

Cambios en las comunidades de macroalgas en los límites entre ecorregiones marinas templadas y tropicales

Changes in macroalgae communities at the limits
between marine temperate and tropical ecoregions

Paula Corcuera Peris

Tutora: Marta Sansón Acedo (ULL)

Cotutor: Carlos Sangil Hernández (ULL)

Máster en Biología Marina: Biodiversidad y Conservación

Septiembre 2020

Marta Sansón Acedo, Profesora Titular del Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal de la ULL, y **Carlos Sangil Hernández**, Investigador posdoctoral y CLI del Departamento de Zoología y Edafología y Geología de la ULL

INFORMAN:

Que la memoria presentada por la Graduada en Ciencias Ambientales **Paula Corcuera Peris**, titulada *Cambios en las comunidades de macroalgas en los límites entre ecorregiones marinas templadas y tropicales*, ha sido realizada bajo nuestra dirección, alcanzando todas las competencias, condiciones de calidad y rigor científico que se requieren para optar a su presentación y defensa como Trabajo de Fin de Máster, en el Máster Universitario en Biología Marina: Biodiversidad y Conservación de la Universidad de La Laguna, curso 2019-2020.

Y para que conste a los efectos oportunos, firmamos el presente certificado, en San Cristóbal de La Laguna, a 7 de septiembre de 2020.

Fdo. Dra. Marta Sansón Acedo

Fdo. Dr. Carlos Sangil Hernández

Resumen

Las macroalgas marinas son los principales productores primarios de los océanos y proporcionan un hábitat para muchos otros organismos que dependen de ellas para subsistir. En el actual escenario de calentamiento global, las comunidades dominadas por macroalgas están experimentando cambios críticos, particularmente aquellas situadas en los límites entre ecorregiones templadas y tropicales. Según las últimas predicciones sobre futuros escenarios del cambio climático, sus efectos se desplazarán hacia los polos, en ambos hemisferios, y afectarán principalmente a las especies características de los ecosistemas de regiones templadas. Con el objetivo de conocer el estado actual de los cambios en las comunidades dominadas por macroalgas en las regiones templado-cálidas y su vulnerabilidad frente al cambio climático, se realizó una búsqueda de la literatura existente con el fin de reunir y clasificar evidencias de estos cambios a nivel mundial y detectar patrones generales comunes en estas zonas de transición biogeográficas, en las que se sitúan las islas Canarias en el Atlántico. Un total de 83 estudios fueron identificados potencialmente relevantes, posteriores a 1980. De ellos, 50 referencias muestran evidencias de cambios mediante datos observacionales o datos bibliográficos que sintetizan las observaciones de otros autores. Los principales cambios detectados en las comunidades dominadas por macroalgas en estos límites biogeográficos son: (1) reducción o desaparición de especies características; (2) aumento en abundancia de especies autóctonas de afinidad tropical; (3) cambios en la fenología vegetativa y reproductora de las especies; (4) aparición de nuevas especies con afinidad tropical; y (5) incremento de herbívoros y efectos sobre las comunidades de macroalgas. En Canarias, existen evidencias indirectas de todos estos cambios, que deben ser estudiados más detalladamente.

Palabras clave: cambio climático, ecorregiones, macroalgas, región templado-cálida, zona de transición, vulnerabilidad.

Abstract

Marine macroalgae are the main primary producers of the oceans, providing habitat to many other organisms that depend on them for their subsistence. In the current global warming scenario, the communities dominated by macroalgae are undergoing critical changes, particularly those located in the limits between temperate and tropical ecoregions. According to the latest predictions on future climate change scenarios, its effects will shift towards the poles, in both hemispheres, and will affect the characteristic species of temperate regions ecosystems. In order to know the current state of changes in the communities dominated by macroalgae in the warm-temperate regions and their vulnerability to climate change, a bibliographic review is carried out to gather and classify global evidences of these changes and detect common general patterns in these biogeographic transition zones, in which the Canary Islands are located in the Atlantic Ocean. A total of 83 studies were identified as potentially relevant post 1980. Of these, 50 references show evidence of changes through observational data or bibliographic data that synthesize the observations of other authors. The main changes detected in the communities dominated by macroalgae in these biogeographic limits are: (1) reduction or disappearance of characteristic species; (2) increase in abundance of native species with tropical affinity; (3) changes in the vegetative and reproductive phenology of the species; (4) appearance of new species with tropical affinity; and (5) increase in herbivores and effects on macroalgal communities. In the Canary Islands there is indirect evidence of all these changes, which must be studied in more detail.

Key words: climate change, ecoregions, macroalgae, transition-zone, vulnerability, warm-temperate region.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	1
2. MATERIAL Y MÉTODOS	4
2.1. Selección de las áreas de estudio	4
2.2. Obtención de las referencias bibliográficas	6
2.3. Caracterización oceanográfica de las áreas seleccionadas	7
2.4. Análisis de los datos	8
3. RESULTADOS	9
3.1. Reducción o desaparición de especies características	10
3.2. Aumento en abundancia de especies autóctonas de afinidad tropical (meridionalización)	11
3.3. Cambios en la fenología vegetativa y reproductora de especies autóctonas	14
3.4. Aparición de nuevas especies de afinidad tropical (tropicalización).....	16
3.5. Incremento de herbívoros y efectos sobre las comunidades de macroalgas	18
4. DISCUSIÓN	20
5. CONCLUSIONES	24
6. CONCLUSIONS	24
7. AGRADECIMIENTOS	25
8. REFERENCIAS	26

1. INTRODUCCIÓN

Las macroalgas, especialmente las especies de gran envergadura, longevas y de morfología compleja, proporcionan gran parte de la diversidad de hábitats bentónicos actuando como especies fundamentales (Foster *et al.*, 2007; Martínez *et al.*, 2015). Crain y Bertness (2006) sugirieron que las especies fundamentales son "ingenieros dominantes" siendo sus funciones similares a las de los "ingenieros de ecosistemas". De esta manera, las macroalgas proporcionan hábitat, refugio y alimento a una variedad muy particular y compleja de organismos asociados, así como importantes servicios ecosistémicos (*e.g.* Björk *et al.*, 1995; McCoy y Kamenos, 2015), aportando gran parte de la estructura tridimensional, biomasa y complejidad de los ecosistemas.

Diversos factores de carácter antropogénico están provocando cambios en las comunidades de especies formadoras de hábitats (Cole *et al.*, 2017) y la pérdida de hábitats es una amenaza global cada vez más evidente, que puede estar directamente relacionada con la pérdida de especies fundadoras (*sensu* Dayton 1972; Altieri y van de Koppel 2014) que, por último, conduce a la pérdida de la complejidad de muchos sistemas marinos (Turner *et al.*, 1999; Ellison *et al.*, 2005; Gibson *et al.*, 2007).

En paralelo, el cambio climático está aumentando rápidamente en tasa y magnitud (IPCC, 2019). La supervivencia, aptitud, fenologías e interacciones de los individuos, puede verse gravemente afectada con consecuencias sobre la viabilidad de las poblaciones y la dinámica de la red alimentaria y, por consiguiente, sobre la estructura y funcionamiento de los ecosistemas marinos (Doney *et al.*, 2011; Poloczanska *et al.*, 2013). Sin embargo, existen considerables diferencias regionales en la tasa de calentamiento (Gupta *et al.*, 2015). Desde mediados de los 80 las regiones con costas continuas de clima tropical-templado que están muy influenciadas por corrientes cálidas (Japón, este de EE.UU, este de Australia, norte de Brasil y sudeste de África), son puntos potenciales de cambios biológicos, donde las regiones templadas que fluyen hacia los polos se han calentado más rápido que la media mundial (Horta e Costa, 2014; Jueterbock *et al.*, 2013). Así mismo, en Canarias también se han observado cambios en las comunidades de macroalgas que se relacionan con el calentamiento global. Diferentes estudios muestran la probable relación entre este fenómeno y la regresión notable

de poblaciones de macroalgas estructurantes, la meridionalización y la tropicalización de las comunidades dominadas por macroalgas en Canarias (Sangil *et al.*, 2010, 2012, 2018).

A pesar de la publicación de estudios sobre genética, fisiología y ecología marina que han aportado conceptos en las últimas décadas (Rilov *et al.*, 2019), y la reciente atención en la definición de los impactos biológicos del cambio climático, los efectos de este forzamiento sobre los organismos marinos aún no son bien conocidos (Richardson y Poloczanska 2008; Rosenzweig *et al.*, 2008; Poloczanska 2016).

El papel ecológico de las macroalgas en los ecosistemas es bien conocido, sin embargo sus respuestas al cambio climático son complejas y difíciles de entender. Establecer una base científica clara es complicado, debido a que estos macro-autótrofos son taxonómicamente y metabólicamente más diversos que las plantas terrestres y muestran variedad de respuestas al cambio climático (Koch *et al.*, 2012). Como desafío adicional, la información sobre la distribución, la ecología y la evolución de las especies marinas a menudo está fragmentada, no existe o aún es mal conocida, lo que plantea obstáculos para la gestión de la conservación de los océanos, que a menudo son mayores que en los sistemas terrestres (Carr *et al.*, 2003; Tyberghein *et al.*, 2012). No obstante, estudios recientes en varias disciplinas de la biología (e.g. Hedrik 2001; Andersen *et al.*, 2009; Franco *et al.*, 2018) permiten establecer las bases para una mayor comprensión de los efectos que el cambio climático está ocasionando sobre la vulnerabilidad de los ecosistemas marinos, donde las macroalgas juegan un papel ecológico importante como productores primarios (Tait y Schiel 2018).

