hojas de fanerógamas marinas, que colonizan y recubren alcanzando la madurez reproductora en 8-12 semanas, antes de que las hojas senescentes se desprendan (Reyes y Afonso-Carrillo 1995; Reyes *et al.* 1998). Son especies primocolonizadoras que cuando se establecen sobre sustratos estables y duraderos son recubiertas por otras especies anuales algo más gruesas, como *Neogoniolithon orotavicum* o *Harveyolithon samoëense* (figura 4E), las cuales pueden ser a su vez recubiertas por especies con costros más gruesas y perennes. Los sustratos inestables como los callaos, que sue-



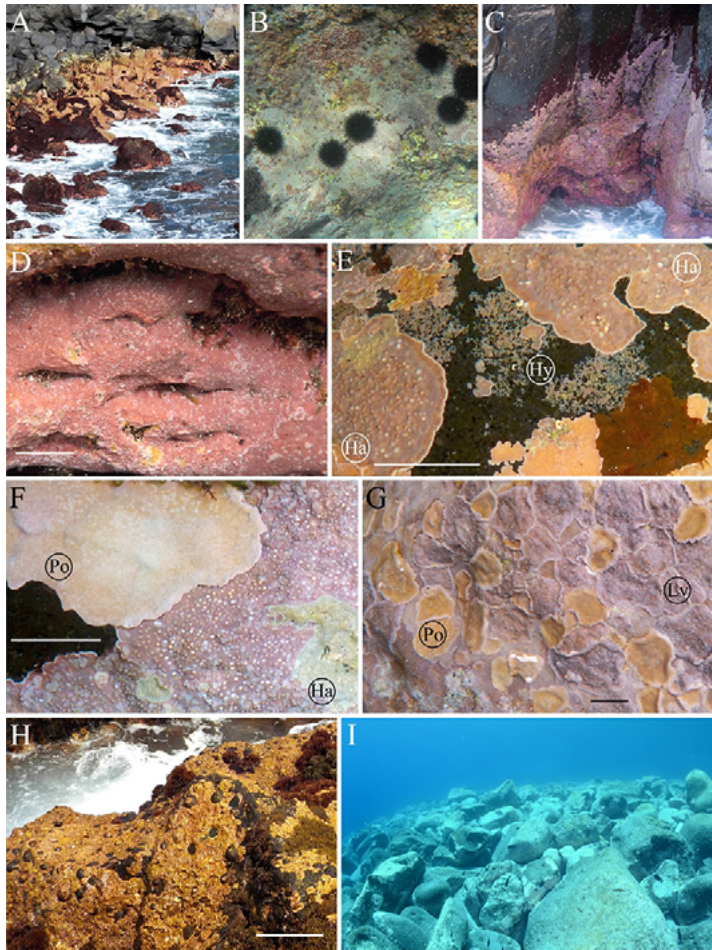


Figura 4. Ejemplos de distribución, formas de vida y relaciones bióticas de algas coralinas canarias. A. Son organismos muy abundantes en las costas abiertas y expuestas. B. Dominantes en áreas con alta presión de herbívoros. C. Los únicos organismos macroscópicos evidentes en puntos con un muy elevado estrés mecánico. D. Prosperan en hábitats escasamente iluminados y con muy baja productividad como las oquedades. E. Especies anuales muy delgadas y primocolonizadoras como *Hydrolithon* spp. (Hy) comienzan a ser recubiertas por *Harveyolithon samoëense* (Ha), también anual, pero con talos más gruesos. F. El talo perenne de *Porolithon oligocarpum* (Po) comienza a recubrir al de *Harveyolithon samoëense* (Ha). G. *Porolithon oligocarpum* (Po) y *Lithophyllum vickersiae* (Lv) cubren toda la roca inhibiendo el reclutamiento de otros organismos. H. Poblaciones de coralinas costrosas resultan beneficiadas por el ramoneo de las lapas que eliminan el reclutamiento que puede asentarse sobre sus superficies. I. Las rocas blanquecinas por restos carbonatados caracterizan al blanquizal, donde las coralinas costrosas sobreviven al erizo *Diadema africanum* en las rugosidades inaccesibles del sustrato (Foto Carlos Sangil). Barra de escala D-F = 5 mm; G = 3 cm; H = 20 cm.

len ser removidos por el movimiento del agua, están colonizados principalmente por estas algas coralinas anuales. Las formas perennes, por el contrario, se establecen sobre sustratos estables recubriendo a las formas anuales primocolonizadoras (figura 4F), y se caracterizan por un crecimiento más lento, generando una biomasa final elevada, estructuralmente diferenciada en estratos celulares basales donde se almacenan sustancias de reserva y estratos superficiales fotosintéticos. El potencial reproductivo es reducido y los conceptáculos se forman habitualmente de manera estacional (Afonso-Carrillo 1982a). *Lithophyllum vickersiae*, *Melyvonnea canariensis*, *Porolithon oligocarpum* o *Titanoderma polycephalum* son especies canarias perennes que reúnen estas características (figura 4G).

Por su morfología aplanada, las algas coralinas costrosas son potentes competidores por el espacio, entre sí y con otras algas erectas no calcificadas. Son evidentes las interferencias por recubrimiento de las delgadas costras anuales por las costras perennes más gruesas. Especies perennes como *Lithophyllum vickersiae* y *Porolithon oligocarpum* compiten por el espacio en las rocas del eulitoral inferior, y cuando sus márgenes entran en contacto suelen elevarse ligeramente en forma de cresta para evitar el recubrimiento (figura 4G). Las costras más gruesas y longevas de *P. oligocarpum* terminan habitualmente dominando sobre las de *L. vickersiae*, pero bajo una intensa presión de herbívoros (erizos) es *Titanoderma polycephalum* (figura 5H) con sus prominentes protuberancias la que domina en estos ambientes.

La morfología de estas algas, que recuerda a una roca caliza, puede aparentar la oferta de una nueva superficie potencialmente colonizable por otros organismos, pero a menudo costras perennes cubren una amplia proporción del sustrato y sus superficies se mantienen limpias (Steneck 1986). La superficie de las coralinas costrosas se consigue mantener relativamente libre de epífitos por diferentes mecanismos: el desprendimiento de la capa superficial de células epiteliales, el persistente ramoneo de algunos herbívoros y por la liberación de aleloquímicos (Steneck 1983, 1985, 1986; Keats *et al.* 1993, 1994, 1997; Figueiredo *et al.* 1996, 1997, 2000).

El desprendimiento de la capa superficial de células epiteliales que protege a las células iniciales es un efectivo mecanismo «antifouling», que es también común en las coralinas geniculadas (Fujita y Masaki 1986). La descamación del estrato superficial de células epiteliales se puede producir simultáneamente en forma de largas laminillas que afectan a amplias áreas o por degradación individual de células epiteliales (Keats *et al.* 1994, 1997). En cualquier caso, supone la pérdida del sustrato sobre el que se adhieren esporas y jóvenes reclutas (Keats *et al.* 1993). A veces la descamación es más profunda implicando también a zonas dañadas por herbívoros o viejos conceptáculos vacíos (Keats *et al.* 1994, 1997). Este sistema consigue que una densa cobertura de algas coralinas pueda inhibir el reclutamiento de otras algas e invertebrados (figura 4G).

Con niveles moderados de presión de herbívoros, como la ejercida por moluscos tipo lapa y chitón, las coralinas costrosas resultan beneficiadas, puesto que estos herbívoros presentan adaptaciones convergentes para ramonear sobre sustratos duros (figura 4H). Incluso pueden soportar una presión algo mayor, como la ejercida por erizos de mar o por peces, puesto que los duros talos calcificados están particularmente bien adaptados para resistir el ramoneo (Steneck 1983, 1985,



1986). La actividad de los herbívoros modifica los patrones de competición al favorecer a las especies más resistentes frente a las formas anuales de crecimiento rápido, retrasando así la exclusión competitiva de una especie por otra (Steneck *et al.* 1991; Dethier y Steneck 2001). Las costras con superficie muy accidentada, que forman crestas prominentes o ramas erectas muy próximas (*e.g.*, *Melyvonnea canariensis* o *Titanoderma polycephalum*) oponen más resistencia al ramoneo, protegen las estructuras reproductoras al formarlas en lugares inaccesibles y se tornan dominantes al incrementarse los herbívoros (Steneck 1986). Las algas coralinas costrosas longevas pueden albergar una gran variedad de infauna que ramonea o cava hacia el interior de las costras. Intervienen animales calcificantes y no calcificantes, cuya presencia debilita estructuralmente el talo de las algas (Steneck y Paine 1986).

También, las algas coralinas emplean una serie de compuestos químicos (metabolitos secundarios) para disuadir a los epifitos, tales como los ácidos grasos que actúan como agentes líticos de esporas de algas (Figueiredo *et al.* 1996, 1997, 2000; Luyen *et al.* 2009), un proceso en el que también se ha comprobado que participa la flora microbiana superficial (Gomez-Lemos y Díaz-Pulido 2017). El dimetilsulfonatopropionato (DMSP), un posible compuesto de defensa frente a los herbívoros, también se ha detectado en altas concentraciones en lechos de rodolitos (Kamenos *et al.* 2008). Como colonizadores primarios, las algas coralinas pueden inhibir (alelopatía negativa) el reclutamiento de otros individuos para la comunidad, pero también pueden mejorar o estimular (alelopatía positiva) el reclutamiento, como sucede en las interacciones con las metamorfosis de estadios larvarios de invertebrados clave (Morse y Morse 1984; Daume *et al.* 1999; O'Leary y McClanahan 2010), un proceso que también puede estar vinculado a las comunidades microbianas que viven sobre las costras (Johnson *et al.* 1991; Johnson y Sutton 1994). El éxito del reclutamiento a menudo implica señales específicas que conectan las larvas de invertebrados planctónicos con una particular alga coralina costrosa, relaciones que son cruciales para la diversidad de las comunidades de invertebrados tropicales y templados y pueden estar sujetas a cambios a medida que se modifica el ambiente oceánico (Doropoulos *et al.* 2012; McCoy y Kamenos 2015).

Las algas coralinas, debido al elevado contenido en carbonato cálcico, tienen poca palatabilidad y por su dureza no facilitan el consumo por herbívoros, ocupando los niveles más altos entre las algas en lo que respecta a la oposición que ofrecen a ser consumidas (Steneck y Dethier 1994). En Canarias, cuando las poblaciones del erizo de mar *Diadema africanum* alcanzaron densidades críticas condicionadas por la sobrepesca de sus predadores, el ramoneo de estos voraces herbívoros eliminó en amplias superficies de los fondos rocosos someros casi la totalidad de la cobertura de algas erectas (Hernández *et al.* 2008; Sangil *et al.* 2014a, b). Estos fondos rocosos quedan cubiertos principalmente por algas coralinas costrosas que evitan a los herbívoros creciendo en los pliegues inaccesibles del sustrato, y por los restos carbonatados blanquecinos que rellenan las microrrugosidades de la roca (Afonso-Carrillo 1982a). Estos fondos blanquecinos, conocidos como «blanquizales» (figura 4I), se han documentado entre 2 y 40 m de profundidad en todas las islas del archipiélago canario (Bacallado *et al.* 1989; Ballesteros 1993; Reyes *et al.* 2000), con poblaciones de erizos de mar sostenidas por el aporte continuo pero limitado de alimento



proporcionado por el propio reclutamiento y crecimiento de las algas coralinas y, sobre todo, por la llegada de diásporas de otras algas desde comunidades donantes cercanas, habitualmente consumidas en los estadios postfijación. En los fondos no influenciados por los herbívoros las coralinas costrosas suelen ocupar alrededor del 10% de las superficies, mientras que con alta presencia de erizos esos valores superan el 40% (Sangil *et al.* 2011, 2014a). Una combinación de coralinas costrosas anuales y perennes (*Harveylithon samoëense*, *Hydrolithon farinosum*, *Neogoniolithon hirtum* N. *orotavicum*, *Porolithon oligocarpum* y *Titanoderma polycephalum*) es la más frecuente en los blanquiales, configurando comunidades con una alta variabilidad espacial condicionada principalmente por la exposición al oleaje, la densidad del erizo y la rugosidad del sustrato (Sangil *et al.* 2014b). Las recientes mortalidades masivas de *Diadema africanum* que han provocado la pérdida de más del 90% de las poblaciones de estos erizos (Clemente *et al.* 2014; Hernández *et al.* 2020) suponen la reducción de un potente herbívoro que, al menos durante las últimas décadas, ha condicionado con su ramoneo las comunidades de algas coralinas costrosas en los fondos rocosos de las islas Canarias.

LECHOS DE RODOLITOS

Todas las algas coralinas proporcionan sustratos heterogéneos, por lo que desempeñan un importante papel desde el punto de vista estructural y funcional en los ecosistemas costeros. Este rol resulta particularmente evidente en los lechos de rodolitos, donde aportan sustrato duro para la colonización de otras algas o invertebrados y albergan comunidades muy diversas de organismos asociados (Peña *et al.* 2014a). A diferencia de las algas coralinas de los arrecifes, cuya relevancia ha sido ampliamente documentada (*e.g.*, Littler 1972, 1973; Adey y Vassar 1975; Steneck 1986; Macintyre 1997; Adey 1998; McClanahan *et al.* 2001; Vroom *et al.* 2005; Tâmega *et al.* 2014; Tâmega y Figueiredo 2019), los fondos de rodolitos representan un componente muy importante y poco estudiado de la diversidad marina que contribuye a las principales funciones del ecosistema (Basso *et al.* 2016; Fredericq *et al.* 2019). Los rodolitos, término utilizado por primera vez por Bosselini y Ginsberg (1971), son coralinas no geniculadas vivas no adheridas al sustrato (Foster 2001), para los que en el Atlántico Nororiental se ha utilizado el término bretón «maerl». De acuerdo con Fredericq *et al.* (2019), en los lechos de rodolitos se pueden distinguir «rodolitos biogénicos», formados exclusivamente por algas coralinas, y los «rodolitos autogénicos», derivados de restos principalmente carbonatados que secundariamente son recubiertos por una o varias especies costrosas. Sin embargo, la terminología empleada en la bibliografía para referir estas formas de vida libre es bastante inconsistente y, aunque «rodolitos» se tiende a emplear como término general, también es habitual reservar «maerl» para las formas libres ramificadas y «rodolito» para los nódulos subglobosos con o sin un núcleo central (Steneck 1986; Irvine y Chamberlain 1994; Riosmena-Rodríguez *et al.* 2017). Aquí emplearemos rodolito en su acepción general.

En estas agregaciones, los rodolitos vivos se disponen en varios centímetros de profundidad sobre capas de rodolitos muertos y estos sobre fragmentos que pro-





gresivamente se convierten en sedimentos. Son formaciones comunes en los ambientes actuales, y también bien representadas en el registro fósil de todo el mundo, que se extienden desde las regiones polares a las tropicales, y desde el eulitoral hasta 150 m de profundidad (Littler *et al.* 1991; Foster 2001; Teichert *et al.* 2012; Amado-Filho *et al.* 2012; Basso *et al.* 2016; Harvey *et al.* 2017; Rendina *et al.* 2020). Las especies formadoras de rodolitos son organismos parcialmente asexuales que combinan el complejo ciclo de vida característico de las algas rojas con la fragmentación vegetativa. La importancia de la reproducción (sexual versus asexual) varía entre las especies, pero se suele asumir que la fragmentación es el principal mecanismo de renovación y mantenimiento de los lechos de rodolitos (Irvine y Chamberlain 1994; Peña *et al.* 2014b; Pardo *et al.* 2019). La vida estimada de algunos rodolitos puede superar los centenares de años (hasta los mil), por lo que estas grandes poblaciones longevas y clónicas podrían exhibir una baja resiliencia a las perturbaciones (Littler *et al.* 1991; Foster 2001; Goldberg 2006; McConnico *et al.* 2014; Pardo *et al.* 2019).

El movimiento del agua es un factor crítico para que los rodolitos crezcan y no sean enterrados por los sedimentos, supone aportes de nutrientes y al mismo tiempo limita el epifitismo al consentir una rotación periódica que asegura la exposición a la luz en todos los planos del rodolito (Hinojosa-Arango *et al.* 2009). Muchos invertebrados viven en los espacios intersticiales y muchas algas diminutas crecen directamente sobre los rodolitos (Cabioch 1969, 1974; Kamenos *et al.* 2004a, b; Peña y Bárbara 2008a, b; Berlandi *et al.* 2012; Foster *et al.* 2013). Los lechos de rodolitos se postulan como puntos calientes de biodiversidad marina que pueden funcionar como bancos de diásporas, es decir, depósitos temporales para etapas de los ciclos de vida de microalgas y macroalgas eucariotas ecológicamente claves, o como refugios para la resiliencia del ecosistema tras un estrés ambiental (Krayesky-Self *et al.* 2017; Fredericq *et al.* 2019).

En Canarias los primeros lechos de rodolitos fueron localizados en aguas profundas (60-100 m de profundidad) de Gran Canaria y Fuerteventura y atribuidos principalmente a *Neogoniolithon accretum* (McMaster y Conover 1966). En estos rodolitos se estimó la edad de la parte superficial viva (40 años) y las partes centrales, antiguas y degradadas (400 años), indicadoras de importantes discontinuidades en el crecimiento (Littler *et al.* 1991). *Lithothamnion corallioides* fue identificada como componente de lechos de rodolitos (a 20-60 m de profundidad) en las costas del valle de Güímar, Tenerife (Afonso-Carrillo y Gil-Rodríguez 1982), y entre 50-60 m de profundidad en Morrojaable, Fuerteventura, (Ballesteros 1993). A pesar de que los rodolitos parecen ser bastante comunes en los fondos de las islas Canarias no se han identificado otras especies de algas coralinas, pero es incuestionable la participación de más especies dada la abundancia de variadas formas subglobosas no identificadas, muy diferentes de las delicadas formas arborescentes de *L. corallioides*, que los temporales suelen depositar en los charcos de marea de muchas localidades (Afonso-Carrillo 1982a).

Las superficies que ocupan estos lechos han sido cartografiadas entre 20 y 50 m de profundidad en algunas zonas de Tenerife y Gran Canaria, donde se asientan sobre sustratos blandos (arenas o cascajos) en los que las corrientes son relativamente intensas, desde fondos llanos hasta con inclinaciones de 40° (Barquín-Díez

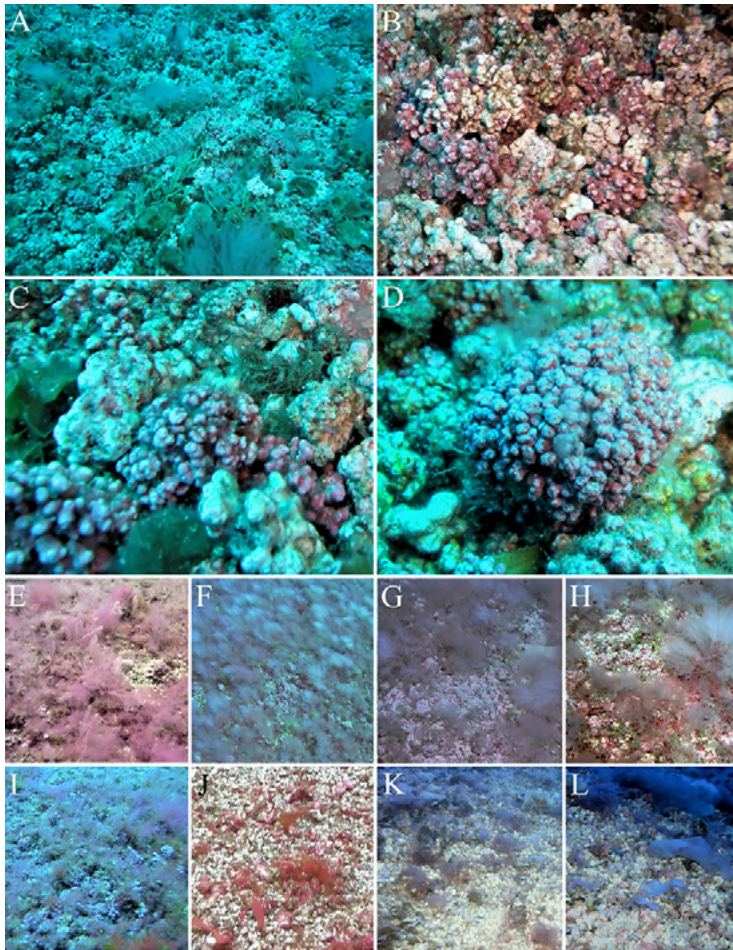


Figura 5. Lechos de rodolitos de la Reserva Marina Punta de La Restinga-Mar de Las Calmas.

A-D. Detalles de fondos con escasa presencia de algas erectas (Fotos @Tamia Brito-Reserva Marina Punta de La Restinga-Mar de Las Calmas). E-L. Imágenes capturadas a partir de las grabaciones llevadas a cabo para levantar la cartografía de la Reserva Marina (ver Martín-García *et al.* 2016). En los lechos más someros, entre 20-30 m de profundidad (E-I) dominan las algas rojas filamentosas, que son sustituidas por algas rojas laminares entre 40-50 m de profundidad (J-L). © Reserva Marina Punta de La Restinga-Mar de Las Calmas.

et al. 2005; Monterroso *et al.* 2012a; Cosme *et al.* 2018). Los resultados del proyecto SIGMACAN han sido solo parcialmente publicados (Barquín-Díez *et al.* 2011), pero contienen más información todavía inédita sobre lechos de rodolitos de Tenerife (Jacinto Barquín-Díez *com. pers.*). Están presentes también en dos de las reservas marinas canarias. Se han cartografiado 42 Ha en la R.M. Punta de La Restinga-Mar de Las Calmas (figuras 5A-L) y 169 Ha en R.M. Isla Graciosa e Islotes



del Norte de Lanzarote; mientras que están ausentes en la R.M. Isla de La Palma (Martín-García *et al.* 2016). En Lanzarote y Fuerteventura a partir de 25 m de profundidad es común encontrar rodolitos en los fondos detríticos (Ballesteros 1993), y en los fondos entre Fuerteventura, Lanzarote y Lobos hay importantes lechos de rodolitos a partir de unos 2 m de profundidad, donde los nódulos pueden alcanzar hasta 15-20 cm de diámetro, y otros rodolitos más pequeños suelen ser depositados por los temporales en el nivel de mareas en el norte de Fuerteventura (Reyes *et al.* 2005). En estas playas hay extensos depósitos de rodolitos de 1-3 cm de diámetro en los que se han estimado densidades de unos 5000 rodolitos/m², aparentemente uniespecíficos y referidos como *Lithothamnion* sp. (Johnson *et al.* 2012, 2017). La presencia de restos de algas pardas adheridos a los rodolitos acumulados en charcos indica su procedencia de fondos bien iluminados y que las grandes algas facilitaron que los temporales los arrojaran a la orilla (Johnson *et al.* 2012). El transporte por tormentas parece ser un factor importante para la distribución de algunos rodolitos alrededor de islas volcánicas oceánicas sometidas a una hidrodinamia marina elevada (Rebelo *et al.* 2018). En algunos lechos de rodolitos de Canarias se ha analizado la comunidad de macrofauna invertebrada (Monterroso *et al.* 2012b; Riera *et al.* 2012) y en Gran Canaria la variación de la estructura del lecho en función de la profundidad (Otero-Ferrer *et al.* 2018a) y la fauna primocolonizadora (Otero-Ferrer *et al.* 2018b, 2019), pero en ningún caso se han identificado las especies formadoras de rodolitos.

Con respecto a la flora asociada a los lechos de rodolitos, Ballesteros (1993) destacó la dominancia vegetal en los fondos de Morrojable (Fuerteventura) e identificó y dio abundancias para una veintena de especies erectas. La presencia de una serie de especies de aguas cálidas permitió establecer cierta semejanza de estos fondos de rodolitos con los de zonas cálidas del Mediterráneo (Ballesteros 1993). Aunque se han identificado algunas algas raras en estos ambientes (Ballesteros *et al.* 1992; Afonso-Carrillo y Rojas-González 2004), no se ha publicado ningún estudio florístico posterior. Sin embargo, las imágenes de vídeo utilizadas en la realización de estudios cartográficos demuestran la existencia de una importante, densa y variada flora asociada que necesita ser estudiada (Laura Martín-García *com. pers.*). Imágenes capturadas a partir de las grabaciones llevadas a cabo para cartografiar la R.M. Punta de La Restinga-Mar de Las Calmas (Martín-García *et al.* 2016) muestran densas poblaciones de algas erectas, principalmente de crecimiento estacional, cuya composición cambia con la profundidad (figuras 5E-L).

