

Cambios espacio-temporales en las comunidades de macroalgas del sublitoral rocoso de las islas Canarias

Spatio-temporal changes in the macroalgal communities
of the rocky sublittoral of the Canary Islands

Iñigo Gaminde Echevarría

TRABAJO FIN DE MÁSTER
Máster en Biología Marina: Biodiversidad y Conservación
Universidad de La Laguna
Julio 2021

Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal

Marta Sansón Acedo y **Carlos Sangil Hernández**, Profesores del Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal de la ULL

HACEN CONSTAR:

Que la memoria presentada por el Graduado en Biología **Iñigo Gaminde Echevarria**, titulada *Cambios espacio-temporales en las comunidades de macroalgas del sublitoral rocoso de las islas Canarias*, 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 2020-2021.

Y para que conste a los efectos oportunos, firmamos el presente, a 30 de junio de 2021.



Fdo. Dra. Marta Sansón Acedo



Fdo. Dr. Carlos Sangil Hernández

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
1. INTRODUCCIÓN	3
2. MATERIAL Y MÉTODOS	7
2.1. Área de estudio	7
2.2. Muestras de macroalgas de fondos rocosos	7
2.3. Obtención de los datos de distribución geográfica	10
2.4. Cálculo del rango potencial de temperaturas	11
2.5. Creación de la matriz de datos	12
2.6. Análisis de datos	12
3. RESULTADOS	14
4. DISCUSIÓN.....	22
5. CONCLUSIONES.....	26
6. CONCLUSIONS.....	27
7. AGRADECIMIENTOS	28
8. REFERENCIAS	28

RESUMEN

Las macroalgas son los principales productores primarios de las comunidades bentónicas, especialmente en los fondos sublitorales rocosos. Sus ciclos biológicos están íntimamente ligados a la temperatura, y según sus tolerancias térmicas se distribuyen a lo largo del planeta en las diferentes ecorregiones. Debido al calentamiento global, las isotermas se están desplazando, por lo que las macroalgas están mostrando cambios en su distribución y abundancia, como la regresión, meridionalización y tropicalización de sus poblaciones. En Canarias existe un gradiente de temperatura desde las islas occidentales hasta las orientales, observándose claras diferencias en los grupos biogeográficos de macroalgas dominantes. El Hierro muestra una mayor cobertura de macroalgas de afinidad tropical, mientras que en Lanzarote dominan macroalgas templado-cálidas. Entre 2005 y 2020, se ha detectado un aumento significativo de cobertura de macroalgas templado-cálidas con ejemplos de meridionalización, mientras que la abundancia de macroalgas tropicales ha disminuido, aunque no de manera significativa. La cobertura total de macroalgas en El Hierro no ha variado significativamente de 2005 a 2020, mientras que en Lanzarote ha aumentado considerablemente. En 2005, las macroalgas que más contribuyeron a las diferencias entre islas fueron *Lobophora* spp. y *Canistrocarpus cervicornis*, mientras que en 2020 fueron principalmente *Lobophora* spp., *Lophocladia trichoclados* y *Lyngbya* cf. *majuscula*. En El Hierro no se observaron diferencias significativas en la abundancia de las especies entre los dos periodos estudiados, pero en Lanzarote las macroalgas que mejor explican estas diferencias son *Lophocladia trichoclados*, *Ericaria selaginoides*, *Lobophora* spp. y *Padina pavonica*. Estos resultados ponen en evidencia la importancia de continuar estudiando las macroalgas como excelentes bioindicadores de los cambios ambientales que se están produciendo en las comunidades sublitorales de fondos rocosos en el archipiélago.

Palabras clave: calentamiento global, distribución, grupos biogeográficos, islas Canarias, macroalgas.

ABSTRACT

Macroalgae are the main primary producers of benthic communities, especially in rocky sublittoral bottoms. Their biological cycles are closely linked to temperature, and according to their thermal tolerances they are distributed throughout the planet in the different ecoregions. Due to global warming, the isotherms are moving, so that the macroalgae are showing changes in their distribution and abundance, such as the regression, meridionalization and tropicalization of their populations. In the Canary Islands there is a temperature gradient from the western to the eastern islands, which is reflected in clear differences in the biogeographic groups of dominant macroalgae. El Hierro shows a greater coverage of macroalgae with tropical affinity, while in Lanzarote warm-temperate macroalgae dominate. Between 2005 and 2020, a significant increase in warm-temperate macroalgae cover has been detected with examples of meridionalization, while the abundance of tropical macroalgae has decreased although not significantly. The total macroalgae coverage in El Hierro has not changed significantly from 2005 to 2020, while in Lanzarote it has increased considerably. In 2005, the macroalgae that most contributed to the differences between islands were *Lobophora* spp. and *Canistrocarpus cervicornis*, while in 2020 they were mainly *Lobophora* spp., *Lophocladia trichoclados* and *Lyngbya cf. majuscula*. In El Hierro no significant differences were observed in the abundance of the species between the two periods studied, but in Lanzarote the macroalgae that best explain these differences are *Lophocladia trichoclados*, *Ericaria selaginoides*, *Lobophora* spp. and *Padina pavonica*. These results highlight the importance of continuing to study macroalgae as excellent bioindicators of the environmental changes that are taking place in the sublittoral communities of rocky bottoms in the archipelago.

Keywords: biogeographical groups, Canary Islands, distribution, global warming, macroalgae.

1. INTRODUCCIÓN

Las macroalgas son los principales productores primarios de las comunidades bentónicas, especialmente en los fondos sublitorales rocosos. Actúan como especies formadoras de hábitat y/o especies ingenieras de los ecosistemas, desempeñando un papel clave ecológicamente (Jones *et al.*, 1994; Steneck *et al.*, 2002; Harley *et al.*, 2012). Las macroalgas ofrecen importantes servicios ecosistémicos, como servir de sustrato y refugio para otras especies de flora y fauna marinas, mantener la biodiversidad, actuar de lugares de cría para múltiples organismos, secuestrar CO₂, constituir provisión de materias primas y alimento, proteger el litoral frente a la erosión costera, entre otros (Martínez *et al.*, 2015). Debido a este interesante papel, los cambios y pérdidas de las comunidades dominadas por macroalgas en las últimas décadas son preocupantes, significando una grave amenaza para la biodiversidad global (Cole *et al.*, 2018).

El estado de conservación de las comunidades dominadas por macroalgas puede caracterizarse por una variedad de parámetros, entre los que se incluyen la composición de especies, diversidad, extensión en profundidad, productividad, áreas de distribución y abundancias, entre otros (Marbà *et al.*, 2013; Krause-Jensen *et al.*, 2020). Actualmente uno de los principales impactos que sufre esta biodiversidad marina está relacionada con el incremento de la temperatura, que modifica tanto la abundancia como la distribución de las especies (Harley *et al.*, 2006; Poloczanska *et al.*, 2013; Gorman *et al.*, 2020). Como en especial las macroalgas constituyen organismos extremadamente sensibles a cambios oceanográficos (Sangil *et al.*, 2012), los cambios de temperatura del agua del mar se convierten en un importante factor de estrés. Cualquier factor ambiental puede volverse estresante para las especies si toma valores que exceden sus valores de tolerancia, fuera de los cuales no puede sobrevivir. Estos factores no son estables en el espacio o el tiempo, lo que requiere frecuentes ajustes metabólicos y/o genéticos para aclimatarse o adaptarse a las nuevas condiciones (Hurd *et al.*, 2014).

Según la tolerancia a la temperatura, las macroalgas pueden clasificarse en estenotermas (especies que crecen en un rango estrecho de temperatura) o euritermas (especies que crecen en un rango amplio de temperatura). Así, las macroalgas serán estenotermas o euritermas según el régimen de temperaturas que puedan soportar. Principalmente, el crecimiento vegetativo y la reproducción estarán condicionadas por los valores extremos de este parámetro (Hoek, 1982; Breeman, 1988; Eggert, 2012). A nivel local, se pueden encontrar especies euritermas y estenotermas siempre que las temperaturas estén dentro de sus límites letales. La mayoría de las macroalgas tienen la

capacidad de aclimatar el crecimiento y la fotosíntesis en respuesta a los cambios de temperatura que se dan diaria o estacionalmente, y de esta manera ser capaces de maximizar el rendimiento en un amplio rango de temperaturas. Este potencial varía entre las especies, y se espera que sea mayor en especies euritermas que en estenotermas (Eggert, 2012).

Las algas nativas con una amplia distribución geográfica muestran, en general, una capacidad mayor para aclimatarse que otras de distribución más restringida o propias de hábitats más estables. De hecho, existen evidencias de macroalgas de regiones templadas que consiguen una aclimatación de la fotosíntesis, mientras que este potencial es más limitado en especies de regiones tropicales y antárticas (Eggert, 2012).

Estos organismos pueden responder de diferentes maneras a los cambios de temperatura y en todas ellas tendrán como resultado cambios en la distribución y diversidad según Bartsch *et al.* (2012). A corto plazo, estas pueden aclimatarse a las nuevas temperaturas; a medio largo plazo, también pueden adaptarse a estas temperaturas, o ir poco a poco migrando hacia nuevos nichos; sin embargo, las especies que no tienen la posibilidad o capacidad de aclimatarse, adaptarse o dispersarse, pueden, o bien quedar refugiados en lugares aislados, o bien extinguirse directamente (Bartsch *et al.*, 2012).

El estrés por calor y frío, debido a condiciones adversas, incluyendo la congelación, no permiten la aclimatación fenotípica a estas temperaturas subóptimas, causando daños en las algas. En estas situaciones de estrés por temperaturas extremas, la escala de tiempo o el tiempo de exposición, es muy importante para la supervivencia. Esto es, las algas pueden hacer frente a temperaturas estresantes, en una escala de horas, y después, recuperarse tras estar en condiciones óptimas (Eggert, 2012). Sin embargo, en escalas de tiempo mayores, como el de días o semanas incluso, o en condiciones cada vez más estresantes, las células de las algas comienzan a experimentar un deterioro cada vez mayor, hasta alcanzarse las temperaturas mínima y máxima para la supervivencia, llegando a sufrir así un daño irreparable como es la muerte celular (Eggert, 2012).

La temperatura influye profundamente en el ciclo ecológico (supervivencia, reclutamiento, crecimiento y reproducción) de las algas marinas (Breeman, 1988; Jueterbock *et al.*, 2013). Muchos estudios han investigado los efectos de la temperatura sobre la fotosíntesis, respiración y el crecimiento en condiciones uniformes (Harrison & Lobban, 1994).

Eggert (2012) mostró el efecto que la temperatura tiene sobre los rangos de crecimiento y fotosíntesis en las macroalgas (ver Fig. 1). En general, el crecimiento va aumentando hasta llegar a un valor máximo bajo una temperatura óptima, y después, cae rápidamente al aproximarse al límite máximo de temperatura por arriba, siendo estos extremos los límites de tolerancia de la especie.