La mayoría de estos ecosistemas se localizan en las latitudes bajas de ambos hemisferios y son considerados como puntos calientes de biodiversidad incluidos en el mapa de biodiversidad propuesto por Myers (2000), posteriormente ampliado por Williams (2011). Después de décadas de calentamiento de los océanos, las olas de calor marino extremo han impulsado la redistribución de especies en las regiones templado-cálidas, rompiendo así con los límites biogeográficos establecidos durante periodos largos de tiempo (Wernberg *et al.*, 2011a; Poloczanska *et al.*, 2013; Wernberg, 2016b). En estas áreas, el cambio climático está contribuyendo a la erosión de la resiliencia a corto plazo (Graham *et al.*, 2015), donde nuevos procesos culminan en ecosistemas nuevos en los que interactúan especies tropicales y templadas con implicaciones desconocidas (Vergés *et al.*, 2014). La distribución geográfica de las especies de macroalgas está estrechamente relacionada con la temperatura del agua,

siendo el principal factor que afecta al ciclo ecológico (crecimiento, reproducción, dispersión y supervivencia). Algunas de estas regiones se encuentran dentro de una banda latitudinal muy estrecha donde un pequeño desplazamiento en las isotermas puede afectar a un área muy grande (Wernberg *et al.*, 2011c). Cada especie tiene rangos óptimos de temperatura, con límites máximos y mínimos letales, fuera de los cuales no puede sobrevivir. Por ello, la dispersión y migración hacia lugares óptimos dentro de un escenario cambiante, dependerá de la capacidad para adaptarse a nuevas condiciones de temperatura (Broennimann *et al.*, 2006). Es probable que los cambios continúen y, por lo tanto, el conocimiento de los umbrales de temperatura de las especies y los mecanismos de adaptación e interacción ayudaría a predecir cambios futuros en la comunidad.

Por todo lo expuesto anteriormente, alcanzar una comprensión más completa de los cambios en la distribución, abundancia, fenología e interacción entre especies en las comunidades dominadas por macroalgas, vinculados a los efectos del cambio climático y a otros factores estresantes en ecorregiones de transición, se convierte en una herramienta que establece las bases para la futura planificación de la conservación marina regional.

El objetivo principal de esta revisión es el estudio de los cambios más relevantes que se han observado en los últimos 40 años en las comunidades de macroalgas en los límites entre ecorregiones templadas y tropicales del planeta. Este estudio se ha diseñado con el propósito de (1) recopilar información en busca de evidencias que puedan ejemplificar los cambios más significativos, relacionados o no, con factores estresantes regionales y/o globales en las comunidades de macroalgas, y (2) obtener una tabla a modo de síntesis que facilite la discusión de los resultados, y permita comparar a pequeña y gran escala en qué partes del mundo con las mismas características biogeográficas se están dando cambios similares a los detectados en las islas Canarias. Tomando como referencia biogeográfica el Sistema de Ecorregiones Marinas del Mundo (MEOW) para zonas de costa y plataforma, se han seleccionado aquellas áreas de interés para este estudio, a partir de las cuales, se ha explorado en la literatura existente utilizando palabras clave, para una búsqueda más detallada. Los resultados se presentan mediante tablas donde la información se ha clasificado según los cambios observados en las comunidades de macroalgas dentro las áreas de interés.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. Selección de las áreas de estudio

De acuerdo con Sansón (2008), la frontera entre la tierra y el mar alberga una gran diversidad de especies, donde la vegetación caracteriza a la mayoría de los paisajes en todas las regiones del mundo. La diversidad de especies en estas zonas litorales aumenta desde las regiones más frías hacia las más cálidas, pero de igual manera se reduce el tamaño de los individuos que forman las poblaciones.

La vegetación de las regiones cálidas forma pequeñas almohadillas, especialmente en las bajamares. En las costas rocosas protegidas abundan algas verde-azules y pequeños céspedes de diversos grupos de algas (p. ej. *Cladophoropsis*, *Herposiphonia*, *Centroceras*, *Caulerpa*), mientras que en las expuestas, resaltar la presencia de algas verde-azules, algas rojas como *Bostrychia*, almohadillas de algas pardas (*Sphacelaria*, *Hincksia*), y el alga verde *Valonia*. En ambos ambientes, los fondos poco profundos están generalmente cubiertos por arrecifes coralinos. Por otro lado, las costas desprovistas de coral son ocupadas por sargazos y géneros afines y en las aguas profundas se encuentran algas rojas calcáreas y especies exclusivas de estos hábitats. En las costas arenosas protegidas los fondos están dominados por fanerógamas (Lüning 1990; Sansón 2008).

En las regiones templado-cálidas, las oscilaciones de marea llegan a medio metro y tres metros de amplitud. En las costas rocosas abundan las formaciones costrosas y cespitosas, que siempre se disponen formando varias bandas horizontales (Lüning 1990). Es difícil dar un patrón general a las especies asociadas a esta disposición, puesto que varían mucho de unos lugares a otros, donde la exposición al oleaje es un factor determinante. En los primeros metros de profundidad destacan paisajes dominados por densos bosques de algas pardas arborescentes (*Cystoseira*, *Sargassum* y géneros funcionalmente similares). Los fondos de *mäerl*, dominados por algas rojas calcáreas, son comunidades abundantes en las regiones templado-cálidas, donde forman bosques en miniatura que pueden alcanzar más de cien metros de profundidad (Peña 2010). En costas arenosas, dominan las praderas de fanerógamas marinas (*Zostera*, *Cymodocea*, *Posidonia*). Las marismas también están presentes en la zona de mareas en ciertas

localidades con escasa vegetación marina, donde se pueden observar algas verde-azules, verdes y diatomeas, y esporádicamente algunas pardas fucales (Sansón 2008).

En las regiones templado-frías, las mareas son amplísimas, entre cinco y diez metros. En las costas rocosas, los espacios protegidos aparecen cubiertos por densas poblaciones de algas pardo-amarillentas. En la zona de mareas se disponen las bandas de fucales (algas pardas de los géneros *Pelvetia*, *Fucus*, *Ascophyllum*) y en los primeros metros aparecen poblaciones de *Laminaria*. En las aguas más profundas dominan los fondos de algas rojas costrosas calcificadas. Sin embargo, en ambientes expuestos, las bandas de fucales son sustituidas por poblaciones densas de algas rojas (*Porphyra*, *Mastocarpus*, *Chondrus*), y las laminarias por otra laminaria muy similar (*Alaria*) (Lüning 1990; Sansón 2008).

Aunque los paisajes dominados por macroalgas en las diferentes regiones del mundo siguen los patrones generales descritos previamente, las ecorregiones son las unidades de menor escala en el Sistema de Ecorregiones Marinas del Mundo (MEOW). De acuerdo con Spalding (2007), se definen como áreas de composición de especies relativamente homogénea, claramente distintas de los sistemas adyacentes. La composición de las especies está determinada por el predominio de un pequeño número de ecosistemas y/o un conjunto distinto de características oceanográficas o topográficas, siendo los principales factores que definen las ecorregiones variables de un lugar a otro, incluyendo aislamiento, surgencia, aportes de nutrientes, afluencia de agua dulce, regímenes de temperatura, regímenes de hielo, exposición, sedimentos, corrientes y complejidad batimétrica o costera.

Según esta definición, se han seleccionado para este estudio las ecorregiones límites entre las zonas templado-cálidas y tropicales de ambos hemisferios en todos los océanos (**Fig. 1**). Estas ecorregiones presentan similares características oceanográficas a la Región Templado-Cálida del Atlántico Nororiental, a la que pertenecen las islas Canarias.

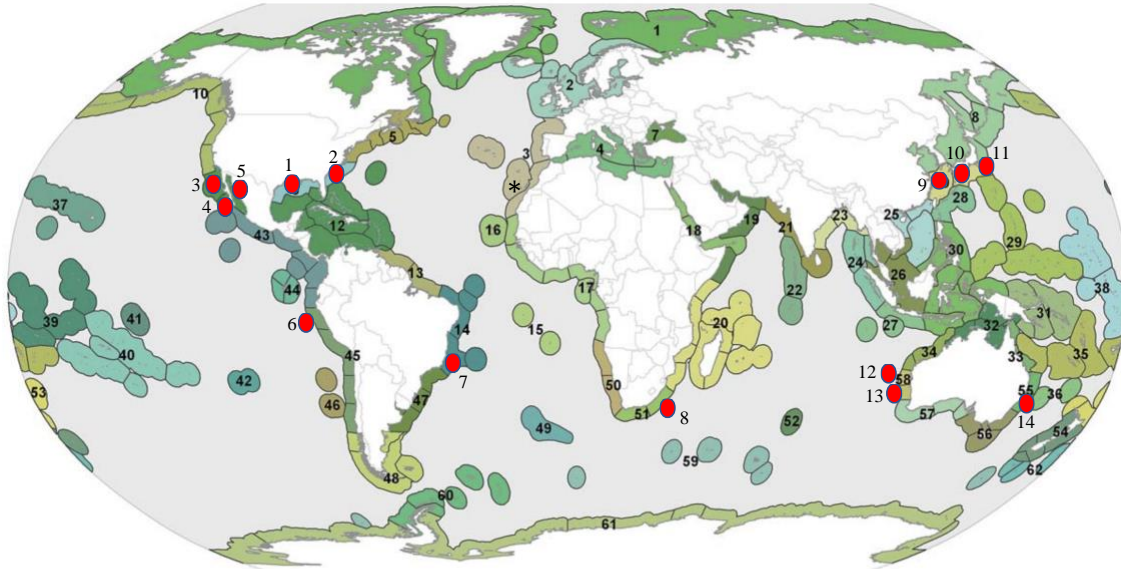


Figura 1. Ecorregiones (reinos y provincias) según Spalding *et al.*, (2007). Los círculos rojos indican las regiones seleccionadas en este estudio, que se corresponden con los límites entre regiones templadas y tropicales en los diferentes océanos. 1, 2 = Regiones Templado-Cálida y Tropical del Atlántico Noroeste; 3-5 = Regiones Templado-Cálida y Tropical del Pacífico Noreste; 6 = Regiones Tropical y Templado-Cálida del Pacífico Sureste; 7 = Regiones Tropical y Templado-Cálido del Atlántico Suroeste; 8 = Regiones Templada y Tropical del Índico Oeste; 9-11 = Regiones Templado-Cálida y Tropical del Pacífico Noroeste; 12-13 = Regiones Tropical y Templado-Cálida del Índico Este; 14 = Regiones Tropical y Templado-Cálida del Pacífico Sur Oeste. * = Región Templado-Cálida del Atlántico Noreste.