Lithothamnion corallioides y *Phymatolithon calcareum* han sido consideradas las especies más importantes formadoras de lechos de rodolitos en el Atlántico Nororiental (Cabiocch 1966, 1969; Adey y McKibbin 1970; Irvine y Chamberlain 1994). La inclusión de *P. calcareum* entre las algas coralinas de las islas Canarias se debe a las citas de Vickers (1896) y Lemoine (1929a), que examinaron rodolitos de hasta 3 cm de diámetro depositados en charcos de marea, pero esta especie no ha sido identificada con posterioridad (Afonso-Carrillo 1982a). Los rodolitos que hemos examinado con esos atributos morfológicos, aunque no han sido identificados, no pertenecen a esta especie. Evaluaciones recientes de las especies formadoras de rodolitos en el Atlántico Nororiental integrando técnicas moleculares y morfoló-



gicas han demostrado una alta diversidad oculta (Peña *et al.* 2011, 2015a, b; Pardo *et al.* 2014; Melbourne *et al.* 2017). Se ha identificado más de una decena de especies, entre ellas *Lithothamnion corallioides* y *Phymatolithon calcareum*, que son dominantes en las costas europeas pero que hacia el sur son paulatinamente reemplazadas por *Phymatolithon lusitanicum*, que predomina en España y Portugal (Pardo *et al.* 2014; Peña *et al.* 2015b). Se estudiaron algunas muestras de la Macaronesia, y aunque los datos son insuficientes y preliminares, un *Phymatolithon* de Madeira y un *Mesophyllum* de Canarias son distintos de las especies formadoras de rodolitos de las costas europeas (Pardo *et al.* 2014).

AFINIDADES BIOGEOGRÁFICAS DE LAS ALGAS CORALINAS DE CANARIAS

Las áreas de distribución de las especies y sus tamaños son el resultado de una compleja interacción de factores ecológicos e históricos. La distribución alcanzada por una especie está influida en gran medida por su propia capacidad de dispersión y por el efecto de las barreras a la dispersión (Palumbi 1994). Las macroalgas tienen una baja capacidad de dispersión si se compara con invertebrados y peces marinos, y aunque existen obvias evidencias de dispersión a larga distancia, estos eventos son probablemente relativamente poco frecuentes (Hoek 1987; Santelices 1990; Norton 1992). En las algas coralinas, con diásporas grandes y pesadas, y con escasas posibilidades de que los pesados talos perennes puedan sobrevivir a la deriva, esta capacidad de dispersión parece estar aún más restringida. Los recientes datos moleculares parecen ser congruentes con estas limitadas capacidades de dispersión, al reconocer numerosas especies crípticas restringidas geográficamente, en algas coralinas que aparentemente parecían exhibir distribuciones muy amplias (Sissini *et al.* 2014; Hernández-Kantún *et al.* 2016; Gabrielson *et al.* 2018). Para las algas tropicales y subtropicales la principal barrera para la dispersión en el Atlántico es el gradiente de temperatura de la superficie del mar desde el ecuador a los polos junto con la orientación norte-sur de los continentes africano y americano. La temperatura desempeña un papel fundamental en la determinación de las áreas de distribución, y los límites de temperatura para la supervivencia, el crecimiento y la reproducción se correlacionan bien con los rangos geográficos de las algas marinas (Hoek 1982). La mayoría de las especies muestran un rango de tolerancia térmica bastante estrecho que se refleja en distribuciones latitudinales restringidas.

Las islas se han ido originando sucesivamente durante los últimos 20 Ma, cuando el océano Atlántico tenía ya unas dimensiones similares a las actuales, y surgieron a decenas de kilómetros de las costas continentales más próximas (Carracedo 2011), fueron colonizadas por algas ya establecidas en las regiones adyacentes, mediante procesos de dispersión a media distancia todavía poco conocidos. Las iniciales islas Canarias contaron durante un extenso periodo, desde finales del Mioceno hasta mediados del Plioceno, con unas condiciones ecuatoriales estables (similares a las actuales del golfo de Guinea o el Caribe), y se mantenían conectadas a través de la corriente circumtropical con el Mediterráneo, el Caribe y el océano Pacífico por el espacio abierto de Panamá (Meco 2008; Meco *et al.* 2015). Alrededor de hace



3-4 Ma, el aislamiento del Atlántico al cerrarse la vía marítima panameña, la aparición de hielos permanentes en las regiones boreales y la definición de la Corriente Fría de Canarias supusieron un profundo cambio climático que se ha continuado por las glaciaciones del Pleistoceno (Meco *et al.* 2015), con sucesivas y alternativas variaciones en la temperatura superficial del agua del mar que provocaron los consiguientes desplazamientos latitudinales en las especies marinas.

Las islas Canarias ocupan en la actualidad el límite meridional de la región templado-cálida del Atlántico nororiental, región biogeográfica que cuenta con la mayor riqueza de algas marinas en este lado del océano Atlántico (Hoek 1984; Lüning 1990). La flora marina canaria está integrada por especies con diferentes afinidades siendo mayoritarios los endemismos de esta región biogeográfica y los elementos tropicales y subtropicales (Sansón *et al.* 2001). El actual conocimiento sobre la distribución de las algas coralinas canarias se fundamenta en gran medida en registros derivados de identificaciones morfoanatómicas (Lemoine 1929b; Afonso-Carrillo *et al.* 1985a). En las costas canarias participan principalmente algas coralinas endémicas de esta región noratlántica que exhiben diferentes rangos de distribución. Algunas especies con afinidades subtropicales tienen aquí sus localidades más septentrionales (*e.g.*, *Melyvonnea canariensis*, *Porolithon oligocarpum*, *Titanoderma polycephalum*), y otras, con afinidades boreales alcanzan aquí sus límites sur de distribución (*e.g.*, *Mesophyllum expansum*, *Lithothamnion sonderi*, *Lithophyllum lobatum*, *Phymatolithon lenormandii*). Las especies tradicionalmente reconocidas como anfiatlánticas, comunes con las costas tropicales y subtropicales de América, como *Melyvonnea erubescens*, es probable que correspondan a taxones crípticos con distribuciones más restringidas (Sissini *et al.* 2014). Algunas formas anuales primocolonizadoras, como *Hydrolithon boreale*, *H. farinosum*, *Melobesia membranacea* o *Harveyolithon samoëense*, han sido ampliamente reportadas para muchas regiones, y si las evidencias genéticas lo confirman, podrían tener distribuciones circunglobales.

Las condiciones ambientales relacionadas con la posición geográfica de Canarias en una zona de transición entre la región templado-cálida y la tropical, y con un gradiente de temperatura creciente a lo largo de las islas, hacen de este archipiélago un laboratorio natural para estudiar los efectos del calentamiento global sobre la distribución de las especies (Sangil *et al.* 2011). El papel de las algas coralinas cuyas poblaciones están reemplazando en amplias superficies a los bosquetes de algas erectas (Sansón *et al.* 2014, 2017; Martínez *et al.* 2015) parece que será relevante en el futuro. Además, el descubrimiento reciente en estas islas volcánicas de áreas costeras con sistemas de ventilación de CO₂ donde ya se producen las futuras condiciones de pH esperadas (Hernández *et al.* 2016; González-Delgado y Hernández 2018), potencia las posibilidades de estudiar *in situ* los efectos de la acidificación de los océanos sobre las algas coralinas de diferentes afinidades biogeográficas.



En todas las costas rocosas, desde las regiones polares hasta el ecuador, las algas coralinas son elementos característicos de los patrones de zonación de los ambientes expuestos al oleaje, tanto en el eulitoral como en el sublitoral somero (Lüning 1990), y cuando la luz se convierte en limitante, son las algas características de los hábitats esciáfilos y del circalitoral (Vadas y Steneck 1988; Lüning 1990; Rodríguez-Prieto *et al.* 2013). La distribución vertical de las principales especies de algas coralinas en las costas rocosas expuestas de Canarias ha sido examinada en pocos estudios (Afonso-Carrillo *et al.* 1985a; Pinedo y Afonso-Carrillo 1994). *Phymatolithon lenormandii* es la especie que primero aparece en los niveles altos del eulitoral con poblaciones continuas en el interior de grietas sombrías (figura 6A), mientras que en los niveles medios *Neogoniolithon orotavicum* y *N. hirtum* son las especies más comunes (figuras 6B y 6C). Es en el nivel inferior del eulitoral donde ocurre una mayor diversidad, tanto de formas geniculadas como de formas costrosas. Las formas geniculadas (*e.g.*, *Amphiroa fragilissima*, *Corallina ferreyrae*, *Jania adhaerens*) forman amplios céspedes en superficies verticales y charcos (figuras 6D-6G), mientras que las formas costrosas (*e.g.*, *Harveyolithon samoëense*, *Lithophyllum incrustans*, *L. vickersiae*, *Porolithon oligocarpum*) cubren las rocas expuestas (figuras 4G y 4H) (Afonso-Carrillo *et al.* 1985a).

En las rocas bien iluminadas del sublitoral somero son habituales *Porolithon oligocarpum* y *Titanoderma polycephalum* principalmente en fondos donde el erizo de mar *Arbaxia lixula* ha eliminado la vegetación erecta (figura 6H); mientras que en las paredes sombrías es común *Mesophyllum expansum* (figura 6I). Las pequeñas piedras y callaos de los charcos de marea y del sublitoral somero que pueden ser desplazados por el oleaje están ocupados por primocolonizadores (*Hydrolithon* spp.) e incluso por *Harveyolithon samoëense* o *Neogoniolithon orotavicum* si se dan condiciones de hidrodinamia de intensidad media. Algunas especies perennes pueden crecer en las depresiones superficiales a salvo del efecto abrasivo provocado por el choque de los callaos entre sí.

En las costas norte de las islas centrales, las algas coralinas es probable que faciliten en este nivel el asentamiento de algas erectas. Como muchas gelidiales de otras regiones (Santelices y Varela 1994), las especies canarias (*e.g.*, *Gelidium arbuscula*, *G. canariense*, *Pterocliadiella capillacea*), reclutan y crecen exclusivamente sobre sustratos primarios previamente ocupados por coralinas costrosas perennes, una relación que necesita ser investigada. *Lithophyllum lobatum*, un elemento habitual en los fondos rocosos del sublitoral somero en los ambientes protegidos de la luz de los bosquetes de *Gongolaria abies-marina* (Elejabeitia *et al.* 1992), ha perdido hábitat por la significativa reducción de poblaciones de este macrófito en las últimas décadas en todo el archipiélago canario (Sansón *et al.* 2017; Valdazo *et al.* 2017). Del mismo modo, la reducción de las poblaciones de gelidiáceas en el norte de las islas centrales (Sansón *et al.* 2013; Martínez *et al.* 2015) supone una pérdida importante de hábitat para su comunidad de epífitos en la que dominan *Melobesia membranacea* y *Titanoderma pustulatum* (figura 6J) (Afonso-Carrillo 1982a). En los fondos rocosos del sublitoral, al menos entre 5-20 m de profundidad, alternan poblaciones



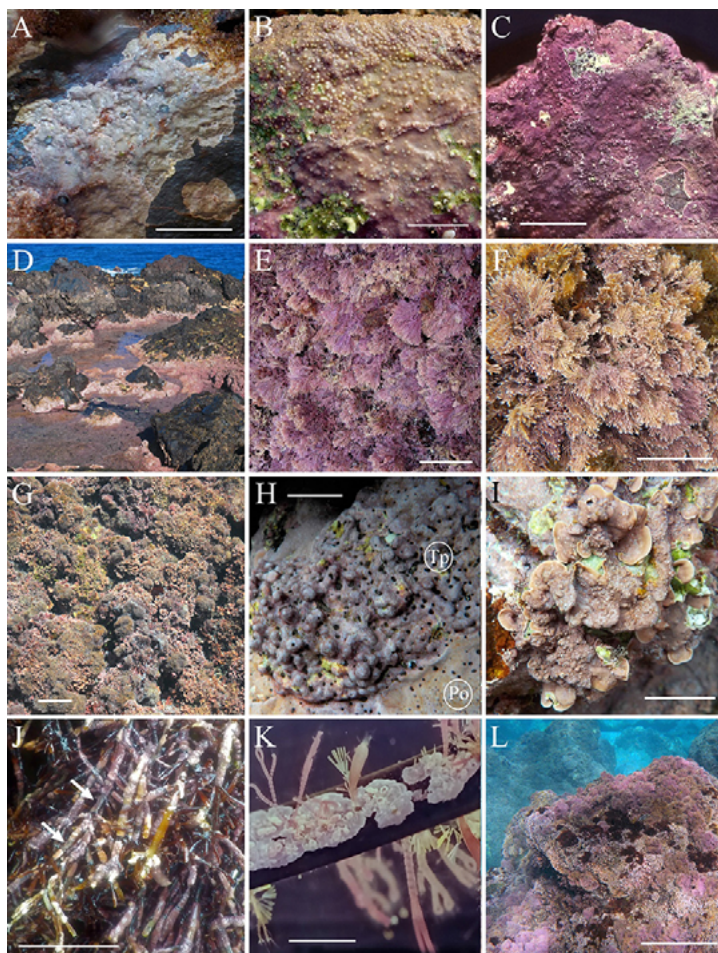


Figura 6. Algunas especies de algas coralinas características de la zonación en las costas rocosas expuestas de Canarias. A. *Phymatolithon lenormandii* en grietas sombrías del eulitoral superior. B. *Neogoniolithon orotavicum* común sobre la roca y charcos bien iluminados del eulitoral medio y superior. C. *Neogoniolithon hirtum* en rocas y charcos del eulitoral medio. D-G. Céspedes de coralinas geniculadas del eulitoral inferior. D. Céspedes mixtos tapizando charcos. E. Detalle de población de *Jania purpurata*. F. Detalle de población de *Corallina ferreyrae*. G. Detalle de población mixta de *Amphiroa* spp., *Corallina* spp. y *Jania* spp. H. *Titanoderma polycephalum* (Tp) rodeada por *Porolithon oligocarpum* (Po) en el sublitoral somero. I. *Mesophyllum expansum* recubre caras verticales sombrías y extraplomos de rocas del sublitoral somero. J. Algas coralinas epifitas en *Gelidium canariense*: las delgadas y translúcidas costras de la pionera *Melobesia membranacea* (flechas) son recubiertas por costras más grandes de *Titanoderma pustulatum*. K. Detalle de hoja de *Cymodocea nodosa* con *Hydrolithon* spp. epifitos (Foto Javier Reyes). L. Céspedes de coralinas geniculadas (principalmente *Corallina* spp.) reemplazan a los bosquetes de algas erectas en los litorales parcialmente degradados por contaminación urbana. Barra de escala A-C = 5 mm; E-G = 5 cm; H-J = 2 cm; K = 2 mm; L = 20 cm.

donde son dominantes las algas erectas con blanquizales de algas coralinas costrosas (figura 4I), dependiendo de las densidades del erizo *Diadema africanum* (Sangil *et al.* 2011, 2014a, b).

En los fondos arenosos del sublitoral, las coralinas costrosas están exclusivamente presentes en las hojas de *Cymodocea nodosa*, que establece poblaciones (sebadales) hasta 35 m de profundidad en ambientes relativamente protegidos (Reyes *et al.* 1995a). Las hojas de *C. nodosa* tienen una vida media que varía a lo largo del año entre 2-3 meses (Reyes *et al.* 1995b) y durante ese tiempo son colonizadas por diminutas coralinas costrosas de los géneros *Hydrolithon* y *Pneophyllum* (Reyes y Afonso-Carrillo 1995) que actúan como colonizadores primarios recubriendo prácticamente toda la superficie foliar para reproducirse antes de ser cubiertas a su vez por una densa población de pequeñas algas erectas (figura 6K) (Reyes *et al.* 1998).

De las especies que habitan el sublitoral profundo y el circalitoral no hay más información que las identificaciones de *Lithothamnion corallioides* en los lechos de rodolitos (Afonso-Carrillo y Gil-Rodríguez 1982; Ballesteros 1993). Estas formaciones parecen ocupar amplias extensiones sobre fondos de arena o de cascajo y en ellas intervienen algas coralinas aún no identificadas (Barquín-Díez *et al.* 2005; Monterroso *et al.* 2012b; Martín-García *et al.* 2016). Los lechos de rodolitos se extienden a mayor profundidad (McMaster y Conover 1966; Littler *et al.* 1991) aunque la intervención de *Neogoniolithon accretum*, una especie típica del nivel de mareas, necesita confirmación. La presencia de algas coralinas costrosas es significativa tanto en los blanquizales como en los fondos rocosos profundos con *Antipathes wollastoni*, en aquellos con denso recubrimiento algal o en las paredes verticales o extraplomos (Ballesteros 1993). Indudablemente, los poblamientos de algas coralinas del sublitoral profundo y del circalitoral canario necesitan ser investigados.

La alteración de las comunidades costeras principalmente relacionada con los vertidos de aguas residuales urbanas está permitiendo establecer el comportamiento de las diferentes especies frente a estas perturbaciones a lo largo de un gradiente (Arévalo *et al.* 2007). En general, los densos céspedes de *Corallina* reemplazan a los bosquetes de algas erectas cuando la perturbación no es excesiva (figura 6L), lo que permite utilizar estos agrupamientos como bioindicadores de ambientes parcialmente degradados (Rodríguez-Prieto *et al.* 2013). No obstante, en Canarias la relación directa entre las comunidades y la contaminación/eutrofización de las costas no ha sido estudiada en detalle hasta el momento.

VULNERABILIDAD FRENTE A LA ACIDIFICACIÓN DE LOS OCÉANOS

Los efectos de la acidificación de los océanos (AO) sobre los organismos calcáreos (entre ellos las algas coralinas) los ha erigido como materia preferente de investigación para conocer y predecir los cambios que van a tener lugar en las especies, las comunidades y los ecosistemas marinos (Hendriks *et al.* 2010; Porzio *et al.* 2011; Ragazzola *et al.* 2012; Mostofa *et al.* 2016; Simon-Nutbrown *et al.* 2020). Entre los ambientes marinos dominados por las macroalgas, los constituidos por



las algas coralinas no solo son los más comunes y más extendidos por todas las latitudes, sino que son soporte de importantes ecosistemas marinos como los arrecifes o los lechos de rodolitos (Foster 2001). En Canarias, la masiva entrada de CO_2 a lo largo de cinco meses entre 2011 y 2012 durante la erupción submarina de El Hierro provocó una significativa reducción de algas coralinas, tanto costrosas como geniculadas, incluso en zonas con solo un ligero descenso del pH (Sangil *et al.* 2016). El interés por conocer el impacto de la AO sobre las algas coralinas y sus ecosistemas está generando, sobre todo en la última década, un notable progreso en los conocimientos sobre esta materia, que está siendo abordada desde diferentes perspectivas (*e.g.*, Hall-Spencer *et al.* 2008; McCoy y Kamenos 2015; Kamenos *et al.* 2016; Cornwall *et al.* 2018, 2020; Gao *et al.* 2019; Rindi *et al.* 2019). Los estudios sobre los efectos de la AO sobre las algas coralinas de Canarias son aún escasos (Sangil *et al.* 2016; González-Delgado *et al.* 2017; Hernández *et al.* 2018; Rodríguez *et al.* 2018), pero las investigaciones realizadas en otras regiones ya están aportando una valiosa información.

Para evaluar el impacto de la AO sobre las algas coralinas se han diseñado muchos protocolos experimentales en los que se analizan sus efectos sobre diferentes aspectos de la biología de estas algas en condiciones controladas de laboratorio (Hendriks *et al.* 2010; Porzio *et al.* 2011; Ragazzola *et al.* 2012; McCoy y Kamenos 2015; Kamenos *et al.* 2016; Cornwall *et al.* 2018). Entre los efectos negativos descritos de la AO sobre las algas coralinas se incluyen reducción de la tasa de crecimiento (Ragazzola *et al.* 2012; Hofmann *et al.* 2012), reducción de la calcificación (Gao y Zheng 2010), modificaciones en las células epiteliales (Burdett *et al.* 2012) y cambios en abundancia y distribución (Kuffner *et al.* 2008; Hall-Spencer *et al.* 2008; Porzio *et al.* 2011; Donnarumma *et al.* 2014). Aunque la mayoría de los estudios han resaltado el impacto negativo de la AO, en unos pocos se ha destacado la ausencia de cambios o incrementos en el crecimiento neto o la calcificación estimulada por la deposición rápida de CaCO_3 (hipercalcificación) diurna (Ries 2011; Burdett *et al.* 2012; Kamenos *et al.* 2013; Martin *et al.* 2013).

Muchos estudios han examinado los efectos de la AO en organismos aislados, incluyendo solo ocasionalmente las interacciones a nivel de comunidad o ecosistema, por lo que resulta difícil determinar la aplicación de los resultados a los ecosistemas naturales (Gaylord *et al.* 2015; Sunday *et al.* 2017). Sin embargo, las filtraciones volcánicas de CO_2 proporcionan una simulación natural de los efectos de la AO en la estructura de los ecosistemas marinos porque exponen a las comunidades completas a vivir con niveles elevados de CO_2 . El descubrimiento de zonas con filtraciones de CO_2 y su utilización en la investigación de la AO se ha incrementado durante la última década, disponiéndose en la actualidad de lugares adecuados localizados en ecosistemas templados (Hall-Spencer *et al.* 2008; Boatta *et al.* 2013; Brinkman y Smith 2015; Foo *et al.* 2018), subtropicales (Inoue *et al.* 2013; Hernández *et al.* 2016; González-Delgado y Hernández 2018) y tropicales (Fabricius *et al.* 2011; Enochs *et al.* 2015). En estos lugares es posible realizar estudios de campo con gradientes naturales en condiciones que permiten examinar los efectos de los factores ambientales en especies y ecosistemas. Estos gradientes incorporan la variabilidad ambiental y las interacciones de especies que pueden mediar los efectos de los estresores



(Hall-Spencer *et al.* 2008; Foo *et al.* 2018; González-Delgado y Hernández 2018). Estudios de campo en estos entornos han encontrado que algunas especies de algas coralinas crecen con tasas similares en las condiciones ambientales y en las de AO, y que las reducciones en la abundancia de algas coralinas en estas condiciones más ácidas pueden estar impulsadas por interacciones con otras especies que han resultado alteradas (McCoy y Pfister 2014; McCoy *et al.* 2016).

La mayoría de los estudios se han centrado en la etapa adulta de algas coralinas, en la que las partes duras calcificadas ya están establecidas y la calcificación/disolución funciona en las estructuras existentes. Existen evidencias de que las algas coralinas pueden continuar calcificándose bajo condiciones de AO, aunque mediante compensaciones que generan otros efectos subletales, como formar estructuras calcificadas menos coherentes (Kamenos *et al.* 2016). La acreción continuada de material calcificado en condiciones de acidez puede realizarse a expensas del propio carbonato del talo (McCoy y Ragazzola 2014). Sin embargo, compensar la estructura esquelética para mantener el crecimiento o la calcificación tiene efectos indirectos sobre la estructura y abundancia en ambientes con bajo pH, con carbonatos más pobres y paredes celulares menos estables (Kamenos *et al.* 2013). En estas condiciones podría aumentar la susceptibilidad al daño estructural por los herbívoros o provocar una reducción del grosor del talo que alteraría la jerarquía competitiva (McCoy y Ragazzola 2014). Las algas debilitadas por un ambiente con pH bajo han resultado ser más accesibles incrementando las tasas de herbivoría de fases juveniles de erizos de mar (Rodríguez *et al.* 2018).

También se ha mostrado que las algas coralinas costrosas de las surgencias de CO₂ pueden mantener las tasas de crecimiento en condiciones de pH bajo, conservando los talos costrosos más gruesos de especies perennes sus tamaños, sin modificar el contenido de carbonato; mientras que las costras delicadas de especies anuales sí resultan claramente perjudicadas con talos significativamente más pequeños y con una mineralogía alterada (Kamenos *et al.* 2016). Esta sensibilidad de las formas anuales primocolonizadoras se había comprobado previamente en las hojas de fanerógamas marinas que carecían de su característica comunidad de coralinas epifitas en las áreas con surgencias volcánicas de CO₂ (Martin *et al.* 2008). La AO puede tener efectos dramáticos en la diversidad de los ecosistemas costeros dominados por praderas de hierbas marinas.