Debido a la continuada emisión de gases de efecto invernadero (GEI) de origen antropogénico, el IPCC (Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático) adoptó trayectorias de concentración representativa (RCP) de gases de efecto invernadero. Estas trayectorias son posibles futuros climáticos dependiendo de la cantidad de GEI que se emitan en los próximos años, y describen cuatro trayectorias distintas en el siglo XXI de las emisiones y las concentraciones atmosféricas de gases de efecto invernadero, las emisiones de contaminantes atmosféricos y el uso del suelo (Meyer, 2014). Dichas trayectorias incluyen un escenario de mitigación estricto (RCP2.6), dos escenarios intermedios (RCP4.5 y RCP6.0), y un escenario con un nivel muy alto de emisiones de gases de efecto invernadero (RCP8.5) (Meyer, 2014).

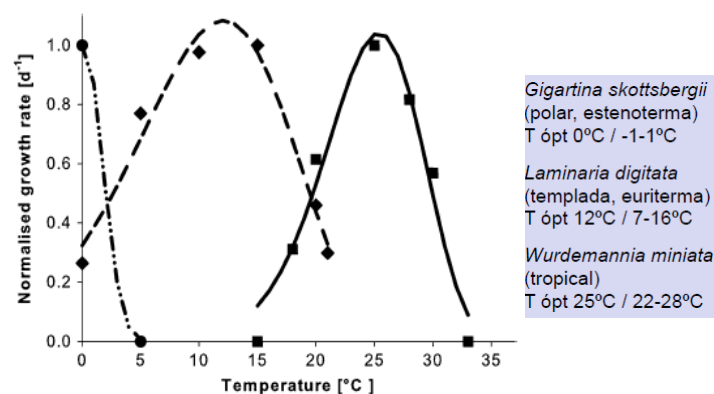


Figura 1. Gráfico en el que se muestra la respuesta de crecimiento de tres especies (polar, templada y tropical respectivamente) respecto a la temperatura. Figura tomada de Eggert (2012).

Al ser la temperatura uno de los factores más importantes en controlar la distribución biogeográfica de las algas, se espera que tome más importancia debido al aumento de GEI, especialmente en las regiones templado-frías y polares (Müller *et al.*, 2009). El Atlántico Norte se ha calentado más rápido que todas las demás cuencas oceánicas y los escenarios de cambio climático predicen que las isotermas de temperatura de la superficie del mar se desplazaran hasta 600km (~5°) hacia el norte para fin de siglo (Jueterbock *et al.*, 2013).

La distribución de las algas marinas, están correlacionadas con las isotermas de la temperatura superficial del mar (TSM) (Lüning, 1990; Jueterbock *et al.*, 2013). Para delimitar y caracterizar regiones biogeográficas, se utilizan las isotermas a largo plazo de la temperatura media superficial de invierno y de verano, esto es, de febrero y agosto respectivamente (Eggert, 2012). De esta manera, estas regiones límite quedan definidas por dos isotermas locales, la isoterma de invierno (febrero) y la isoterma de verano (agosto). En total, desde el punto de vista de la fitogeografía marina se han reconocido siete regiones biogeográficas, la región tropical del Atlántico y del Indo-Pacífico, las regiones frías y templado cálidas de ambos hemisferios, y las dos regiones polares (Bartsch *et al.*, 2012).

Junto con el aumento del CO₂ atmosférico, la temperatura media global de la superficie ha aumentado en ~ 0,8 °C durante el último siglo (Koch, 2013). Este aumento de la TSM ya está provocando cambios en la población de especies de macroalgas tropicales y templadas en varias regiones biogeográficas (Wernberg, 2011; Koch, 2013). Estas subidas, permiten la proliferación y extensión de la temporada de crecimiento de organismos nativos y facilitan el dominio local de especies introducidas de regiones más cálidas, teniendo un efecto adverso sobre especies con afinidades más frías (Sangil *et al.*, 2012).

En Canarias, se han observado de forma directa por vez primera praderas de la especie *Penicillus capitatus* en las islas del Atlántico oriental, y es difícil determinar si se trata de una introducción reciente, porque es posible que se haya pasado por alto en el pasado. No obstante, las extensas praderas encontradas pueden estar relacionadas con los recientes aumentos de la temperatura del agua del mar y la tropicalización de la flora marina de Canarias detectada durante la última década (Sangil *et al.*, 2010). Según Sangil *et al.* (2018) existe una evidencia de correlación entre el aumento de la cobertura de *Halimeda incrassata* en La Palma y el reciente calentamiento de los océanos.

Por otra parte, el estudio a largo plazo de datos de herbario de Riera *et al.* (2015) junto con estudios más recientes, revelan que *Fucus guiryi*, que tiene su distribución más austral en el archipiélago canario, ha disminuido el tamaño (largo y ancho del talo y receptáculos) y ha sufrido una fuerte disminución, o incluso la extinción en la mayoría de los sitios documentados previamente. El aumento de la temperatura media de la superficie del agua del mar coincide consistentemente con la regresión de las poblaciones de *F. guiryi* (Riera *et al.*, 2005).

Sin embargo, a pesar de la reciente atención en la definición de los impactos biológicos del cambio climático y de las evidencias de cambios en la distribución de estos macrófitos (regresión, tropicalización y meridionalización) causadas por el aumento de las temperaturas, realmente no se conocen bien los efectos de este forzamiento sobre los organismos marinos (Corcuera Peris, 2020). Además, al ser las macroalgas, taxonómica y metabólicamente más diversas que las plantas terrestres, muestran variedad de respuestas al cambio climático (Koch *et al.*, 2013; Corcuera Peris, 2020).

Este trabajo fue diseñado con el propósito de conocer la distribución mundial de las macroalgas dominantes en las comunidades sublitorales de fondos rocosos de las islas Canarias a través de una exhaustiva exploración bibliográfica, para así poder establecer los extremos latitudinales de su distribución geográfica en ambos hemisferios. Los objetivos principales han sido (1) obtener los rangos potenciales de temperaturas que son capaces de soportar las diferentes especies de macroalgas, (2) clasificarlas en grupos biogeográficos, y (3) analizar los cambios espaciales y temporales ocurridos en estas comunidades dominadas por macroalgas.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. Área de estudio

Las islas Canarias están situadas en el Atlántico oriental (**Fig. 2**) y constan de ocho islas principales y un grupo de islotes menores localizados entre la latitud 27.68-29.58N y longitud 18.28-14.58W, en el borde este del giro subtropical del océano Noratlántico, cerca del afloramiento (*upwelling*) africano (Machín, 2003; Sangil, 2014). Estas islas emergen de la cuenca oceánica como resultado de sucesivas actividades volcánicas. Distan 90 km de la costa del continente africano, extendiéndose hasta 400 km más hacia el oeste (Sangil, 2014). Esta particular situación geográfica crea un gradiente oceanográfico a lo largo de todo el archipiélago, donde la temperatura superficial del agua varía entre 17-19°C en marzo-abril y 23-25°C en septiembre-octubre, con una diferencia de 2°C aproximadamente entre sus límites este y oeste (**Fig. 2**; Sangil, 2011, 2014).

2.2. Muestras de macroalgas de fondos rocosos

Los datos de macroalgas utilizados en este estudio provienen de numerosos muestreos realizados por miembros del grupo de investigación Botánica Marina de la Universidad de La Laguna (BOTMAR-ULL) a lo largo del perímetro insular, seleccionando aquellos

de las islas de El Hierro y Lanzarote, con el propósito de abarcar los dos extremos geográficos del archipiélago. Este estudio se ha basado en datos obtenidos en dos años, 2005 vs 2020, con el objetivo de estimar los cambios ocurridos en las comunidades dominadas por macroalgas a largo plazo (15 años; Proyecto de investigación: Seguimiento de Especies y Hábitats Indicadores de Cambio Climático a Largo Plazo en el Archipiélago Canario) .

Los muestreos se han realizado en el sublitoral mediante buceo autónomo, en los fondos rocosos de 9 localidades en El Hierro y 8 localidades en Lanzarote y Archipiélago Chinijo, durante los meses más cálidos (septiembre-octubre). En cada una de las localidades se tomaron al azar un total de 30 fotocuadrantes (25 x 25 cm, subdivididos en 5 x 5 cm) (**Fig. 3**), repartidos equitativamente en 5 niveles de profundidad (0-5 m, 5-10 m, 10-15 m, 15-20 m, 20-25 m), es decir 6 fotocuadrantes por nivel (Sangil *et al.*, 2014). Cuando la orografía no permitió alcanzar los niveles más profundos, las muestras fueron repartidas entre niveles superiores. Los cuadrantes se colocaron a una distancia mínima de 10 m, evitando los sustratos rocosos muy influenciados por la arena (>20%), así como las paredes y pendientes elevadas donde la superficie rocosa no está bien iluminada. Las macroalgas dominantes fueron identificadas y anotadas *in situ* utilizando el método de escaneo visual que incluye los diferentes estratos ocupados por las especies (dosel, sotobosque, epífitas) (Murray, 2001). Cuando fue necesario, se recolectaron muestras para su posterior identificación en el laboratorio, p. ej. algunas especies cespitosas u otras con dificultad para ser identificadas mediante fotografías. Coralinales costrosas y cianofíceas fueron solo identificadas a nivel de grupo. Los fotocuadrantes fueron analizados *a posteriori* para la identificación de las especies y la estima de sus coberturas.

2.3. Obtención de los datos de distribución geográfica

La distribución geográfica de las diferentes especies de macroalgas seleccionadas se obtuvo a partir de la información disponible en la base de datos global de algas AlgaeBase (<https://www.algaebase.org/>; Guiry & Guiry, 2021). Esta base de datos recoge, además de información de índole taxonómica y nomenclatural, la distribución detallada apoyada con fuentes bibliográficas de la mayoría de las especies de algas a nivel mundial (**Fig. 4**). La información *online* se actualiza constantemente en base a los resultados de las numerosas publicaciones anuales, de tal forma que los datos consultados representan el estado actual de conocimiento de las especies. En algunos casos, los datos disponibles

son provisionales ya que necesitan aún ser confirmados combinando estudios morfológicos y moleculares.