2.2. Caracterización oceanográfica de las áreas seleccionadas

Para la obtención de los datos de temperatura superficial del agua de mar que caracterizan oceanográficamente a las ecorregiones seleccionadas, se ha utilizado la plataforma de visualización de datos climáticos globales *Climate Reanalyzer* (Climate Change Institute, the University of Maine, the National Science Foundation and the Russell Grinnell Memorial Trust; <https://climatereanalyzer.org/>). En esta plataforma se puede consultar información climática utilizando interfases de reanálisis y datos de estaciones históricas. Para este estudio se realizó el siguiente filtro para obtener el rango de temperaturas deseadas: Mapa de Reanálisis Mensual, NCEP/NCAR Reanálisis V1 (1948-2020), Variable Temperatura (Máxima y Mínima), Nivel Superficie y Región (**Fig. 2**). A partir de los datos de temperatura contenidos

en *Climate Reanalyzer*, con precisión de 1°C, se obtuvieron las temperaturas medias de las máximas y de las mínimas actuales registradas mensualmente en las latitudes seleccionadas.

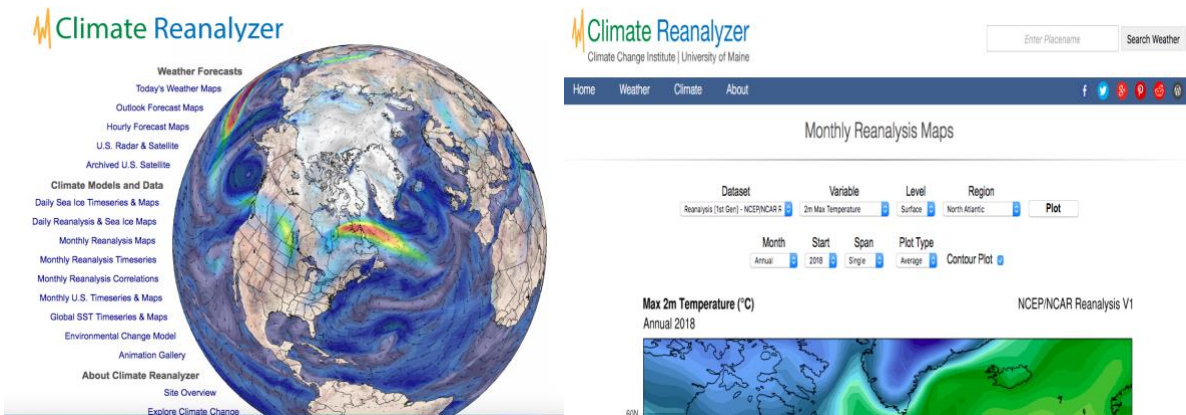


Figura 2. Visualización de la pantalla de inicio de la plataforma de datos climáticos globales *Climate Reanalyzer* (izquierda) y de los filtros seleccionados (derecha) para obtener los rangos de temperaturas máxima y mínima medias en las latitudes seleccionadas.

2.3. Obtención de las referencias bibliográficas

Para la obtención de las referencias bibliográficas para esta revisión se han utilizado diferentes fuentes de permanente actualización que recogen todas las publicaciones sobre las comunidades de macroalgas marinas del mundo. La fuente de consulta primaria ha sido la *Web of Science* (2020), de donde se han obtenido artículos científicos especializados (*peer-reviewed*) que aportan datos sobre los cambios en las comunidades de macroalgas en los límites entre ecorregiones marinas templadas y tropicales de todos los océanos. En segundo lugar, se han revisado otras referencias bibliográficas incluidas en los listados de referencias de los artículos principales.

Inicialmente se han establecido una serie de palabras clave con el fin de encontrar información determinada sobre los cambios en las comunidades de macroalgas, tales como *climate change*, *contraction*, *effect*, *herbivory*, *limit-range*, *seaweed*, *shift*, *tropicalization*, entre otros. Posteriormente, estas palabras han sido derivadas añadiendo sufijos (*shifting*, *seaweeds*) y/o utilizando sinónimos (*global warming*, *algae*, *macroalgae*, *disturbance*,

alterations, etc.). Este tipo de búsqueda proporcionaba mucha información sobre el tema de interés pero no concretaba sobre las ecorregiones templado-cálidas, por lo que se decidió incluir palabras clave relacionadas (*warm current*, *warm-temperate*), así como los nombres de los países o regiones de estudio. Por último, todo este conjunto de palabras clave se truncaron en grupos de tres/cuatro para obtener diferentes resultados. Debido a que el idioma científico dominante es el inglés, todas estas búsquedas se realizaron, en primer lugar, en este idioma. Para decidir si las publicaciones encontradas en la búsqueda eran de interés para este trabajo, se ha leído principalmente el resumen. Los registros identificados en las búsquedas se introdujeron de forma secuencial en el gestor de referencias bibliográficas Mendeley, identificando y eliminando los duplicados. Para ver el panorama global totalmente representado y no favorecer el sesgo por la falta de fuentes bibliográficas, un total de 83 estudios fueron identificados potencialmente relevantes. Se descartaron todos los estudios que se han publicado antes de 1980, debido a que, por un lado, es cuando se empieza advertir del calentamiento de los océanos, y por otro lado, a que se puede suponer que investigaciones posteriores han contemplado posibles cambios previos.

2.4. Análisis de los datos

En primer lugar, para extraer información detallada de las 83 publicaciones identificadas en la búsqueda se ha procedido a leer la introducción, metodología, discusión y conclusiones. En algunos casos, ha sido necesario leer todo el documento para poder clasificar el tipo de estudio, dado que muchos de los artículos encontrados solo estudian “posibles” cambios en las comunidades de macroalgas, o no especifican claramente en qué región se están estudiando los cambios.

Una vez realizada esta lectura, tan solo se han tenido en cuenta las publicaciones que documentan evidencias de cambios mediante datos observacionales o datos bibliográficos que sintetizan las observaciones de otros autores. De la misma forma, se han incluido estudios que examinan cambios a nivel local, regional y global (Ecorregiones templado-cálidas). Además, se han considerado tanto las publicaciones que evalúan los cambios a nivel de comunidad como en una sola especie como principal objetivo del trabajo.

Con estos datos se ha elaborado una tabla detallando, a modo de síntesis, el/los autor/es, tema, región, organismos implicados, metodología, resultados y conclusiones. Esta tabla ha permitido posteriormente clasificar la información según el tipo de cambio/s observado/s.

En las tablas resultantes, los estudios se han ordenado por su referencia bibliográfica en orden alfabético con el fin de facilitar la búsqueda durante la lectura de la discusión. En cada referencia se especifica la ecorregión donde se ha observado el cambio y organismos implicados. Puesto que muchos de estos artículos evalúan los cambios e interacciones a nivel de comunidad y/o ecosistemas, la misma referencia bibliográfica o mismo autor es posible encontrarla en diferentes categorías de cambios si se han estudiado los efectos del cambio climático en estas comunidades, siendo esto, un indicativo del grado de alteración que están sufriendo las comunidades de macroalgas en dichos lugares.

3. RESULTADOS

La revisión bibliográfica realizada ha permitido detectar 50 publicaciones científicas que incluyen datos observacionales o datos bibliográficos que sintetizan las observaciones de otros autores, en las que se investigan los cambios ocurridos en las comunidades dominadas por macroalgas en las ecorregiones de transición entre regiones templadas y tropicales marinas del mundo. Algunas de estas referencias incluyen datos sobre más de uno de los cambios detectados. En las **Tablas 2-6** se recogen sintéticamente las referencias (título, autor/es, año de publicación) así como las ecorregiones tratadas en cada estudio.

En el Océano Atlántico, se seleccionaron 4 ecorregiones que se corresponden con aquellas localidades con rangos de temperatura media máxima y mínima de la superficie del mar características en los límites entre regiones templadas y tropicales (**Tabla 1**). Una de ellas en la costa Noreste, 2 en Noroeste y 1 en Suroeste. De estas ecorregiones se han obtenido 21 referencias de interés para este estudio (**Tablas 2-6**). El mayor número de estudios se han realizado en las costas de Brasil y Caribe.

En el Océano Pacífico, se seleccionaron 8 ecorregiones con rangos de temperatura media máxima y mínima de la superficie del mar características en los límites entre regiones templadas y tropicales (**Tabla 1**). Tres de ellas en la costa Noreste, 1 en Sureste y 4 en Noroeste, obteniéndose 26 referencias de interés (**Tablas 2-6**). La mayoría de los estudios se han realizado en Japón y las costas pacíficas de Australia.

Por último, en el Océano Índico se seleccionaron 3 ecorregiones con rangos de temperatura característicos de estas zonas biogeográficas de transición (2 en la costa Este y 1 en Oeste) (**Tabla 1**), con 15 referencias bibliográficas de interés sobre cambios en las comunidades dominadas por macroalgas (**Tablas 2-6**). El mayor número de investigaciones se han llevado a cabo en las costas índicas australianas y de Sudáfrica.

Tabla 1. Rangos de la temperatura media máxima y mínima de la superficie del mar en cada una de las ecorregiones seleccionadas (obtenidos a partir de los datos incluidos en *Climate Reanalyzer*), junto con la corriente cálida por la que se encuentra influenciada cada ecorregión. * = Región Templado-Cálida del Atlántico Noreste, donde se incluyen las islas Canarias.

Ecorregiones	Regiones	Corriente cálida	Media	Máxima	Mínima
1	Atlántico Noroeste	Ecuatorial Norte	21-24	23-25	20-23
2	“	Golfo	20-23	21-24	20-22
3	Pacífico Noreste	Ecuatorial Norte (contrac.)	17-20	18-21	15-18
4	“	“	20-23	21-24	19-23
5	“	“	22-24	24-25	22-24
6	Pacífico Sureste	Ecuatorial Sur (contrac.)	18-21	19-22	17-21
7	Atlántico Suroeste	Brasil	22-25	23-26	22-25
8	Índico Oeste	Mozambique	18-21	20-23	17-21
9	Pacífico Noroeste	Kuro-sivo	15-21	17-23	14-22
10	“	“	17-21	20-23	15-21
11	“	“	16-21	19-23	16-21
12	Índico Este	Leeuwin	19-22	21-23	20-22
13	“	“	17-19	19-21	18-20
14	Pacífico Noroeste	Australiana del este	17-20	20-22	17-19
*	Atlántico Noreste	Golfo	19-21	20-22	18-20

Los principales cambios detectados en las comunidades dominadas por macroalgas a lo largo de las últimas tres décadas en las zonas de transición examinadas pertenecen a las siguientes categorías: (1) reducción o desaparición de especies características (**Tabla 2**), (2) aumento en abundancia de especies autóctonas de afinidad tropical (**Tabla 3**), (3) cambios en la fenología vegetativa y reproductora de especies de macroalgas (**Tabla 4**), (4) aparición de especies alóctonas con afinidad más cálida (**Tabla 5**), y (5) incremento de las poblaciones de herbívoros y sus efectos sobre las comunidades dominadas por macroalgas (**Tabla 6**).