La AO afecta negativamente al reclutamiento de las algas coralinas (a la formación del disco germinativo, al crecimiento inicial y a la supervivencia de las germinaciones), efectos que además pueden ser potenciados por la temperatura y la iluminación (Ordóñez *et al.* 2017). Después de la maduración dentro de los conceptáculos, las esporas son liberadas al ambiente externo, donde sedimentan para fijarse al sustrato y germinar. Inmediatamente se inician las divisiones celulares, siguiendo un patrón regular y formando un disco germinativo que mantiene el tamaño de la espora (Cabioch 1972; Villena-Balsa *et al.* 1987; Woelkerling 1988). Las esporas carecen de calcificación, de manera que con las primeras divisiones celulares se inicia la deposición de carbonato en las paredes celulares, cementando el pequeño disco al sustrato y completando el proceso de asentamiento (Walker y Moss 1984; Irvine y Chamberlain 1994). La calcificación de las paredes celulares se continúa



con el desarrollo de los primeros filamentos que discurren paralelos al sustrato, y se mantendrá durante todas las etapas de crecimiento (Cabioch 1971, 1972). Por lo tanto, la reducción de la calcificación en estas fases tempranas podría tener graves consecuencias para la supervivencia, puesto que las primeras etapas postfijación ya soportan una alta tasa de mortalidad y son sin duda el periodo más crítico en la historia de vida de las algas coralinas (Vadas *et al.* 1992). La germinación de las esporas es un proceso clave altamente sensible a la AO (Ordóñez *et al.* 2017; Page y Díaz-Pulido 2020), con capacidad para crear cuellos de botella para las poblaciones marinas (Kendrick 1991). Aunque las respuestas de algas coralinas a la AO parecen variar entre especies (Noisette *et al.* 2013; Ordóñez *et al.* 2014; McCoy y Ragazzola 2014), la mayoría de los estudios muestran impactos negativos en procesos biológicos y fisiológicos de los individuos (crecimiento, fotosíntesis y calcificación neta) (Semesi *et al.* 2009), que se trasladan a la composición de las comunidades (Kuffner *et al.* 2008; Kroeker *et al.* 2010; Porzio *et al.* 2011; Martin *et al.* 2013; Ordóñez *et al.* 2014). Los experimentos de laboratorio y de campo señalan una reducción en el reclutamiento de algas coralinas en respuesta al CO₂ elevado, y se ha propuesto que la competencia espacial con algas carnosas es un factor importante para explicar la falta de reclutamiento (Kuffner *et al.* 2008; Kroeker *et al.* 2010, 2013; Fabricius *et al.* 2015). También se ha descrito una mayor mortalidad y una mayor tasa de anomalías en las primeras etapas postfijación (Bradassi *et al.* 2013). La AO reduce directamente las tasas de germinación de las algas coralinas, lo que tiene una implicación negativa para el éxito del reclutamiento, pudiendo afectar tanto directamente al propio proceso de germinación como a etapas posteriores al asentamiento, como es la competencia por el espacio (Ordóñez *et al.* 2017).

Los experimentos de laboratorio se suelen realizar bajo condiciones estáticas de pH, aunque en la naturaleza no ocurre así, ya que el metabolismo (fotosíntesis y respiración) y las propiedades físicas de la columna de agua pueden hacer que el pH fluctúe en un ciclo diario, en el que durante el día el pH aumenta por el descenso de CO₂ por la fotosíntesis, mientras que por la noche disminuye por el aporte de CO₂ de la respiración (Kleypas *et al.* 2011). La magnitud de este ciclo lo determinan la biomasa de la comunidad y el tiempo de residencia del agua (Duarte *et al.* 2013). Así, en ecosistemas dominados por organismos fotosintéticos (*e.g.*, arrecifes de coral o praderas de fanerógamas marinas), el rango de cambios diarios en el pH puede exceder la diferencia entre las condiciones actuales y las proyecciones de AO de fin de siglo (Hofmann *et al.* 2011; Duarte *et al.* 2013). Se pensó que la exposición a esta variación diaria podría favorecer la aclimatación de las coralinas costrosas a la acidificación (Johnson *et al.* 2014; Padilla-Gamiño *et al.* 2016), pero otros datos experimentales han mostrado que los organismos de estos hábitats podrían responder incluso más severamente a los rápidos cambios en el pH asociados con la AO que lo predicho por los experimentos realizados en condiciones estáticas (Johnson *et al.* 2019).

Otra perspectiva que se ha abordado es el papel que juega la cubierta microbiana de las algas coralinas. Los microorganismos asociados con las algas coralinas se componen de un conjunto diverso de bacterias, pequeños eucariotas y virus, y colectivamente, el alga y la microbiota asociada funciona como una unidad ecológica



denominada holobionte (Egan *et al.* 2013). Los rodolitos, por ejemplo, tienen un microbioma estable de composición extremadamente homogénea incluso en individuos de poblaciones separadas por 100 km (Calvacanti *et al.* 2014). Los estudios que evalúan la respuesta de las comunidades microbianas asociadas a las algas coralinas son todavía incipientes a pesar del papel reconocido de las comunidades bacterianas en la biología de las algas. La comprensión de las interacciones entre algas y bacterias se postula como clave para dilucidar procesos importantes para la aclimatación del holobionte a los cambios ambientales. Por ejemplo, se ha documentado una reducción en el asentamiento de larvas de coral en condiciones de AO relacionados con cambios en la comunidad microbiana asociada a las algas coralinas (Webster *et al.* 2013). En algas coralinas de arrecife el microbioma permaneció estable bajo exposición experimental a agua de mar con pH reducido, pero resultaron sensibles a los efectos combinados del calentamiento y la acidificación (Webster *et al.* 2016). La comunidad microbiana parece que es un elemento importante para la resistencia de las algas coralinas al estrés ambiental (Calvacanti *et al.* 2018).

A nivel del ecosistema, se predice que la AO aumentará la susceptibilidad de las algas frente a los herbívoros y la erosión (Andersson y Gledhill 2012; Andersson y Mackenzie 2012; Johnson *et al.* 2012; Ragazzola *et al.* 2012), y potencialmente puede conducir a un cambio hacia un ecosistema dominado por especies no calcificantes (Hall-Spencer *et al.* 2008; Kuffner *et al.* 2008). Además, se pronostica una notable fragmentación y reducción de los lechos de rodolitos con importantes consecuencias para la enorme cantidad de organismos implicados en estos ambientes (Simon-Nutbrown *et al.* 2020). También se han mostrado evidencias de tasas más elevadas de calcificación en presencia de herbívoros (Legrand *et al.* 2019). Estudios realizados en un litoral con filtraciones volcánicas de CO₂ en la costa del Pacífico de Japón, una zona de transición entre comunidades templadas y subtropicales, permitieron evaluar los efectos de la AO en un límite biogeográfico (Agostini *et al.* 2018). Se describieron cambios marcados en la comunidad de algas bentónicas con una disminución importante en la biodiversidad, en la que se incluía la pérdida de especies clave formadoras de hábitats. Se trata de evidencias empíricas que apuntan a que en un futuro cercano los ecosistemas subtropicales dominados por especies con carbonato cambiarán a otros dominados por algas carnosas, con pérdida de biodiversidad y mayor simplificación, lo que puede ser interpretado como un avance de lo que podría ocurrir en Canarias. Además, la degradación del hábitat y la pérdida de biodiversidad en las áreas acidificadas reducirá la resiliencia de los hábitats costeros a otros factores asociados con el cambio climático (calentamiento global, aumento del nivel del mar, incremento de temporales), lo que acrecentará el riesgo de cambios en el régimen marino y la pérdida de funciones y servicios críticos del ecosistema (Hall-Spencer y Harvey 2019). Las reflexiones de Rindi *et al.* (2019) sobre la situación de las algas coralinas mediterráneas son aplicables a Canarias: no es posible predecir el futuro de las algas coralinas canarias sin conocer su presente.

Los grupos que ocupan amplios rangos geográficos, como sucede con las algas coralinas, demuestran que la diversificación les ha permitido ocupar una gran variedad de hábitats a través de respuestas morfológicas y funcionales. Experimentos de trasplante han demostrado la plasticidad fenotípica que exhiben algunas algas



coralinas con cambios morfológicos en respuesta al oleaje y las corrientes (Tyrrel y Johansen 1995; Enríquez *et al.* 2009). La plasticidad fenotípica puede representar una gran ventaja selectiva en entornos biológicamente heterogéneos que permite persistir frente a fluctuaciones espaciales o temporales del clima. Las algas coralinas muestran un alto grado de plasticidad que puede aumentar su capacidad para sobrevivir en un mundo con alto contenido de CO₂ (Ragazzola *et al.* 2013). Así, aunque en las etapas más jóvenes de las algas coralinas se ha comprobado que la calcificación inicial es muy sensible a la AO, evidencias experimentales recientes han mostrado la adquisición de tolerancia a pH bajo después de seis generaciones de exposición a condiciones de AO (Cornwall *et al.* 2020). El indudable éxito evolutivo de las algas coralinas les ha permitido ser componentes importantes de las comunidades marinas bentónicas desde al menos 136 Ma, ocupando rangos muy amplios de temperatura, luz y perturbaciones. Futuras investigaciones irán descubriendo cómo se adaptarán a este nuevo reto evolutivo. El potencial de adaptación que exhiben algunas poblaciones con diferencias en plasticidad fisiológica podría tener importantes implicaciones para las respuestas ecológicas y evolutivas de las algas coralinas a futuros cambios ambientales (Johnson *et al.* 2014; Padilla-Gamiño *et al.* 2016).

CONCLUSIONES Y ORIENTACIONES PARA FUTUROS ESTUDIOS

Esta síntesis evidencia que existen importantes lagunas en el conocimiento de las algas coralinas canarias. Dada la importancia ecológica de estas algas y su vulnerabilidad frente a la acidificación de los océanos, resulta imprescindible completar y ampliar la información sobre este grupo. Si en un futuro cercano, tal como parecen indicar las evidencias experimentales, los ecosistemas subtropicales como el canario con alta presencia de especies calcificadas irán transformándose en otros más simples y menos diversos con predominio de algas carnosas, es preciso disponer de una minuciosa información acerca de los organismos que se van a ver principalmente implicados. Desde el punto de vista taxonómico se requiere llevar a cabo una reevaluación basada en una combinación de datos moleculares, morfoanatómicos y ecológicos. Es precisamente la escasez de información molecular la que genera en la actualidad cierta incertidumbre acerca de la flora de algas coralinas de las islas Canarias. Se proponen algunas de las líneas prioritarias en las que se debería avanzar:

- Completar la secuenciación de los especímenes tipo de las 20 especies descritas en material de Canarias por Lamouroux, Lamarck, Montagne, Foslie y Lemoine. Ahora hay disponibles secuencias solo de *Harveyolithon canariense*, *Lithophyllum lobatum* y *Porolithon oligocarpum*. Dada la elevada proporción de especies con reducidas áreas de distribución que se han ido reconociendo en los últimos años, requerirían una verificación molecular aquellos taxones con localidad tipo en Canarias que en la actualidad son considerados sinónimos taxonómicos de otras especies de acuerdo con criterios exclusi-



vamente morfoanatómicos (e.g., *Corallina lobata*, *Lithophyllum applicatum*, *Lithophyllum illitus*, *Spongites wildpretii*, *Tenarea tortuosa*).

- Evaluar la diversidad a lo largo del gradiente térmico de las aguas marinas canarias mediante la secuenciación de especímenes actuales procedentes de diferentes localidades repartidas por todo el archipiélago y de diferentes hábitats. La caracterización morfoanatómica de cada uno de ellos, y su posterior depósito en herbarios reconocidos, posibilitaría la verificación de las identificaciones, requisito ineludible para comparar resultados de diferentes estudios. Resolver el problema de la diversidad críptica de este grupo es una cuestión crítica, un problema general que afecta a todas las regiones y que conduce a interpretaciones erróneas de resultados.
- Estudiar y evaluar el papel dinámico de los lechos de rodolitos en Canarias como puntos calientes de biodiversidad y bancos de diásporas de microalgas y macroalgas, y hábitat de numerosos invertebrados y vertebrados. Los rodolitos representan un componente importante y poco estudiado de la diversidad marina que contribuye a las principales funciones del ecosistema. Aunque únicamente *Lithothamnion corallioides* ha sido confirmada en estos lechos, es indudable que el número de especies de algas coralinas que intervienen en estas formaciones es elevado, tal como se está comprobando en otras regiones.
- Estudiar *in situ* los efectos de la acidificación de los océanos sobre las algas coralinas de Canarias es posible gracias al reciente descubrimiento de áreas costeras con surgencias de CO₂ donde ya se producen las futuras condiciones de pH esperadas. La experimentación en estos laboratorios naturales permitirá evaluar la respuesta de las algas coralinas a distintos rangos de pH, en una zona de transición entre la región templado-cálida y la región tropical, donde conviven especies con diferentes afinidades biogeográficas.

AGRADECIMIENTOS

Algunas de las imágenes de este artículo fueron cedidas desinteresadamente por Tamia Brito (figuras 5A-D), Javier Reyes (figura 6K) y Carlos Sangil (figura 4I). Laura Martín-García y Jacinto Barquín-Díez me cedieron y me permitieron utilizar las imágenes capturadas de los vídeos empleados en la cartografía de los lechos de rodolitos de la Reserva Marina Punta de La Restinga-Mar de Las Calmas. Los comentarios de dos revisores anónimos mejoraron la versión final del manuscrito. La elaboración de esta síntesis supuso una inestimable distracción que ayudó a superar la desazón durante las semanas de confinamiento por la COVID-19 en la primavera de 2020.

RECIBIDO: abril de 2020, ACEPTADO: agosto de 2020



REFERENCIAS

- ADEY, W.H. 1964. The genus *Phymatolithon* in the Gulf of Maine. *Hydrobiologia* 24: 377-420.
- ADEY, W.H. 1970. A revision of the Foslie crustose coralline herbarium. *Det Kong. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 1: 1-46.
- ADEY, W.H. 1998. Review-coral reefs: Algal structured and mediated ecosystems in shallow, turbulent, alkaline waters. *J. Phycol.* 34: 393-406.
- ADEY, W.H. y ADEY, P.J. 1973. Studies of the biosystematics and ecology of the epilithic crustose Corallinaceae of the British Isles. *Br. Phycol. J.* 8: 343-407.
- ADEY, W.H., HERNÁNDEZ-KANTÚN, J.J., JOHNSON, G. y GABRIELSON, P.W. 2015. DNA sequencing, anatomy, and calcification patterns support a monophyletic, subarctic, carbonate reef-forming *Clathromorphum* (Hapalidiaceae, Corallinales, Rhodophyta). *J. Phycol.* 51: 189-203.
- ADEY, W.H. y JOHANSEN, H.W. 1972. Morphology and taxonomy of Corallinaceae with special reference to *Clathromorphum*, *Mesophyllum*, and *Neopolyporolithon* gen. nov. (Rhodophyceae, Cryptonemiales). *Phycologia* 11: 159-180.
- ADEY, W.H. y MACINTYRE, I.G. 1973. Crustose Coralline Algae: A re-evaluation in the Geological Sciences. *Geol. Soc. Am. Bull.* 84: 883-904.
- ADEY, W.H., MASAKI, T. y AKIOKA, H. 1974. *Ezo epiyessoense*, a new parasitic genus and species of Corallinaceae (Rhodophyta, Cryptonemiales). *Phycologia* 13: 329-344.
- ADEY, W.H. y MCKIBBIN, D.L. 1970. Studies on the maërl species *Phymatolithon calcareum* (Pallas) nov. comb. and *Lithothamnium corallioides* Crouan in the Ría de Vigo. *Bot. Mar.* 13: 100-106.
- ADEY, W.H. y SPERAPANI, C.P. 1971. The biology of *Kvaleya epilaeve*, a new parasitic genus and species of Corallinaceae. *Phycologia* 10: 29-42.
- ADEY, W.H. y VASSAR, M.J. 1975. Colonization, succession and growth rates of tropical crustose coralline algae (Rhodophyta, Cryptonemiales). *Phycologia* 14: 55-69.
- AFONSO-CARRILLO, J. 1980. Nota sobre algunas Corallinaceae (Rhodophyta) nuevas para la flora ficológica de las Islas Canarias. *Vieraea* 10: 53-58.
- AFONSO-CARRILLO, J. 1982a. *Revisión de las especies de la familia Corallinaceae en las islas Canarias*. [Tesis Doctoral] Universidad de La Laguna. 269 pp + 101 lám.
- AFONSO-CARRILLO, J. 1982b. Sobre el modo de formación de los conceptáculos asexuales en *Porolithon* Foslie (Corallinaceae, Rhodophyta). *Inv. Pesq.* 46: 255-262.
- AFONSO-CARRILLO, J. 1984. Estudios en las algas Corallinaceae (Rhodophyta) de las Islas Canarias. II. Notas taxonómicas. *Vieraea* 13: 127-144.
- AFONSO-CARRILLO, J. 1985. Conexiones intercelulares entre diferentes talos de *Neogoniolithon absmile* (Foslie et Howe) Cabioch (Corallinaceae, Rhodophyta). *Vieraea* 15: 139-142.
- AFONSO-CARRILLO, J. 1986. Observaciones en *Amphiroa fragilissima* (L.) Lamouroux (Corallinaceae, Rhodophyta) con el microscopio electrónico de barrido. *Vieraea* 16: 189-192.
- AFONSO-CARRILLO, J. 1988. Structure and reproduction of *Spongites wildpretii* sp. nov. (Corallinaceae, Rhodophyta) from the Canary Islands, with observations and comments on *S. absmile* comb. nov. *Br. Phycol. J.* 23: 89-102.
- AFONSO-CARRILLO, J. 1989. Morphology, anatomy and vegetative reproduction of *Fosliella paschalis* (Corallinaceae, Rhodophyta). *Phycologia* 28: 331-341.



- AFONSO-CARRILLO, J. 1997. «Confites», en Macías Hernández, A.M (ed.): *Gran Enciclopedia Canaria* Tomo V. Ediciones Canarias. La Laguna. Islas Canarias. p. 1109.
- AFONSO-CARRILLO, J. 2003. Bajíos y algas marinas de Puerto de la Cruz: una historia de la botánica marina en Canarias *Catharum* 4: 14-27.
- AFONSO-CARRILLO, J. y GIL-RODRÍGUEZ, M.C. 1982. Sobre la presencia de un fondo de «maerl» en las Islas Canarias. *Collect. Bot.* 13: 703-708.
- AFONSO-CARRILLO, J., GIL-RODRÍGUEZ, M.C., HAROUN-TABRAUE, R. y WILDPRET, W. 1985b. Algunos aspectos de la aplicación de la microscopía electrónica de barrido al estudio de las algas Corallinaceae (Rhodophyta). *Cab. Biol. Mar.* 25: 427-433.
- AFONSO-CARRILLO, J., GIL-RODRÍGUEZ, M.C. y WILDPRET, W. 1984. Estudios en las algas Corallinaceae (Rhodophyta) de las Islas Canarias. I. Aspectos metodológicos. *Vieraea* 13: 113-125.
- AFONSO-CARRILLO, J., GIL-RODRÍGUEZ, M.C. y WILDPRET, W. 1985a. Algunas consideraciones florísticas, corológicas y ecológicas sobre las algas Corallinaceae (Rhodophyta) de las Islas Canarias. *Anal. Biol. Murcia (S.E.)* 2: 23-37.
- AFONSO-CARRILLO, J., LOSADA-LIMA, A. y LEÓN-ARENCEBIA, M.C. 1986. Sobre la posición sistemática de *Choreonema* Schmitz (Corallinaceae, Rhodophyta). *Vieraea* 16: 207-210.
- AFONSO-CARRILLO, J. y ROJAS-GONZÁLEZ, B. 2004. Observations on reproductive morphology and new records of Rhodomelaceae (Rhodophyta) from the Canary Islands, including *Veleroa complanata* sp. nov. *Phycologia* 43: 79-90.
- AFONSO-CARRILLO, J. y SANSÓN, M. 1999. *Algas, hongos y fanerógamas marinas de las Islas Canarias. Clave Analítica*. Materiales didácticos universitarios. Serie Biología 2. Servicio de Publicaciones de la Universidad de La Laguna. Santa Cruz de Tenerife. 254 pp.
- AGOSTINI, S., HARVEY, B.P., WADA, S., KON, K., MILAZZO, M., INABA, K. y HALL-SPENCER, J.M. 2018. Ocean acidification drives community shifts towards simplified non-calcified habitats in a subtropical-temperate transition zone. *Sci. Rep.* 8:11354.
- AGUIRRE, J., RIDING, R. y BRAGA, J.C. 2000. Diversity of coralline red algae: Origination and extinction patterns from the early Cretaceous to the Pleistocene. *Paleobiology* 26: 651-667.
- AMADO-FILHO, G.M., MOURA, R.L., BASTOS, A.C., SALGADO, L.T., SUMIDA, P.Y., GUTH, A.Z. *et al.* 2012. Rhodolith beds are major CaCO₃ bio-factories in the tropical South West Atlantic. *PLoS One* 7: e35171.
- ANDERSSON, A.J. y GLEDHILL, D. 2012. Ocean acidification and coral reefs: effects on breakdown, dissolution, and net ecosystem calcification. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 5: 321-348.
- ANDERSSON, A.J. y MACKENZIE, F.T. 2012. Revisiting four scientific debates in ocean acidification research. *Biogeosciences* 9: 893-905.
- ANDERSSON, A.J., MACKENZIE, F.T. y BATES, N.R. 2008. Life on the margin: implications on Mg-calcite, high latitude and cool-water marine calcifiers. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 373: 265-273.
- ARÉVALO, R., PINEDO, S. y BALLESTEROS, E. 2007. Changes in the composition and structure of Mediterranean rocky-shore communities following a gradient of nutrient enrichment: descriptive study and test of proposed methods to assess water quality regarding macroalgae. *Mar. Poll. Bull.* 55: 104-113.
- ATHANASIADIS, A. 2016. *Phycologia Europaea* Rhodophyta, vol. I. pp. [i]-xxxxviii, 1-762. Thessaloniki: Published and distributed by the author.



- ATHANASIADIS, A. 2017. *Capensia fucorum* (Esper) gen. et comb. nov. (Mesophyllaceae, Corallinales, Rhodophyta), a hemiparasite on *Gelidium* from South Africa. *Bot. Mar.* 60: 555-565.
- ATHANASIADIS, A. 2018. *Carlskottsbergia antarctica* (Hooker fil. & Harv.) gen. & comb.nov., with a re-assessment of *Synarthrophyton* (Mesophyllaceae, Corallinales, Rhodophyta). *Nov Hedw.* 108 [2019]: 291-320.
- ATHANASIADIS, A. 2019. *Amphithallia*, a genus with four-celled carpogonial branches and connecting filaments in the Corallinales (Rhodophyta). *Mar. Biol. Res.* 15: 13-25.
- ATHANASIADIS, A. 2020. *Phragmope discrepans*, gen. & comb. nov. (Mesophyllaceae, Corallinales, Rhodophyta), the species known as '*Mesophyllum engelhartii*' from South Africa. *Mar. Biol. Res.* 16: 000-000, doi.org/10.1080/17451000.2020.1831543.
- ATHANASIADIS, A. y BALLANTINE, D.L. 2014. The genera *Melyvonnea* gen. nov. and *Mesophyllum* s.s. (Melobesioideae, Corallinales, Rhodophyta) particularly from the central Atlantic Ocean. *Nord. J. Bot.* 35: 385-436.
- ATHANASIADIS, A. y NETO, A.I. 2010. On the occurrence of *Mesophyllum expansum* (Philippi) Cabioch & Mendoza (Melobesioideae, Corallinales (Rhodophyta) in the Mediterranean Sea, the Canary Isles and the Azores. *Bot. Mar.* 53: 333-341.
- ATKINSON, M.J. y CUET, P. 2008. Possible effects of ocean acidification on coral reef biogeochemistry: topics for research. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 373: 249-256.
- AUER, G. y PILLER, W.E. 2020. Nanocrystals as phenotypic expression of genotypes - An example in coralline red algae. *Sci. Adv.* 6, eaay2126.
- BACALLADO, J.J., CRUZ, T., BRITO, A., BARQUÍN, J. y CARRILLO, M. 1989. *Reservas marinas de Canarias*. Consejería de Agricultura y Pesca. Gobierno de Canarias. 200 pp.
- BALLESTEROS, E. 1993. Algunas observaciones sobre comunidades de algas profundas en Lanzarote y Fuerteventura (Islas Canarias). *Vieraea* 22: 17-27.
- BALLESTEROS, E., SANSÓN, M., REYES, J., AFONSO-CARRILLO, J. y GIL-RODRÍGUEZ, M.C. 1992. New records of benthic marine algae from the Canary Islands. *Bot. Mar.* 35: 513-522.
- BARQUÍN-DÍEZ, J., GARCÍA-MARTÍN, L., GIL-RODRÍGUEZ, M. C., BRITO-HERNÁNDEZ, A., GONZÁLEZ-LORENZO, G., FERNÁNDEZ DE LEÓN, R., SANGIL, C. y CONCEPCIÓN FRANCISCO, L. 2011. Atlas bionómico de las islas Canarias. Resultados del proyecto SIGMACAN. «Creación de un sistema de información geográfica (SIG) de los fondos marinos someros del archipiélago canario».
- BARQUÍN-DÍEZ, J., GONZÁLEZ-LORENZO, G., GARCÍA-MARTÍN, L., GIL-RODRÍGUEZ, M.C. y BRITO-HERNÁNDEZ, A. 2005. Distribución espacial de las comunidades bentónicas submareales de los fondos someros de Canarias. I: Las comunidades de sustrato blando de las costas de Tenerife. *Vieraea* 33: 435-448.
- BASSO, D. 2012. Carbonate production by calcareous red algae and global change. *Geodiversitas* 34: 13-33.
- BASSO, D., BABBINI, L. KALEB, S., BRACCHI, V. y FALACE, A. 2016. Monitoring deep Mediterranean rhodolith beds. *Aquat. Conserv.* 26: 549-561.
- BATES, N.R., ASTOR, Y.M., CHURCH, M.J. et al. 2014. Time-series view of changing surface ocean chemistry due to ocean uptake of anthropogenic CO₂ and ocean acidification. *Oceanography* 27: 126-141.
- BERLANDI, R., FIGUEIREDO, M.A. DE O. y PAIVA, P.C. 2012. Rhodolith morphology and the diversity of polychaetes off the southeastern Brazilian coast. *J. Coastal Res.* 28: 280-287.