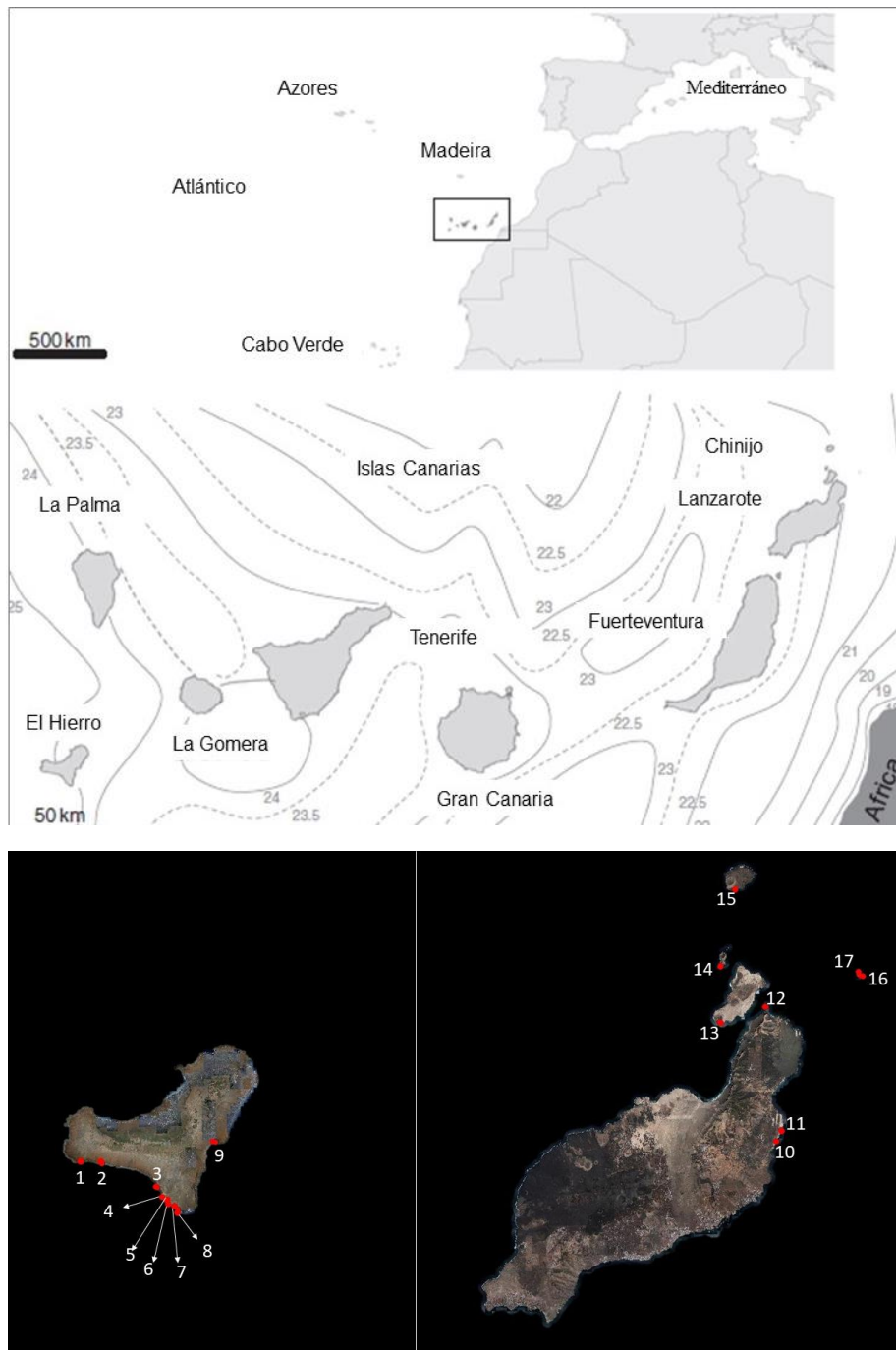


Figura 2. Localización del área de estudio en el Atlántico nororiental. Fuente: Sangil *et al.* (2014) y las localidades de estudio en El Hierro: 1 Orchilla; 2 Punta de los Mozos; 3 Tacorón; 4 Las Lapillas; 5 Las Cañas; 6 Roque Chico; 7 Punta del Fraile; 8 La Herradura; 9 Bonanza; Lanzarote: 10 Los Cocoteros; 11 Mala; 12 Punta Fariones; 13 Montaña Amarilla; 14 Montaña Clara; 15 Aleganza; 16 Roque Este Sur; 17 Roque Este Norte (Elaboración propia QGIS).

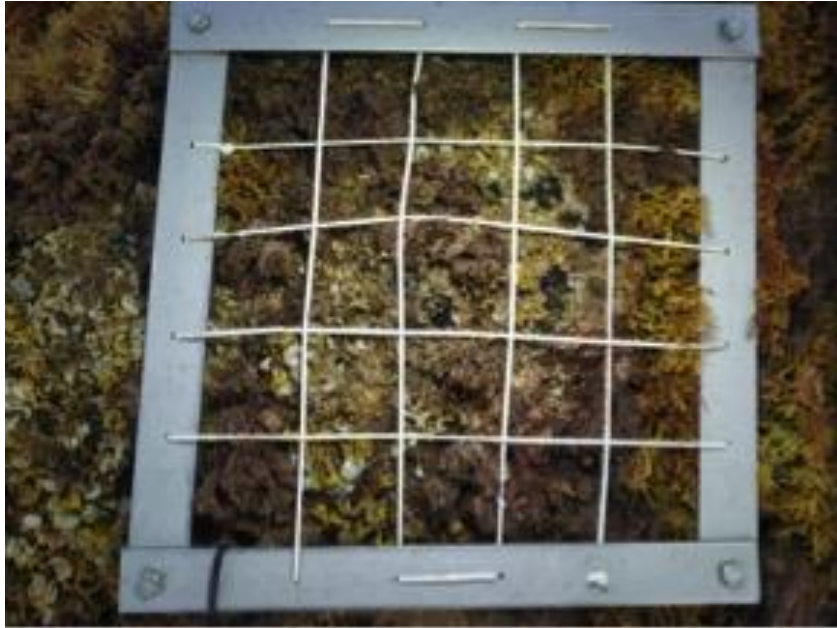


Figura 3. Detalle de un fotocadrante obtenido en los muestreos realizados en 2020.

2.3. Obtención de los datos de distribución geográfica

La distribución geográfica de las diferentes especies de macroalgas seleccionadas se obtuvo a partir de la información disponible en la base de datos global de algas AlgaeBase (<https://www.algaebase.org/>; Guiry & Guiry, 2021). Esta base de datos recoge, además de información de índole taxonómica y nomenclatural, la distribución detallada apoyada con fuentes bibliográficas de la mayoría de las especies de algas a nivel mundial (**Fig. 3**). La información *online* se actualiza constantemente en base a los resultados de las numerosas publicaciones anuales, de tal forma que los datos consultados representan el estado actual de conocimiento de las especies. En algunos casos, los datos disponibles son provisionales ya que necesitan aún ser confirmados combinando estudios morfológicos y moleculares.

Para cada especie, se extrajo la distribución mundial en ambos hemisferios, que en la mayoría de las referencias se corresponde con áreas de distribución amplias, raramente con localidades. Cuando fue posible se precisaron las localidades dentro de los países a partir de las referencias bibliográficas. En caso contrario, se tomó como criterio, utilizar las latitudes máximas y mínimas y realizar la media entre el límite máximo y mínimo que abarca ese país, lugar o región, como su límite de distribución. Las localidades documentadas en la base de datos fueron clasificadas según su latitud tanto en el hemisferio norte. Finalmente, para cada especie se obtuvo su límite norte y sur de distribución en ambos hemisferios y en todas las regiones estudiadas.

The screenshot shows the AlgaeBase website interface. At the top, there are navigation links: 'content', 'about', 'team', 'notulae', 'algarum', 'links', 'contact', and 'search'. Below this, a header indicates '161,869 species and infraspecific names are in the database, 22,763 images, 63,720 bibliographic items, 473,751 distributional records.' The main heading is 'Lophocladia trichoclados (C.Agardh) F.Schmitz 1893'. The page is divided into several sections: 'Publication details' (citing Schmitz, F. (1893), Die Gattung Lophothalia J. Ag. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft 11: 212-232), 'Type species' (Lophocladia sp.), 'Status of name' (This name is of an entity that is currently accepted taxonomically), 'Basionym' (Griffithsia trichoclados C.Agardh), 'Type information' (Type locality: West Indies (Silva & al. 1996: 525)), 'Homotypic Synonym(s)' (Griffithsia trichoclados C.Agardh 1828), and 'Heterotypic Synonym(s)' (Dasys lophoclados Montagne 1842). A 'Classification' section lists the taxonomic hierarchy from Kingdom Plantae down to Genus Lophocladia. A 'Detailed distribution with sources' section provides a list of geographic locations and the authors who first recorded the species in each location, including the Atlantic Islands, Europe (Corsica), North America (Florida, Mexico), Caribbean Islands (Bahamas, Barbados), and South America (Brazil, Colombia, Venezuela). It also mentions 'Western Atlantic: Trop. & Subtrop. W. Atlantic (Wynne 2017)' and 'Africa: Equatorial Guinea (John & al. 2004), Ghana (Lawson & John 1987, John, Lawson & Ameka, 2003, John & al. 2004, Smith, Smith & Nii Yernoh Annang 2015), São Tomé & Príncipe (John, Lawson & Ameka, 2003, John & al. 2004), Sierra Leone (John, Lawson & Ameka, 2003, John & al. 2004)'.

Figura 3. Visualización de parte de la información disponible en la base de datos mundial *Algaebase*, de donde se han extraído los datos sobre la distribución geográfica de las especies de macroalgas estudiadas. Se muestran datos sobre *Lophocladia trichoclados*, una de las macroalgas dominantes en las comunidades sublitorales de las islas Canarias. Fuente: Guiry & Guiry (2021).

Se utilizó la herramienta *GoogleEarth* para buscar y confirmar las coordenadas (en grados, minutos y segundos) de los límites latitudinales máximo y mínimo de cada macroalga en ambos hemisferios. La información obtenida se encuentra registrada en una base de datos en formato *excel*, que contiene los siguientes datos: especie, localidad situada más al norte en el hemisferio Norte, localidad situada más al sur en el hemisferio Norte, localidad más al norte en el hemisferio Sur, localidad más al sur en el hemisferio Sur, y las respectivas coordenadas.

2.4. Cálculo del rango potencial de temperaturas

Para la obtención de los datos de temperatura mínima superficial del agua de mar correspondientes a todos los rangos de distribución de las especies, se ha utilizado la plataforma *Bio-Oracle* (<https://www.bio-oracle.org/index.php>). *Bio-Oracle* es un conjunto de rásteres SIG (sistema de información geográfica) que proporcionan datos geofísicos, bióticos y ambientales de los ámbitos marinos superficiales y bentónicos. La vinculación de los datos de biodiversidad con el entorno físico y biótico ofrece un marco para formular hipótesis sobre los procesos ecológicos que rigen los patrones espaciales y temporales en la biodiversidad, que pueden ser útiles para la gestión y conservación de los ecosistemas marinos.

2.5. Creación de la matriz de datos

Toda la información obtenida se encuentra registrada en una base de datos en formato *excel* (.xlsx), que contiene los siguientes parámetros: especie, localidad situada más al norte en el hemisferio Norte, localidad situada más al sur en el hemisferio Norte, las coordenadas geográficas respectivas, y las temperaturas mínimas para cada macroalga en sus límites de distribución.

2.6. Análisis de datos

Con los datos del hemisferio Norte, se realizó la media entre las temperaturas mínimas (en el límite de distribución más al norte y más al sur) de cada especie de macroalga. De esta forma, se ordenaron las especies por temperatura y se clasificaron en grupos biogeográficos (**Fig. 5**), teniendo en cuenta las regiones biogeográficas consideradas por Hoek (1975) y Lüning (1990) de acuerdo con las isotermas de invierno (**Tabla 1**).

La distribución geográfica de las especies de macroalgas está estrechamente relacionada con la temperatura del agua del mar. Cada macroalga tiene su rango de temperatura óptimo, con límites máximos y mínimos letales, fuera de los cuales la especie no puede sobrevivir. Por debajo de esos límites, las especies pueden perdurar creciendo vegetativamente y, en general, solo bajo un rango más estrecho de temperaturas se reproducen (Bartsch *et al.*, 2012; Eggert, 2012). Por ello, las macroalgas tendrán mayor éxito en valores medios de su rango de temperatura (**Fig. 5**).