Tabla 2. Reducción o desaparición de especies de macroalgas características. (Apartado 3.1)

Referencia	Título	Ecorregiones
Ambrose y Nelson, 1982	Inhibition of giant kelp recruitment by an introduced brown alga	(1)
Cavanaugh <i>et al.</i> , 2019	Spatial variability in the resistance and resilience of giant kelp in Southern and Baja California to a multiyear heatwave	(3) (4)
Feehan <i>et al.</i> , 2019	Ecological feedbacks stabilize a turf-dominated ecosystem at the southern extent of kelp forests in the Northwest Atlantic	(2)
Filbee-Dexter y Wenberg, 2018	Rise of turfs: A new battlefield for globally declining kelp forests	(2) (7) (9) (12) (13) (14)
García <i>et al.</i> , 1997	Variación anual de talla y fenología reproductiva del alga roja <i>Chondracanthus canaliculatus</i> (Harvey) Guiry en punta san isidro, Baja California, México	(1)
Gorman <i>et al.</i> , 2019	Decadal losses of canopy-forming algae along the warm temperate coastline of Brazil.	(7)
Harley <i>et al.</i> , 2012	Effects of climate change on global seaweed communities	(1)
Huisman y Millar, 2012	Australian seaweed collections: use and misuse	(12) (13) (14)
Kirihara <i>et al.</i> , 2006	Recent fluctuations in distribution and biomass of cold and warm temperature species of Laminariales algae at Cape Ohma, northern Honshu, Japan	(11)
Kriegisch <i>et al.</i> , 2016	Phase-shift dynamics of sea urchin overgrazing on nutrified reefs	(14)
Komatsu <i>et al.</i> , 2014	Possible change in distribution of seaweed, <i>Sargassum horneri</i> , in northeast Asia under A2 scenario of global warming and consequent effect on some fish	(9) (10) (11)
Kumagai <i>et al.</i> 2018	Ocean currents and herbivory drive macroalgae-to- coral community shift under climate warming	(9) (10) (11)
Pearce y Feng, 2013	The rise and fall of the “marine heat wave” off Western Australia during the summer of 2010/2011	(12) (13)
Philips y Blackshaw 2011	Extirpation of Macroalgae (<i>Sargassum</i> spp.) on the subtropical East Australian coast	(14)
Martínez <i>et al.</i> , 2015	Regresión de las algas marinas en las islas canarias y en la costa atlántica de la península ibérica por efecto del cambio climático.	(*)

Referencia	Título	Ecorregiones
McManus y Polnsberg 2004	Coral–algal phase shifts on coral reefs: ecological and environmental aspects	(1)
Mumby, 2009	Phase shifts and the stability of macroalgal communities on Caribbean coral reefs	(1)
Poloczanska <i>et al.</i> , 2013	Global imprint of climate change on marine life	(1) (2) (3) (8) (14)
Sansón <i>et al.</i> , 2014	Do the size shifts of marine macroalgae match the warming trends in the Canary Islands?	(*)
Sansón <i>et al.</i> , 2017	Análisis de distribución histórica y distribución actual de las especies <i>Cystoseira abies-marina</i> , <i>Cystoseira tamariscifolia</i> y <i>Cystoseira mauritanica</i> en la provincia occidental canaria para la toma de decisiones en la elaboración de sus planes de recuperación.	(*)
Schiel <i>et al.</i> , 2004	Ten years of induced ocean warming causes comprehensive changes in marine benthic communities	(1)
Smale y Wernberg <i>et al.</i> , 2013	Extreme climatic event drives range contraction of a habitat-forming species	(12) (13)
Széchý <i>et al.</i> , 2017	Long-term decline of brown algal assemblages from southern Brazil under the influence of a nuclear power plant	(7)
Tanaka <i>et al.</i> , 2012	Warming off southwestern Japan linked to distributional shifts of subtidal canopy-forming seaweeds	(9)
Taylor <i>et al.</i> , 2008	Changes in trophic flow structure of Independence Bay over an ENSO cycle	(6)
Tegner y Dayton, 1991	Sea urchins, El Niño, and the long-term stability of Southern California kelp forest communities	(3)
Urellano-Mendez <i>et al.</i> , 2019	Structural complexity of tropical seagrasses meadows in a temperate lagoon in the Gulf of Mexico. A landscape ecology approach.	(1)
Vergés <i>et al.</i> , 2016	Long-term empirical evidence of ocean warming leading to tropicalization of fish communities, increased herbivory, and loss of kelp.	(14)
Vergés <i>et al.</i> , 2019	Tropicalisation of temperate reefs: Implications for ecosystem functions and management actions.	(9) (10) (12) (14)
Wernberg <i>et al.</i> , 2011c	Biogenic habitat structure of seaweeds changes along a latitudinal gradient in ocean temperature.	(14)
Wernberg <i>et al.</i> , 2011a	Seaweed Communities in Retreat from Ocean Warming	(12) (13) (14)
Wernberg <i>et al.</i> , 2013	An extreme climatic event alters marine ecosystem structure in a global biodiversity hotspot	(12) (13) (14)

Referencia	Título	Ecorregiones
Whitfield <i>et al.</i> , 2016	The role of pioneers as indicators of biogeographic range expansion caused by global change in southern African coastal waters	(8)
Zarco-Perello <i>et al.</i> , 2017	Tropicalization strengthens consumer pressure on habitat-forming seaweeds	(12)
Whitfield <i>et al.</i> , 2016	The role of pioneers as indicators of biogeographic range expansion caused by global change in southern African coastal waters	(8)

Tabla 3. Aumento en abundancia de especies de macroalgas de afinidad tropical. (Apartado 3.2)

Referencia	Título	Ecorregiones
Feehan <i>et al.</i> , 2019	Ecological feedbacks stabilize a turf-dominated ecosystem at the southern extent of kelp forests in the Northwest Atlantic	(2)
Filbee-Dexter y Wenberg, 2018	Rise of turfs: A new battlefield for globally declining kelp forests	(2) (7) (9) (12) (13) (14)
Gorman <i>et al.</i> , 2019	Decadal losses of canopy-forming algae along the warm temperate coastline of Brazil.	(7)
Glasby <i>et al.</i> , 2015	Range and habitat associations of the native macroalga <i>Caulerpa filiformis</i> in New South Wales, Australia	(14)
Huisman y Millar, 2012	Australian seaweed collections: use and misuse	(12) (14)
Kirihara <i>et al.</i> , 2006	Recent fluctuations in distribution and biomass of cold and warm temperature species of laminariales algae at Cape Ohma, northern Honshu, Japan	(11)
Komatsu <i>et al.</i> , 2014	Possible change in distribution of seaweed, <i>Sargassum horneri</i> , in northeast Asia under A2 scenario of global warming and consequent effect on some fish	(9) (10) (11)
Kumagai <i>et al.</i> , 2018	Ocean currents and herbivory drive macroalgae-to- coral community shift under climate warming	(9) (10) (11)
McManus y Polnsberg 2004	Coral–algal phase shifts on coral reefs: ecological and environmental aspects	(1)
Poloczanska <i>et al.</i> 2013	Global imprint of climate change on marine life	(1) (3) (8) (9) (10) (11) (14)
Tanaka <i>et al.</i> , 2012	Warming off southwestern Japan linked to distributional shifts of subtidal canopy-forming seaweeds	(9)
Vergés <i>et al.</i> , 2019	Tropicalisation of temperate reefs: Implications for ecosystem functions and management actions	(9) (10) (12) (14)
Wernberg <i>et al.</i> , 2011c	Biogenic habitat structure of seaweeds changes along a latitudinal gradient in ocean temperature	(14)
Wernberg <i>et al.</i> , 2011a	Seaweed communities in retreat from ocean warming	(12) (14)
Wernberg <i>et al.</i> , 2013	An extreme climatic event alters marine ecosystem structure in a global biodiversity hotspot	(12) (13)
Whitfield <i>et al.</i> , 2016	The role of pioneers as indicators of biogeographic range expansion caused by global change in southern African coastal waters	(8)

Tabla 4. Cambios en la fenología vegetativa y reproductora de especies de macroalgas. (Apartado 3.3)

Referencia	Título	Ecorregiones
García <i>et al.</i> , 1997	Variación anual de talla y fenología reproductiva del alga roja <i>Chondracanthus canaliculatus</i> (Harvey) Guiry en Punta San Isidro, baja california, México	(1)
Harley <i>et al.</i> , 2012	Effects of climate change on global seaweed communities	(1)
Poloczanska <i>et al.</i> , 2013	Global imprint of climate change on marine life	(1) (3) (8) (9) (10) (11) (14)

Tabla 5. Aparición de nuevas especies de macroalgas con afinidad tropical. (Apartado 3.4)

Referencia	Título	Ecorregiones
Aguilar, 2019	Impacto de la macroalga invasora <i>Caulerpa filiformis</i> (SUHR) Hering, 1841 (Caulerpaceae) sobre las comunidades macrobentónicas en el Perú	(6)
Ambrose y Nelson, 1982	Inhibition of giant kelp recruitment by an introduced brown alga	(1)
Creese <i>et al.</i> , 2004	Eradicating and preventing the spread of <i>Caulerpa taxifolia</i> in NSW	(14)
Jousson <i>et al.</i> , 2000	Invasive alga reaches California	(1)
Kitayama <i>et al.</i> , 2005	First record of <i>Elachista nigra</i> (Chordariales, Phaeophyceae) from California, North America	(1)
Kumagai <i>et al.</i> 2018	Ocean currents and herbivory drive macroalgae to coral community shift under climate warming	(9) (10) (11)
Mead <i>et al.</i> , 2011	Introduced and cryptogenic marine and estuarine species of South Africa	(8)
Millar y Talbot, 2002	The introduction of <i>Caulerpa taxifolia</i> in New South Wales, Australia	(14)
Miller <i>et al.</i> , 2011	A review of non-native seaweeds from California, USA and Baja California, Mexico	(1)
Morris y Smith, 2020	First record and putative introduction of the subtropical brown alga <i>Padina durvillei</i> Bory (Phaeophyceae, Dictyotales) in southern California, USA	(1)
Poloczanska <i>et al.</i> , 2013	Global imprint of climate change on marine life	(1) (2) (3) (8) (9) (10) (11) (14)
Sangil <i>et al.</i> , 2010	Extensive off-shore meadows of <i>Penicillus capitatus</i> (Udoteaceae, Chlorophyta) in the Canary Islands (eastern Atlantic Ocean).	(*)
Sangil <i>et al.</i> , 2012	Changes in subtidal assemblages in a scenario of warming: Proliferations of ephemeral benthic algae in the Canary Islands (eastern Atlantic Ocean).	(*)
Sangil <i>et al.</i> , 2018	<i>Halimeda incrassata</i> (Bryopsidales, Chlorophyta) reaches the Canary Islands: mid-and deep-water meadows in the eastern subtropical Atlantic Ocean.	(*)