- BLAINVILLE, H.M.D. DE 1834. *Manuel d'actinologie ou de zoophytologie*. F.G. Levrault. Paris & Strasbourg. 695 pp.
- BOATTA, F., D'ALESSANDRO, W., GAGLIANO, A.L., LIOTTA, M., MILAZZO, M., RODOLFO-METALPA, R., HALL-SPENCER, J.M. y PARELLO, F. 2013. Geochemical survey of Levante Bay, Vulcano Island (Italy), a natural laboratory for the study of ocean acidification. *Mar. Pollut. Bull.* 73: 485-494.
- BØRGESEN, F. 1929. Marine algae from the Canary Islands especially from Teneriffe and Gran Canaria II. Rhodophyceae. Part. II. Cryptonemiales, Gigartinales and Rhodynemiales. *Kong. Dansk. Vidensk. Selsk. Biol. Medd.* 8(1): 1-97.
- BOROWITZKA, M.A. 1984. Calcification in aquatic plants. *Plant Cell Environ.* 7: 457-466.
- BOROWITZKA, M.A. y LARKUM, A.W.D. 2008. Calcification in algae: Mechanisms and the role of metabolism. *Crit. Rev. Plant Sci.* 6: 1-45.
- BOROWITZKA, M.A., LARKUM, A.W.D. y NOCKOLDS, C.E. 1974. A scanning electron microscope study of the structure and organization of the calcium carbonate deposits of algae. *Phycologia* 13: 195-203.
- BORY DE SAINT-VINCENT, J.B.G.M. 1832. *Notice sur les polypiers de la Grèce*. In: *Expédition Scientifique de Morée (Section des Sciences Physiques)*. Tome III [1.re Partie, 1.re Section]. Zoologie. pp. 204-209, [pl. LIV - Atlas]. Paris & Strasbourg.
- BOSSELINI, A. y GINSBERG, R.N. 1971. Form and intertidal structure of recent algal nodules (rhodolites) from Bermuda. *J. Geol.* 79: 669-682.
- BRADASSI, F., CUMANI, F., BRESSAN, G. y DUPONT, S. 2013. Early reproductive stages in the crustose coralline alga *Phymatolithon lenormandii* are strongly affected by mild ocean acidification. *Mar. Biol.* 160: 2261-2269.
- BRINKMAN, T.J. y SMITH, A.M. 2015. Effect of climate change on crustose coralline algae at a temperate vent site, White Island, New Zealand. *Mar. Freshwater Res.* 66: 360-370.
- BRODIE, J., WALKER, R.H., WILLIAMSON, C. e IRVINE, L.M. 2013. Epitypification and redescription of *Corallina officinalis* L., the type of the genus, and *C. elongata* Ellis et Solander (Corallinales, Rhodophyta). *Crypt. Algal.* 34: 49-56.
- BROOM, J., HART, D.R., FARR, T., NELSON, W., NEILL, K., HARVEY, A. y WOELKERLING, W. 2008. Utility of psbA and nSSU for phylogenetic reconstruction in the Corallinales based on New Zealand taxa. *Mol. Phylog. Evol.* 46: 958-973.
- BURDETT, H.L., ALOISIO, E., CALOSI, P., FINDLAY, H.S., WIDDICOMBE, S., HATTON, A. y KAMENOS, N.A. 2012. The effect of chronic and acute low pH on the intracellular DMSP production and epithelia cell morphology of red coralline algae. *Mar. Biol. Res.* 8: 756-763.
- BUSTAMANTE, D.E., CALDERON, M.S. y HUGHEY, J.R. 2019. Conspecificity of the Peruvian *Corallina ferreyrae* with *C. caespitosa* (Corallinaceae, Rhodophyta) inferred from genomic analysis of the type specimen. *Mitochondrial DNA Part B Res.* 4: 1285-1286.
- BYRNE, M. y FITZER, S. 2019. The impact of environmental acidification on the microstructure and mechanical integrity of marine invertebrate skeletons. *Conserv. Physiol.* 7(1): coz062.
- CABIOCH, J. 1966. Contribution à l'étude morphologique, anatomique et systématique de deux mélobésiées: *Lithothamnium calcareum* (Pallas) Areschoug et *Lithothamnium corallioides* Crouan. *Bot. Mar.* 9: 33-53.
- CABIOCH, J. 1969. Les fonds de maerl de la baie de Morlaix et leur peuplement végétal. *Cab. Biol. Mar.* 10: 139-161.



- CABIOCH, J. 1971. Étude sur les Corallinacées. I. Caractères généraux de la cytologie. *Cab. Biol. Mar.* 12: 121-186.
- CABIOCH, J. 1972. Étude sur les Corallinacées. II. La morphogenèse: conséquences systématiques et phylogénétiques. *Cab. Biol. Mar.* 13: 137-288.
- CABIOCH, J. 1974. Un fond de maerl de l'Archipel de Madère et son peuplement végétal. *Bull. Soc. Phycol. France* 19: 74-82.
- CABIOCH, J. 1988. Morphogenesis and generic concepts in coralline algae –a reappraisal. *Helgol. Meeres.* 42(3-4): 493-509.
- CARAGNANO, A., FOETISCH, A., MANEVELDT, G., MILLET, L., LIU, L.C., LIN, S.M., RODONDI, G. y PAYRI, C.E. 2018. Revision of Corallinaceae (Corallinales, Rhodophyta): recognizing *Dausoniolithon*, gen. nov., *Parvicellularium* gen. nov. and Chamberlainioideae subfam. nov. containing *Chamberlainium* gen. nov. and *Pneophyllum*. *J. Phycol.* 54: 39-409.
- CARRACEDO, J.C. 2011. *Geología de Canarias: Origen, evolución, edad y volcanismo*. I. Madrid: Ed. Rueda. 398 p.
- CAVALCANTI, G.S., GREGORACCI, G.B., DOS SANTOS, E.O., SILVEIRA, C.B., MEIRELLES, P.M., LONGO, L. *et al.* 2014. Physiologic and metagenomic attributes of the rhodoliths forming the largest CaCO₃ bed in the South Atlantic Ocean. *ISME J.* 8: 52-62.
- CAVALCANTI, G.S., SHUKLA, P., MORRIS, M., RIBEIRO, B., FOLEY, M., DOANE, M.P., THOMPSON, C.C., EDWARDS, M.S., DINSDALE, E.A. y THOMPSON, F.L. 2018. Rhodoliths holobionts in a changing ocean: host-microbes interactions mediate coralline algae resilience under ocean acidification. *BMC Genomics* 19:701.
- CHAMBERLAIN, Y.M. 1983. Studies in the Corallinaceae with special reference to *Fosliella* and *Pneophyllum* in the British Isles. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Bot.* 11: 291-463.
- CHAMBERLAIN, Y.M. 1992. Observations on two melobesoid crustose coralline red algal species from the British Isles –*Exilicrusta parva*, a new genus and species, and *Lithothamnion sonderi* Hauck. *Br. Phycol. J.* 27: 185-201.
- CLEMENTE, S., LORENZO-MORALES, J., MENDOZA, J.C., LOPEZ, C., SANGIL, C., ÁLVES, F., KAUFFMAN, M. y HERNÁNDEZ, J.C. 2014. Sea urchin *Diadema africanum* mass mortality in the subtropical eastern Atlantic: role of waterborne bacteria in a warming ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 506: 1-14.
- CORNWALL, C.E., COMEAU, S., DECARLO, T.M., LARCOMBE, E., MOORE, B., GILTROW, K. *et al.* 2020. A coralline alga gains tolerance to ocean acidification over multiple generations of exposure. *Nat. Clim. Change* 10: 143-146.
- CORNWALL, C.E., COMEAU, S., DECARLO, T.M., MOORE, B., D'ALEXIS, Q. y MCCULLOCH, M.T. 2018. Resistance of corals and coralline algae to ocean acidification: Physiological control of calcification under natural pH variability. *Proc. R. Soc. B* 285: 20181168.
- COSME, M., OTERO-FERRER, F., TUYA, F., ESPINO, F., ABREU, A.D. y HAROUN, R. 2018. Mapping subtropical and tropical rhodolith seabeds using Side Scan Sonar technology. Abstract book. *VI International Rhodolith Workshop*. Roscoff, p. 64.
- DAUME, S., BRAND-GARDNER, S. y WOELKERLING, W.J. 1999. Settlement of abalone larvae (*Haliotis laevigata* Donovan) in response to non-geniculate coralline red algae (Corallinales, Rhodophyta). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 234: 125-143.
- DE JODE, A., DAVID, R., HAGUENAUER, A., CAHILL, A., ERGA, Z., GUILLEMAIN, D. *et al.* 2019. From seascape ecology to population genomics and back. Spatial and ecological differentiation



among cryptic species of the red algae *Lithophyllum stictiforme* L. *cabiocbiae*, main bioconstructors of coralligenous habitats. *Mol. Phylogen. Evol.* 137: 104-113.

- DECAISNE, J. 1842. *Essais sur une classification des algues et des polypiers calcifères. Mémoire sur les Corallines* Thèses présentées et soutenues à la Fac. Sciences de Paris. Le 19 Décembre 1842. Paris: imprimé chez Paul Renouard. [I-IV], [1]-120 p., 4 pls.
- DENIZOT, M. 1968. *Les algues floridées encroustantes (à l'exclusion des Corallinacées)*. Paris: Laboratoire de Cryptogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle. [1]-310 p., 227 figs.
- DETHIER, M.N. 1994. The ecology of intertidal algal crusts: variation within a functional group. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 177: 37-71.
- DETHIER, M.N. y STENECK, R.S. 2001. Growth and persistence of diverse intertidal crusts: survival of the slow in a fast-paced world. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 223: 89-100.
- DONEY, S.C., FABRY, V.J., FEELY, R.A. y KLEYPAS, J.A. 2009. Ocean acidification: The other CO₂ problem. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 1: 169-192.
- DONNARUMMA, L., LOMBARDI, C., COCITO, S. y GAMBÌ, M.C. 2014. Settlement pattern of *Posidonia oceanica* epibionts along a gradient of ocean acidification: an approach with mimics. *Medit. Mar. Sci.* 15: 498-509.
- DOROPOULOS, C., WARD, S., DIAZ-PULIDO, G., HOEGH-GULDBERG, O. y MUMBY, P.J. 2012. Ocean acidification reduces coral recruitment by disrupting intimate larval-algal settlement interactions. *Ecol. Lett.* 15: 338-346.
- DUARTE, C.M., HENDRIKS, I.E., MOORE, T.S., OLSEN, Y.S., STECKBAUER, A., RAMAJO, L. *et al.* 2013. Is ocean acidification an open-ocean syndrome? Understanding anthropogenic impacts on seawater pH. *Estuar. Coasts* 36: 221-236.
- EGAN, S., HARDER, T., BURKE, C., STEINBERG, P., KJELLEBERG, S. y THOMAS, T. 2013. The seaweed holobiont: understanding seaweed-bacteria interactions. *FEMS Microbiol. Rev.* 37: 462-476.
- ELEJABEITIA, Y., REYES, J. y AFONSO-CARRILLO, J. 1992. Algas marinas bentónicas de Punta del Hidalgo, Tenerife (Islas Canarias). *Vieraea* 21: 1-28.
- ELLIS, J. 1755. *An Essay towards a Natural History of the Corallines*. London: Privately published. xxviii + 103 p.
- ENOCHS, I.C., MANZELLO, D.P., DONHAM, E.M., KOLODZIEJ, G., OKANO, R., JOHNSTON, L. *et al.* 2015. Shift from coral to macroalgae dominance on a volcanically acidified reef. *Nat. Clim. Change* 5: 1083-1088.
- ENRÍQUEZ, S., AVILA, E. y CARBALLO, J.L. 2009. Phenotypic plasticity induced in transplant experiments in a mutualistic association between the red algae *Jania adhaerens* (Rhodophyta, Corallinales) and the sponge *Haliclona caerulea* (Porifera: Haplosclerida): morphological responses of the alga. *J. Phycol.* 45: 81-89.
- FABRICIUS, K.E., KLUIBENSCHDL, A., HARRINGTON, L., NOONAN, S. y DE'ATH, G. 2015. In situ changes of tropical crustose coralline algae along carbon dioxide gradients. *Sci. Rep.* 5: 9537.
- FABRICIUS, K.E., LANGDON, C., UTHICKE, S., HUMPHREY, C., NOONAN, S., DE'ATH, G. *et al.* 2011. Losers and winners in coral reefs acclimatized to elevated carbon dioxide concentrations. *Nat. Clim. Change* 1: 165-169.
- FABRY, V.J., SEIBEL, B.A., FEELY, R.A. y ORR, J.C. 2008. Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes. *ICES J. Mar. Sci.* 65: 414-432.



- FEELY, R.A., SABINE, C.L., LEE, K., BERELSON, W., KLEYPAS, J., FABRY, V.J. *et al.* 2004. Impact of anthropogenic CO₂ on the CaCO₃ system in the oceans. *Science* 305: 362-366.
- FIGUEIREDO, M.A. DE O., KAIN JONES, J.M. y NORTON, T.A. 1996. Biotic interactions in the colonization of crustose coralline algae by epiphytes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 199: 303-318.
- FIGUEIREDO, M.A. DE O., KAIN JONES, J.M. y NORTON, T.A. 2000. Responses of crustose corallines to epiphyte and canopy cover. *J. Phycol.* 36: 17-24.
- FIGUEIREDO, M.A. DE O., NORTON, T.A. y KAIN JONES, J.M. 1997. Settlement and survival of epiphytes on two intertidal crustose coralline algae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 213: 247-260.
- FOO, S.A., BYRNE, M., RICEVUTO, E. y GAMBÌ, M.C. 2018. The carbon dioxide vents of Ischia, Italy, a natural system to assess impacts of ocean acidification on marine ecosystems: an overview of research and comparisons with other vent systems. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 56: 237-310.
- FOSLIE, M. 1898a. Systematical survey of the Lithothamnia. *Det. Kong. Norske. Vidensk. Selsk. Skr.* 1898(2): 1-7.
- FOSLIE, M. 1898b. List of species of the Lithothamnia. *Det. Kong. Norske. Vidensk. Selsk. Skr.* 1898(3): 1-11.
- FOSLIE, M. 1905. New lithothamnia and systematical remarks. *Det Kong. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 1905(5): 1-9.
- FOSLIE, M. 1906. Den botaniske samling [The botanical collection]. *Det Kong. Norske Vidensk. Selsk. Skr. Aarsb.* 1905: 17-24.
- FOSLIE, M. 1909. Algologiske notiser vi. *Det Kong. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 1909(2): 1-63.
- FOSTER, M.S. 2001. Rhodoliths: between rocks and soft places. *J. Phycol.* 37: 659-667.
- FOSTER, M.S., AMADO FILHO, G.M., KAMENOS, N.A., RIOSMENA-RODRÍGUEZ, R. y STELLER, D.L. 2013. Rhodoliths and rhodolith beds. *Smith. Contr. Mar. Sci.* 39: 143-155.
- FREDERICQ, S., KRAYESKY-SELF, S., SAUVAGE, T., RICHARDS, J., KITTLE, R., ARAKAKI, N. *et al.* 2019. The critical importance of rhodoliths in the life cycle completion of both macro- and microalgae, and as holobionts for the establishment and maintenance of marine biodiversity. *Front. Mar. Sci.* 5: 502.
- FUJITA, D. y MASAKI, T. 1986. The antifouling by shedding of epithallium in articulated coralline algae. *Mar. Foul. (Japan)* 6: 1-5.
- GABRIELSON, P.W., HUGHEY, J.R. y DIAZ-PULIDO, G. 2018. Genomics reveals abundant speciation in the coral reef building alga *Porolithon onkodes* (Corallinales, Rhodophyta) (Letter). *J. Phycol.* 54: 429-434.
- GALLARDO, T., BÁRBARA, I., AFONSO-CARRILLO, J., BERMEJO, R., ALTAMIRANO, M., GÓMEZ GARRETA, A. *et al.* 2016. Nueva lista crítica de las algas bentónicas marinas de España. A new checklist of benthic marine algae of Spain. *Algas. Bol. Inf. Soc. Esp. Ficol.* 51: 7-52.
- GAO, K., BEARDALL, J., HÄDER, D.-P., HALL-SPENCER, J.M., GAO, G. y HUTCHINS, D.A. 2019. Effects of ocean acidification on marine photosynthetic organisms under the concurrent influences of warming, UV radiation, and deoxygenation. *Front. Mar. Sci.* 6: 322.
- GAO, K.S. y ZHENG, Y.Q. 2010. Combined effects of ocean acidification and solar UV radiation on photosynthesis, growth, pigmentation and calcification of the coralline alga *Corallina sesilis* (Rhodophyta). *Glob. Change Biol.* 16: 2388-2398.



- GAYLORD, B., KROEKER, K.J., SUNDAY, J.M., ANDERSON, K.M., BARRY, J.P., BROWN, N.E. *et al.* 2015. Ocean acidification through the lens of ecological theory. *Ecology* 96: 3-15.
- GOLDBERG, N. 2006. Age estimates and description of rhodoliths from Esperance Bay, Western Australia. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 86: 1291-1296.
- GOMEZ-LEMONS, L.A. y DÍAZ-PULIDO, G. 2017. Crustose coralline algae and associated microbial biofilms deter seaweed settlement on coral reefs. *Coral Reefs* 36: 453-462.
- GONZÁLEZ-DELGADO, S. y HERNÁNDEZ, J.C. 2018. The importance of natural acidified systems in the study of ocean acidification: What have we learned? *Adv. Mar. Biol.* 80: 57-99.
- GONZÁLEZ-DELGADO, S., HERNÁNDEZ, J.C., WANGENSTEEN, O., ALFONSO, B., SOTO, A. y SANGIL, C. 2017. Changes in macroalgae communities due to natural CO₂ gradients. *Phycologia* 56(4 suppl): 65.
- GRAY, J.E. 1867. *Lithothrix*, a new genus of Corallinae. *J. Bot. Br. Foreign* 5: 33.
- GUINOTTE, J.M. y FABRY, V.J. 2008. Ocean acidification and its potential effects on marine ecosystems. *Ann. New York Acad. Sci.* 1134: 320-342.
- GUIRY, M.D. y GUIRY, G.M. 2020. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on 11 April 2020.
- GUIRY, M.D. y SELIVANOVA, O.N. 2007. *Masakiella*, nom. nov. pro *Masakia* N.G. Klochkova (Corallinaceae, Rhodophyta), non *Masakia* (Nakai) Nakai (Celastraceae, Tracheophyta). *Phycologia* 46: 235-236.
- HALFAR, J., STENECK, R.S., JOACHIMSKI, M., KRONZ, A. y WANAMAKER, A.D. JR 2008. Coralline red algae as high-resolution climate recorders. *Geology* 36: 463-466.
- HALL-SPENCER, J.M. y HARVEY, B.P. 2019. Ocean acidification impacts on coastal ecosystem services due to habitat degradation. *Emerg. Top. Life Sci.* 3: 197-206.
- HALL-SPENCER, J.M., RODOLFO-METALPA, R., MARTIN, S., RANSOME, E., FINE, M., TURNER *et al.* 2008. Volcanic carbon dioxide vents show ecosystem effects of ocean acidification. *Nature* 454: 96-99.
- HAMEL, G. y LEMOINE, M. [MME P.] 1953. Corallinacées de France et d'Afrique du Nord. *Arch. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris, série 7*, 1: 15-136.
- HARVEY, A.S., BROADWATER, S., WOELKERLING, W.J. y MITROVSKI, P.J. 2003. *Choreonema* (Corallinales, Rhodophyta): 18S rRNA phylogeny and resurrection of the Hapalidiaceae for the subfamilies Choreonematoideae, Austrolithoideae and Melobesioideae. *J. Phycol.* 39: 988-998.
- HARVEY, A.S., HARVEY, R.M. y MERTON, E. 2017. The distribution, significance and vulnerability of Australian rhodolith beds: a review. *Mar. Freshw. Res.* 68: 411-428.
- HARVEY, A.S. y WOELKERLING, W.J. 1995. An account of *Austrolithon intumescens* gen. et. sp. nov. and *Boreolithon van-heurckii* (Heydrich) gen. et. comb. nov. (Austrolithoideae subfam. nov., Corallinaceae, Rhodophyta). *Phycologia* 34: 362-382.
- HARVEY, A.S., WOELKERLING, W.J. y DE REVIERS, B. 2020. A taxonomic analysis of *Jania* (Corallinaceae, Rhodophyta) in south-eastern Australia. *Australian Syst. Bot.* 33: 221-277.
- HARVEY, A.S., WOELKERLING, W.J., HUISMAN, J.M. y GURGEL, C.F.D. 2013. A monographic account of Australian species of *Amphiroa* (Corallinaceae, Rhodophyta). *Australian Syst. Bot.* 26: 81-144.
- HENDRIKS, I.E., DUARTE, C.M. y ALVAREZ, M. 2010. Vulnerability of marine biodiversity to ocean acidification: a meta-analysis. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 86: 157-164.



- HERNÁNDEZ, C.A., SANGIL, C., FANAI, A. y HERNÁNDEZ, J.C. 2018. Macroalgal response to a warmer ocean with higher CO₂ concentration. *Mar. Environ. Res.* 136: 99-105.
- HERNÁNDEZ, C.A., SANGIL, C. y HERNÁNDEZ, J.C. 2016. A new CO₂ vent for the study of ocean acidification in the Atlantic. *Mar. Poll. Bull.* 109: 419-426.
- HERNÁNDEZ, J.C., CLEMENTE, S., SANGIL, C. y BRITO, A. 2008. The key role of sea urchin *Diadema aff. antillarum* in controlling macroalgae assemblages throughout the Canary Islands (eastern subtropical Atlantic): a spatio-temporal approach. *Mar. Environ. Res.* 66: 259-270.
- HERNÁNDEZ, J.C., SANGIL, C. y LORENZO-MORALES, J. 2020. Uncommon southwest swells trigger sea urchin disease outbreaks in Eastern Atlantic archipelagos. *Ecol. Evol.* doi.org/10.22541/au.158456455.51.
- HERNÁNDEZ-KANTÚN, J.J., GABRIELSON, P.W., HUGHEY, J.R., PEZZOLESI, L., RINDI, F., ROBINSON, N.M. *et al.* 2016. Reassessment of branched *Lithophyllum* spp. (Corallinales, Rhodophyta) in the Caribbean Sea with global implications. *Phycologia* 55: 609-635.
- HERNÁNDEZ-KANTÚN, J.J., RINDI, F., ADEY, W.A., HEESCH S., PEÑA V., LE GALL, L. y GABRIELSON, P.W. 2015. Sequencing type material resolves the identity and distribution of the generitype *Lithophyllum incrustans*, and related European species *L. hibernicum* and *L. bathyporum* (Corallinales, Rhodophyta). *J. Phycol.* 51: 791-807.
- HEYDRICH, F. 1897a. Corallinaceae, insbesondere Melobesiae. *Ber. Deutsche. Bot. Gesells.* 15: 34-70.
- HEYDRICH, F. 1897b. Melobesiae. *Ber. Deutsche. Bot. Gesells.* 15: 403-420.
- HILLIS-COLINVAUX, L. 1980. Ecology and taxonomy of *Halimeda*: primary producer of coral reefs. *Adv. Mar. Biol.* 17: 1-327.
- HIND, K.R., GABRIELSON, P.W., JENSEN, C. y MARTONE, P.T. 2016. *Crusticorallina* gen. nov., a nongeniculate genus in the subfamily Corallinoideae (Corallinales, Rhodophyta). *J. Phycol.* 52: 929-941.
- HIND, K.R., GABRIELSON, P.W., JENSEN, C. y MARTONE, P.T. 2018. Evolutionary reversals in *Bossiella* (Corallinales, Rhodophyta): first report of a coralline genus with both geniculate and nongeniculate species. *J. Phycol.* 54: 788-798.
- HIND, K.R., GABRIELSON, P.W., LINDSTROM, S.C. y MARTONE, P.T. 2014. Misleading morphologies and the importance of sequencing type specimens for resolving coralline taxonomy (Corallinales, Rhodophyta): *Pachyarthron cretaceum* is *Corallina officinalis*. *J. Phycol.* 50: 760-764.
- HIND, K.R. y SAUNDERS, G.W. 2013. A molecular phylogenetic study of the tribe Corallineae (Corallinales, Rhodophyta) with an assessment of genus-level taxonomic features and descriptions of novel genera. *J. Phycol.* 49: 103-114.
- HINOJOSA-ARANGO, G., MAGGS, C.A. y JOHNSON, M.P. 2009. Like a rolling stone: the mobility of maerl (Corallinaceae) and the neutrality of the associated assemblages. *Ecology* 90: 517-528.
- HOEGH-GULDBERG, O., MUMBY, P., HOOTEN, A., STENECK, R., GREENFIELD, P.F., GOMEZ, E. *et al.* 2008. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science* 318(5857): 1737-1742.
- HOEK, C. VAN DEN 1982. The distribution of benthic marine algae in relation to the temperature regulation of their life histories. *Biol. J. Linn. Soc.* 18: 81-144.
- HOEK, C. VAN DEN 1984. World-wide longitudinal seaweed distribution patterns and their possible causes, as illustrated by the distribution of Rhodophytan genera. *Helgol. Meeres.* 38: 227-257.