Tabla 1. Delimitación de regiones biogeográficas marinas según las isotermas de invierno. Fuente: adaptado de Lüning (1990).

REGIONES ÁRTICA Y ANTÁRTICA	< 0°C
REGIONES TEMPLADO-FRÍAS	0-10°C
REGIONES TEMPLADO-CÁLIDAS	10-20°C
REGIONES TROPICALES	>20°C

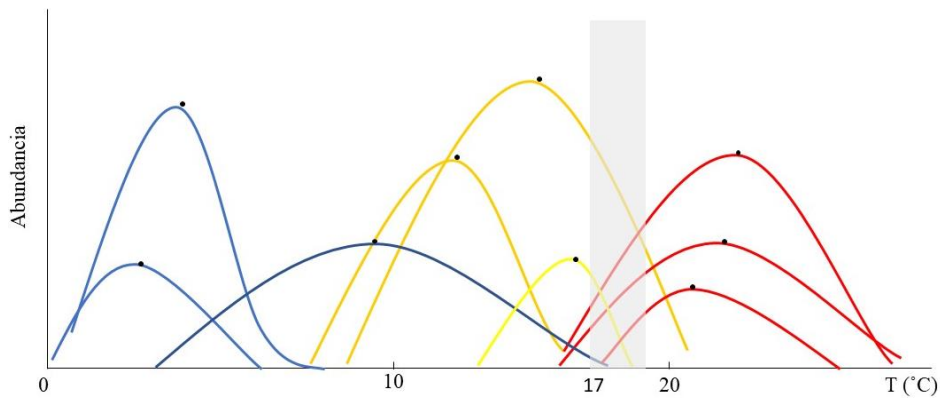


Figura 5. Curvas teóricas de la abundancia de macroalgas en relación a la temperatura en sus rangos de distribución. En diferentes colores se representan los principales grupos biogeográficos (azul=especies templado-frías; amarillo=especies templado-cálidas; rojo=especies tropicales), de acuerdo con las isotermas de invierno que delimitan las regiones biogeográficas (Lüning, 1990). Los puntos negros representan el valor máximo de abundancia de cada especie. Se representan tanto especies estenotermas como euritermas. Como referencia, se indica la temperatura media anual de la superficie del mar en las islas Canarias, donde existen representantes de los tres grupos biogeográficos. Figura de realización propia. Rango de temperatura mínima en el archipiélago (Sombreado).

Para determinar cómo las especies con diferentes afinidades biogeográficas se distribuyen en las islas Canarias el conjunto de especies identificadas y cuantificadas en los datos de campo fueron agrupadas en “grupos biogeográficos” e interpretar como han variado sus coberturas en los últimos 15 años, se realizó un análisis univariante de la varianza por permutaciones (PERMANOVA). El análisis se realizó la matriz de similaridad de distancias euclídeas con 4999 permutaciones y sin transformación de los datos. Este análisis, consistió en un modelo de 4 vías, donde “Grupo Biogeográfico” (2 niveles: Tropicales, Templado-cálidas), “Isla” (2 niveles: Lanzarote, El Hierro) y “Tiempo” (dos niveles: 2005, 2020) fueron tratados como factores fijos, y “Localidad” (17 niveles: ver Fig. 2) fue tratado como factor aleatorio anidado en “Isla x Tiempo”. Se empleó la suma de cuadrados tipo III. Los resultados significativos fueron analizados *a posteriori* utilizando comparaciones por pares, para ver cuáles son las interacciones que se dan entre las variables, y poder explicar cuáles son las diferencias o similitudes a nivel de grupos biogeográficos.

Por otro lado, también se realizó un análisis multivariante de la varianza permutacional (PERMANOVA) del conjunto de las especies para determinar e identificar cambios en el conjunto de las comunidades, y las especies responsables de los mismos. El análisis se realizó con la matriz de similaridad de distancias bray-curtis con 4999

permutaciones y sin transformación de los datos. Este análisis consistió en un modelo de 3 vías, donde “Isla” (dos niveles: El Hierro, Lanzarote) “Tiempo” (dos niveles: 2005, 2020) fueron tratados como factores fijos, y “Localidad” (17 niveles: ver Fig. 2) fue tratado como factor aleatorio anidado en “Isla”. Se empleó la suma de cuadrados tipo III. Los resultados significativos fueron analizados *a posteriori* utilizando comparaciones por pares. Por otro lado, se realizó un análisis SIMPER, para determinar qué especies de macroalgas son las que más contribuyen a las diferencias en las comparaciones por pares de los test *a posteriori*, y un nMDS para visualizar gráficamente estas contribuciones a las diferencias.

3. RESULTADOS

De las aproximadamente 700 especies que constituyen la flora marina de las islas Canarias, 56 especies/taxones (8% de la flora) son las macroalgas dominantes en cobertura identificadas *in situ* en las comunidades sublitorales de sustratos rocosos. De ellas, 27 son Phaeophyceae, 21 Rhodophyta, 7 Chlorophyta y 1 Cyanobacteria. Estas macroalgas pertenecen a dos grupos biogeográficos: especies templado-cálidas y especies tropicales (**Tabla 2**). En el grupo biogeográfico templado-cálido se agrupan 41 taxones (20 Phaeophyceae, 15 Rhodophyta y 5 Chlorophyta), mientras que el grupo tropical incluye 15 taxones (7 Phaeophyceae, 6 Rhodophyta, 2 Chlorophyta y 1 Cyanobacteria). Aunque la flora marina de las islas presenta especies de afinidades templado-frías, este grupo biogeográfico no está representado entre las macroalgas más abundantes.

Los resultados obtenidos del PERMANOVA para el análisis de grupos biogeográficos muestran diferencias significativas en las interacciones “Grupo x Isla”, “Grupo x Tiempo”, “Isla x Tiempo” y en la interacción “Grupo x Localidad (Isla x Tiempo)” (**Tabla 3A**). Con respecto a la interacción “Grupo x Isla” se observa que, tanto El Hierro como Lanzarote, muestran diferencias significativas entre las coberturas de ambos grupos biogeográficos. Además, tanto las macroalgas tropicales como las templado-cálidas muestran diferencias significativas entre ambas islas (**Tabla 3B**). En relación a la interacción “Grupo x Tiempo” se observa que, tanto 2005 como 2020, muestran diferencias significativas entre las coberturas de ambos grupos biogeográficos. También se observa que las macroalgas templado-cálidas muestran diferencias significativas entre los dos años, pero no las macroalgas tropicales (**Tabla 3B**). El análisis por pares de la interacción “Isla x Tiempo” muestra que en 2020 no hay diferencias

Tabla 2. Especies de macroalgas dominantes en cobertura identificadas *in situ* en las comunidades sublitorales de sustratos rocosos de las islas Canarias (El Hierro y Lanzarote). Autorías de las especies según Guiry & Guiry (2021).

GRUPOS BIOGEOGRÁFICOS	ESPECIES/TAXONES	
TEMPLADO-CÁLIDO	<i>Amphiroa fragilissima</i> <i>Anadyomene stellata</i> <i>Asparagopsis taxiformis</i> <i>Caulerpa webbiana</i> <i>Ceratodictyon intricatum</i> <i>Chondria</i> sp. <i>Cladophora liebethuthii</i> <i>Colpomenia sinuosa</i> <i>Cottoniella filamentosa</i> <i>Cystoseira compressa</i> <i>Cystoseira foeniculacea</i> <i>Dasya baillouviana</i> <i>Dictyota cyanoloma</i> <i>Dictyota cymatophyla</i> <i>Dictyota dichotoma</i> <i>Dictyota implexa</i> <i>Dictyota spiralis</i> <i>Ericaria selaginoides</i> <i>Gongolaria abies-marina</i> <i>Halopteris filicina</i>	<i>Halopteris scoparia</i> <i>Hydroclathrus clathratus</i> <i>Hypnea spinella</i> <i>Jania adhaerens</i> <i>Liagora distenta</i> <i>Liagora</i> sp. <i>Liagora tetrasporifera</i> <i>Lithothamnion corallioides</i> <i>Lobophora delicata</i> <i>Lophocladia trichoclados</i> <i>Lyngbya</i> cf. <i>majuscula</i> <i>Padina pavonica</i> <i>Pseudochlorodesmis furcellata</i> <i>Pseudolithoderma adriaticum</i> <i>Pseudotetraspora marina</i> <i>Sphacelaria cirrosa</i> <i>Styopodium zonale</i> <i>Taonia atomaria</i> <i>Wrangelia penicillata</i> <i>Zonaria tournefortii</i>
TROPICAL	<i>Botryocladia botryoides</i> <i>Canistrocarpus cervicornis</i> <i>Codium repens</i> <i>Dictyota crenulata</i> <i>Dictyota humifusa</i> <i>Dictyota pfaffii</i> <i>Ernodesmis verticillata</i> <i>Kallymenia</i> sp.	<i>Laurencia</i> sp. <i>Liagora canariensis</i> <i>Lobophora canariensis</i> <i>Lobophora schneideri</i> <i>Melyvonnea canariensis</i> <i>Sargassum</i> spp. <i>Spyridia filamentosa</i>

significativas en la cobertura de las macroalgas entre El Hierro y Lanzarote, mientras que en 2005 sí existían diferencias entre ambas islas. Por último, en El Hierro no existen diferencias significativas en la cobertura de macroalgas entre los dos años estudiados; sin embargo, en Lanzarote existen diferencias entre 2005 y 2020 (**Tabla 3B**).

En la **Tabla 4** y **Fig. 6**, se recogen los porcentajes de cobertura media obtenidos para las interacciones “Grupo x Isla”, “Grupo x Tiempo” y “Isla x Tiempo”. En conjunto, las macroalgas de distribución tropical presentan un mayor porcentaje de cobertura en El Hierro, mientras que las templado-cálidas en Lanzarote. Por isla, en El Hierro, hay más cobertura de especies de afinidad tropical que de templado-cálidas, ocurriendo lo contrario en Lanzarote donde las macroalgas templado-cálidas son más abundantes que las tropicales.

Tabla 3. A. Resultados del análisis PERMANOVA de 4 factores en el que se comparan los grupos biogeográficos de macroalgas, utilizando “Grupo Biogeográfico” (dos niveles: Tropical y Templado-Cálido), “Isla” (dos niveles: El Hierro y Lanzarote) y “Tiempo” (dos niveles: 2020 y 2005) como factores fijos, y “Localidad” (17 niveles) como factor aleatorio anidado en “Isla x Tiempo”. **B.** Resultados del análisis por pares de las interacciones “Grupo x Isla”, “Grupo x Tiempo” e “Isla x Tiempo”.