Referencia	Título	Ecorregiones
Urellano-Mendez <i>et al.</i> , 2019	Structural complexity of tropical seagrasses meadows in a temperate lagoon in the Gulf of Mexico. A landscape ecology approach.	(1)
Vergés <i>et al.</i> , 2019	Tropicalisation of temperate reefs: Implications for ecosystem functions and management actions	(9) (10) (12) (14)
Wernberg <i>et al.</i> , 2011a	Seaweed Communities in Retreat from Ocean Warming	(12) (14)
Whitfield <i>et al.</i> , 2016	The role of pioneers as indicators of biogeographic range expansion caused by global change in southern African coastal waters	(8)

Tabla 6. Incremento de herbívoros y efectos sobre las comunidades de macroalgas. (Apartado 3.5)

Referencia	Título	Ecorregiones
Clemente y Hernández, 2007	Influence of wave exposure and habitat complexity in determining spatial variation of the sea urchin <i>Diadema</i> aff. <i>antillarum</i> (Echinoidea: Diadematidae) populations and macroalgal cover (Canary Islands - Eastern Atlantic Ocean)	(*)
Filbee-Dexter y Scheibling, 2014	Sea urchin barrens as alternative stable states of collapsed kelp ecosystems	(2) (11) (14) (*)
Kumagai <i>et al.</i> , 2018	Ocean currents and herbivory drive macroalgae-to- coral community shift under climate warming	(9) (10) (11)
Ling <i>et al.</i> , 2015	Global regime shift dynamics of catastrophic sea urchin overgrazing	(3) (8) (14) (*)
Komatsu <i>et al.</i> , 2014	Possible change in distribution of seaweed, <i>Sargassum horneri</i> , in northeast Asia under A2 scenario of global warming and consequent effect on some fish	(9) (11)
McManus y Polnsberg 2004	Coral–algal phase shifts on coral reefs: ecological and environmental aspects	(1)
Mumby, 2009	Phase shifts and the stability of macroalgal communities on Caribbean coral reefs	(1)
Paz-García 2018	Living on the edge: <i>Diadema mexicanum</i> in the upper Gulf of California	(5)
Pearce y Feng, 2013	The rise and fall of the “marine heat wave” off Western Australia during the summer of 2010/2011	(12) (13)
Poloczanska <i>et al.</i> , 2013	Global imprint of climate change on marine life	(1) (2) (3) (8) (9) (14)
Schiel <i>et al.</i> , 2004	Ten years of induced ocean warming causes comprehensive changes in marine benthic communities	(1)
Tegner y Dayton, 1991	Sea urchins, El Niño, and the long-term stability of Southern California kelp forest communities.	(3)

Referencia	Título	Ecorregiones
Vergés <i>et al.</i> , 2016	Long-term empirical evidence of ocean warming leading to tropicalization of fish communities, increased herbivory, and loss of kelp	(14)
Wernberg <i>et al.</i> , 2013	An extreme climatic event alters marine ecosystem structure in a global biodiversity hotspot	(12) (13)

4. DISCUSIÓN

Las comunidades de macroalgas en los límites entre las ecorregiones marinas templadas y tropicales de todos los océanos están sufriendo cambios significativos en los patrones de distribución (Harley *et al.*, 2012; Filbee-Dexter y Wernberg, 2018). La alteración de estas comunidades puede desencadenar una serie de efectos negativos sobre los ecosistemas de estas regiones con consecuencias irreversibles. Ante esto, las publicaciones que documentan cambios en las comunidades dominadas por macroalgas han aumentado en las dos últimas décadas, lo que puede indicar el grado de alteración que sufren algunas de las regiones estudiadas, además de la vulnerabilidad de estas comunidades a tales cambios (Kiriwara *et al.*, 2006; Wernberg *et al.*, 2011c; Komatsu *et al.*, 2014; Martínez *et al.*, 2015). Los resultados de este estudio ponen en evidencia la existencia de un patrón general coincidente en estas regiones asociado al cambio climático, con diferencias relativas en algunas regiones, ya que no todas las regiones muestran un calentamiento similar.

El cambio climático es un problema global en el que los procesos locales y regionales producen respuestas complejas en términos de dirección y aceleración (Filbee-Dexter y Wernberg 2018), por ello, la dinámica del cambio climático en cada región debe ser comprendida junto con otros factores que pueden actuar como impulsores del cambio (olas de calor, tormentas, epifitismo, polución, eutrofización, invasión de especies, perturbaciones). A su vez, la velocidad y dirección de los cambios para cada especie también es distinta, y debe tenerse en cuenta en la valoración conjunta de los resultados (Kumagai *et al.*, 2018).

Se han detectado numerosos trabajos que nombran al cambio climático como el principal impulsor de los cambios biológicos observados (e.g. Kiriwara *et al.*, 2006; Harley *et al.*, 2012; Tanaka *et al.*, 2012; Poloczanska *et al.*, 2013; Whitfield *et al.*, 2016), aunque también se encuentran estudios que no muestran una relación directa con las temperaturas de la superficie del mar (e.g. Vergés *et al.*, 2016). En general, existe un gran interés por comprender los cambios y conocer cuáles son los mecanismos de retroalimentación que llevan a la estabilización de los nuevos ecosistemas alterados o “empobrecidos” (e.g. Filbee-Dexter y Scheibling 2014; Feehan *et al.*, 2019). Del mismo modo, se persigue entender las posibles interacciones entre las macroalgas y otros taxones asociados, y se alerta de que cambios en comunidades enteras pueden tener impactos negativos sobre las funciones de los ecosistemas, dado que podrían extenderse en cascada a través de la red trófica (e.g. Wernberg *et al.*, 2011a; Kumagai *et al.*, 2018).

En las regiones templado-cálidas, a través del gradiente latitudinal, las macroalgas se distribuyen en función de sus afinidades, por lo que cabría esperar que en las ecorregiones más cercanas a los polos dominen especies con afinidades templadas, mientras que en las ecorregiones más cercanas a los trópicos dominen especies con afinidades tropicales (Bolton *et al.*, 2004). De esta manera, los rangos de transición de cada especie pueden expandirse o contraerse reflejando condiciones ambientales frías o cálidas (Ibáñez *et al.*, 2018). De acuerdo con estos autores, las zonas de transición pueden proporcionar información de referencia para comprender los cambios biogeográficos en las comunidades de macroalgas asociados con el cambio climático. Dentro de estos límites, los cambios documentados en este estudio son indicadores de que los ecosistemas estudiados están alterados, siendo o no el cambio climático el principal impulsor de los cambios (e.g. Schiel *et al.*, 2004; Széchy *et al.*, 2017), y muestran dos fenómenos evidentes: (1) las especies de aguas cálidas y de aguas frías dentro de una misma comunidad tienen respuestas opuestas al cambio climático, y (2) se obtienen respuestas similares de poblaciones discretas en el mismo límite de distribución (e.g. Wernberg *et al.*, 2011c; Poloczanska *et al.*, 2013; Filbee-Dexter y Scheibling 2014; Filbee-Dexter y Wernberg 2018; Vergés *et al.*, 2019).

Los patrones generales de distribución de la flora marina de las islas Canarias coinciden con el resto de las localidades de la región templado-cálida del Atlántico Nororiental (Sansón, 2008). En esta región, también se registran cambios similares en especies con funciones parecidas, que coinciden con los patrones globales de cambio asociados al calentamiento global (e.g. Clemente y Hernández 2008; Sangil *et al.*, 2012; Filbee-Dexter y Scheibling 2014; Sansón *et al.*, 2014; Martínez *et al.*, 2015; Ribeiro *et al.*, 2019). Cabe destacar la coincidencia de que los cambios en las especies formadoras de hábitat ocurren en su gran mayoría en algas pardas como Laminariales o Fucales, y están relacionados con la reducción o extinción de estas especies en muchos lugares de las costas templado-frías y templado-cálidas del planeta (e.g. Ambrose y Nelson 1982; Philips y Blackshaw 2011; Smale y Wernberg 2013; Wernberg *et al.*, 2013; Kumagai *et al.*, 2018; Cavanaugh *et al.*, 2019; Gorman *et al.*, 2020) como ocurre también en Canarias con la especie *Treptacantha abies-marina* (e.g. Sansón *et al.*, 2017). Esta especie dominaba las costas rocosas poco profundas de todas las islas Canarias occidentales y centrales en la década de los 80. A partir de principios del siglo XXI se empezaron a observar poblaciones fragmentadas, y actualmente su regresión ha sido drástica, incluso en zonas con leve presión antrópica. En este sentido, la reducción de los bosques de algas

marinas contribuye significativamente a la colonización del espacio por especies que no aportan estructura al ecosistema, como son las algas formadoras de céspedes y de bajo porte, en este caso tolerantes u oportunistas, con afinidades más cálidas. Además, diversos autores coinciden en que la estabilización de un cambio de fase o sucesión es posible, ya sea de corales a algas en las regiones más cercanas a los trópicos (e.g. McManus y Polnsberg 2004; Mumby 2009) o de bosques de algas a céspedes y/o corales junto con otras especies tropicales, en las regiones más cercanas a los polos (e.g. Ling *et al.*, 2015).

