Estudios experimentales sobre los efectos del cambio climático en *Millepora alcicornis* (Hydrozoa: Milleporidae) en la isla de Tenerife

Experimental studies on climate change effects on *Millepora alcicornis* (Hydrozoa: Milleporidae) in Tenerife Island

David Martorell Estellés

Máster en Biología Marina: Biodiversidad y Conservación

JULIO 2018

Universidad de La Laguna

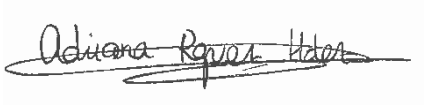
SABRINA CLEMENTE MARTÍN, Profesora Ayudante Doctor del Departamento de Biología Animal, Edafología y Geología de la Universidad de La Laguna y ADRIANA RODRÍGUEZ HERNÁNDEZ, Investigadora Postdoctoral del Departamento de Biología Animal, Edafología y Geología de la Universidad de La Laguna.

CERTIFICAN:

Que la memoria presentada por el graduado en Ciencias del Mar David Martorell Estellés, titulada "Estudios experimentales sobre los efectos del cambio climático en *Millepora alcicornis* (Hydrozoa: Milleporidae) en la isla de Tenerife", ha sido realizada bajo nuestra dirección y consideramos que reúne todas las condiciones de calidad y rigor científico requeridas para optar a su presentación como Trabajo de Fin de Máster, en el Máster de Biología Marina: Biodiversidad y Conservación de la Universidad de La Laguna, curso 2016-2018.

Y para que así conste y surta los efectos oportunos, firmamos el presente certificado en

San Cristóbal de La Laguna,
a 2 de julio de 2018



Fdo. Dra. Sabrina Clemente Martín

Fdo. Dra. Adriana Rodríguez Hernández

Índice

1. Introducción 1
1.1. Cambio climático y medio marino 1
1.2. Corales y cambio climático 3
1.3. Tropicalización e islas Canarias 5
1.4. Objetivos 6
2. Material y métodos 7
2.1. Especie y zona de estudio 7
2.2. Diseño experimental 7
2.4. Crecimiento de las colonias 11
2.5. Calcificación de las colonias 11
2.6. Blanqueamiento de las colonias 11
2.7. Estado de las zooxantelas y contenido en *clorofila-a* 12
2.8. Análisis estadísticos 14
3. Resultados 15
3.1. Parámetros fisicoquímicos del agua 15
3.2. Crecimiento de las colonias 15
3.3. Calcificación de las colonias 17
3.4. Blanqueamiento de las colonias 18
3.5. Estado de las zooxantelas y contenido en *clorofila-a* 19
4. Discusión 23
5. Conclusiones 29
6. Agradecimientos 30
7. Bibliografía 31

Resumen

Los estudios de los efectos del cambio climático sobre el medio marino son cada vez más comunes, y en concreto sobre los corales, dada su especial sensibilidad a las alteraciones ambientales. En este trabajo se evaluaron a través de experimentos manipulativos de laboratorio, los efectos del aumento de la temperatura y de la acidificación oceánica sobre *Millepora alcicornis*, un hidrocoral de origen tropical de reciente aparición en Canarias. Las colonias fueron sometidas durante 46 días a los valores de temperatura y pH previstos para final de siglo (25 ºC y 7.6 unidades de pH), y valores control de 20 ºC y pH 8,1. Se analizó el crecimiento en peso y área de las colonias, su tasa de calcificación, el blanqueamiento y la concentración de zooxantelas y de *clorofila-a*. Los resultados obtenidos mostraron un efecto positivo del incremento de la temperatura en el crecimiento de las colonias y tolerancia a pH 7,6. No se observó un efecto de blanqueamiento, aunque se registró una disminución en la concentración de zooxantelas simbiontes en condiciones de cambio climático y del contenido en *clorofila-a* a pH bajo, sin daño aparente para las colonias. Por lo tanto, el desarrollo y expansión de *M. alcicornis* en Canarias podría verse favorecido en condiciones futuras de cambio climático. Otros estudios son necesarios para evaluar los efectos de cambios climáticos y otras variables ambientales que puedan tener mayores efectos sobre el simbionte y comprometer la salud de las colonias.