<i>A) Análisis PERMANOVA</i>				
Fuente	gl	MS	Pseudo-F	P(perm)
Grupo	1	36166	5,7458	0,0252
Isla	1	1,18E+05	28,019	0,0002
Tiempo	1	57275	13,566	0,0006
Grupo x Isla	1	2,99E+05	47,468	0,0002
Grupo x Tiempo	1	2,00E+05	31,818	0,0002
Isla x Tiempo	1	71916	17,034	0,0006
Localidad (Isla x Tiempo)	30	4795,8	13,548	0,0002
Grupo x Isla x Tiempo	1	19997	3,1771	0,0896
Grupo x Localidad (Isla x Tiempo)	30	7175,6	20,27	0,0002
Residual	1524	353,99		
Total	1591			

<i>B) Análisis por PARES</i>		
Términos 'Grupo x Isla'	t	P(per)
Por pares de niveles de factor 'Grupo'		
El Hierro: Templado-cálido vs Tropical	6,3289	0,0002
Lanzarote: Templado-cálido vs Tropical	3,4043	0,0072
Por pares de niveles de factor 'Isla'		
Templado-cálido: El Hierro vs Lanzarote	2,476	0,0138
Tropical: El Hierro vs Lanzarote	7,438	0,0002
Términos 'Grupo x Tiempo'	t	P(per)
Por pares de niveles de factor 'Grupo'		
2020: Templado-cálido vs Tropical	2,4186	0,0316
2005: Templado-cálido vs Tropical	5,275	0,0004
Por pares de niveles de factor 'Tiempo'		
Templado-cálido: 2020 vs 2005	8,3921	0,0002
Tropical: 2020 vs 2005	1,7389	0,0982
Términos 'Isla x Tiempo'	t	P(per)
Por pares de niveles de factor 'Isla'		
2020: El Hierro vs Lanzarote	1,0573	0,3038
2005: El Hierro vs Lanzarote	5,158	0,001
Por pares de niveles de factor 'Tiempo'		
El Hierro: 2020 vs 2005	0,30288	0,765
Lanzarote: 2020 vs 2005	5,9147	0,0006

Por otra parte, las macroalgas tropicales eran ligeramente más abundantes en 2005 en las comunidades sublitorales estudiadas que en la actualidad. Sin embargo, las especies/taxones templado-cálidos han aumentado considerablemente su porcentaje de cobertura en estas comunidades. En 2005, la cobertura de las macroalgas tropicales era más de 8 veces superior a la de las templado-cálidas, mientras que en 2020 las templado-

cálidas superan en cobertura a las tropicales. Por último, la cobertura media del conjunto de macroalgas presente en las comunidades sublitorales de El Hierro se ha mantenido en el tiempo, mientras que en Lanzarote la cobertura de macroalgas se ha incrementado notablemente en 2020. En 2005, el porcentaje de cobertura de macroalgas en El Hierro era más de 6 veces superior que en Lanzarote, mientras que en 2020 el porcentaje es similar en ambas islas (**Tabla 4, Fig. 6**).

Como se observa en la **Fig. 7**, la proporción relativa del grupo biogeográfico tropicales disminuye para ambas islas entre 2005 y 2020, aumentando por el contrario la proporción relativa de las macroalgas templado-cálidas para ambas islas. En El Hierro, disminuyen desde 94,85% a 55,34% en 2020, y en Lanzarote desde 42,44% a 23,91%.

Tabla 4. Porcentajes de cobertura media (\pm desviación típica) para las interacciones entre cada par de factores analizados: grupo biogeográfico, isla y tiempo.

A) Grupo vs Isla	Cobertura media (%)		Desviación típica	
	<i>El Hierro</i>	<i>Lanzarote</i>	<i>El Hierro</i>	<i>Lanzarote</i>
Tropical	54,72	12,45	$\pm 36,53$	$\pm 17,62$
Templado-Cálido	22,84	36,04	$\pm 22,06$	$\pm 36,53$
B) Grupo vs Tiempo	<i>2005</i>	<i>2020</i>	<i>2005</i>	<i>2020</i>
Tropical	44,71	30,11	$\pm 45,02$	$\pm 28,77$
Templado-Cálido	5,34	42,48	$\pm 10,35$	$\pm 26,13$
C) Isla vs Tiempo	<i>2005</i>	<i>2020</i>	<i>2005</i>	<i>2020</i>
El Hierro	39,81	38,17	$\pm 44,12$	$\pm 26,37$
Lanzarote	6,02	34,17	$\pm 13,39$	$\pm 29,94$

Los resultados obtenidos en el PERMANOVA para el conjunto de la comunidad muestran diferencias significativas en la interacción “Isla x Tiempo”, y diferencias para el factor localidad (**Tabla 5A**). En el análisis por pares para los niveles del factor “Isla” de la interacción “Isla x Tiempo” se observa que, tanto El Hierro como Lanzarote, muestran diferencias significativas entre sus comunidades de macroalgas tanto en 2005, como 2020 (**Tabla 5B**). Por otra parte, el análisis por pares para los niveles del factor “Tiempo” de esta misma interacción indica que El Hierro muestra diferencias significativas entre 2005 y 2020, al igual que Lanzarote (**Tabla 5B**).

Los resultados del análisis SIMPER empleados para detectar las especies responsables de las diferencias significativas entre niveles de los factores de la interacción “Isla x Tiempo” (**Tabla 6**) indican que, en 2005, las macroalgas que más contribuyeron a las diferencias entre las comunidades de fondos rocosos de El Hierro y Lanzarote son: *Lobophora* spp. (72,38% de abundancia en El Hierro y 4,88% en Lanzarote) con una contribución de 71.44%; *Canistrocarpus cervicornis* (2,88% en El Hierro y 0% en

Lanzarote) con una contribución de 8,41%; *Ericaria selaginoides* (0% en El Hierro y 4,94% en Lanzarote) con una contribución de 4,23%; *Pseudolithoderma adriaticum* (0% en El Hierro y 2,04% en Lanzarote) con un contribución de 3,67%; y *Pseudotetraspora marina* (1,76% en El Hierro y 0% en Lanzarote) contribuyendo 3,52% a las diferencias entre estas dos islas.

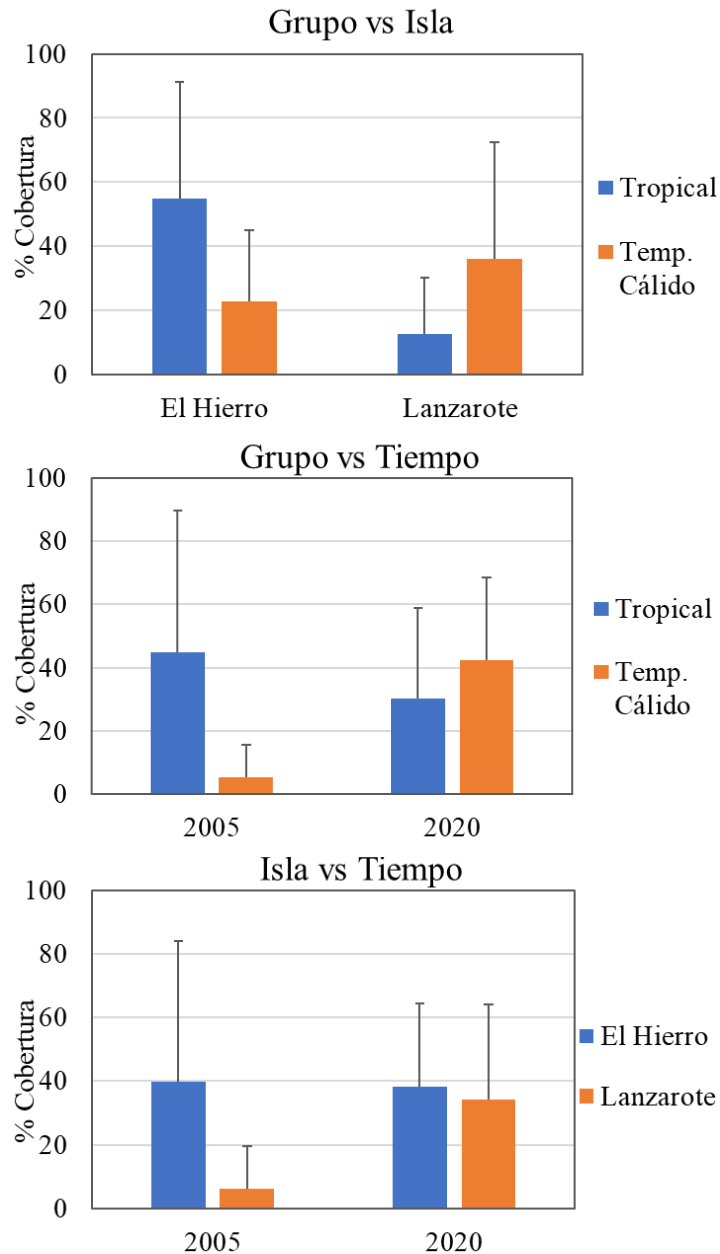


Figura 6. Visualización gráfica de los porcentajes de cobertura media (+ desviación típica) para las interacciones entre cada par de factores analizados: grupo biogeográfico, isla y tiempo.

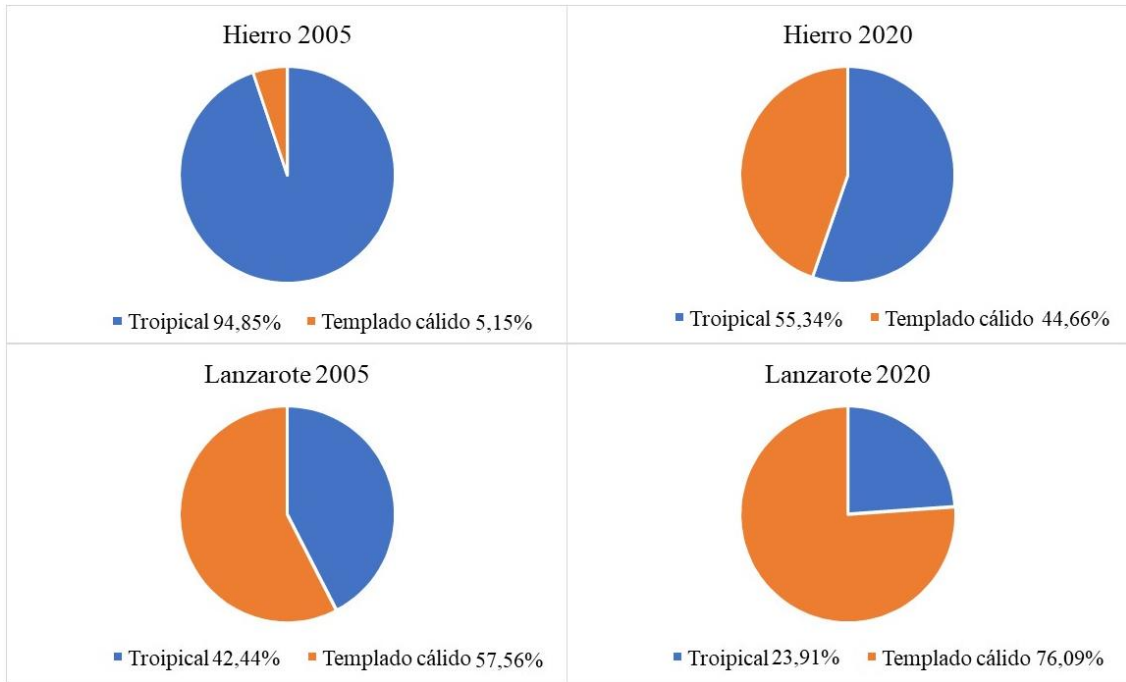


Figura 7. Proporción relativa de las coberturas de los grupos biogeográficos en El Hierro y en Lanzarote en 2005 y 2020.