No obstante, los resultados reflejan que las regiones estudiadas presentan distintas tasas de calentamiento, y los cambios relacionados con el calentamiento global son más evidentes en aquellas donde se observa un calentamiento más rápido, como es el caso de las ecorregiones situadas en el Pacífico Noroeste y Suroeste (e.g. Komatsu *et al.*, 2014; Vergés *et al.*, 2016; Zarco-Perello *et al.* 2017; Kumagai *et al.*, 2018), y en el Índico Oeste (Australia), las cuales muestran signos de tropicalización (e.g. Vergés *et al.*, 2019). Por el contrario, en el Índico Oeste (Sudáfrica) y en el Pacífico Sureste (Perú) parecen ocurrir dos fenómenos totalmente opuestos, el enfriamiento y el calentamiento. Mientras en Sudáfrica, el noreste se calienta (e.g. Whitfield *et al.*, 2016) y el sureste se enfría (Bolton *et al.*, 2012) provocando una contracción del rango de distribución de las especies templado-cálidas en ambos sentidos latitudinales, Perú muestra signos de enfriamiento en las zonas cercanas a Ecuador y calentamiento en las áreas cercanas a Chile, asociados con el enfriamiento regional y los impactos de los eventos de “El Niño” (Ciclo ENOS), complicando de esta manera la interpretación de los cambios en las comunidades de algas y otros organismos (e.g. Taylor *et al.* 2008; Ibáñez *et al.* 2018). En el resto de las ecorregiones estudiadas no se documentan fenómenos parecidos a los expuestos anteriormente, y parecen seguir la misma tasa de calentamiento.

Al mismo tiempo, y vinculado al concepto de cambio climático, en estas regiones se puede identificar a las especies invasoras como impulsoras de los cambios en las comunidades de macroalgas, aumentando enormemente la vulnerabilidad, aún más si cabe, de estos ecosistemas. En las últimas décadas se ha registrado un gran número de especies introducidas por el ser humano, en todas las regiones estudiadas. Muchos autores coinciden en que gran parte de estas macroalgas pertenecen al mismo orden taxonómico (Bryopsidales), con varios ejemplos de especies del género *Caulerpa spp.* y afines, nativas de Asia, lo que las vuelve potencialmente invasoras en estos hábitats debido a que interactúan con las especies nativas, y en muchos casos colonizan espacios ya degradados aprovechando los sustratos vacíos disponibles (e.g. Jousson *et al.*, 2000; Millar y Talbot

2002; Kitayama *et al.*, 2005; Miller *et al.*, 2011; Morris y Smith 2020). En Canarias, desde hace una década se observan prados marinos de *Penicillus capitatus* (Udoteaceae, Chlorophyta), una especie criptogénica, y su extensión en la Palma ha sido correlacionada con el aumento de la temperatura del agua del mar y la tropicalización de la flora y fauna marina de Canarias (Sangil *et al.*, 2010). Otro claro ejemplo de especies invasoras es *Halimeda incrassata*, la cual fue documentada por primera vez hace dos años en fondos arenosos de la Palma. Aunque es difícil determinar si es una introducción reciente o fue pasada por alto en anteriores estudios, también se ha relacionado el aumento de la cobertura poblacional con el reciente calentamiento de los océanos (Sangil *et al.*, 2018). Del mismo modo, especies nativas con afinidades cálidas, como es el caso de *Caulerpa filiformis* en Nueva Gales del Sur (e.g. Glasby *et al.*, 2015) están extendiendo el rango de distribución hacia los polos provocando los mismos efectos que las especies introducidas. Por último, los cambios en la fenología reproductora han sido poco representados en este estudio, dado que la mayoría de las publicaciones obtenidas en la primera etapa de la búsqueda bibliográfica evaluaban la fenología vegetativa (variaciones anuales en talla) y la fenología reproductora, sobre todo en macroalgas que se comercializan para conocer cuáles serían los posibles efectos de la temperatura en la producción (e.g. García *et al.*, 1997). El trabajo mejor documentado sobre la fenología reproductora que se expone en los resultados de este estudio no encuentra relación alguna entre los cambios regionales en la fenología primaveral y la estacionalidad de la temperatura, aunque sí que destaca que las tasas de los cambios observados son comparables o mayores a los del sistema terrestre (e.g. Poloczanska *et al.*, 2013).

Resumiendo lo planteado anteriormente, las especies de macroalgas que viven entre las regiones templado-cálidas son especialmente vulnerables a los cambios, no solo por su situación geográfica dentro de un contexto de cambio climático, sino porque además también se están viendo afectadas por otros impactos de origen antropogénico, como los efectos de la urbanización de nuestras costas destruyendo o alterando los hábitats y la globalización de los océanos, puesto que las macroalgas responden a los factores externos que actúan sobre ellas, por un lado provocando cambios en la dominancia de las comunidades, y por otro derivando en la degradación del ecosistema debido a la pérdida de la resiliencia y aumento de la vulnerabilidad.

5. CONCLUSIONES

1.- El cambio climático es el principal impulsor en las últimas décadas de los cambios en las comunidades de macroalgas en las regiones templado-cálidas junto con otros factores de origen antropogénico que pueden actuar como potenciadores de tales cambios.

2.- Existen patrones generales de comportamiento similares en especies con las mismas funciones dentro del ecosistema y que comparten el mismo bioma templado-cálido en regiones discretas de todos los océanos.

3.- Se identifica la vulnerabilidad de las comunidades de macroalgas en las ecorregiones templado-cálidas cuando los cambios son comparados a nivel global.

4.- Conocer los rangos óptimos de temperatura de las diferentes especies de macroalgas en base a su distribución biogeográfica y a sus límites latitudinales, contribuye a predecir los posibles cambios en futuros escenarios de calentamiento global que pueden llegar a ocasionar la pérdida de biodiversidad.

5.- La evaluación e interpretación de los cambios en las comunidades de macroalgas tanto a nivel espacial como temporal permite obtener una señal de cómo han cambiado los patrones de distribución biogeográficos y en qué lugares son similares.

6.- Los principales cambios detectados en las comunidades dominadas por macroalgas a lo largo de las últimas tres décadas en las zonas de transición entre regiones templadas y tropicales, como las islas Canarias, pueden clasificarse en 5 categorías: (1) reducción o desaparición de especies características, (2) aumento en abundancia de especies autóctonas de afinidad tropical (meridionalización), (3) cambios en la fenología vegetativa y reproductora de las especies, (4) aparición de especies alóctonas con afinidad más cálida (tropicalización), y (5) incremento de las poblaciones de herbívoros y de sus efectos sobre las comunidades dominadas por macroalgas.

6. CONCLUSIONS

1.- Climate change is the main driver in recent decades of changes in macroalgae communities in warm-temperate regions along with other factors of anthropogenic origin that can act as enhancers of such changes.

2.- There are general patterns of similar behavior in species with the same functions within the ecosystem and that share the same warm-temperate biome in discrete regions of all oceans.

3.- The vulnerability of macroalgal communities in warm-temperate ecoregions is identified when changes are compared globally.

4.- Knowing the optimal temperature ranges of the different species of macroalgae based on their biogeographic distribution and their latitudinal limits, contributes to predicting possible changes in future global warming scenarios that may lead to the loss of biodiversity.

5.- The evaluation and interpretation of the changes in the macroalgal communities both spatially and temporally allows to obtain a signal of how the biogeographic distribution patterns have changed and where they are similar.

6.- The main changes detected in communities dominated by macroalgae over the last three decades in transition zones between temperate and tropical regions, such as the Canary Islands, can be classified into 5 categories: (1) reduction or disappearance of characteristic species, (2) increase in abundance of native species with tropical affinity (meridionalization), (3) changes in the vegetative and reproductive phenology of the species, (4) appearance of alien species with warmer affinity (tropicalization), and (5) increase herbivore populations and their effects on macroalgae-dominated communities.

7. AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, me gustaría agradecer a mi tutora y cotutor, Marta Sansón Acedo y Carlos Sangil Hernández por haber enfocado el trabajo de la mejor manera posible dada la situación de pandemia que nos ha tocado vivir este año. Me han orientado y apoyado en todo momento, y han sabido guiarme facilitándome las herramientas necesarias para realizar este trabajo de fin de máster. A pesar de que la pandemia ha impedido el poder involucrarme de una manera más directa con el grupo de investigación, me he sentido parte de él.

Por otro lado, me gustaría agradecer a todas las personas que han hecho posible la realización de este trabajo y que he incluido en las referencias bibliográficas, sus trabajos de investigación han sido clave para el desarrollo de este proyecto.

También, darles las gracias a mis padres por ser un pilar fundamental en mi vida, a ellos debo agradecerles que vaya a convertirme en bióloga marina, tanto por su apoyo moral como económico durante todos estos años de formación.

Por último me gustaría dedicar este trabajo a la memoria de mi persona favorita en el mundo, “mi yaya Carmencita” que falleció durante la realización de este trabajo, se que estaría muy orgullosa de mi.

8. REFERENCIAS

- Aguilar S. Y. (2019). Impacto de la macroalga invasora *Caulerpa filiformis* (SUHR) *Hering, 1841* (Caulerpaceae) sobre las comunidades macrobentónicas en el Perú.
- Altieri, A. H., & Van De Koppel, J. (2014). Foundation species in marine ecosystems. *Marine Community Ecology and Conservation*. Sinauer Associates, Sunderland, CA, 37-56.
- Ambrose, R. F., & Nelson, B. V. (1982). Inhibition of giant kelp recruitment by an introduced brown alga. *Bot Mar*, 25, 265–267.
- Andersen, T., Carstensen, J., Hernandez-Garcia, E., & Duarte, C. M. (2009). Ecological thresholds and regime shifts: approaches to identification. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(1), 49–57.
- Bjork, M., Mohammed, S. M., Bjorklund, M., & Semesi, A. (1995). Coralline algae, important coral-reef builders threatened by pollution. *Ambio*, 24(7–8), 502–505.
- Bolton, J. J., Leliaert, F., De Clerck, O., Anderson, R. J., Stegenga, H., Engledow, H. E., & Coppejans, E. (2004). Where is the western limit of the tropical Indian Ocean seaweed flora? An analysis of intertidal seaweed biogeography on the east coast of South Africa. *Marine Biology*, 144(1), 51–59.
- Bolton, J. J., Anderson, R. J., Smit, A. J., & Rothman, M. D. (2012). South African kelp moving eastwards: the discovery of *Ecklonia maxima* (Osbeck) Papenfuss at De Hoop Nature Reserve on the south coast of South Africa. *African Journal of Marine Science*, 34(1), 147–151.
- Broennimann, O., Thuiller, W., Hughes, G., Midgley, G. F., Alkemade, J. M. R., & Guisan, A. (2006). Do geographic distribution, niche property and life form explain plants' vulnerability to global change? *Global Change Biology*, 12(6), 1079–1093.
- Carr, M. H., Neigel, J. E., Estes, J. A., Andelman, S., Warner, R. R., & Largier, J. L. (2003). Comparing marine and terrestrial ecosystems: implications for the design of coastal marine reserves. *Ecological Applications*, 13(sp1), 90–107.
- Cavanaugh, K. C., Reed, D. C., Bell, T. W., Castorani, M. C. N., & Beas-Luna, R. (2019). Spatial variability in the resistance and resilience of giant kelp in southern and Baja California to a multiyear heatwave. *Frontiers in Marine Science*, 6, 413.