- HOEK, C. VAN DEN 1987. The possible significance of long-range dispersal for the biogeography of seaweeds. *Helgol. Meeres*. 41: 261-272.
- HOFMANN, G.E., SMITH, J.E., JOHNSON, K.S., SEND, U., LEVIN, L.A., MICHELI, F. *et al.* 2011. High-frequency dynamics of ocean pH: a multi-ecosystem comparison. *PLoS One* 6: e28983.
- HOFMANN, L.C., KOCH, M. y BEER, D. DE. 2016. Biotic control of surface pH and evidence of light-induced H⁺ pumping and Ca²⁺-H⁺ exchange in a tropical crustose coralline alga. *PLoS One* 11: e0159057.
- HOFMANN, L.C., YILDIZ, G., HANELT, D. y BISCHOF, K. 2012. Physiological responses of the calcifying rhodophyte, *Corallina officinalis* (L.), to future CO₂ levels. *Mar. Biol.* 159: 783-792.
- HUISMAN, J.M. y LIN, S.-M. 2018. Liagoraceae. In: *Algae of Australia. Marine benthic algae of north-western Australia. 2. Red algae.* (Huisman, J.M. ed.), pp. 49-76. Canberra & Melbourne: ABRS & CSIRO Publishing.
- INOUE, S., KAYANNE, H., YAMAMOTO, S. y KURIHARA, H. 2013. Spatial community shift from hard to soft corals in acidified water. *Nat. Clim. Change* 3: 683-687.
- IRVINE, L.M. y CHAMBERLAIN, Y.M. 1994. *Seaweeds of the British Isles, 1 (2B). Corallinales, Hildenbrandiales.* pp. vii + 276. London: HMSO.
- JEONG, S.Y., W.A. NELSON, J.E. SUTHERLAND, PEÑA, V., LE GALL, L., DÍAZ-PULIDO, G. *et al.* 2020. Corallinapetrales and Corallinapetraceae: A new order and family of coralline red algae including *Corallinapetra gabrielii* comb. nov. *J. Phycol.* DOI: 10.1111/jpy.13115.
- JESIONEK, M.B., BAHIA, R.G., LYRA, M.B., LEÃO, L.A.B., OLIVEIRA, M.C. y AMADO-FILHO, G.M. 2020. Newly discovered coralline algae in Southeast Brazil: *Tectolithon fluminense* gen. et sp. nov. and *Crustaphytum atlanticum* sp. nov. (Hapalidiales, Rhodophyta). *Phycologia* 59: 101-115.
- JOHANSEN, H.W. 1966. A new member of the Corallinaceae: *Chiharaea bodegensis* gen. et sp. nov. *Phycologia* 6: 51-61.
- JOHANSEN, H.W. 1969. Morphology and systematics of coralline algae with special reference to *Calliarthron*. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 49: 1-98.
- JOHANSEN, H.W. 1976. Phycological Reviews 4: Current status of generic concepts in coralline algae (Rhodophyta). *Phycologia* 15: 221-244.
- JOHANSEN, H.W. 1981. *Coralline Algae, A First Synthesis.* Boca Raton, Florida: CRC Press. 239 p.
- JOHNSON, C.R., MUIR, D.G. y REYSENBACH, A.L. 1991. Characteristic bacteria associated with surfaces of coralline algae: a hypothesis for bacterial induction of marine invertebrate larvae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 74: 281-294.
- JOHNSON, C.R. y SUTTON, D.C. 1994. Bacteria on the surface of crustose coralline algae induce metamorphosis of the crown-of-thorns starfish *Acanthaster planci*. *Mar. Biol.* 120: 305-310.
- JOHNSON, M.D., MORIARTY, V.W. y CARPENTER, R.C. 2014. Acclimatization of the crustose coralline alga *Porolithon onkodes* to variable pCO₂. *PLoS One* 9: e87678.
- JOHNSON, M.D., RODRIGUEZ BRAVO, L.M., O'CONNOR, S.E., VARLEY, N.F. y ALTIERI, A.H. 2019. pH variability exacerbates effects of ocean acidification on a Caribbean crustose coralline alga. *Front. Mar. Sci.* 6: 150.
- JOHNSON, M.E., BAARLI, B.G., CACHÁO, M., DA SILVA, C.M., LEDESMA-VÁZQUEZ, J., MAYORAL, E. *et al.* 2012. Rhodoliths, uniformitarianism, and Darwin: Pleistocene and recent carbo-



nate deposits in the Cape Verde and Canary archipelagos. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 329-330: 83-100.

- JOHNSON, M.E., LEDESMA-VÁZQUEZ, J., RAMALHO, R.S., DA SILVA, C.M., REBELO, C., SANTOS, A. *et al.* 2017. Taphonomic range and sedimentary dynamics of modern and fossil rhodolith beds: Macaronesian Realm (Nord Atlantic Ocean). en Riosmena-Rodríguez *et al.* (ed.), *Rhodoliths/Maërl beds: a global perspective*. Springer Inter. Publ. pp. 221-261.
- JOHNSON, V.R., RUSSEL, B.D., FABRICIUS, K.E., BROWNLEE, C. y HALL-SPENCER, J.M. 2012. Temperate and tropical brown macroalgae thrive, despite decalcification, along natural CO₂ gradients. *Glob. Change Biol.* 18: 2792-2803.
- KAMENOS, N.A., BURDETT, H.L., ALOISIO, E., FINDLAY, H.S., MARTIN, S., LONGBONE, C. *et al.* 2013. Coralline algal structure is more sensitive to rate, rather than the magnitude, of ocean acidification. *Glob. Change Biol.* 19: 3621-3628.
- KAMENOS, N.A., MOORE, P.G. y HALL-SPENCER, J.M. 2004a. Small scale distribution of juvenile gadoids in shallow inshore waters; what role does maerl play? *ICES J. Mar. Sci.* 61: 422-429.
- KAMENOS, N.A., MOORE, P.G. y HALL-SPENCER, J.M. 2004b. Nursery-area function of maerl grounds for juvenile queen scallops *Aequipecten opercularis* and other invertebrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 274: 183-189.
- KAMENOS, N.A., PERNA, G., GAMBI, M.C., MICHELI, F. y KROEKER, K.J. 2016. Coralline algae in a naturally acidified ecosystem persist by maintaining control of skeletal mineralogy and size. *Proc. R. Soc. B* 283: 20161159.
- KAMENOS, N.A., STRONG, S.C., SHENOY, D.M., WILSON, S.T., HATTON, A.D. y MOORE, P.G. 2008. Red coralline algae as a source of marine biogenic dimethylsulphoniopropionate. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 372: 61-66.
- KEATS, D.W. y CHAMBERLAIN, Y.M. 1994. Three species of *Hydrolithon* (Rhodophyta, Corallinales): *Hydrolithon onkodes* (Heydrich) Penrose and Woelkerling, *Hydrolithon superficiale* sp. nov., and *H. samoëense* (Foslie) comb. nov. from South Africa. *South Afr. J. Bot.* 60: 8-21.
- KEATS, D.W., GROENER, A. y CHAMBERLAIN, Y.M. 1993. Cell sloughing in the littoral zone coralline alga, *Spongites yendoii* (Foslie) Chamberlain (Corallinales, Rhodophyta). *Phycologia* 32:143-150.
- KEATS, D.W., KNIGHT, M.A. y PUESCHEL, C.M. 1997. Antifouling effects of epithallial shedding in three crustose coralline algae (Rhodophyta, Corallinales) on a coral reef. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 213: 281-293.
- KEATS, D.W., WILTON, P. y MANEVELDT, G. 1994. Ecological significance of deep-layer sloughing in the eulittoral zone coralline alga, *Spongites yendoii* (Foslie) Chamberlain (Corallinales, Rhodophyta) in South Africa. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 175: 145-154.
- KENDRICK, G.A. 1991. Recruitment of coralline crusts and filamentous turf algae in the Galapagos archipelago: effect of simulated scour, erosion and accretion. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 147: 47-63.
- KIM, J.H., GUIRY, M.D., OAK, J.H., CHOI, D.S., KANG, S.H., CHUNG, H. y CHOI, H.G. 2007. Phylogenetic relationships within the tribe Janieae (Corallinales, Rhodophyta) based on molecular and morphological data: a reappraisal of *Jania*. *J. Phycol.* 43: 1310-1319.
- KJELLMAN, F.R. 1900. Om Floridé-släget *Galaxaura*, dess organografi och systematik. *Kongl. Vetensk.-Adadem. Förhandl. Stockholm* 33(1): 1-109.



- KLEYPAS, J.A., ANTHONY, K.R.N. y GATTUSO, J.P. 2011. Coral reefs modify their seawater carbon chemistry - case study from a barrier reef (Moorea, French Polynesia). *Glob. Chang. Biol.* 17: 3667-3678.
- KOOISTRA, W.H.C.F. 2002. Molecular phylogenies of Udoteaceae (Bryopsidales, Chlorophyta) reveal nonmonophyly for *Udotea*, *Penicillus* and *Chlorodesmis*. *Phycologia* 41: 453-462.
- KRAFT, G.T., SAUNDERS, G.W., ABBOTT, I.A. y HAROUN, R.J. 2004. A uniquely calcified brown alga from Hawaii: *Newhousia imbricata* gen. et sp. nov. (Dictyotales, Phaeophyceae). *J. Phycol.* 40: 383-394.
- KRAYESKY-SELF, S., SCHMIDT, W.E., PHUNG, D., HENRY, C., SAUVAGE, T., CAMACHO, O. et al. 2017. Eukaryotic life inhabits rhodolith-forming coralline algae (Hapalidiales, Rhodophyta), remarkable marine benthic microhabitats. *Sci. Rep.* 7: 45850.
- KROEKER, K.J., KORDAS, R.L., CRIM, R.N. y SINGH, G.G. 2010. Meta-analysis reveals negative yet variable effects of ocean acidification on marine organisms. *Ecol. Lett.* 13: 1419-1434.
- KROEKER, K.J., MICHELI, F. y GAMBI, M.C. 2013. Ocean acidification causes ecosystem shifts via altered competitive interactions. *Nat. Clim. Change* 3: 156-159.
- KUFFNER, I.B., ANDERSSON, A.J., JOKIEL, P.L., RODGERS, K.S. y MACKENZIE, F.T. 2008. Decreased abundance of crustose coralline algae due to ocean acidification. *Nat. Geosc.* 1: 114-117.
- KÜTZING, F.T. 1841. Über die "Polypieres calcifères" des Lamouroux. In: *Zu der öffentlichen Prüfung sämtlicher Classen der Realschule zu Nordhausen...1841.* (Kützing, F.T. Ed.), Nordhausen: Realschule. pp. 3-34.
- KÜTZING, F.T. 1843. *Phycologia generalis* oder Anatomie, Physiologie und Systemkunde der Tange. Leipzig: F.A. Brockhaus. [part 1]: [i]-xxxii, [1]-142, [part 2:] 143-458 p., pls. 1-80.
- LAMARCK, J.B. DE 1815. Suite et fin des polypiers corticifères. *Mém. Mus. Hist. Nat. Paris* 2: 227-240.
- LAMOUREUX, J.V.F. 1812. Sur la classification des Polypiers coralligènes non entièrement pierreux. *Nouv. Bul. Sci. Soc. Philom. Paris* 3: 181-188.
- LAMOUREUX, J.V.F. 1816. *Histoire des polypiers coralligènes flexibles, vulgairement nommés zoophytes.* Caen: F. Poisson. [i]-LXXXIV, [1]-560 p.
- LAWSON, G.W. y NORTON, T.A. 1971. Some observations on littoral and sublittoral zonation at Tenerife (Canary Islands). *Bot. Mar.* 14: 116-120.
- LE GALL, L., PAYRI, C., BITTNER, L. y SAUNDERS, G.W. 2010. Multigene phylogenetic analyses support recognition of the Sporolithales ord. nov. *Mol. Phylog. Evol.* 54: 302-305.
- LEGRAND, E., RIERA, P., LUTIER, M., COUDRET, J., GRALL, J. y MARTIN, S. 2019. Grazers increase the sensitivity of coralline algae to ocean acidification and warming. *J. Sea Res.* 148-149: 1-7.
- LELLAERT, F., SMITH, D.R., MOREAU, H., HERRON, M.D., VERBRUGGEN, H., DELWICHE, C.F. y DE CLERCK, O. 2012. Phylogeny and molecular evolution of the green algae. *Crit. Rev. Plant Sci.* 31: 1-46.
- LEMOINE, M. [MME P.] 1911. Structure anatomique des Mélobésiées. Application à la classification. *Ann. Inst. Océanogr. Monaco* 2(2): 1-213.
- LEMOINE, M. [MME P.] 1928. Un nouveau genre de Mélobésiées: *Mesophyllum*. *Bull. Soc. Bot. France* 75: 251-254.
- LEMOINE, M. [MME P.] 1929a. Melobesieae. *Det Kong. Norske Vidensk. Selsk. Biol. Medd.* 8(1): 19-68.
- LEMOINE, M. [MME P.] 1929b. Les algues calcaires (Mélobésiées) des Canaries, leurs affinités. *Ass. Fr. Av. Ser. Congrès de la Rochelle*: 658-662.



- LEMOINE, M. 1966. Algues calcaires recueillies dans la Mer Rouge, en particulier dans le Golfe d'Éilat. *Bull. Sea Fish. Res. Stat. Haifa* 42: 1-28.
- LEWIS, B., KENNEDY, E.V. y DIAZ-PULIDO, G. 2017. Seasonal growth and calcification of a reef-building crustose coralline alga on the Great Barrier Reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 568: 73-86.
- LINNAEUS, C. 1758. *Systema naturae* per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio decima revisa, vol. 1 pp. [I-IV], [1]-823. Holmiae [Stockholm].
- LITTLER, D.S. y LITTLER, M.M. 1990. Systematics of *Udotea* species (Bryopsidales, Chlorophyta) in the tropical western Atlantic. *Phycologia* 29: 206-252.
- LITTLER, M.M. 1972. The crustose Corallinaceae. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 10: 311-347.
- LITTLER, M.M. 1973. The population and community structure of Hawaiian fringing-reef crustose corallinaceae (Rhodophyta, Cryptonemiales). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 11: 103-120.
- LITTLER, M.M. y LITTLER, D.S. 2013. The nature of crustose coralline algae and their interactions on reefs. *Smith. Contr. Mar. Sci.* 39: 199-212.
- LITTLER, M.M., LITTLER, D.S., BLAIR, S.M. y NORRIS, J.N. 1985. Deepest known plant life is discovered on an uncharted seamount. *Science* 227: 57-59.
- LITTLER, M.M., LITTLER, D.S. y HANISAK, M.D. 1991. Deep-water rhodolith distribution, productivity, and growth history at sites of formation and subsequent degradation. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 150: 163-182.
- LIU, L.-C., LIN, S.-M., CARAGNANO, A. y PAYRI, C. 2018. Species diversity and molecular phylogeny of non-geniculate coralline algae (Corallinophycidae, Rhodophyta) from Taoyuan algal reefs in northern Taiwan, including *Crustaphytum* gen. nov. and three new species. *J. Appl. Phycol.* 30: 3455-3469.
- LUGILDE, J., BÁRBARA, I. y PEÑA, V. 2019. Variabilidad morfológica de *Jania longifurca* (Corallinales, Rhodophyta) en Galicia (noroeste de España). *An. Jard. Bot. Madrid* 76 (1): e079.
- LÜNING, K. 1990. *Seaweeds. Their environment, biogeography and ecophysiology*. New York: John Wiley & Sons Inc., 527 p.
- LUYEN, Q.H., CHO, J.Y., CHOI, J.S., KANG, J.Y., PARK, N.G. y HONG, Y.K. 2009. Isolation of algal spore lytic C17 fatty acid from the crustose coralline seaweed *Lithophyllum yessoense*. *J. Appl. Phycol.* 21: 423-427.
- MACHADO, M. y MORERA, M. 2005. *Nombres comunes de las plantas y los animales de Canarias*. Academia Canaria de la Lengua. 280 p.
- MACINTYRE, I.G. 1997. Reevaluating the role of crustose coralline algae in the construction of the coral reefs. In: *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium* (Lessios H.A. y Macintyre I.G., eds). Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panama. pp. 725-730.
- MANZA, A.V. 1937. The genera of the articulated corallines. *Proc. Nat. Acad. Sc. USA* 23: 44-48.
- MANZA, A.V. 1940. A revision of the genera of articulated corallines. *Philipp. J. Sci.* 71: 239-316.
- MARTIN, S., COHU, S., VIGNOT, C., ZIMMERMAN, G. y GATTUSO, J.P. 2013. One-year experiment on the physiological response of the Mediterranean crustose coralline alga, *Lithophyllum cabiochae*, to elevated pCO₂ and temperature. *Ecol. Evol.* 3: 676-693.
- MARTIN, S., RODOLFO-METALPA, R., RANSOME, E., ROWLEY, S.J., BUIA, M., GATTUSO, J. y HALL-SPENCER, J. 2008. Effects of naturally acidified seawater on seagrass calcareous epibionts. *Biol. Lett.* 4: 689-692.



- MARTÍN-GARCÍA, L., BARQUÍN-DÍEZ, J. y BRITO-IZQUIERDO, I.T. 2016. *Bionomía bentónica de las Reservas Marinas de Canarias (España). Comunidades y hábitats bentónicos del infralitoral*. Ministerio de Agricultura y Pesca, Alimentación y Medio Ambiente. 181 p.
- MARTÍNEZ, B., AFONSO-CARRILLO, J., ANADÓN, R., ARAÚJO, R., ARENAS, F., ARRONTES, J. *et al.* 2015. Regresión de las algas marinas en las islas Canarias y en la costa atlántica de la Península Ibérica por efecto del cambio climático. *Algas. Bol. Soc. Esp. Ficol.* 49: 5-12.
- MASAKI, T. 1968. Studies on the Melobesioidea of Japan. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 16: 1-80.
- MASON, L.R. 1953. The crustacean coralline algae of the Pacific coast of the United States, Canada and Alaska. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 26: 313-389.
- MAY, W. 1912. Verzeichnis der von mir auf Gomera gesammelten Pflanzen. Gomera die Waldinsel der Kanaren. *G. Braunsche Hofbuchdruckerei und Verlag. Karlsruhe.*
- MCMASTER, R.L. y CONOVER, J.T. 1966. Recent algal stromatolites from the Canary Islands. *J. Geol.* 74: 647-652.
- MCCLANAHAN, T.R., MCFIELD, M., HUITRIC, M., BERGMAN, K., SALA, E., NYSTRÖM, M. *et al.* 2001. Responses of algae, corals and fish to the reduction of macroalgae in fished and unfished patch reefs of Glovers Reef Atoll, Belize. *Coral Reefs* 19: 367-379.
- MCCONNICO, L.A., FOSTER, M.S., STELLER, D.L. y RIOSMENA-RODRÍGUEZ, R. 2014. Population biology of a long-lived rhodolith: the consequences of becoming old and large. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 504: 109-118.
- MCCOY, S.J., ALLESINA, S. y PFISTER, C.A. 2016. Ocean acidification affects competition for space: projections of community structure using cellular automata. *Proc. R. Soc. B* 283: 20152561.
- MCCOY, S.J. y KAMENOS, N.A. 2015. Coralline algae (Rhodophyta) in a changing world: integrating ecological, physiological, and geochemical responses to global change. *J. Phycol.* 51: 6-24.
- MCCOY, S.J. y PFISTER, C.A. 2014. Historical comparisons reveal altered competitive interactions in a guild of crustose coralline algae. *Ecol. Lett.* 17: 475-483.
- MCCOY, S.J. y RAGAZZOLA, F. 2014. Skeletal trade-offs in coralline algae in response to ocean acidification. *Nat. Clim. Change* 4: 719-723.
- MECO, J. (Ed.) 2008. *Historia geológica del clima en Canarias*. Las Palmas de Gran Canaria: Ed. J. Meco. 296 p.
- MECO, J., KOPPERS, A.A.P., MIGGINS, D.P., LOMOSCHITZ, A. y BETANCORT, J.F. 2015. The Canary record of the evolution of the North Atlantic Pliocene: New 40 Ar/39Ar ages and some notable palaeontological evidence. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 435: 53-69.
- MELBOURNE, L.A., HERNÁNDEZ-KANTÚN, J.J., RUSSELL, S. y BRODIE, J. 2017. There is more to maerl than meets the eye: DNA barcoding reveals a new species in Britain, *Lithothamnion erinaceum* sp. nov. (Hapalidiales, Rhodophyta). *Eur. J. Phycol.* 52: 166-178.
- MONTAGNE, J.F.C. 1846. Flore d'Algérie. Ordo I. Phyceae Fries. In: *Exploration scientifique de l'Algérie pendant les années 1840, 1841, 1842... Sciences physiques. Botanique. Cryptogamie*, vol. 1. Paris: Durieu De Maisonneuve, M.C. Eds., 197 p.
- MONTERROSO, O., RIERA, R. y NÚÑEZ, J. 2012a. Subtidal soft-bottom macroinvertebrate communities of the Canary Islands. An ecological approach. *Braz. J. Oceanogr.* 60: 1-9.
- MONTERROSO, O., RODRÍGUEZ, M., RIERA, R., RAMOS, E., PÉREZ, O. y COSTA, J.Z. 2012b. Estudio de las comunidades de maerl entre la Punta de las Bicudas y la Laja de Tabaibarril (Arico-Tenerife). Marzo 2012. CIMA –Informe Técnico (85): 12 p.



- MORSE, A.N.C. y MORSE, D.E. 1984. Recruitment and metamorphosis of *Haliotis* larvae induced by molecules uniquely available at the surfaces of crustose red algae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 75: 191-215.
- MOSTOFA, K.M.G., LIU, C.-Q., ZHAI, W., MINELLA, M., VIONE, D., GAO, K. *et al.* 2016. Reviews and syntheses: Ocean acidification and its potential impacts on marine ecosystems. *Bio-geosciences* 13: 1767-1786.
- NÄGELI, C. 1858. Die Stärkekörner. In: *Pflanzenphysiologische Untersuchungen*, vol. 2. Zürich: Nägeli, C. & Cramer, C. eds. 623 p.
- NASH, M.C. y ADEY, W. 2017. Multiple phases of Mg-calcite in crustose coralline algae suggest caution for temperature proxy and ocean acidification assessment: lessons from the ultrastructure and biomineralization in *Phymatolithon* (Rhodophyta, Corallinales). *J. Phycol.* 53: 970-984.
- NASH, M.C., DIAZ-PULIDO, G., HARVEY, A.S. y ADEY, W. 2019. Coralline algal calcification: A morphological and process-based understanding. *PLoS One* 14: e0221396.
- NELSON, W.A. 2009. Calcified macroalgae - critical to coastal ecosystems and vulnerable to change: a review. *Mar. Freshwater Res.* 60: 787-801.
- NELSON, W.A., SUTHERLAND, J.E., FARR, T.J., HART, D.R., NEILL, K.F., KIM, H.J. y YOON, H.S. 2015. Multi-gene phylogenetic analyses of New Zealand coralline algae: *Corallinapetra novaezealandiae* gen. et sp. nov. and recognition of the Hapalidiales ord. nov. *J. Phycol.* 51: 454-468.
- NI-NI-WIN, D., HANYUDA, T., ARAI, S., UCHIMURA, M., PRATHEP, A., DRAISMA, S.G.A. *et al.* 2011. A taxonomic study of the genus *Padina* (Dictyotales, Phaeophyceae) including the description of four new species from Japan, Hawaii, and the Andaman Sea. *J. Phycol.* 47: 1193-1209.
- NOISETTE, F., EGILSDOTTIR, H., DAVOULT, D. y MARTIN, S. 2013. Physiological responses of three temperate coralline algae from contrasting habitats to near-future ocean acidification. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 448: 179-187.
- NORTON, T.A. 1992. Dispersal by macroalgae. *Br. Phycol. J.* 27: 293-301.
- O'LEARY, J.K. y McCLANAHAN, T.R. 2010. Trophic cascades result in large-scale coralline algae loss through differential grazer effects. *Ecology* 91: 3584-3597.
- ORDÓÑEZ, A., DOROPOULOS, C. y DIAZ-PULIDO, G. 2014. Effects of ocean acidification on population dynamics and community structure of crustose coralline algae. *Biol. Bull.* 226: 255-268.
- ORDÓÑEZ, A., KENNEDY, E.V. y DIAZ-PULIDO, G. 2017. Reduced spore germination explains sensitivity of reef-building algae to climate change stressors. *PLoS One* 12: e0189122.
- ORR, J.C., FABRY, V.J., AUMONT, O., BOPP, L., DONEY, S.C., FEELY R.A. *et al.* 2005. Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature* 437: 681-686.
- OTERO-FERRER, F., COSME, M., TUYA, F., ESPINO, F. y HAROUN, R. 2018a. Depth determines structure and functioning of rhodolith habitats in Central-Eastern Atlantic. Abstract book. *VI International Rhodolith Workshop*. Roscoff, p. 50.
- OTERO-FERRER, F., MANNARÀ, E., COSME M., FALACE, A., MONTIEL-NELSON, J.A., ESPINO, F. *et al.* 2018b. Heterogeneity rather than size determines faunal colonization of discrete habitat units: a case study with rhodolith-associated macrofauna. Abstract book. *VI International Rhodolith Workshop*. Roscoff, p. 48.
- OTERO-FERRER, F., MANNARÀ, E., COSME, M., FALACE, A., MONTIEL-NELSON, J.A., ESPINO, F., y TUYA, F. 2019. Early-faunal colonization patterns of discrete habitat units: A case study with rhodolith-associated vagile macrofauna. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 218: 9-22.