Table 5. A. Resultados del análisis PERMANOVA de 3 factores en el que se comparan las comunidades de macroalgas, utilizando “Isla” (dos niveles: El Hierro y Lanzarote) y “Tiempo” (dos niveles: 2020 y 2005) como factores fijos, y “Localidad” (17 niveles) como factor aleatorio anidado en “Isla”. **B.** Resultados del análisis por pares de la interacción “Isla x Tiempo”. **C.** Resultados del análisis SIMPER para los factores “Tiempo” e “Isla”, en el que se muestran las especies de macroalgas que más contribuyen a la formación de las distintas comunidades.

A) Análisis PERMANOVA				
Fuente	gl	MS	Pseudo-F	P(perm)
Isla	1	3,83E+05	17,546	0,0002
Tiempo	1	3,16E+05	14,489	0,0002
Isla x Tiempo	1	1,53E+05	6,9966	0,0002
Localidad (Isla x Tiempo)	30	24829	16,123	0,0002
Residual	762	1540		
Total	795			
B) Análisis por pares		t	P(perm)	
Por pares de niveles de factor 'Isla'				
2020: El Hierro vs Lanzarote		2,4173	0,0002	
2005: El Hierro vs Lanzarote		4,0071	0,0004	
Por pares de niveles de factor 'Tiempo'				
El Hierro: 2020 vs 2005		3,4631	0,0006	
Lanzarote: 2020 vs 2005		3,0663	0,0002	

En 2020, sin embargo, las macroalgas que más explican las diferencias entre las comunidades sublitorales de las islas son: *Lobophora* spp., *Lophocladia trichoclados*,

Lyngbya cf. majuscula, *Ericaria selaginoides* y *Canistrocarpus cervicornis*, con una contribución de 27,12%, 18,96%, 10,79%, 8,63% y 8,18%, respectivamente. Para estas macroalgas, la diferencia de abundancia media entre El Hierro y Lanzarote fue de 34,99 vs 7,94; 20,51 vs 13,09; 11,28 vs 3,81; 0 vs 10,72 y 7,19 vs 4,81, respectivamente. Por otro lado, aunque con porcentajes de contribución menores, destacan *Padina pavonica*, *Cystoseira compressa*, *Gongolaria abies-marina* y *Halopteris scoparia*, con una contribución de 7,25%, 3,74%, 3,73% y 3,48%, y una diferencia de abundancia entre El Hierro y Lanzarote de 0,05 vs 8,41; 0,08 vs 4,23; 0 vs 4,96 y 0,01 vs 4,25; respectivamente.

Para El Hierro, las macroalgas que mejor explican las diferencias encontradas entre 2005 y 2020 son: *Lobophora* spp. (72,38% de abundancia en 2005 y 34,99% en 2020) con una contribución de 51,58%; *Lophocladia trichoclados* (0,11% en 2005 y 20,51% en 2020) con una contribución de 21,06%; *Lyngbya cf. majuscula* (0% en 2005 y 11,28% en 2020) con una contribución de 10,75%; y *Ericaria selaginoides* (2,88% en 2005 y 7,19% en 2020) contribuyendo 8,33% a las diferencias entre los dos años.

Por último, para Lanzarote, las macroalgas que mejor explican las diferencias entre 2005 y 2020 son: *Lophocladia trichoclados*, *Ericaria selaginoides*, *Lobophora* spp. y *Padina pavonica*, con una contribución de 18,81%, 15,24%, 12,97% y 10,84% y una diferencia de abundancia media de 0 vs 13,09; 4,94 vs 10,72; 4,88 vs 7,94 y 0 vs 8,41, respectivamente. Por otro lado, con porcentajes de contribución menores también destacan *Canistrocarpus cervicornis*, *Lyngbya cf. majuscula*, *Cystoseira compressa*, *Gongolaria abies-marina*, *Halopteris scoparia* y *Sargassum* spp., con una contribución de 7,81%, 5,71%, 5,51%, 4,93%, 4,86% y 4,50%, y una diferencia de abundancia media de 0 vs 4,81; 0 vs 3,81; 0 vs 4,23; 0,01 vs 4,96; 0 vs 4,25 y 0,26 vs 3,20, respectivamente (**Tabla 6**).

Los resultados del análisis de ordenación nMDS (**Fig. 8**) ayudan a visualizar, por un lado, los resultados del PERMANOVA y, por otro lado, los resultados obtenidos en el SIMPER. Las 10 macroalgas que aparecen como vectores en el gráfico son las que presentaron mayor cobertura en los dos años estudiados. Las macroalgas que mejor explican la varianza en la abundancia entre El Hierro y Lanzarote y entre 2005 y 2020 son *Gongolaria abies-marina*, *Lophocladia trichoclados* y *Lobophora* spp. Por una parte, *Gongolaria abies-marina* es una especie que solo se detectó en Lanzarote y con mayor abundancia en 2020. Por otro lado, *Lophocladia trichoclados* fue más abundante en El Hierro y únicamente se detectó en 2020. Por último, *Lobophora* spp. fue más abundante en el Hierro que en Lanzarote, y en 2005 que en 2020.

Tabla 6. Resultados del análisis SIMPER para los factores “Tiempo” e “Isla” en el que se muestran las especies de algas que más contribuyen a la formación de las distintas comunidades.

	2005			2020		
	Hierro Abundancia Media	Lanzarote Abundancia Media	Contribución Contribución (%)	Hierro Abundancia Media	Lanzarote Abundancia Media	Contribución Contribución (%)
<i>Lobophora</i> spp.	72,38	4,88	71,44	34,99	7,94	27,12
<i>Lophocladia trichoclados</i>				20,51	13,09	18,96
<i>Lyngbya</i> cf. <i>Majuscula</i>				11,28	3,81	10,79
<i>Canistrocarpus cervicornis</i>	2,88	0	8,41	7,19	4,81	8,18
<i>Ericaria selaginoides</i>	0	4,94	4,23	0	10,72	8,63
<i>Padina pavonica</i>				0,05	8,41	7,25
<i>Gongolaria abies-marina</i>				0	4,96	3,73
<i>Cystoseira compressa</i>				0,08	4,23	3,74
<i>Halopteris scoparia</i>				0,01	4,25	3,48
<i>Sargassum</i> spp.						
<i>Pseudolithoderma adriaticum</i>	0	2,04	3,67			
<i>Pseudotetraspora marina</i>	1,76	0	3,52			

	Hierro			Lanzarote		
	2020 Abundancia Media	2005 Abundancia Media	Contribución Contribución (%)	2020 Abundancia Media	2005 Abundancia Media	Contribución Contribución (%)
<i>Lobophora</i> spp.	34,99	72,38	51,58	7,94	4,88	12,97
<i>Lophocladia trichoclados</i>	20,51	0,11	21,06	13,09	0	18,81
<i>Lyngbya</i> cf. <i>Majuscula</i>	11,28	0	10,75	3,81	0	5,71
<i>Canistrocarpus cervicornis</i>	7,19	2,88	8,33	4,81	0	7,81
<i>Ericaria selaginoides</i>				10,72	4,94	15,24
<i>Padina pavonica</i>				8,41	0	10,84
<i>Gongolaria abies-marina</i>				4,96	0,01	4,93
<i>Cystoseira compressa</i>				4,23	0	5,51
<i>Halopteris scoparia</i>				4,25	0	4,86
<i>Sargassum</i> spp.				3,2	0,26	4,5
<i>Pseudolithoderma adriaticum</i>						
<i>Pseudotetraspora marina</i>						

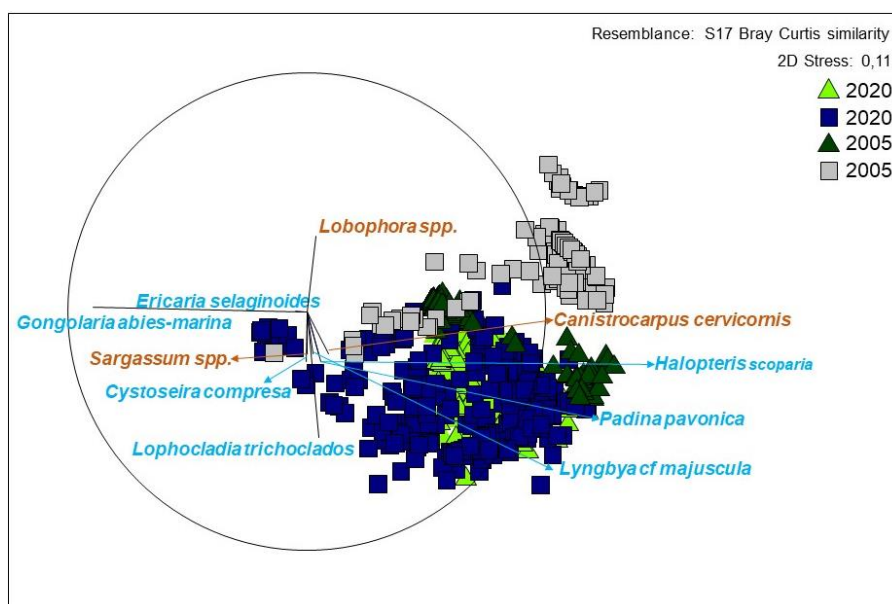


Figura 8. Resultados del análisis de ordenación nMDS (escalamiento multidimensional no métrico) a partir de una matriz de similitud de Bray-Curtis. Los triángulos representan las muestras recolectadas en El Hierro, y los cuadrados las muestras recolectadas en Lanzarote. Las especies en naranja pertenecen al grupo biogeográfico tropical, y las azules al grupo templado-cálido.

4. DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en este estudio muestran que las macroalgas dominantes en las comunidades del sublitoral rocoso de las islas Canarias pertenecen a dos grupos biogeográficos. El grupo templado-cálido agrupa a un mayor número de especies/taxones, mientras que el grupo tropical tiene una menor representación. La dominancia de estos elementos biogeográficos frente al resto (p. ej. especies templado-frías) se debe a la situación geográfica y oceanográfica del archipiélago, situado en el extremo oriental del giro subtropical del Atlántico Norte y cerca del afloramiento (*upwelling*) de las costas africanas próximas (Sangil *et al.*, 2014). Esta localización sitúa a las islas Canarias en una región subtropical, en el límite entre las regiones templado-cálida y tropical del Atlántico nororiental (Hoek, 1982). Esto se refleja en la composición de su flora marina, dominando en el sublitoral rocoso los grupos biogeográficos más cálidos.

Esta particular situación de las islas, que se extienden en el océano desde unos 90 km de la costa africana hasta unos 400 km al oeste, crea un gradiente oceanográfico a lo largo del archipiélago, donde la temperatura superficial del agua del mar varía entre 17-19 °C en marzo-abril y 23-25 °C en septiembre-octubre (Barton *et al.*, 1998), con diferencias de unos 2 °C entre las islas más orientales y occidentales del archipiélago. Debido a esto, los grupos biogeográficos han mostrado una clara correlación con las islas estudiadas, de tal forma que los fondos más cálidos de El Hierro presentan una mayor cobertura de macroalgas tropicales, mientras que los fondos más fríos de Lanzarote muestran una mayor cobertura de macroalgas templado-cálidas. Así, la variación térmica entre las islas permite examinar la transición entre lo que ocurre en regiones templado-cálidas y tropicales a lo largo de este gradiente longitudinal, donde las comunidades dominadas por Fucales son características de las islas más orientales mientras que aquellas dominadas por Dictyotales abundan en las islas más occidentales (Sangil *et al.*, 2011).