- Clemente, S., & Hernández, J. C. (2008). Influence of wave exposure and habitat complexity in determining spatial variation of the sea urchin *Diadema* aff. *antillarum* (Echinoidea: Diadematidae) populations and macro algal cover (Canary Islands-Eastern Atlantic Ocean). *Revista de Biología Tropical*, 56(3), 229-254
- Cole, V. J., Hutchings, P. A., & Ross, P. M. (2017). Predicting biodiversity changes due to loss of bioengineers from an intertidal landscape, a case study from Sydney Harbour. *Australian zoologist*, 39(2), 194-206.
- Crain, C. M., & Bertness, M. D. (2006). Ecosystem engineering across environmental gradients: implications for conservation and management. *Bioscience*, 56(3), 211–218.
- Creese, R. G., Glasby, T. M., & Davis, A. R. (2004). *Eradicating and preventing the spread of the invasive alga Caulerpa taxifolia in NSW*. NSW Fisheries.
- Dayton, P. K. (1972). Toward an understanding of community resilience and the potential effects of enrichments to the benthos at McMurdo Sound, Antarctica. *In Proceedings of the colloquium on conservation problems in Antarctica* (pp. 81-96).
- Doney, S. C., Ruckelshaus, M., Duffy, J. E., Barry, J. P., Chan, F., English, C. A., Knowlton, N. (2011). *Climate change impacts on marine ecosystems*.
- Ellison, A. M., Bank, M. S., Clinton, B. D., Colburn, E. A., Elliott, K., Ford, C. R. & Mohan, J. (2005). Loss of foundation species: consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3(9), 479-486.
- Feehan, C. J., Grace, S. P., & Narvaez, C. A. (2019). Ecological feedbacks stabilize a turf-dominated ecosystem at the southern extent of kelp forests in the Northwest Atlantic. *Scientific Reports*, 9(1), 1–10.
- Filbee-Dexter, K., & Scheibling, R. E. (2014). Sea urchin barrens as alternative stable states of collapsed kelp ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 495, 1–25.
- Filbee-Dexter, K., & Wernberg, T. (2018). Rise of turfs: a new battlefield for globally declining kelp forests. *Bioscience*, 68(2), 64–76.
- Foster, M. S., McConnico, L. C., Lundsten, L., Wadsworth, T., Kimball, T., Brooks, L. B., ... Vásquez-Elizondo, R. M. (2007). Diversity and natural history of a Lithothamnion muelleri-Sargassum horridum community in the Gulf of California. *Ciencias Marinas*, 33(4), 367–384.
- Franco, J. N., Tuya, F., Bertocci, I., Rodríguez, L., Martínez, B., Sousa-Pinto, I., & Arenas, F. (2018). The ‘golden kelp’ *Laminaria ochroleuca* under global change: Integrating multiple eco-physiological responses with species distribution models. *Journal of Ecology*, 106(1), 47–58.

- García, M. G. (1997). Variación anual de talla y fenología reproductiva del alga roja *Chondracanthus canaliculatus* (Harvey) Guiry en Punta San Isidro, Baja California, México. *Ciencias Marinas*, 23(4), 449–462.
- Gibson, R., Atkinson, R., & Gordon, J. (2007). Loss, status and trends for coastal marine habitats of Europe. *Oceanography and Marine Biology: an annual review*, 45, 345–405.
- Glasby, T. M., Gibson, P. T., West, G., Davies, P., & Voerman, S. (2015). Range and habitat associations of the native macroalga *Caulerpa filiformis* in New South Wales, Australia. *Marine and Freshwater Research*, 66(11), 1018–1026.
- Gorman, D., Horta, P., Flores, A. A. V., Turra, A., Berchez, F. A. de S., Batista, M. B., ... Carneiro, I. M. (2020). Decadal losses of canopy-forming algae along the warm temperate coastline of Brazil. *Global Change Biology*, 26(3), 1446–1457.
- Graham, N. A. J., Jennings, S., MacNeil, M. A., Mouillot, D., & Wilson, S. K. (2015). Predicting climate-driven regime shifts versus rebound potential in coral reefs. *Nature*, 518(7537), 94–97.
- Gupta, A. Sen, Brown, J. N., Jourdain, N. C., van Sebille, E., Ganachaud, A., & Vergés, A. (2015). Episodic and non-uniform shifts of thermal habitats in a warming ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 113, 59–72.
- Harley, C. D. G., Anderson, K. M., Demes, K. W., Jorve, J. P., Kordas, R. L., Coyle, T. A., & Graham, M. H. (2012). Effects of climate change on global seaweed communities. *Journal of Phycology*, 48(5), 1064–1078.
- Hedrick, P. W. (2001). Conservation genetics: where are we now? *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), 629–636.
- Horta e Costa, B. H., Assis, J., Franco, G., Erzini, K., Henriques, M., Gonçalves, E. J., & Caselle, J. E. (2014). Tropicalization of fish assemblages in temperate biogeographic transition zones. *Marine Ecology Progress Series*, 504, 241–252.
- Huisman, J. M., & Millar, A. J. K. (2013). Australian seaweed collections: use and misuse. *Phycologia*, 52(1), 2–5.
- Ibáñez, B., Pacheco, A. S., Rivadeneira, M. M., & Tejada, C. L. (2018). Biogeographical zonation of rocky intertidal communities along the coast of Peru (3.5–13.5 S Southeast Pacific). *PloS One*, 13(11), e0208244.
- IPCC 2019. IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate. En: Pörtner H.-O., Roberts D.C., Masson-Delmotte V., Zhai P., Tignor M., Poloczanska E., Mintenbeck K., Alegría A., Nicolai M., Okem A., Petzold J., Rama B., Weyer N.M. (eds.). Jousson, O., Pawlowski, J., Zaninetti, L., Zechman, F. W., Dini, F., Di Giuseppe, G., ... Meinesz, A. (2000). Invasive alga reaches California. *Nature*, 408(6809), 157–158.

- Jueterbock, A., Tyberghein, L., Verbruggen, H., Coyer, J. A., Olsen, J. L., & Hoarau, G. (2013). Climate change impact on seaweed meadow distribution in the North Atlantic rocky intertidal. *Ecology and Evolution*, 3(5), 1356–1373.
- Kirihara, S., Nakamura, T., Kon, N., Fujita, D., & Notoya, M. (2006). Recent fluctuations in distribution and biomass of cold and warm temperature species of Laminariales algae at Cape Ohma, northern Honshu, Japan. *Journal of Applied Phycology*, 18(3–5), 521–527.
- Kriegisch, N., Reeves, S., Johnson, C. R., & Ling, S. D. (2016). Phase-shift dynamics of sea urchin overgrazing on nutrified reefs. *PloS One*, 11(12), e0168333.
- Kitayama, T., Miller, K. A., & Silva, P. C. (2005). First record of *Elachista nigra* (Chordariales, Phaeophyceae) from California, North America. *Bulletin of the National Science Museum*, 31, 57–60.
- Koch, M., Bowes, G., Ross, C., & Zhang, X. (2013). Climate change and ocean acidification effects on seagrasses and marine macroalgae. *Global Change Biology*, 19(1), 103–132.
- Komatsu, T., Fukuda, M., Mikami, A., Mizuno, S., Kantachumpoo, A., Tanoue, H., & Kawamiya, M. (2014). Possible change in distribution of seaweed, *Sargassum horneri*, in northeast Asia under A2 scenario of global warming and consequent effect on some fish. *Marine pollution bulletin*, 85(2), 317–324.
- Kumagai, N. H., Molinos, J. G., Yamano, H., Takao, S., Fujii, M., & Yamanaka, Y. (2018). Ocean currents and herbivory drive macroalgae-to-coral community shift under climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(36), 8990–8995.
- Ling, S. D., Scheibling, R. E., Rassweiler, A., Johnson, C. R., Shears, N., Connell, S. D., Hernández, J. C. (2015). Global regime shift dynamics of catastrophic sea urchin overgrazing. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1659), 20130269.
- Lüning, K. 1990. Seaweeds: Their Environment, Biogeography, and Ecophysiology. John Wiley & Sons-Interscience. 544 pp.
- Martínez, B., Afonso-Carrillo, J., Anadón, R., Araújo, R., Arenas, F., Arrontes, J., Duarte, L. (2015). Regresión de las algas marinas en la costa atlántica de la Península Ibérica y en las Islas Canarias por efecto del cambio climático. *ALGAS, Boletín Informativo Sociedad Española Ficología*, 49, 5–12.
- McCoy, S. J., & Kamenos, N. A. (2015). Coralline algae (Rhodophyta) in a changing world: integrating ecological, physiological, and geochemical responses to global change. *Journal of Phycology*, 51(1), 6–24.
- McManus, J. W., & Polsenberg, J. F. (2004). Coral–algal phase shifts on coral reefs: ecological and environmental aspects. *Progress in Oceanography*, 60(2–4), 263–279.