- PADILLA-GAMIÑO, J.L., GAITÁN-ESPITIA, J.D., KELLY, M.W. y HOFMANN, G.E. 2016. Physiological plasticity and local adaptation to elevated $p\text{CO}_2$ in calcareous algae: an ontogenetic and geographic approach. *Evol. Applic.* 9: 1043-1053.
- PAGE, T.M. y DIAZ-PULIDO, G. 2020. Plasticity of adult coralline algae to prolonged increased temperature and $p\text{CO}_2$ exposure but reduced survival in their first generation. *PLoS ONE* 15(6): e0235125.
- PALUMBI, S.R. 1994. Genetic-divergence, reproductive isolation, and marine speciation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25: 547-572.
- PARDO, C., BÁRBARA, I., BARREIRO, R. y PEÑA, V. 2017. Insights into species diversity of associated crustose coralline algae (Corallinophycidae, Rhodophyta) with Atlantic European maerl beds using DNA barcoding. *An. Jard. Bot. Madrid* 72: e059.
- PARDO, C., GUILLEMIN, M.L., PEÑA, V., BÁRBARA, I., VALERO, M. y BARREIRO, R. 2019. Local coastal configuration rather than latitudinal gradient shape clonal diversity and genetic structure of *Phymatolithon calcareum* maerl beds in North European Atlantic. *Front. Mar. Sci.* 6: 149.
- PARDO, C., LÓPEZ, L., PEÑA, V., HERNÁNDEZ-KANTÚN, J., LE GALL, L., BÁRBARA, I. y BARREIRO, R. 2014. A multilocus species delimitation reveals a striking number of species of coralline algae forming maerl in the OSPAR maritime area. *PLoS One* 9: e104073.
- PARDO, C., PEÑA, V., BARREIRO, R. y BÁRBARA, I. 2015. A molecular and morphological study of *Corallina s.l.* (Corallinales, Rhodophyta) in the Atlantic Iberian Peninsula. *Crypt. Algol.* 36: 31-54.
- PENROSE, D. y WOELKERLING, W.J. 1988. A taxonomic reassessment of *Hydrolithon* Foslie, *Porolithon* Foslie and *Pseudolithophyllum* Lemoine emend. Adey (Corallinaceae, Rhodophyta) and their relationships to *Spongites* Kützinger. *Phycologia* 27: 159-176.
- PEÑA, V., ADEY, W. H., RIOSMENA-RODRÍGUEZ, R., JUNG, M.-Y., AFONSO CARRILLO, J., CHOI, H.G. y BÁRBARA, I. 2011. *Mesophyllum sphaericum* sp. nov. (Corallinales, Rhodophyta): a new maerl-forming species from the northeast Atlantic. *J. Phycol.* 47: 911-927.
- PEÑA, V. y BÁRBARA, I. 2008a. Maerl community in the north-western Iberian Peninsula: a review of floristic studies and long term changes. *Aquat. Conserv.* 18: 339-366.
- PEÑA, V. y BÁRBARA, I. 2008b. Biological importance of an Atlantic European maerl bed off Benencia Island (northwest Iberian Peninsula). *Bot. Mar.* 51: 493-505.
- PEÑA, V., BARBARA, I., GRALL, J., MAGGS, C.A. y HALL-SPENCER, J. M. 2014a. The diversity of seaweeds on maerl in the NE Atlantic. *Mar. Biodiv.* 44: 533-551.
- PEÑA, V., DE CLERCK, O., AFONSO-CARRILLO, J., BALLESTEROS, E., BÁRBARA, I., BARREIRO, R. y LE GALL, L. 2015a. An integrative systematic approach to species diversity and distribution in the genus *Mesophyllum* (Corallinales, Rhodophyta) in Atlantic and Mediterranean Europe. *Eur. J. Phycol.* 50: 20-36.
- PEÑA, V., HERNÁNDEZ-KANTÚN, J.J., GRALL, J., PARDO, C., LÓPEZ, L., BÁRBARA, I. *et al.* 2014b. Detection of gametophytes in the maerl-forming species *Phymatolithon calcareum* (Melo-besioideae, Corallinales) assessed by DNA barcoding. *Crypt. Algol.* 35: 15-25.
- PEÑA, V., HERNÁNDEZ-KANTÚN, J., ADEY, W.H. y LE GALL, L. 2018. Assessment of coralline species diversity in the European coasts supported by sequencing of type material: the case study of *Lithophyllum nitorum* (Corallinales, Rhodophyta). *Crypt. Algol.* 39: 123-137.



- PEÑA, V., LE GALL, L., RÖSLER, A., PAYRI, C.E. y BRAGA, J.C. 2019. *Adeylithon bosencei* gen. et sp. nov. (Corallinales, Rhodophyta): a new reef-building genus with anatomical affinities with the fossil *Aethesolithon*. *J. Phycol.* 55: 134-145.
- PEÑA, V., PARDO, C., LÓPEZ, L., CARRO, B., HERNÁNDEZ-KANTÚN, J., ADEY, W.H. *et al.* 2015b. *Phymatolithon lusitanicum* sp. nov. (Hapalidiales, Rhodophyta): the third most abundant maerl-forming species in the Atlantic Iberian Peninsula. *Crypt. Algal.* 36: 429-459.
- PEÑA, V., VIEIRA, C., BRAGA, J., AGUIRRE, J., RÖSLER, A., BAELE, G. *et al.* 2020. Radiation of the coralline red algae (Corallinophycidae, Rhodophyta) crown group as inferred from a multilocus time-calibrated phylogeny. *Mol. Phylog. Evol.* 150: 106845.
- PEZZOLESI, L., PEÑA, V., LE GALL, L., GABRIELSON, P.W., KALEB, S., HUGHEY, J.R. *et al.* 2019. Mediterranean *Lithophyllum stictiforme* (Corallinales, Rhodophyta) is a genetically diverse species complex: implications for species circumscription, biogeography and conservation of coralligenous habitats. *J. Phycol.* 55: 473-492.
- PHILIPPI, R.A. 1837. Beweis, dass die Nulliporen Pflanzen sind. *Archiv Für Naturgesch.* 3: 387-393.
- PICCONI, A. 1884. *Crociera del Corsaro alle Isole Madera e Canarie del Capitano Enrico d'Albertis. Alghe.* pp. [3]-60, 1 pl. Genova [Genoa]: Tipografia del r. Istituto Sordo-Muti.
- PICCONI, A. 1886. Pugillo di alghe canariensis. *Nuovo Giorn. Bot. Ital.*, 18(2): 119-121.
- PINEDO, S. y AFONSO-CARRILLO, J. 1994. Distribución y zonación de las algas marinas bentónicas en Puerto de la Cruz, Tenerife (Islas Canarias). *Vieraea* 23: 109-123.
- PORZIO, L., BUIA, M.C. y HALL-SPENCER, J.M. 2011. Effects of ocean acidification on macroalgal communities. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 400: 278-287.
- PRINTZ, H. (ed.) 1929. *M. Foslie – Contributions to a monograph of the Lithothamnium*. Trondheim: K. Norske Vidensk. Selsk. Musett. 60 p.
- PUCKREE-PADUA, C.A., HAYWOOD, A., GABRIELSON, P.W. y MANEVELDT, G.W. 2020. Reassignment of some South African species to *Chamberlainium*, with a comment about the recognition of families of Corallinales (Rhodophyta). *Phycologia* 59: 464-496.
- RAGAZZOLA, F., FOSTER, L.C., FORM, A., BÜSCHER, J., HANSTEEN, T.H. y FIETZKE, J. 2012. Ocean acidification weakens the structural integrity of coralline algae. *Glob. Change Biol.* 18: 2804-2812.
- RAGAZZOLA, F., FOSTER, L.C., FORM, A.U., BÜSCHER, J., HANSTEEN, T.H. y FIETZKE, J. 2013. Phenotypic plasticity of coralline algae in a high CO₂ world. *Ecol. Evol.* 3: 3436-3446.
- RAVEN, J.A., CALDEIRA, K., ELDERFIELD, H., HOEGH-GULDBERG, O., LISS, P., RIEBESELL, U. *et al.* 2005. *Acidification due to increasing carbon dioxide*. Report 12/05. London: Royal Society, 68 p.
- REBELO, A.C., JOHNSON, M.E., QUARTAU, R., RASSER, M.W., MELO, C.S., NETO, A.I. *et al.* 2018. Modern rhodoliths from the insular shelf of Pico in the Azores (Northeast Atlantic Ocean). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 210: 7-17.
- RENDINA, F., KALEB, S., CARAGNANO, A., FERRIGNO, F., APPOLLONI, L., DONNARUMMA, L. *et al.* 2020. Distribution and characterization of deep rhodolith beds off the Campania Coast (SW Italy, Mediterranean Sea). *Plants* 9(8): 985.
- REYES, J. y AFONSO-CARRILLO, J. 1993. Morphology and anatomy of *Mesophyllum canariense* (Corallinaceae, Rhodophyta) from the Canary Islands. *Cour. Forsch. - Ins. Senckenberg.* 159: 127-132.



- REYES, J. y AFONSO-CARRILLO, J. 1995. Morphology and distribution of nongeniculate coralline algae (Corallinaceae, Rhodophyta) on the leaves of the seagrass *Cymodocea nodosa* (Cymodoceaceae). *Phycologia* 34: 179-190.
- REYES, J., AFONSO-CARRILLO, J. y WILDPRET, W. 1990. Structure of male conceptacles of *Lithophyllum lobatum* (Corallinaceae, Rhodophyta). *Act. Simp. Int. Bot. Pius Font i Quer 1988*, vol 1. Criptogamia: 137-141.
- REYES, J., OCAÑA, O., SANSÓN, M. y BRITO, A. 2000. Descripción de las comunidades bentónicas infralitorales de la Reserva Marina de la Graciosa e islotes al norte de Lanzarote (Islas Canarias). *Vieraea* 28: 137-154.
- REYES, J., SANSÓN, M. y AFONSO-CARRILLO, J. 1995a. Distribution and reproductive phenology of the seagrass *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson in the Canary Islands. *Aquat. Bot.* 50: 171-180.
- REYES, J., SANSÓN, M. y AFONSO-CARRILLO, J. 1995b. Leaf phenology, growth and primary production of the seagrass *Cymodocea nodosa* in El Médano (South of Tenerife, Canary Islands). *Bot. Mar.* 38: 457-465.
- REYES, J., SANSÓN, M. y AFONSO-CARRILLO, J. 1998. Distribution of the epiphytes along the leaves of *Cymodocea nodosa* in the Canary Islands. *Bot. Mar.* 41: 543-551.
- REYES, J., SANSÓN, M. y AFONSO-CARRILLO, J. 2005. «Flora y vegetación marina. Algas y sebas», en Rodríguez Delgado O. (coord.). *Patrimonio Natural de la isla de Fuerteventura*, pp. 117-140. Cabildo de Fuerteventura, Gobierno de Canarias y Centro de la Cultura Popular Canaria. Tenerife.
- RICHARDS, J.L., BAHIA, R.G., JESIONEK, M.B. y FREDERICQ, S. 2019. *Sporolithon amadoi* sp. nov. (Sporolithales, Rhodophyta), a new rhodolith-forming non-geniculate coralline alga from offshore the northwestern Gulf of Mexico and Brazil. *Phytotaxa* 423: 49-67.
- RICHARDS, J.L., GABRIELSON, P.W., HUGHEY, J.R. y FRESHWATER, D.W. 2018. A re-evaluation of subtidal *Lithophyllum* species (Corallinales, Rhodophyta) from North Carolina, USA, and the proposal of *L. searlesii* sp. nov. *Phycologia* 57: 318-330.
- RICHARDS, J.L., SAUVAGE, T., SCHMIDT, W.E., FREDERICQ, S., HUGHEY, J.R. y GABRIELSON, P.W. 2017. The coralline genera *Sporolithon* and *Heydrichia* (Sporolithales, Rhodophyta) clarified by sequencing type material of their generic types and other species. *J. Phycol.* 53: 1044-1059.
- RIERA, R., DELGADO, J.D., RODRÍGUEZ, M., MONTERROSO, O. y RAMOS, E. 2012. Macrofaunal communities of threatened subtidal maërl seabeds on Tenerife (Canary Islands, north-east Atlantic Ocean) in summer. *Acta Oceanol. Sin.* 31: 98-105.
- RIES, J.B. 2011. Skeletal mineralogy in a high-CO₂ world. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 403: 54-64.
- RIES, J.B., COHEN, A.L. y McCORK, LE D.C. 2009. Marine calcifiers exhibit mixed responses to CO₂-induced ocean acidification. *Geology* 37: 1057-1152.
- RINDI, F., BRAGA, J.C., MARTIN, S., PEÑA, V., LE GALL, L., CARAGNANO, A. y AGUIRRE, J. 2019. Coralline algae in a changing Mediterranean Sea: How can we predict their future, if we do not know their present? *Front. Mar. Sci.* 6: 723.
- RIOSMENA-RODRÍGUEZ, R., NELSON, W. y AGUIRRE, J. (eds.) 2017. *Rhodolith/maërl beds: A global perspective*. Coastal Research Library. Springer Int. Publ. 368 p.
- RODRÍGUEZ, A., CLEMENTE, S., BRITO, A. y HERNÁNDEZ, J.C. 2018. Effects of ocean acidification on algae growth and feeding rates of juvenile sea urchins. *Mar. Environ. Res.* 140: 382-389.



- RODRÍGUEZ-PRIETO, C., BALLESTEROS, E., BOISSET, F. y AFONSO-CARRILLO, J. 2013. *Guía de las macroalgas y fanerógamas marinas del Mediterráneo occidental*. Barcelona: Ed. Omega S.A. 656 p.
- ROSAS-ALQUICIRA, E.F., RIOSMENA-RODRÍGUEZ, R., AFONSO-CARRILLO, J. y NETO, A.I. 2011. Taxonomic biodiversity of geniculate coralline red algae (Corallinales, Rhodophyta) from the Macaronesian region: summary and analysis. *Helgol. Mar. Res.* 65: 133-153.
- RÖSLER, A., PERFECTTI, F., PEÑA, V. y BRAGA, J.C. 2016. Phylogenetic relationships of Corallinaceae (Corallinales, Rhodophyta): taxonomic implications for reef-building corallines. *J. Phycol.* 52: 412-431.
- RÖSLER, A., PERFECTTI, F., PEÑA, V., AGUIRRE, J. y BRAGA, J.C. 2017. Timing of evolutionary history of Corallinaceae (Corallinales, Rhodophyta). *J. Phycol.* 53: 567-576.
- ROTHPLETZ, A. y SIMONELLI, V. 1890. Die marinen ablagerungen auf Gran Canaria. *Z. Dtsch. Geol. Ges.* 42: 677-736.
- SANGIL, C., CLEMENTE, S., BRITO, A., RODRÍGUEZ, A., BALSALOBRE, M., MENDOZA, J.C. *et al.* 2016. Seaweed community response to a massive CO₂ input. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 178: 48-57.
- SANGIL, C., SANSÓN, M. y AFONSO-CARRILLO, J. 2011. Spatial variation patterns of subtidal seaweed assemblages along a subtropical oceanic archipelago: thermal gradient vs herbivore pressure. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 94: 322-334.
- SANGIL, C., SANSÓN, M., CLEMENTE, S., AFONSO-CARRILLO, J. y HERNÁNDEZ, J.C. 2014a. Contrasting the species abundance, species density and diversity of seaweed assemblages in alternative states: Urchin density as a driver of biotic homogenization. *J. Sea Res.* 85: 92-103.
- SANGIL, C., SANSÓN, M., DÍAZ-VILLA, T., HERNÁNDEZ, J.C., CLEMENTE, S. y AFONSO-CARRILLO, J. 2014b. Spatial variability, structure and composition of crustose algal communities in *Diodema africanum* barrens. *Helgol. Mar. Res.* 68: 451-464.
- SANSÓN, M., MARTÍN-GARCÍA, L., RANCEL, N., SANGIL, C., REYES, J., BRITO, A. *et al.* 2017. Análisis de distribución histórica y distribución actual de las especies *Cystoseira abies-marina*, *Cystoseira tamariscifolia* y *Cystoseira mauritanica* en la provincia occidental canaria para la toma de decisiones en la elaboración de sus planes de recuperación. Universidad de La Laguna. Informe científico-técnico, 118 p.
- SANSÓN, M., REYES, J. y AFONSO-CARRILLO, J. 1991. Contribution to the seaweed flora of the Canary Islands: new records of Florideophyceae. *Bot. Mar.* 34: 527-536.
- SANSÓN, M., REYES, J. y AFONSO-CARRILLO, J. 2001. «Flora marina», en Fernández-Palacios, J.M. y Martín-Esquível J.L. (eds.): *Naturaleza de las Islas Canarias: Ecología y Conservación*. Editorial Turquesa, SC Tenerife, p. 193-198.
- SANSÓN, M., SANGIL, C., ORELLANA, S. y AFONSO-CARRILLO, J. 2013. Do the size shifts of marine macroalgae match the warming trends in the Canary Islands? *Algas, Bol. Soc. Esp. Ficol.* 48: 12-13.
- SANTELICES, B. 1990. Patterns of reproduction, dispersal and recruitment in seaweeds. *Oceanogr. Mar. Biol.* 28: 177-276.
- SANTELICES, B. y VARELA, D. 1994. Abiotic control of reattachment in *Gelidium chilense* (Montagne) Santelices & Montalva (Gelidiales; Rhodophyta). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 177: 145-155.
- SAUVAGEAU, C. 1912. A propos des *Cystoseira* de Banyuls et Guéthary. *Bull. Stat. Biol. Arcachon* 14: 133-556.



- SCHMITZ, F. 1889. Systematische Übersicht der bisher bekannten Gattungen der Florideen. *Flora oder Allgemeine botanische Zeitung* 72: 435-456.
- SCHNEIDER, C.W. y WYNNE, M.J. 2019. Fourth addendum to the synoptic review of red algal genera. *Bot. Mar.* 62: 355-367.
- SEMESI, I.S., KANGWE, J. y BjÖRK, M. 2009. Alterations in seawater pH and CO₂ affect calcification and photosynthesis in the tropical coralline alga, *Hydrolithon* sp. (Rhodophyta). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 84: 337-341.
- SETCHELL, W.A. 1943. *Mastophora* and the Mastophoreae: genus and subfamily of Corallinaceae. *Proc. Nat. Acad. Sc. USA* 29: 127-135.
- SETCHELL, W.A. y MASON, L.R. 1943. *Goniolithon* and *Neogoniolithon*: two genera of crustaceous coralline algae. *Proc. Nat. Acad. Sc. USA* 29: 87-92.
- SHEVEJKO, S.V. 1982. Novaya krasnaya izvestkovaya vodorosl' [A new red calcareous alga]. In: *Biologiya korallovykh rifov. Soobshchestva priavstralijskikh vod.* [Biology of coral reefs. Associations in Australian near-shore waters.]. (Eds), pp. 26-28. Vladivostok: Akademioya Nauk SSSR, Dal'nevostochnyj Nauchnyj Tsentr, Institut Biologii Morya.
- SIMON-NUTBROWN, C., HOLLINGSWORTH, P.M., FERNANDES, T.F., KAMPHAUSEN, L., BAXTER, J.M. y BURDETT, H.L. 2020. Species distribution modeling predicts significant declines in coralline algae populations under projected climate change with implications for conservation policy. *Front. Mar. Sci.* 7: 575825.
- SILBERFELD, T., ROUSSEAU, F. y DE REVIERS, B. 2014. An updated classification of brown algae (Ochrophyta, Phaeophyceae). *Crypt. Algal.* 35: 117-156.
- SILVA, P.C. 1957. Notes on Pacific marine algae. *Madroño* 14: 41-51.
- SILVA, P.C. y JOHANSEN, H.W. 1986. A reappraisal of the order Corallinales (Rhodophyceae). *Br. Phycol. J.* 21: 245-254.
- SISSINI, M.N., OLIVEIRA, M.C., GABRIELSON, P.W., ROBINSON, N.M., OKOLODKOV, Y.B., RIOS-MENA-RODRIGUEZ, R. y HORTA, P.A. 2014. *Mesophyllum erubescens* (Corallinales, Rhodophyta) –so many species in one epithet. *Phytotaxa* 190: 299-319.
- SOLOMON, S., QIN, D., MANNING, M., CHEN, Z., MARQUIS, M., AVERYT, K.B. *et al.* 2007. Climate Change 2007: The physical science basis. Contribution of working Group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel of climate change. Fourth assessment report of the IPCC. Cambridge University Press, Cambridge.
- SOUTH, G.R. y TITTLE, I. 1986. *A checklist and distributional index of the benthic marine algae of the North Atlantic Ocean.* pp. 76. London and St. Andrews, New Brunswick, Canada: British Museum (Natural History) and Huntsman Marine Laboratory.
- STENECK, R.S. 1983. Escalating herbivory and resulting adaptative trends in calcareous algal crusts. *Paleobiology* 9: 44-61.
- STENECK, R.S. 1985. «Adaptations of crustose coralline algae to herbivory: Patterns in space and time», en Toomy D. y Nitecki M. (eds): *Paleoalgology*. Berlin: Springer-Verlag, pp. 352-366.
- STENECK, R.S. 1986. The ecology of coralline algal crusts: convergent patterns and adaptive strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 273-303.
- STENECK, R.S. y ADEY, W.H. 1976. The role of environment in control of morphology in *Lithophyllum congestum* a Caribbean algal ridge builder. *Bot. Mar.* 19: 197-215.



- STENECK, R.S. y DETHIER, M.N. 1994. A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos* 69: 476-498.
- STENECK, R.S. y PAINE, R.T. 1986. Ecological and taxonomic studies of shallow-water encrusting Corallinaceae (Rhodophyta) of the boreal northeastern Pacific. *Phycologia* 25: 221-240.
- STENECK, R.S., HACKER, S.D. y DETHIER, M.D. 1991. Mechanisms of competitive dominance between crustose coralline algae: an herbivore-mediated competitive reversal. *Ecology* 72: 938-950.
- SUNDAY, J.M., FABRICIUS, K.E., KROEKER, K.J., ANDERSON, K.M., BROWN, N.E., BARRY, J.P. *et al.* 2017. Ocean acidification can mediate biodiversity shifts by changing biogenic habitat. *Nat. Clim. Change* 7: 8185.
- SUNESON, S. 1937. Studien über die entwicklungsgeschichte der Corallinaceen. *Lunds Univ. Arsskr. N.F. Avd. 2*, 33(2): 1-102.
- SUNESON, S. 1943. The structure, life history and taxonomy of the Swedish Corallinaceae. *Lunds Univ. Arsskr. N.F. Avd. 2*, 39(9): 1-66.
- TÂMEGA, F.T.S. y FIGUEIREDO, M.A.O. 2019. Colonization, growth and productivity of crustose coralline algae in Sunlit Reefs in the Atlantic southernmost coral reef. *Front. Mar. Sci.* 6: 81.
- TÂMEGA, F.T.S., RIOSMENA-RODRIGUEZ, R., MARIATH, R. y FIGUEIREDO, M.A.O. 2014. Nongeniculate coralline red algae (Rhodophyta: Corallinales) in coral reefs from Northeastern Brazil and a description of *Neogoniolithon atlanticum* sp. nov. *Phytotaxa* 190: 277-298.
- TÂMEGA, F., PERNA, G., SPOTORNO-OLIVEIRA, P., RIOSMENA-RODRÍGUEZ, R. y GONÇALVES, J. 2017. A unique free-living geniculate coralline algal bed formation. *Mar. Biodiv.* 47: 373-374.
- TEICHERT, S., WOELKERLING, W., RÜGGBERG, A., WISSHAK, M., PIEPENBURG, D., MEYERHÖFER, M. *et al.* 2012. Rhodolith beds (Corallinales, Rhodophyta) and their physical and biological environment at 80° 31'N in Nordkappbukta (Nordaustlandet, Svalbard Archipelago, Norway). *Phycologia* 51: 371-390.
- TEMPLADO, J., BALLESTEROS, E., GALPARSORO, I., BORJA, A., SERRANO, S., MARTÍN, L. y BRITO, A. 2012. *Guía interpretativa: Inventario español de hábitats marinos*. Inventario español de hábitats y especies marinos. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Gobierno de España. 229 pp.
- TOWNSEND, R.A. 1979. *Synarthrophyton*, a new genus of Corallinaceae (Cryptonemiales, Rhodophyta) from the southern hemisphere. *J. Phycol.* 15: 251-259.
- TOWNSEND, R.A., CHAMBERLAIN, Y.M. y KEATS, D.W. 1994. *Heydrichia woelkerlingii* gen. & sp. nov., a newly discovered non-geniculate red alga (Corallinales, Rhodophyta) from Cape Province, South Africa. *Phycologia* 33: 177-186.
- TOWNSEND, R.A. y HUISMAN, J.M. 2004. *Epulo multipedes* gen. et sp. nov. (Corallinaceae, Rhodophyta), a coralline parasite from Australia. *Phycologia* 43: 288-295.
- TOWNSEND, R.A. y HUISMAN, J.M. 2018. Coralline algae. In: *Algae of Australia. Marine benthic algae of north-western Australia. 2. Red algae*. (Huisman J.M. ed.), Canberra & Melbourne: ABRS & CSIRO Publishing, pp. 86-97, 105-137, 143-146.
- TUCKER, M.E. y WRIGHT, V.P. 1990. *Carbonate sedimentology*. Oxford: Blackwell Scientific, 482 p.
- TYRREL, B. y JOHANSEN, J.W. 1995. Reproductive and regenerative strategies of *Lithothrix aspergillum* (Corallinales, Rhodophyta) in southern California. *Phycologia* 34: 39-44.