Algunos parámetros ambientales y biológicos, como la temperatura o la densidad de herbívoros, parecen ser responsables en gran medida de la variación espacial a lo largo de este gradiente (Sangil *et al.*, 2011). El patrón esperado de distribución de acuerdo con la distancia al afloramiento (a gran escala) solo ha sido documentado en áreas restringidas del archipiélago, en ausencia de la presión de los herbívoros y la degradación del hábitat. Las variaciones espaciales dentro de las islas (escala media) se relacionan principalmente con la exposición al oleaje, mientras que parámetros como el grado de sedimentación es

el responsable de las variaciones locales (a pequeña escala) (Airoldi, 2003; Eriksson & Johansson, 2005; Sangil *et al.*, 2011).

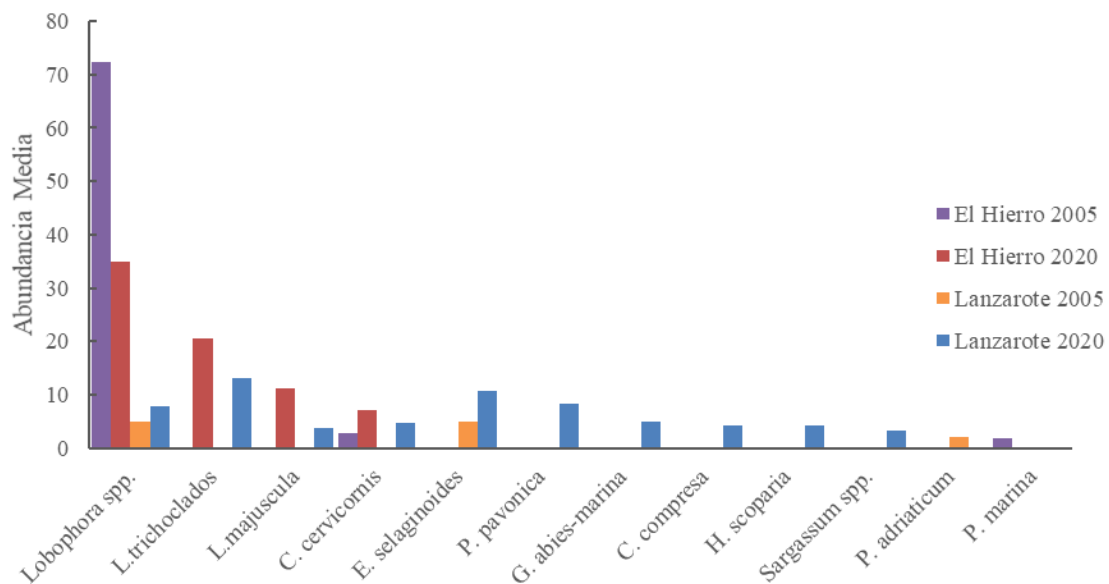
En general, el aumento de la temperatura superficial del agua del mar como consecuencia del cambio climático ha sido considerado como uno de los factores responsables de la llegada de nuevas especies tropicales (tropicalización) o del aumento en la abundancia de especies tropicales autóctonas (meridionalización) en los ecosistemas marinos canarios (Sangil *et al.*, 2012). En este estudio, sin embargo, se ha observado que entre 2005 y 2020 no ha aumentado la cobertura de especies tropicales en las comunidades de macroalgas estudiadas. Por el contrario, esta cobertura ha disminuido, aunque esta disminución no resultó estadísticamente significativa. En relación a las macroalgas templado-cálidas, la cobertura sí aumentó significativamente entre 2005 y 2020. Esto puede ser explicado, entre otros factores, por la disminución de los blanquiales y la recuperación de los fondos dominados por macroalgas erectas debido a la muerte del erizo de lima (**Fig. 10**), *Diadema africanum* (Sangil & Hernández, en prensa). En relación a lo anterior, entre los años 2005 y 2020 se ha producido un gran aumento de la cobertura de macroalgas en Lanzarote, siendo la mayoría de ellas especies/taxones de distribución templado-cálidas, mientras que los valores de cobertura en El Hierro se han mantenido mucho más estables. Al mismo tiempo, ambas islas tienen una cobertura de macroalgas muy similar en el año 2020.

En conclusión, se confirma que existe una distribución espacial de los grupos biogeográficos según su afinidad por la temperatura. Sin embargo, la disminución de la cobertura de las macroalgas tropicales de 2005 a 2020 ha sido inesperada, ya que existen evidencias de un incremento en el número de estas macroalgas debido al calentamiento global (Sangil *et al.*, 2010, 2011, 2012, 2018), aunque no en su abundancia. Este resultado, junto con el aumento de la cobertura de las comunidades dominadas por macroalgas en Lanzarote, pone de relieve que existe algún otro factor aún no valorado que está favoreciendo el aumento en cobertura de las macroalgas de afinidad templado-cálida.

Los análisis *a posteriori* de las comunidades de macroalgas han ayudado a entender qué especies/taxones son las que más contribuyen a las diferencias observadas a lo largo del gradiente longitudinal del archipiélago y a lo largo del tiempo (largo plazo). El taxón más abundante en todo el estudio es *Lobophora* spp. (**Fig. 10**), y también se trata de las macroalgas que más han variado en cobertura en el periodo de 15 años estudiado. En este sentido, su cobertura disminuyó entre 2005 y 2020 casi un 40% en el Hierro,

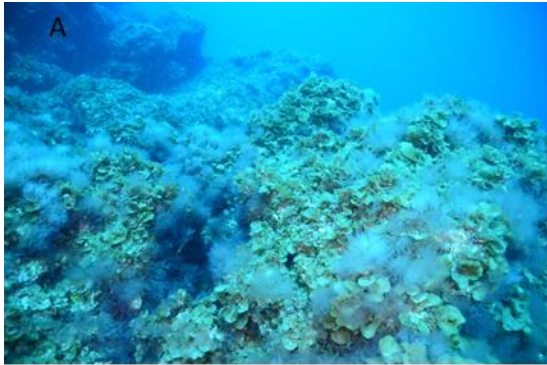
mientras que aumentó solo un 3% en Lanzarote (**Fig. 9**). Este hecho es difícil de explicar, pero ha afectado a las comunidades de *Lobophora* spp. El aumento de las temperaturas superficiales está favoreciendo a otras macroalgas, como *Lyngbya* cf. *majuscula* (cianobacteria de regiones tropicales), que está aumentando sus coberturas. Esta especie forma floraciones o *blooms* muy desarrollados (**Fig. 10**), creciendo sobre cualquier sustrato, causando efectos muy negativos sobre las comunidades naturales debido a que su sobrecrecimiento sofoca a los organismos bentónicos del sublitoral (Martín-García *et al.*, 2014), pudiendo ser la causa de la disminución de *Lobophora* spp. en El Hierro. *Lyngbya majuscula* es una cianobacteria que en los últimos años parece haber aumentado en frecuencia y tamaño de floraciones a nivel mundial, detectándose en ella la producción de diversas sustancias químicas (Osborne *et al.*, 2001), que pueden estar afectando a las comunidades en las que se establece.

Figura 9. Abundancia media de las especies que más contribuyen en las diferencias observadas entre islas (El Hierro y Lanzarote) y entre años (2005 y 2020). Ver nombre completo de las especies en la Tabla 2.



Además, debido al aumento de la SST, *Lobophora* spp. puede estar incrementando su cobertura hacia las islas más orientales con aguas más templado- cálidas y menos tropicales, ya que no solo ha disminuido en El Hierro, sino que ha aumentado en Lanzarote (**Fig. 9**). Esto podría explicarse teniendo en cuenta que las condiciones en los fondos sublitorales comienzan a ser más óptimas hacia oriente para este grupo de algas de afinidad tropical.

Figura 10. Detalles de los fondos sublitorales rocosos estudiados. Arriba, fondos de El Hierro: comunidad de macroalgas dominada por *Lobophora* spp. en 2005 (A), y comunidad dominada por *Lyngbya* cf. *majuscula* en 2020 (B). Abajo, fondos de Lanzarote: blanquizar de *Diadema africanum* en 2005 (C), y comunidad dominada por *Cystoseira* spp (D).



Fondo sublitoral cubierto por *Lobophora* spp. en El Hierro (2005)



Fondo sublitoral cubierto por un crecimiento (Bloom) de *Lyngbya* cf. *majuscula* en El Hierro (2020)



Blanquizar resultado del ramoneo de los erizos *Diadema africanum* en Lanzarote (2005)



Fondo sublitoral cubierto de *Cystoseira* spp. en Lanzarote (2020)

Otras especies que contribuyen a las diferencias entre islas y entre años, con afinidad tropical, son *Canistrocarpus cervicornis* y *Sargassum* spp. que desde 2005 han aumentado su abundancia (**Fig. 9**) en la isla de Lanzarote, la más fría del archipiélago. De nuevo esto pone en evidencia que las algas de afinidad tropical están aumentando sus coberturas en la isla más oriental, debido al incremento de temperatura a lo largo del gradiente longitudinal existente en el archipiélago.

Por otro lado, las especies de templado-cálidas explican también las diferencias entre ambas islas y ambos años. Hay un aumento muy notorio de abundancia y de número de especies templado-cálidas (*Lophocladia trichoclados*, *Lyngbya* cf. *majuscula*, *Ericaria selaginoides*, *Padina pavonica*, *Gongolaria abies-marina*, *Cystoseira compressa* y *Halopteris scoparia*) entre 2005 y 2020 en Lanzarote (**Fig. 9**). De estas

especies, solamente *E. selaginoides* pertenece al grupo de macroalgas dominantes en las comunidades sublitorales de sustrato rocoso en 2005.

Los resultados obtenidos en este trabajo han dado luz sobre la composición de los grupos biogeográficos de macroalgas en las islas Canarias, así como su evolución espacial y temporal a lo largo del gradiente longitudinal de temperaturas que existe entre las islas más occidentales y orientales del archipiélago (Barton *et al.*, 1998). Además, se aportan evidencias sobre las especies más relevantes que permiten explicar las diferencias en los grupos biogeográficos y en el conjunto de las comunidades de macroalgas entre los extremos del archipiélago y entre los dos años estudiados. Sin embargo, los resultados obtenidos se basan únicamente en el papel que juega la temperatura, quedando otras muchas variables sin analizar que pueden estar contribuyendo también a explicar los resultados. Por ejemplo, el aumento general de cobertura de macroalgas en Lanzarote entre 2005 y 2020, causado sobre todo por las especies de afinidad templado-cálida, ha sido completamente inesperado teniendo en cuenta el aumento de temperaturas frente a cualquier otro factor.