- Mead, A., Carlton, J. T., Griffiths, C. L., & Rius, M. (2011). Introduced and cryptogenic marine and estuarine species of South Africa. *Journal of Natural History*, 45(39–40), 2463–2524.
- Millar, A., & Talbot, B. (2002). The introduction of *Caulerpa taxifolia* in the New South Wales, Australia. Abstract. *International Caulerpa Taxifolia Conference*.
- Miller, K. A., Aguilar-Rosas, L. E., & Pedroche, F. F. (2011). A review of non-native seaweeds from California, USA and Baja California, Mexico. *Hidrobiológica*, 21(3), 365–379.
- Morris, A. K., & Smith, J. R. (2020). First record and putative introduction of the subtropical brown alga *Padina durvillei* Bory (Phaeophyceae, Dictyotales) in southern California, USA. *BioInvasions Record*, 9(1).
- Mumby, P. J. (2009). Phase shifts and the stability of macroalgal communities on Caribbean coral reefs. *Coral Reefs*, 28(3), 761–773.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853–858.
- Paz-García, D. A., Valencia-Méndez, O., Domínguez-Domínguez, O., & Balart, E. F. (2018). Living on the edge: *Diadema mexicanum* in the upper Gulf of California. *Marine Biodiversity*, 48(2), 1261–1264.
- Pearce, A. F., & Feng, M. (2013). The rise and fall of the “marine heat wave” off Western Australia during the summer of 2010/2011. *Journal of Marine Systems*, 111, 139–156.
- Peña, V., Bárbara, I., Grall, J., Maggs, C. A., & Hall-Spencer, J. M. (2014). The diversity of seaweeds on maerl in the NE Atlantic. *Marine biodiversity*, 44(4), 533–551.
- Phillips, J. A., & Blackshaw, J. K. (2011). Extirpation of macroalgae (*Sargassum* spp.) on the subtropical east Australian coast. *Conservation Biology*, 25(5), 913–921.
- Poloczanska, E. S., Brown, C. J., Sydeman, W. J., Kiessling, W., Schoeman, D. S., Moore, P. J., ... Richardson, A. J. (2013). Global imprint of climate change on marine life. *Nature Climate Change*, 3(10), 919–925. <https://doi.org/10.1038/nclimate1958>.
- Poloczanska, E. S., Burrows, M. T., Brown, C. J., García Molinos, J., Halpern, B. S., Hoegh-Guldberg, O., ... Schoeman, D. S. (2016). Responses of marine organisms to climate change across oceans. *Frontiers in Marine Science*, 3, 62.
- Richardson, A. J., & Poloczanska, E. S. (2008). Under-resourced, under threat. *Science*, 320(5881), 1294.
- Ribeiro, C., Neto, A. I., Moreu, I., Haroun, R., & Neves, P. (2019). A new signal of marine tropicalization in the Macaronesia region: first record of the mesophotic

- macroalga *Avrainvillea canariensis* A. Gepp & ES Gepp in the Madeira archipelago. *Aquatic Botany*, 153, 40-43.
- Rilov, G., Mazaris, A. D., Stelzenmüller, V., Helmuth, B., Wahl, M., Guy-Haim, T., Katsanevakis, S. (2019). Adaptive marine conservation planning in the face of climate change: What can we learn from physiological, ecological and genetic studies? *Global Ecology and Conservation*, 17, e00566.
- Rosenzweig, C., Karoly, D., Vicarelli, M., Neofotis, P., Wu, Q., Casassa, G., ... & Tryjanowski, P. (2008). Attributing physical and biological impacts to anthropogenic climate change. *Nature*, 453(7193), 353-357.
- Sangil, C., Sansón, M., Afonso-Carrillo, J., & Martín-García, L. (2010). Extensive off-shore meadows of *Penicillus capitatus* (Udoteaceae, Chlorophyta) in the Canary Islands (eastern Atlantic Ocean). *Botanica Marina*, 53(2), 183–187.
- Sangil, C., Sansón, M., Afonso-Carrillo, J., Herrera, R., Rodríguez, A., Martín-García, L., & Díaz-Villa, T. (2012). Changes in subtidal assemblages in a scenario of warming: proliferations of ephemeral benthic algae in the Canary Islands (eastern Atlantic Ocean). *Marine Environmental Research*, 77, 120–128.
- Sangil, C., Martín-García, L., Afonso-Carrillo, J., Barquín, J., & Sansón, M. (2018). *Halimeda incrassata* (Bryopsidales, Chlorophyta) reaches the Canary Islands: mid- and deep-water meadows in the eastern subtropical Atlantic Ocean. *Botanica Marina*, 61(2), 103–110.
- Sansón M. (2008). Marta Sansón. *Naturaleza Amenazada Por Los Cambios En El Clima*, 69.
- Sansón, M., Sangil, C., Orellana, S. & Afonso-Carrillo, J. 2014. Do the size shifts of marine macroalgae match the warming trends in the Canary Islands? *Algas* 48: 12-13.
- Sansón, M., Martín, L., Rancel, N., Sangil, C., Reyes, J., Brito, A., Afonso, J. & Barquín-Diez, J. 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-Gobierno de Canarias. Informe científico-técnico. 118 pp.
- Schiel, D. R., Steinbeck, J. R., & Foster, M. S. (2004). Ten years of induced ocean warming causes comprehensive changes in marine benthic communities. *Ecology*, 85(7), 1833–1839.
- Smale, D. A., & Wernberg, T. (2013). Extreme climatic event drives range contraction of a habitat-forming species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1754), 20122829.

- Spalding, M. D., Fox, H. E., Allen, G. R., Davidson, N., Ferdaña, Z. A., Finlayson, M. A. X., ... Lourie, S. A. (2007). Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience*, 57(7), 573–583.
- Széchy, M. T. M., de Souza Koutsoukos, V., & de Moura Barboza, C. A. (2017). Long-term decline of brown algal assemblages from southern Brazil under the influence of a nuclear power plant. *Ecological Indicators*, 80, 258–267.
- Tait, L. W., & Schiel, D. R. (2018). Ecophysiology of layered macroalgal assemblages: importance of subcanopy species biodiversity in buffering primary production. *Frontiers in Marine Science*, 5, 444.
- Tanaka, K., Taino, S., Haraguchi, H., Prendergast, G., & Hiraoka, M. (2012). Warming off southwestern Japan linked to distributional shifts of subtidal canopy-forming seaweeds. *Ecology and Evolution*, 2(11), 2854–2865.
- Taylor, M. H., Wolff, M., Mendo, J., & Yamashiro, C. (2008). Changes in trophic flow structure of Independence Bay (Peru) over an ENSO cycle. *Progress in Oceanography*, 79(2–4), 336–351.
- Tegner, M. J., & Dayton, P. K. (1991). Sea urchins, El Niños, and the long term stability of Southern California kelp forest communities. *Marine Ecology Progress Series*. Oldendorf, 77(1), 49–63.
- Turner, S. J., Thrush, S. F., Hewitt, J. E., Cummings, V. J., & Funnell, G. (1999). Fishing impacts and the degradation or loss of habitat structure. *Fisheries Management and Ecology*, 6(5), 401–420.
- Tyberghein, L., Verbruggen, H., Pauly, K., Troupin, C., Mineur, F., & De Clerck, O. (2012). A global environmental dataset for marine species distribution modelling. *Global ecology and biogeography*, 21(2), 272–281.
- Urellano-Méndez, L. U., Mora-Olivo, A., Zamora-Tovar, C., de la Rosa-Manzano, E., Torres-Castillo, J. A., & Bello-Pineda, J. (2019). Structural complexity of tropical seagrasses meadows in a temperate lagoon in the Gulf of Mexico. A landscape ecology approach. *Journal of Coastal Conservation*, 23(6), 969–976.
- Vergés, A., Steinberg, P. D., Hay, M. E., Poore, A. G., Campbell, A. H., Ballesteros, E., & Figueira, W. (2014). The tropicalization of temperate marine ecosystems: climate-mediated changes in herbivory and community phase shifts. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1789), 20140846.
- Vergés, A., Doropoulos, C., Malcolm, H. A., Skye, M., Garcia-Pizá, M., Marzinelli, E. M., ... Vila-Concejo, A. (2016). Long-term empirical evidence of ocean warming leading to tropicalization of fish communities, increased herbivory, and loss of kelp. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(48), 13791–13796.
- Vergés, A., McCosker, E., Mayer-Pinto, M., Coleman, M. A., Wernberg, T., Ainsworth, T., & Steinberg, P. D. (2019). Tropicalisation of temperate reefs: implications for

- ecosystem functions and management actions. *Functional Ecology*, 33(6), 1000–1013.
- Wernberg, T., Russell, B. D., Thomsen, M. S., Gurgel, C. F. D., Bradshaw, C. J. A., Poloczanska, E. S., & Connell, S. D. (2011a). Seaweed communities in retreat from ocean warming. *Current Biology*, 21(21), 1828–1832.
- Wernberg, T., Russell, B. D., Moore, P. J., Ling, S. D., Smale, D. A., Campbell, A., Connell, S. D. (2011b). Impacts of climate change in a global hotspot for temperate marine biodiversity and ocean warming. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 400(1–2), 7–16.
- Wernberg, T., Thomsen, M. S., Tuya, F., & Kendrick, G. A. (2011c). Biogenic habitat structure of seaweeds change along a latitudinal gradient in ocean temperature. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 400(1–2), 264–271.
- Wernberg, T., Smale, D. A., Tuya, F., Thomsen, M. S., Langlois, T. J., De Bettignies, T., Rousseaux, C. S. (2013). An extreme climatic event alters marine ecosystem structure in a global biodiversity hotspot. *Nature Climate Change*, 3(1), 78–82.
- Wernberg, T., Arenas, F., Olabarria, C., Thomsen, M. S., & Mohring, M. (2016a). Threats to ecosystem engineering macrophytes: climate change. *Marine Macrophytes as Foundation Species (Ed Ólafsson E); Science Publisher/CRC Press, Boca Raton, USA. P*, 201–225.
- Wernberg, T., Bennett, S., Babcock, R. C., De Bettignies, T., Cure, K., Depczynski, M., Hovey, R. K. (2016b). Climate-driven regime shift of a temperate marine ecosystem. *Science*, 353(6295), 169–172.
- Whitfield, A. K., James, N. C., Lamberth, S. J., Adams, J. B., Perissinotto, R., Rajkaran, A., & Bornman, T. G. (2016). The role of pioneers as indicators of biogeographic range expansion caused by global change in southern African coastal waters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 172, 138–153.
- Williams, K. J., Ford, A., Rosauer, D. F., De Silva, N., Mittermeier, R., Bruce, C., ... Margules, C. (2011). Forests of East Australia: the 35th biodiversity hotspot. In *Biodiversity hotspots* (pp. 295–310). Springer.
- Zarco-Perello, S., Wernberg, T., Langlois, T. J., & Vanderklift, M. A. (2017). Tropicalization strengthens consumer pressure on habitat-forming seaweeds. *Scientific Reports*, 7(1), 1–8.