- VADAS, R.L., JOHNSON, S. y NORTON, T.A. 1992. Recruitment and mortality of early post-settlement stages of benthic algae. *Br. Phycol. J.* 27: 331-351.
- VADAS, R.L. y STENECK, R.S. 1988. Deep water benthic algal zonation. *NOAA Symp. Ser. Undersea Res.* 6: 27-44.
- VALDADO, J., VIERA-RODRÍGUEZ, M.A., ESPINO, F., HAROUN, R. y TUYA, F. 2017. Massive decline of *Cystoseira abies-marina* forests in Gran Canaria Island (Canary Islands, eastern Atlantic). *Sci. Mar.* 81: 499-507.
- VAN DER HEIJDEN, L.H. y KAMENOS, N.A. 2015. Reviews and syntheses: Calculating the global contribution of coralline algae to total carbon burial. *Biogeosciences* 12: 6429-6441.
- VERHEIJ, E. y WOELKERLING, W.J. 1992. The typification of nongeniculate Corallinales (Rhodophyta) involving Siboga Expedition collections. *Blumea* 36: 273-291.
- VICKERS, A. 1896. Contributions a la flora algologique des Canaries. *Ann. Sci. Nat. Bot.* 4: 293-306.
- VIEIRA, C., DE CLERCK, O. y PAYRI, C.E. 2016. First report of the Hawaiian genus *Newbousia* (Dictyotales, Phaeophyceae) from Madang, Papua New Guinea and description of the new species *N. ybaga* sp. nov. *Bot. Mar.* 59: 31-37.
- VIERA y CLAVIJO, J. 1868. *Diccionario de Historia Natural de las Islas Canarias*. Las Palmas de Gran Canaria.
- VILLENA BALSALBA, M., AFONSO-CARRILLO, J. y WILDPRET, W. 1987. Morfología, estructura y reproducción de una especie epífita del género *Jania* (Corallinaceae, Rhodophyta) de las Islas Canarias. *Vieraea* 17: 19-42.
- VIOTTI, S., SANGIL, C., HERNÁNDEZ, C.A. y HERNÁNDEZ, J.C. 2019. Effects of long-term exposure to reduced pH conditions on the shell and survival of an intertidal gastropod. *Mar. Environ. Res.* 152: 104789.
- VROOM, P.S., PAGE, K.N., PEYTON, K.A. y KUKEA-SHULTZ, J.K. 2005. Spatial heterogeneity of benthic community assemblages with an emphasis on reef algae at French frigate shoals, Northwestern Hawaiian Island. *Coral Reefs* 24: 574-581.
- WALKER, R.H., BRODIE, J., RUSSELL, S., IRVINE, L.M. y ORFANIDIS, S. 2009. Biodiversity of coralline algae in the northeastern Atlantic including *Corallina caespitosa* sp. nov. (Corallinoideae, Rhodophyta). *J. Phycol.* 45: 287-297.
- WALKER, R. y MOSS, B. 1984. Mode of attachment of six epilithic crustose Corallinaceae (Rhodophyta). *Phycologia* 23: 321-329.
- WEBER-VAN BOSSE, A. 1904. Corallinae verae of the Malay Archipelago. *Siboga-Expeditie Monographie* 61: 78-110.
- WEBSTER, N.S., NEGRI, A.P., BOTTÉ, E.S., LAFFY, P.W., FLORES, F., NOONAN, S. *et al.* 2016. Host associated coral reef microbes respond to the cumulative pressures of ocean warming and ocean acidification. *Sci. Rep.* 6: 19324.
- WEBSTER, N.S., NEGRI, A.P., FLORES, F., HUMPHREY, C., SOO, R., BOTTÉ, E.S. *et al.* 2013. Near-future ocean acidification causes differences in microbial associations within diverse coral reef taxa. *Environ. Microbiol. Rep.* 5: 243-251.
- WILLIAMS, B., HALFAR, J., STENECK, R.S., WORTMANN, U.G., HETZINGER, S., ADEY, W.H. *et al.* 2011. Twentieth century dC13 variability in surface water dissolved inorganic carbon recorded by coralline algae in the northern North Pacific Ocean and the Bering Sea. *Biogeosciences* 8: 165-174.



- WOELKERLING, W.J. 1978. *Mastophoropsis canaliculata* (Harvey in Hooker) gen. et comb. nov. (Corallinaceae, Rhodophyta) in southern Australia. *Br. Phycol. J.* 13: 209-225.
- WOELKERLING, W.J. 1983a. A taxonomic reassessment of *Lithothamnium* (Corallinaceae, Rhodophyta) based on studies of R. A. Philippi's original collections. *Br. Phycol. J.* 18: 165-197.
- WOELKERLING, W.J. 1983b. A taxonomic reassessment of *Lithophyllum* (Corallinaceae, Rhodophyta) based on studies of R.A. Philippi's original collections. *Br. Phycol. J.* 18: 299-328.
- WOELKERLING, W.J. 1984. *M.H. Foslie and the Corallinaceae: an analysis and indexes*. Vaduz: J. Cramer. 142 p.
- WOELKERLING, W.J. 1985. A taxonomic reassessment of *Spongites* (Corallinaceae, Rhodophyta) based on studies of Kützing's original collections. *Br. Phycol. J.* 20: 123-153.
- WOELKERLING, W.J. 1988. *The coralline red algae: an analysis of the genera and subfamilies of nongeniculate Corallinaceae*. London & Oxford: British Museum (Natural History) & Oxford University Press. 268 p.
- WOELKERLING, W.J. 1993. Type collections of Corallinales (Rhodophyta) in the Foslie Herbarium (TRH). *Gunneria* 67: 1-289.
- WOELKERLING, W.J., CHAMBERLAIN, Y.M. y SILVA, P.C. 1985. A taxonomic and nomenclatural reassessment of *Tenarea*, *Titanoderma* and *Dermatolithon* (Corallinaceae, Rhodophyta) based on studies of type and other critical specimens. *Phycologia* 24: 317-337.
- WOELKERLING, W.J. y DUCKER, S.C. 1987. *Lesueuria minderiana* gen. et sp. nov. (Corallinaceae, Rhodophyta) from southern and western Australia. *Phycologia* 26: 192-204
- WOELKERLING, W.J., GUSTAVSEN, G., MYKLEBOST, H.E., PRESTØ, T. y SÅSTAD, S.M. 2005. The coralline red algal herbarium of Mikael Foslie: revised catalogue with analyses. *Gunneria* 77: 1-625.
- WOELKERLING, W.J. y LAMY, D. 1998. *Non-geniculate coralline red algae and the Paris Museum: Systematics and scientific history*. Paris: Publications Scientifiques du Muséum/ADAC. 767 p.
- WOELKERLING, W.J., PENROSE, D. y CHAMBERLAIN, Y.M. 1993. A reassessment of type collections of non-geniculate Corallinaceae (Corallinales, Rhodophyta) described by C. Montagne and L. Dufour, and of *Melobesia brassica-florida* Harvey. *Phycologia* 32: 323-331.
- WOELKERLING, W.J. y VERHEIJ, E. 1995. The type collections of nongeniculate Corallinales (Rhodophyta) in the Rijksherbarium (L), Leiden University, The Netherlands. *Blumea* 40: 33-90.
- XIAO, S., ZHANG, Y. y KNOLL, A.H. 1998. Three-dimensional preservation of algae and animal embryos in a Neoproterozoic phosphorite. *Nature* 391: 553-558.
- ŽULJEVIĆ, A., KALEB, S., PEÑA, V., DESPALATOVIC, I., CVITKOVIC, I., DE CLERCK, O. et al. 2016. First freshwater coralline alga and the role of local features in a major biome transition. *Sci. Rep.* 6(19642): 1-12.



NOTA

ASSESSING POPULATION STRUCTURE OF *DIADEMA ANTILLARUM* IN A SHALLOW REEF OF THE SOUTHEASTERN COAST OF THE DOMINICAN REPUBLIC

Iván Cano*, Rita Sellares**, Aldo Croquer***

ABSTRACT

The sea urchin *Diadema antillarum* is an herbivore that plays an important ecological role in controlling benthic community structure in Caribbean reefs. After the mass mortality documented between 1982-1983, their populations were reduced by 94-99% triggering a phase shift from coral to macroalgae-dominated benthic communities across the Caribbean. Almost 4 decades after its regional collapse, it is not clear whether *D. antillarum* populations are recovering, thus local surveys are valuable to track the fate of this herbivore. This study aims to determine the population structure of this sea urchin in a shallow reef located southeast of the Dominican Republic. We conducted a visual survey in three haphazardly selected sites of the reef studying a total surface of 90 m² in which test size and *D. antillarum* densities were measured. Overall, the mean density of *D. antillarum* was 1.77 ± 1.07 ind/m² (Mean \pm SD) with an average test size of 67.3 ± 22.7 mm (Mean \pm SD) a median of 70 mm and a mode of 80 mm. Test diameter had a platykurtic distribution (kurtosis = 2.53) slightly skewed to the left (skewness = -0.1). This information is valuable to establish a local baseline to follow up the population dynamics of this key species.

KEYWORDS: *Diadema antillarum*, Dominican Republic, density, test size.

EVALUACIÓN DE LA ESTRUCTURA POBLACIONAL DE *DIADEMA ANTILLARUM* EN LOS ARRECIFES SOMEROS DE LA COSTA SUDESTE DE LA REPÚBLICA DOMINICANA

RESUMEN

El erizo *Diadema antillarum* es un herbívoro clave en el control de las comunidades bentónicas del Caribe. Tras los eventos de mortalidad masiva de 1982-1983, sus poblaciones se redujeron un 94-99%, lo que provocó un cambio de fase de corales a comunidades dominadas por macroalgas en el Caribe. Casi 4 décadas después del colapso, esta especie no se está recuperando, por lo que los estudios locales son valiosos para conocer la tendencia de sus poblaciones. Nuestro objetivo es determinar su estructura poblacional en un arrecife poco profundo del sureste de la República Dominicana. Muestreamos en tres sitios del arrecife, explorando una superficie total de 90 m² en los que se midieron el diámetro del caparazón y las densidades de *D. antillarum*. La densidad media de *D. antillarum* fue $1,77 \pm 1,07$ ind/m² (Media \pm DE) con un tamaño de caparazón medio de $6,73 \pm 2,27$ cm (Media \pm DE), una mediana de 7 cm y una moda de 8 cm. La distribución del diámetro fue platocúrtica (curtosis = 2,53), ligeramente sesgada hacia la izquierda (asimetría = -0,1). Estos resultados sirven para establecer una línea base para el seguimiento de la dinámica poblacional de esta especie.

PALABRAS CLAVE: *Diadema antillarum*, República Dominicana, densidad, diámetro de testa.

DOI: <https://doi.org/10.25145/j.SI.2021.04.09>

REVISTA SCIENTIA INSULARUM, 4; diciembre 2021, pp. 207-212; ISSN: e-2659-6644





The long-spine sea urchin *Diadema antillarum* (Philippi, 1845) is a key species across Western Atlantic reefs, often being conspicuous in a variety of shallow to intermediate habitats (Muthiga and McClanahan 2007). The species is regarded as an herbivore that has a great impact on the structure of the benthic community by regulating the biomass of macroalgae and algal turfs, thereby mediating competition for space between corals and algae (Sammarco 1980). Thus, several studies have shown that herbivory provided by *D. antillarum* promotes and benefits scleractinian coral recruitment by grazing the algae that may reduce coral survivorship by smothering both, recruits an adults colonies (Edmunds and Carpenter 2001).

D. antillarum was once one of the most abundant herbivores in the Caribbean, with some studies reporting densities of even >20 ind/m², however, between 1983 and 1984, a massive mortality event caused by an unknown pathogen reduced their populations by 94-99% in many Caribbean locations. Such drastic reductions had profound effects on benthic assemblages across the Caribbean region, because the lack and/or paucity of herbivory to control algal growth triggered a transition from a coral to a persisting algae-dominated state. Currently, the population status of this urchin is uncertain; with some studies recording local recovery, whereas others reporting low and/or a paucity in recovery.

In the Dominican Republic, studies which assess current *D. antillarum* populations are scarce, and therefore, there is not a baseline available to be used for future studies to evaluate the population trends of this urchin, at least in the area of Bayahibe. Bayahibe is an important tourism destination in the Dominican Republic with extensive reef development and increasing tourism pressure to coastal marine ecosystems (Bayraktarov et al. 2020). Herein we report results from a *D. antillarum* census aimed to provide basic demographic information (density and size structure) of a local population of *D. antillarum* at Playita, a 5-8 m patch reef located within the Southeastern Reefs Marine Sanctuary in Bayahibe, Dominican Republic (68°51' W; 18°22' N) (fig. 1). This reef is about 1 km from a populated coastline with high levels of coastal development. The benthic community is composed of hard substrate colonized by scattered scleractinian coral colonies accounting for 10-15% live coral cover as well as a high abundance of coral recruits (> 3 recruits per 0.25 m²).

To estimate densities of *D. antillarum* at our study site we conducted a visual survey on October 25, 2019 at 9h AM. For this survey, three 10 m-long by 1 m-wide belt transects were randomly deployed parallel to the coastline at three haphazardly

* Fundación Dominicana de Estudios Marinos, Bayahibe 23000 Dominican Republic. Departamento de Biología Animal, Edafología y Geología, Universidad La Laguna, Tenerife 38200 Spain. Corresponding author: Ivan Cano. *E-mail:* ivancano_94@hotmail.com.

** Fundación Dominicana de Estudios Marinos, Bayahibe 23000 Dominican Republic. *E-mail:* rsellares@gmail.com.

*** The Nature Conservancy, Punta Cana 23000 Dominican Republic. Laboratory of Experimental Ecology, Simon Bolivar University, Caracas 1080 Venezuela. *E-mail:* aldo.croquer@tnc.org.

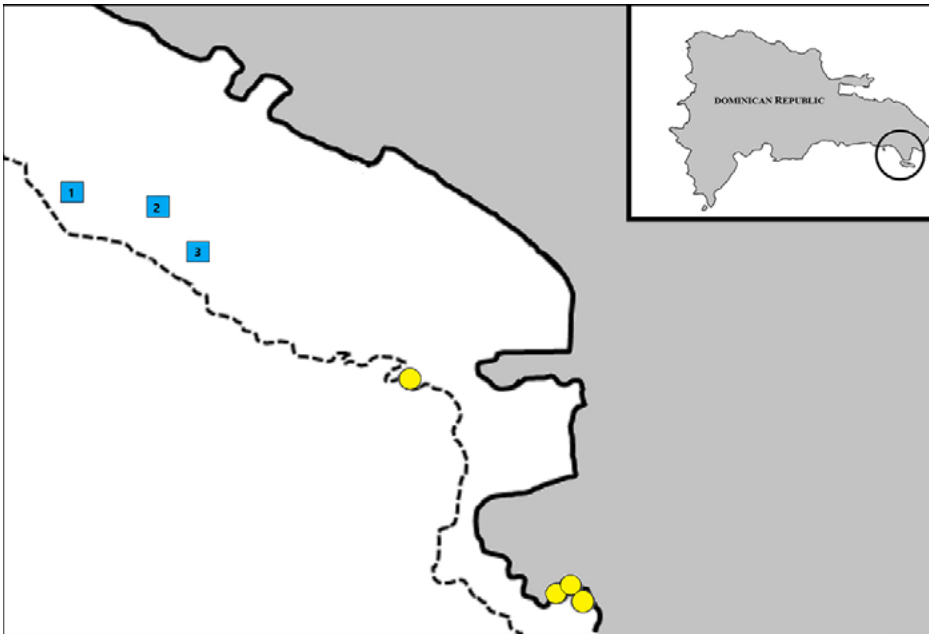


Figure 1. Location of the study area. Blue squares with numbers 1-3 represents the three sites where *D. antillarum* surveys were conducted in this study, yellow circles represent the location of previous surveys conducted by Del Río Torres (2015). The continuous line represent the coast line and the dashed line represent the reef slope.

selected sites, making a total of 9 transects, distributed between 6 and 8 m depth. We recorded all *D. antillarum* individuals within our belt transects measuring their test diameter *in situ* using a caliper. We built size frequency histograms for our study sites with descriptive statistical parameters for the whole urchins individuals surveyed; mean, median and mode, kurtosis, skewness, and standard deviation. Only a few individuals (near a 5%) could not be measured due to their inaccessibility into narrow gaps.

We found a mean density of 1.77 ± 1.07 ind/m² (Mean \pm SD, n = 159) across sites, with higher values being recorded at Site 3 with a mean density of 2.03 ± 1.67 ind/m² (Mean \pm SD, n = 61) (fig. 2A). While our results are only a snapshot of abundance for this species, previous surveys conducted in nearby areas (see in fig. 1) reported about half of the density (0.84 ind/m²) compared to our study. However, differences between our data and previous surveys could be related to seasonality and methodological discrepancies between surveys rather than real changes in the status of urchin population at the study site. We demonstrate that the species is present in Playita's reef at densities slightly above ranges currently reported in the Caribbean, and the highest densities ever recorded for this area. However, we



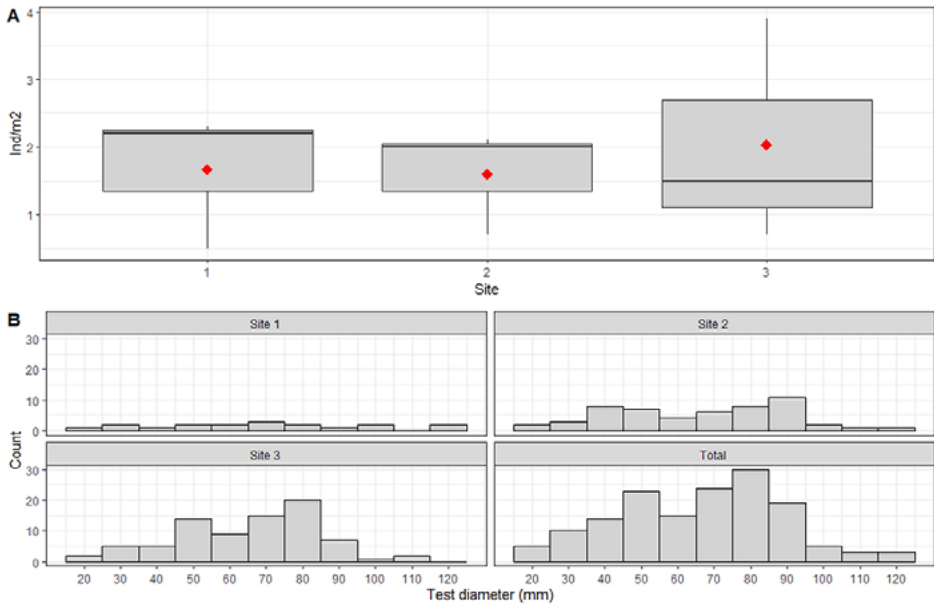


Figure 2. Population structure of *D. antillarum* in our study area. (A) Boxplots of *D. antillarum* densities in the three sites of study, red dots represent the mean in each site. (B) Frequency histogram of test diameter (mm) of *D. antillarum* in the three sites of study and total, each panel corresponds to one site.

cannot assert if there is a trend of recovery due to the absence of a long time series data at the study site.

Overall, the average test diameter of *D. antillarum* was 67.3 ± 22.7 mm (Mean \pm SD, $n = 151$), the median was 7 cm and the mode was 8 cm, test diameter histogram had a platykurtic distribution (kurtosis = 2.53) and was slightly skewed to the left (skewness = -0.1). Specifically, Site 1 urchins had an average test diameter of 69.7 ± 29.3 mm (Mean \pm SD, $n = 18$) with a test diameter histogram with a platykurtic distribution (kurtosis = 2.19) slightly skewed to the right (skewness = 0.12). Moreover, Site 2 urchins had an average test diameter of 68 ± 24.4 mm (Mean \pm SD, $n = 53$) with a test diameter histogram with a platykurtic distribution (kurtosis = 2.09) slightly skewed to the left (skewness = -0.12). Finally, Site 3 urchins had an average test diameter of 66.5 ± 19.7 mm (Mean \pm SD, $n = 74$) with a test diameter histogram with a platykurtic distribution (kurtosis = 2.8) slightly skewed to the left (skewness = -0.39).

Great variations in test diameter were observed depending on the study site (fig. 2B), however, in terms of total abundance, medium size urchins (50-80 mm test diameter) were the most dominant size class, whereas the smallest size class was scarce (<30 mm test diameter). Our results further indicate either small size

individuals are less common than larger ones and/or they hide in crevices where they are difficult to spot. Differences in behavior may also explain the paucity of small-size individuals as they may come out from crevices during the sunset or at night. However, low abundance of small individuals (<30 mm) could also be an indicator of low recruitment rates and/or low post-settlement survival, which is thought to be one of the causes that hinders population recovery in the Caribbean.

To conclude, because of the paucity of time series available assessing the spatial and temporal trends of *D. antillarum* in the Dominican Republic is challenging. Determining if this species is recovering in the Caribbean is particularly relevant for ongoing coral restoration efforts, particularly in Bayahibe, where herbivory by this sea urchin has been shown to benefit the survivorship of coral outplant (Cano *et al.* 2021).

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to acknowledge FUNDEMAR staff members for providing all the logistical support in the field to develop the current research. We would like to specially thank Juan Adrien, Juan Mota, and Aleix Risen for their help in the field.

RECIBIDO: septiembre de 2021; ACEPTADO: octubre de 2021



REFERENCES

- BAYRAKTAROV, E., BANASZAK, A.T., MAYA, P.M., KLEYPAS, J., ARIAS-GONZALEZ, J.E., BLANCO, M., CALLE-TRIVIÑO, J., CHARUVI, N., CORTES-USECHE, C., GALVAN, V., SALGADO, M.A.G., GNECCO, M., GUENDULAIN-GARCIA, S.D., DELGADO, E.A.H., MORAGA, J.A.M., MAYA, M.F., QUIROZ, S.M., CERVANTES, S.M., MORIKAWA, M., NAVA, G., PIZARRO, V., SELLARES-BLASCO, R.I., RAMOS, S.E.S., CUBERO, T.V., VILLALPANDO, M.F. and FRIAS-TORRES, S. 2020. Coral reef restoration efforts in latin American countries and territories. *PLoS One*. doi: 10.1371/journal.pone.0228477.
- CANO, I., SELLARES-BLASCO, R.I., LEFCHECK, J.S., VILLALPANDO, M.F. and CROQUER, A. 2021. Effects of herbivory by the urchin *Diadema antillarum* on early restoration success of the coral *Acropora cervicornis* in the central Caribbean. *J. Exp Mar Bio Ecol*. doi: 10.1016/j.jembe.2021.151541.
- CHIAPPONE, M., SWANSON, D.W., MILLER, S.L. and SMITH, S.G. 2002. Large-scale surveys on the Florida Reef Tract indicate poor recovery of the long-spined sea urchin *Diadema antillarum*. *Coral Reefs*. doi: 10.1007/s00338-002-0232-y.
- DE RUYTER VAN STEVENINCK, E. and BAK, R. 1986. Changes in abundance of coral-reef bottom components related to mass mortality of the sea urchin *Diadema antillarum*. *Mar Ecol Prog Ser*. doi: 10.3354/meps034087.
- DEL RÍO TORRES, L. 2015. *Diadema antillarum* Population Status Assessment in Dominican Republic 30 Years after the Mass Mortality Event. *J. Aquac Mar Biol*. doi: 10.15406/jamb.2015.03.00066.
- EDMUNDS, P.J. and CARPENTER, R.C. 2001. Recovery of *Diadema antillarum* reduces macroalgal cover and increases abundance of juvenile corals on a Caribbean reef. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. doi: 10.1073/pnas.071524598.
- HUGHES, T.P. 1994. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* (80-). doi: 10.1126/science.265.5178.1547.
- LESSIOS, H.A. 2016. The Great *Diadema antillarum* Die-Off: 30 Years Later. *Ann Rev Mar Sci*. doi: 10.1146/annurev-marine-122414-033857.
- LESSIOS, H.A. and ROBERTSON, D.R. and CUBIT, J.D. 1984. Spread of *Diadema* mass mortality through the Caribbean. *Science* (80-). doi: 10.1126/science.226.4672.335.
- MUTHIGA, N.A. and McCLANAHAN, T.R. 2007. Chapter 11 Ecology of *Diadema*. *Dev. Aquac. Fish Sci*. doi: 10.1016/S0167-9309(07)80075-5.
- RODRÍGUEZ-BARRERAS, R., PÉREZ, M.E., MERCADO-MOLINA, A.E., WILLIAMS, S.M. and SABAT, A.M. 2014. Higher population densities of the sea urchin *Diadema antillarum* linked to wave sheltered areas in north Puerto Rico Archipelago. *J. Mar Biol Assoc United Kingdom*. doi: 10.1017/S0025315414000666.
- SAMMARCO, P., LEVINTON, J. and OGDEN, J. 1974. Grazing and Control of Coral Reef Community Structure by *Diadema antillarum* Philippi (Echinodermata: Echinoidea): A Preliminary Study.
- SAMMARCO, P.W. 1980. *Diadema* and its relationship to coral spat mortality: grazing, competition, and biological disturbance. *J. Exp Mar Bio Ecol*. doi: 10.1016/0022-0981(80)90061-1.