5. CONCLUSIONES

1. Existen diferencias entre las comunidades dominadas por macroalgas de El Hierro y Lanzarote, siendo los grupos biogeográficos templado-cálido y tropical los que están representados en estas islas. La diferencia en la temperatura superficial del agua de mar entre El Hierro y Lanzarote, islas situadas respectivamente en el extremo occidental más cálido y oriental más frío del archipiélago, condicionan la distribución de estos grupos en cada isla, existiendo mayor cobertura de macroalgas tropicales en El Hierro y templado-cálidas en Lanzarote.
2. Entre 2005 y 2020, la cobertura de macroalgas tropicales ha disminuido, mientras que la cobertura de macroalgas templado-cálidas ha aumentado.
3. Las 10 especies/taxones de macroalgas más abundantes del estudio, incrementaron su cobertura en 2020 en Lanzarote. En general, estas macroalgas presentan su óptimo de crecimiento a temperaturas ligeramente más cálidas. Sin embargo, el porcentaje de cobertura de *Lobophora* spp. disminuyó notablemente en El Hierro y aumentó en Lanzarote, lo que puede explicarse considerando que en El Hierro se ha superado la temperatura máxima óptima para su crecimiento.
4. La feofíceo *Pseudolithoderma adriaticum* y la clorófita *Pseudotetraspora marina* han mostrado entre 2005 y 2020 una elevada disminución de sus coberturas o su desaparición,

por lo que el aumento de temperatura parece haber afectado negativamente a estas dos especies, y en ambas islas.

5. *Lobophora* spp., *Lophocladia trichoclados*, *Ericaria selaginoides* y *Canistrocarpus cervicornis* son los taxones que mejor explican las diferencias entre islas y años. Estas macroalgas deberían ser estudiadas de forma continuada en el tiempo, ya que pueden ser utilizadas como buenos bioindicadores biológicos que darán luz sobre los cambios en las comunidades debido al aumento de la temperatura, entre otros factores.

6. CONCLUSIONS

1. There are differences between the macroalgae-dominated communities of El Hierro and Lanzarote, being the warm-temperate and tropical biogeographic groups that are represented on these islands. The difference in the surface temperature of the seawater between El Hierro and Lanzarote, islands located respectively in the warmest western and coldest eastern extremes of the archipelago, determine the distribution of these groups on each island, with greater coverage of tropical macroalgae in El Hierro and warm-temperate in Lanzarote.

2. Between 2005 and 2020, cover of tropical macroalgae has decreased, while cover of warm-temperate macroalgae has increased.

3. The 10 most abundant macroalgal species/taxa in the study increased their coverage in 2020 in Lanzarote. In general, these macroalgae are at their optimum for growth at slightly warmer temperatures. However, the percentage of coverage of *Lobophora* spp. it decreased notably in El Hierro and increased in Lanzarote, which can be explained by considering that the optimum maximum temperature for growth has been exceeded in El Hierro.

5. The brown alga *Pseudolithoderma adriaticum* and the green alga *Pseudotetraspora marina* have shown a high decrease in their coverage or disappearance between 2005 and 2020, therefore the increase in temperature seems to have negatively affected these two species, and on both islands.

6. *Lobophora* spp., *Lophocladia trichoclados*, *Ericaria selaginoides* and *Canistrocarpus cervicornis* are the taxa that best explain the differences between islands and years. These macroalgae should be studied continuously over time, as they can be used as good biological bioindicators that will shed light on changes in communities due to increased temperature, among other factors.

7. AGRADECIMIENTOS

Quiero en primer lugar, agradecer este trabajo, a mí tutora y cotutor, Marta Sansón Acedo y Carlos Sangil Hernández, ya que, sin el apoyo y conocimiento de ambos, esto no habría sido posible. Han estado todo el año para resolver todas las dudas y ayudarme a realizar el trabajo lo mejor posible.

Quiero agradecer también al equipo de investigadores del Proyecto: Seguimiento de Especies y Hábitats Indicadores de Cambio Climático a Largo Plazo en el Archipiélago Canario, por haberme cedido los datos.

Finalmente, agradecer a mí familia, que, desde lejos, siguen dándome ese apoyo incondicional y que hacen que siga con ambición y motivación, además, sin ellos y sin su apoyo económico durante todos estos años, tampoco hubiese sido posible estar aquí.

8. REFERENCIAS

- Airoldi, L. (2003). The effects of sedimentation on rocky coast assemblages. *In Oceanography and Marine Biology, An Annual Review, Volume 41* (pp. 169-171). CRC Press.
- Barton, E.D., Arístegui, J., Tett, P., Canton, M., García-Braun, J., Hernández, L., Nykhaer, L., Almeida, C., Alumunia, J., Ballesteros, S., Basterretxea, G., Escánez, J., García-Weill, L., Hernández-Guerra, A., López-Laatzén, F., Molina, R., Montero, M. F., Navarro-Pérez, E., Rodríguez, J.M., van Lenning, K., Vélez, H., Wild, K., (1998). The transition zone of the Canary Current upwelling region. *Progress in Oceanography*, 41(4), 455-504.
- Bartsch, I., Wiencke, C., & Laepple, T. (2012). Global seaweed biogeography under a changing climate: the prospected effects of temperature. In *Seaweed biology* (pp. 383-406). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Breeman, A. M. (1988). Relative importance of temperature and other factors in determining geographic boundaries of seaweeds: experimental and phenological evidence. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 42(2), 199-241.
- Cole, V. J., Hutchings, P. A., & Ross, P. M. (2018). Predicting biodiversity changes due to loss of bioengineers from an intertidal landscape, a case study from Sydney Harbour. *Australian zoologist*, 39(2), 194-206.
- Eggert, A. (2012). *Seaweed Responses to Temperature* (Vol. 219). Heidelberg: Springer.
- Eriksson, B. K., & Johansson, G. (2005). Effects of sedimentation on macroalgae: species-specific responses are related to reproductive traits. *Oecologia*, 143(3), 438-448.
- Gorman, D., Horta, P., Flores, A. A., Turra, A., Berchez, F. A. D. S., Batista, M. B., ... Lopes Filho, E.S., Melo, M.S., Ignacio, B.L., Carneiro, I.M., Villaça, R.C., &

- Széchy, M. T. M. (2020). Decadal losses of canopy-forming algae along the warm temperate coastline of Brazil. *Global change biology*, 26(3), 1446-1457.
- Harley, C. D., 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.
- Harley, C. D., Randall Hughes, A., Hultgren, K. M., Miner, B. G., Sorte, C. J., Thornber, C. S., Rodriguez, L.F., Tomanek, L., & Williams, S. L. (2006). The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology letters*, 9(2), 228-241.
- Hoek, C. V. D. (1982). The distribution of benthic marine algae in relation to the temperature regulation of their life histories. *Biological journal of the Linnean Society*, 18(2), 81-144.
- Hurd, C. L., Harrison, P. J., Bischof, K., & Lobban, C. S. (2014). *Seaweed ecology and physiology*. Cambridge University Press.
- Jones, C.G., Lawton, J.H. & Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69, 373– 386.
- 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.
- Koch, M., Bowes, G., Ross, C., & Zhang, X. H. (2013). Climate change and ocean acidification effects on seagrasses and marine macroalgae. *Global change biology*, 19(1), 103-132.
- Krause-Jensen, D., Archambault, P., Assis, J., Bartsch, I., Bischof, K., Filbee-Dexter, K., Dunton, K. H., Maximova, O., Ragnarsdóttir, S. B., Sejr, M. K., Simakova, U., Spiridonov, V., Wegeberg, S., Winding, M. H. S., & Duarte, C. M. (2020). Imprint of climate change on pan-Arctic marine vegetation. *Frontiers in Marine Science*, 7, 1129.
- Lobban, C. S., Harrison, P. J., & Harrison, P. J. (1994). *Seaweed ecology and physiology*. Cambridge University Press.
- Lüning, K. (1990). *Seaweeds: Their Environment, Biogeography, and Ecophysiology*. Hamburg: John Wiley & Sons.
- Marbà, N., Krause-Jensen, D., Alcoverro, T., Birk, S., Pedersen, A., Neto, J. M., Orfanidis, S., Garmendia, J. M., Muxika, I., Borja, A., Dencheva, K., & Duarte, C. M. (2013). Diversity of European seagrass indicators: patterns within and across regions. *Hydrobiologia*, 704(1), 265-278.
- Martínez, B., Afonso-Carrillo, J., Anadón, R., Araújo, R., Arenas, F., Arrontes, J., Bárbara, I., Borja, A., Díez, I., Duarte, L., Fernández, C., García Tasende, M., Gorostiaga, J. M., Juanes, J. A., Peteiro, C., Puente, A., Rico, J. M., Sangil, C., Sansón, M., Tuya, F., & Viejo, R. M. (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, Boletín Informativo de la Sociedad Española de Ficología*, 49, 5-12.

- Martín-García, L., Herrera, R., Moro-Abad, L., Sangil, C., & Barquín-Diez, J. (2014). Predicting the potential habitat of the harmful cyanobacteria *Lyngbya majuscula* in the Canary Islands (Spain). *Harmful Algae*, 34, 76-86.
- Martorell Estellés, D., Mendoza Durán, J.C., Álvarez Canali, D., Moreno Borges, S., Sangil Hernández, C., Montañés Pérez, S., Brito Hernández, A., Sansón Acedo, M., & Rodríguez Hernández, A. (2021). Seguimiento de Especies y Hábitats Indicadores de Cambio Climático a Largo Plazo en el Archipiélago Canario. Fundación General Universidad de La Laguna, San Cristóbal de La Laguna.
- Meyer, R. P. (2014). Climate Change 2014: Synthesis Report. *Geneva*.
- Osborne, N. J. T., Webb, P. M., & Shaw, G. R. (2001). The toxins of *Lyngbya majuscula* and their human and ecological health effects. *Environment International*, 27, 381-392.
- Poloczanska, E. S., Brown, C. J., Sydeman, W. J., Kiessling, W., Schoeman, D. S., Moore, P. J., Brander, K., Bruno, J. F., Buckley, L. B., Burrows, M. T., Duarte, C.M., Halpern, B. S., Holding, J., Kappel, C. V., O'Connor, M. I., Pandolfi, J. M., Parmesan, C., Schwing, F., Thompson, S. A., & Richardson, A. J. (2013). Global imprint of climate change on marine life. *Nature Climate Change*, 3(10), 919-925.
- Riera, R., Sangil, C., & Sansón, M. (2015). Long-term herbarium data reveal the decline of a temperate-water algae at its southern range. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 165, 159-165.
- Sangil, C., & Hernández, J.C. (en prensa). Recurrent large-scale sea urchin mass mortality and the establishment of an alternative macroalgae-dominated community state. *Limnology and Oceanography*.
- 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.
- 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.
- Steneck, R. S., Graham, M. H., Bourque, B. J., Corbett, D., Erlandson, J. M., Estes, J. A., & Tegner, M. J. (2002). Kelp forest ecosystems: biodiversity, stability, resilience and future. *Environmental conservation*, 29(4), 436-459.
- Van den Hoek, C. (1975). Phytogeographic provinces along the coasts of the northern Atlantic Ocean. *Phycologia*, 14(4), 317-330.

Wernberg, T., Russell, B. D., Thomsen, M. S., Gurgel, C. F. D., Bradshaw, C. J., Poloczanska, E. S., & Connell, S. D. (2011). Seaweed communities in retreat from ocean warming. *Current biology*, *21*(21), 1828-1832.