HISTORIA NATURAL

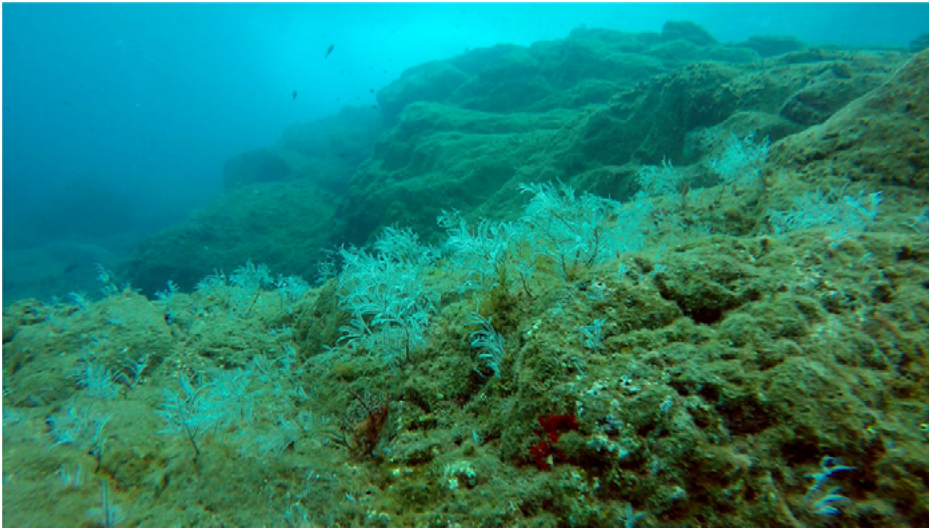


Figure 1. *Macrorhynchia philippina* colonies growing on shallow rocky reefs of Punta de Antequera, at 5 m deep. Tenerife Island.

MACRORHYNCHIA PHILIPPINA KIRCHENPAUER, 1872: AN INVASIVE HYDROZOAN SEEN IN THE SHALLOW ROCKY REEFS OF TENERIFE ISLAND. José Carlos Hernández & Jorge Núñez. Departamento de Biología Animal, Edafología y Geología. Universidad de La Laguna. Canary Islands, Spain.

In October of 2020 and during the year 2021, hundreds of the hydrozoan *Macrorhynchia philippina* colonies have been observed in Tenerife Island. Colonies were always found between 2 to 15 meters deep. Hydrozoans were more abundant at Punta de Antequera (Lat: 28.53129776; Long: -16.12552643) with average densities of 20 ± 5 colonies / m^2 and with 5 to 10 cm heights. Colonies have also been observed at Boca Cangrejo (Lat: 28.40619871; Long: -16.31426811) and Añaza (Lat: 28.41978719; Long: -16.29512787) localities but always in lower densities, with an average of 2 colonies / m^2 . Densities were estimated using 10×50 cm^2 quadrats at the settled colonies spots and surroundings (25 m^2 total area explored at each locality). This hydroid has previously been observed in Madeira (Bianchi *et al.* 1998), Selvages and Gran Canaria Island (Riera 2016); and its rapid colonization process has also been studied (Espino *et al.* 2021). However, this is the first time that the species is registered in Tenerife Island, inhabiting natural substrates (fig. 1).

DOI: <https://doi.org/10.25145/j.SI.2021.04.10>

REVISTA SCIENTIA INSULARUM, 4; diciembre 2021, pp. 215-217; ISSN: e-2659-6644

This species is not the first non-indigenous sessile cnidarian detected in the Canaries. Previously, the species *Millepora* sp. (Clemente *et al.* 2011), *Culicia* sp., *Oculina patagonica* and *Tubastrea coccinea* (Brito *et al.* 2017) had also been detected. The presence of the last three species was related with maritime traffic as the main dispersal vector. It's relevant to highlight that these species were originally found inside or near industrial ports. This is also a plausible explanation for the arrival of *M. philippina*. However, its presence in natural substrates, far away from the main industrial ports, attest for its incredible capacity to colonize new environments. It is also a proof of the ongoing rapid expansion of its populations in Tenerife and Gran Canaria Islands (Bianchi *et al.* 1998).

In agreement with Espino and collaborators (2021), urgent environmental policies are needed to monitor the expansion of this species and to perform studies aimed to understand its ecological role in the shallow rocky benthic communities.

RECIBIDO: septiembre de 2021; ACEPTADO: octubre de 2021



REFERENCES

- BIANCHI, C.N., MORRI, C., SARTONI, G. and WIRTZ, P. 1998. Sublittoral epibenthic communities around Funchal (Ilha da Madeira, NE Atlantic). *Bol. Mus. Munic. Funchal* 5: 59-80.
- BRITO, A., LÓPEZ, C., OCAÑA, O., HERRERA, R., MORO, L., MONTERROSO, O., RODRÍGUEZ, A., CLEMENTE, S. and SÁNCHEZ, J.J. 2017. Colonización y expansión en Canarias de dos corales potencialmente invasores introducidos por las plataformas petrolíferas. *Vieraea* 45: 65-82. <https://doi.org/10.31939/vieraea.2017.45.04>.
- CLEMENTE, S., RODRÍGUEZ, A., BRITO, A., RAMOS, A., MONTERROSO, O. and HERNÁNDEZ, J.C. (2011). On the occurrence of the hydrocoral *Millepora* (Hydrozoa: Milleporidae) in the subtropical eastern Atlantic (Canary Islands): is the colonization related to climatic events? *Coral Reefs*, 30(1), 237-240.
- ESPINO, F., OTERO-FERRER, F.J., BOSCH, N.E., COCA, J., HAROUN, R. and TUYA, F. 2020. Widespread demographic explosion of a non-indigenous hydrozoan on an oceanic island. *Sci. Mar.* 84(2): 111-118 <https://doi.org/10.3989/scimar.04949.09A>.
- RIERA, R., ESPINO, F. and MORO, L. (2016) Progressing the invasion of the hydrozoan *Macrorhynchia philippina* (Kirchenpauer, 1872) in Atlantic archipelagos. *Vieraea*, 44: 117-120.



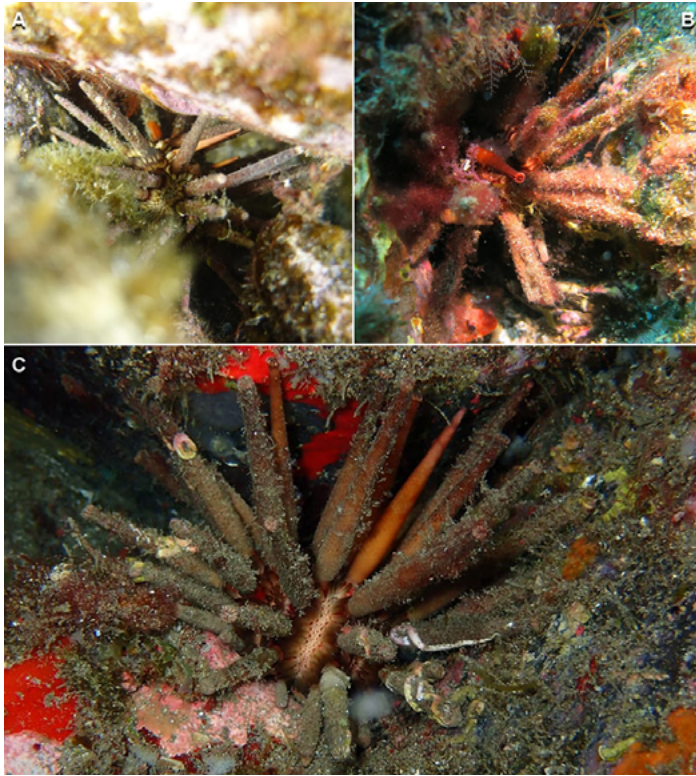


Figure 1. *Eucidaris tribuloides* individuals observed in the Canary Islands: A. Fonsalfá (28R-320995 3119580), Tenerife, 17/8/2021 at 7 meters deep (Picture by Michael Schmitz); B. Añaza (28R-373263 3144395), Tenerife, 12/10/2021 at 15 meters deep (Picture by Ramiro Martel); C. Tufia (28R-462880 3093110), Gran Canaria, 19/10/2021 at 22 meters deep (Picture by Antonio de La Rosa).

FIRST OBSERVATIONS OF THE SEA URCHIN *EUCIDARIS TRIBULOIDES* (LAMARCK, 1816) IN THE CANARY ISLANDS. José Carlos Hernández*, Leopoldo Moro**, Rogelio Herrera**, Ramiro Martel and Antonio de la Rosa

The Network of Marine Environment Observers of the Canary Islands (www.redpromar.org) is a consolidated citizen science network (with more than 3000 users) that acts as an early warning network for the arrival of new species in the region, at the same time it also detects local species redistribution. Thanks to this network and during the months of August and October 2021 three individuals

DOI: <https://doi.org/10.25145/j.SI.2021.04.11>

REVISTA SCIENTIA INSULARUM, 4; diciembre 2021, pp. 219-221; ISSN: e-2659-6644





of the sea urchin species *Eucidaris tribuloides* (Lamarck, 1816) have been observed: two in Tenerife and one in Gran Canaria Island. These are the first observations of this sea urchin species in the Canary Islands (Hernández *et al.* 2013). *E. tribuloides* is restricted to the tropical areas and it can be found at both sides of the Atlantic. On the western part of the Atlantic it can be seen from Rio de Janeiro (Brazil) to North Carolina (USA), being very abundant in the Caribbean; on the eastern part, it has been reported from Ascension Island to Cape Verde archipelago, where it is a common inhabitant of the shallow rocky reefs.

This is the northern most observation of this species in the Eastern Atlantic. However, this species had a common presence in the Plioceno fossiliferous outcrops in Santa Marina Island, Azores (Madeira *et al.* 2011), and Koehler (1895) identified a small specimen sea urchin as *E. tribuloides* among the collected material in Azores at 130m deep. This individual was collected by the Hirondele scientific cruise (1885-1888) under the Prince Albert 1st commands. *E. tribuloides* was never seen again in Azores (Madeira *et al.* 2019). The presence of these two specimens in the Canaries is not an anecdotic observation, like Koehler's, but more likely it is a sign of an ongoing process of colonization related with the recent sea water warming process.

Another example of norther intrusion of southern echinoids is the arrival of *Diadema africanum* to the coast of Santa Maria Island in the Azores (Minderlein & Wirtz 2014). In that case, only one specimen was observed. The presence of three individuals of *E. tribuloides*, and on separate islands, can be interpreted as a recurrent process that eventually could generate a population, able to reproduce locally. This is one of the most recent species arrivals, no directly related to maritime transports or oil platforms, which make it a good model case for studying the effects of climate change processes on the Canary Islands marine biodiversity.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Michael Schmitz, Francisco J. Ramos and Juana Montserrat Santaela for the information provided on this species.

RedPROMAR is an initiative of the Consejería de Transición Ecológica, Lucha contra el Cambio Climático y Planificación Territorial of the Government of the Canary Islands, co-financed by the Programa Operativo FEDER-Canarias (2014-2020). This note is part of the results of the project "Monitoring, control and mitigation of proliferations of marine organisms associated with human disturbances and climate change in the Macaronesian region (MIMAR)", co-financed by ERDF through the INTERREG V-A MAC 2014-2020 Program.

RECIBIDO: septiembre de 2021; ACEPTADO: octubre de 2021

* Departamento de Biología Animal, Edafología y Geología. Universidad de La Laguna. Canary Islands, Spain.

** Servicio de Biodiversidad, Gobierno de Canarias, S/C de Tenerife, Canary Islands, Spain.

REFERENCES

- HERNÁNDEZ, J.C., CLEMENTE, S., TUYA, F., PÉREZ-RUZAFÁ, A., SANGIL, C., MORO-ABAD, L. and BACALLADO-ARÁNEGA, J.J. (2013) "Echinoderms of the Canary Islands, Spain," in Alvarado J.J. and Solis-Marín F.A. (eds.), *Echinoderm Research and Diversity in Latin America*. Springer, Berlin/Heidelberg, pp. 471-510. https://doi.org/10.1007/978-3-642-20051-9_15.
- MADEIRA, P., KROH A., CORDEIRO R., DE FRÍAS MARTINS A.M. and ÁVILA, S.P. 2019. The echinoderm Fauna of the Azores (NE Atlantic Ocean). *Zootaxa* 4639: 001-231.
- MADEIRA, P., KROH, A., CORDEIRO, R., MEIRELES, R. and ÁVILA, S.P. (2011) The fossil echinoids of Santa Maria Island, Azores (Northern Atlantic Ocean). *Acta Geologica Polonica*, 61 (3), 243-264.
- MINDERLEIN, R. and WIRTZ, P. (2014) A sea urchin (*Diadema africanum* Rodríguez *et al.*, 2013) and a pipe fish (*Syngnathus phlegon* Risso, 1827) –two new records for the Azores. *Arquipelago, Life and Marine Sciences*, 31, 1-3.
- KOEHLER, R. (1895) Note préliminaire sur les échinides recueillis pendant les campagnes de l'Hirondelle. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 20, 223-227.



INFORMACIÓN ADICIONAL DEL CONSEJO ASESOR

- Aarón González Castro.* Investigador postdoctoral. arongcastro@gmail.com.
- Adriana Rodríguez Hernández.* Investigadora postdoctoral. adrianar@ull.es.
- Airám Rodríguez Martín.* Investigador postdoctoral. airamrguez@gmail.com.
- Alberto Brito Hernández.* Profesor. Universidad de La Laguna. abrito@ull.es.
- Alejandro Escanez.* Investigador postdoctoral. Universidad de La Laguna. aescanez@msn.com.
- Alejandro Martínez García.* Investigador postdoctoral. amartinez.ull@gmail.com.
- Alfredo Reyes Betancort.* Investigador. Jardín de Aclimatación de La Orotava. Islas Canarias. Spain. areyes@icia.es.
- Alfredo Valido Amador.* Investigador. Estación Biológica de Doñana, CSIC. Spain. avalido@ebd.csic.es
- Ana Isabel de Melo Azevedo Neto.* Investigadora. Interdisciplinary Centre of Marine and Environmental Research. Portugal. aneto@uac.pt.
- Ana Sofia P.S. Reboleira.* Investigadora postdoctoral. sreboleira@ua.pt.
- Anibal Delgado Medina.* Investigador. INDP. Cabo Verde. anibal.medina@praocv.gov.cv.
- Beatriz Rumeu.* Investigadora postdoctoral. bea.rumeu@gmail.com.
- Beneharo Rodríguez Martín.* Investigador. Grupo de Ornitología e Historia Natural. Islas Canarias. Spain. beneguez@gmail.com.
- Carlos Aguiar.* Investigador. CIMO-Centro de Investigação de Montanha Bragança, Portugal. cfaguiar@ipb.pt.
- Celso A. Hernández Díaz.* Investigador postdoctoral. celsoher@gmail.com.
- Corrine Almeida.* Profesor. Universidad de Cabo Verde. corrine.almeida@docente.univc.edu.cv.
- David Hernández Teixidor.* Investigador postdoctoral. davihdez@ull.es.
- David Pérez Padilla.* Investigador postdoctoral. dppadilla@gmail.com.
- Eliseba García Padrón.* Investigadora postdoctoral. eliseba8@hotmail.com.
- Félix Manuel Medina Hijazo.* Técnico del Cabildo de La Palma. Islas Canarias. Spain. felix.medina@cablapalma.es.
- Fernando Espino.* Técnico del Gobierno de Canarias. Spain. fesprod@gobiernodecanarias.org.
- Filipe Alves.* Investigador CIIMAR. Madeira. Portugal. filipe.alves@ciimarmadeira.org.
- Francisco J. Pérez-Torrado.* Catedrático de Física. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Islas Canarias. Spain. franciscojose.perez@ulpgc.es.
- Guilherme Ortigara Longo.* Investigador postdoctoral. golorme@yahoo.com.br.
- Gustavo M. Martins.* Investigador postdoctoral. gustavo.om.martins@uac.pt.
- Heriberto López.* Investigador postdoctoral. herilope@ipna.csic.es.
- Isildo Gomes.* Investigador. MDR/ INIDA. Cabo Verde. isildo.Gomes@mdr.gov.cv.
- Israel Pérez Vargas.* Investigador postdoctoral. ispeva@ull.es.
- Jairo Patiño Llorente.* Investigador postdoctoral. jpatino.llorente@gmail.com.
- Jesús M. Falcón Toledo.* Investigador postdoctoral. jesus.m.falcon@gmail.com.
- Jorge Henrique Capelo Gonçalves.* Investigador. INIAV. Portugal. jorge.capelo@iniav.pt.
- Jorge Núñez Fraga.* Profesor titular de Zoología. Universidad de La Laguna. janunez@ull.es.

José María Landeira. Investigador postdoctoral. jmlandei@ull.edu.es.

José Ramón Arévalo. Profesor titular de Ecología. Universidad de La Laguna. jarevalo@ull.edu.es.

Juan Carlos Illera Cobo. Investigador del Instituto Cantábrico de Biodiversidad. Spain. illerajuan@uniovi.es.

Juan Domingo Delgado García. Profesor Contratado Doctor. Universidad Pablo de Olavide. Spain. jddelgar@upo.es.

Juan Pedro Díaz. Profesor titular de Física. Universidad de La Laguna. Islas Canarias. Spain. jpdiaz@ull.es.

Juana María González Mancebo. Profesora titular de Botánica. Universidad de La Laguna. jglezm@ull.es.

Juli Caujapé-Castells. Investigadora. Jardín Botánico Canario Viera y Clavijo, Unidad asociada al CSIC, Cabildo de Gran Canaria. julicaujape@gmail.com.

Julio Afonso Carrillo. Catedrático de Botánica. Universidad de La Laguna. jmafonso@ull.es.

Kilian Toledo Guedes. Investigador Posdoctoral. kilian.toledo@gmail.com.

Leopoldo Moro Abad. Técnico del Gobierno de Canarias. Islas Canarias. Spain. lmoraba2@gmail.com.

Manfred Kaufman. Profesor. Universidade da Madeira. Portugal. mkbimar@uma.pt.

Manuel Nogales Hidalgo. Investigador. IPNA-CSIC. Spain. mnogales@ipna.csic.es.

Marcelino José del Arco Aguilar. Catedrático de Botánica. Universidad de La Laguna. marco@ull.edu.es.

Marta López Darias. Investigadora postdoctoral. mdarias@ull.es.

Marta Sansón Acedo. Profesora titular de Botánica. Universidad de La Laguna. msanson@ull.es.

Miguel Menezes de Sequeira. Profesor. Universidade da Madeira. Portugal. miguelmenezessequeira@gmail.com.

Natacha Aguilar de Soto. Investigadora postdoctoral. na30@st-andrews.ac.uk.

Nuria Macías-Hernández. Investigadora postdoctoral. nemacias@ull.es.

Paulo Alexandre Vieira Borges. Profesor. Universidade dos Acores. Portugal. paulo.av.borges@uac.pt.

Pedro Afonso. Investigador. Institute of Marine Science. Açores. Portugal. afonso@uac.pt.

Pedro Oromí Masoliver. Catedrático de Zoología. Universidad de La Laguna. poromi@ull.es.

Pedro Sosa. Catedrático de Botánica. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Islas Canarias. Spain. pedro.sosa@ulpgc.es.

Ramón Casillas. Profesor titular de Petrología y Geoquímica. Universidad de La Laguna. Islas Canarias. Spain. rcasilla@ull.es.

Ricardo Haroun. Profesor titular de Biología. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Islas Canarias. Spain. ricardo.haroun@ulpgc.es.

Rogelio Herrera Pérez. Técnico del Gobierno de Canarias. Spain. herreraperez@gmail.com.

Rüdiger Otto. Investigador Posdoctoral. rudiger.otto@gmail.com.

Rui Freitas. Profesor. Universidad de Cabo Verde. rui.freitas@docente.unicv.edu.cv.

Ruth Jaén Molina. Investigadora. Jardín Botánico Canario Viera y Clavijo. Spain. ruthjaen@gmail.com.

Sabrina Clemente Martín. Investigadora postdoctoral. msclemen@ull.es.

EVALUADORES / AS

Águedo MARRERO (*curator* del Jardín Botánico Viera y Clavijo)
Agustín NARANJO CIGALA (profesor de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria)
Alfredo REYES (director del Jardín Botánico de La Orotava)
Beatriz ALFONSO HERNÁNDEZ (investigadora de la Universidad de La Laguna)
Bencharo RODRÍGUEZ (investigador de grupo de Ornitología e Historia Natural de las Islas Canarias)
Carlos GÓIS-MARQUES (profesor de la Universidad de Madeira)
Carlos SANGIL HERNÁNDEZ (profesor de la Universidad de La Laguna)
Fred RUMSEY (investigador del Museo de Historia Natural de Londres)
Javier FRANCISCO-ORTEGA (profesor de la Universidad Internacional de Florida, EE. UU.)
José Carlos HERNÁNDEZ (profesor de la Universidad de La Laguna)
José Carlos MENDOZA DURÁN (investigador Universidad de La Laguna)
José María FERNÁNDEZ-PALACIOS (profesor de la Universidad de La Laguna)
José Ramón ARÉVALO (profesor de la Universidad de La Laguna)
Juan Carlos RANDO (profesor de la Universidad de La Laguna)
Lázaro SÁNCHEZ-PINTO (investigador jubilado del Museo de Naturaleza y Arqueología, Tenerife)
Luís Felipe DIAS SILVA (profesor de la Universidad de Azores)
Marcos SALAS (doctor en Biología, profesor de Secundaria)
Mark CARINE (investigador del Museo de Historia Natural de Londres)
Marta SANSÓN ACEDO (profesora de la Universidad de La Laguna)
Miguel MENEZES DE SEQUEIRA (profesor de la Universidad de Madeira)
Paulo A.V. BORGES (profesor de la Universidad de Azores)
Rafael MEDINA (profesor de la Universidad de Augustana, EE. UU.)
Robert J. WHITTAKER (profesor de la Universidad de Oxford, Renio Unido)
Roberto JARDIM (investigador de la Universidad de Madeira)
Rubén BARONE (naturalista)
Rui Miguel BENTO ELIAS (profesor de la Universidad de Azores)
Rui FREITAS (profesor de la Universidad de Cabo Verde)
Sergio HERNÁNDEZ BELLO (doctor en Biología)

INFORME DEL PROCESO EDITORIAL DE LA REVISTA *SCIENTIA INSULARUM* 4 (2021)

El equipo de dirección se reunió en las primeras quincenas de los meses de mayo y julio y en las segundas quincenas de septiembre y noviembre de 2021 para tomar decisiones sobre el proceso editorial del número 4 de la revista. El tiempo medio transcurrido entre la recepción, evaluación, aceptación, edición e impresión final de los trabajos fue de 48 meses. El retraso registrado en este número comparado con los anteriores se debe al adelanto del volumen especial dedicado al congreso FLORAMAC y a la pandemia COVID.

Estadística:

N.º de trabajos recibidos en *SCIENTIA INSULARUM*: 14.

N.º de trabajos aceptados para publicación: 11 (78,6%). Rechazados: 3 (21,4%).

Media de revisores por artículo: 2.

Media de tiempo entre envío y aceptación: 5 meses.

Media de tiempo entre aceptación y publicación: 10 meses.

Los revisores varían en cada número, de acuerdo con los temas presentados.



Servicio de Publicaciones
Universidad de La Laguna