Palabras clave: acidificación, cambio climático, hidrocorales, islas Canarias, *Millepora alcicornis*, temperatura.

Abstract

Studies on the effects of climate change in marine ecosystems are becoming more common, and specifically on corals, given their special sensitivity to environmental changes. In this study, the effects of increased ocean temperatures and of ocean acidification on *Millepora alcicornis*, a tropical hydrocoral recently recorded for the first time in the Canary Islands, were evaluated through laboratory manipulative experiments. The colonies were maintained for 46 days at temperature and pH levels expected for the end of the century (25 ºC and 7.6 units of pH), and control values of temperature of 20 ºC and pH 8.1. Growth of the colonies, both in weight and in area, their rate of calcification, bleaching and concentration of zooxanthellae and chlorophyll-a were analysed. Results obtained showed a positive effect of increased temperature in the growth of the colonies and tolerance to pH 7.6. No bleaching effect was observed, despite there was a decrease in the concentration of symbiotic zooxanthellae under climate change conditions and in chlorophyll-a content at low pH, without apparent detrimental effects to the colonies. Therefore, the development and expansion of *M. alcicornis* in the Canary Islands could be favoured in a future climate change scenario. Further studies are needed to evaluate the effects of climate changes and other environmental variables that may have greater effects on the symbiont and compromise the health status of colonies.

Key words: acidification, Canary Islands, climate change, hydrocorals, *Millepora alcicornis*, temperature.

1. **Introducción**

1.**1. Cambio climático y medio marino**

Las actividades humanas tienen consecuencias a nivel global y modifican nuestro planeta. El clima es uno de los factores ambientales más decisivos para la vida en la Tierra y a lo largo de su historia ha ido experimentado importantes fluctuaciones que han determinado la especiación y distribución de los organismos. Sin embargo, desde el siglo XX las alteraciones de las condiciones climáticas se han vuelto más frecuentes y dramáticas, incluyendo aumentos de la temperatura media global, así como cambios en precipitaciones, eventos climáticos más duros y perturbaciones en los sistemas marinos y terrestres. Este proceso es debido a las emisiones a la atmósfera de gases de origen antrópico, principalmente dióxido de carbono (Callendar, 1938; Manabe y Wetherald, 1967; Held y Soden, 2006), y se conoce como cambio climático global.

El aumento de la temperatura terrestre a nivel global produce en el medio marino un aumento de la temperatura de la capa superficial, conocida como SST (*sea surface temperature*), que incluye aproximadamente los primeros 700 metros (Reynolds *et al.*, 2002; Rayner, 2003). Casi todo el exceso de temperatura provocado por los gases de efecto invernadero es absorbido por los océanos, mayoritariamente por estas capas de agua superficiales. Se estima que durante el periodo comprendido entre los años 1950-2009 se produjo un aumento de la SST media de 0.65 ºC, 0.41 ºC y 0.31 ºC en los océanos Índico, Atlántico y Pacífico respectivamente (IPCC,2014), o unos 0,6 ºC de media en todo el océano superficial (Roemmich *et al.*, 2012). Además, se pronostica un aumento de la SST de entre 1,3 ± 0,6 ºC y 2.7 ± 0.7 °C para el año 2100 (Collins *et al.*, 2013; Jewett y Romanou, 2017). Estos valores varían en función de cuatro escenarios más o menos restrictivos basados en modelos de concentraciones de gases invernadero emitidos en el futuro, o RCPs (*Representative Concentration Pathways*) descritos en el informe del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre Cambio Climático (IPCC), siendo el escenario RCP4.5 el más optimista y el RCP8.5 el más severo (Figura 1). Pese a que esta gran capacidad de absorción del calor por parte de los océanos modera, hasta cierto punto, los efectos del calentamiento global en los sistemas terrestres, esta misma capacidad altera profundamente las propiedades en los sistemas marinos (Barnett *et al.*, 2005; Cheng *et al.*, 2017).

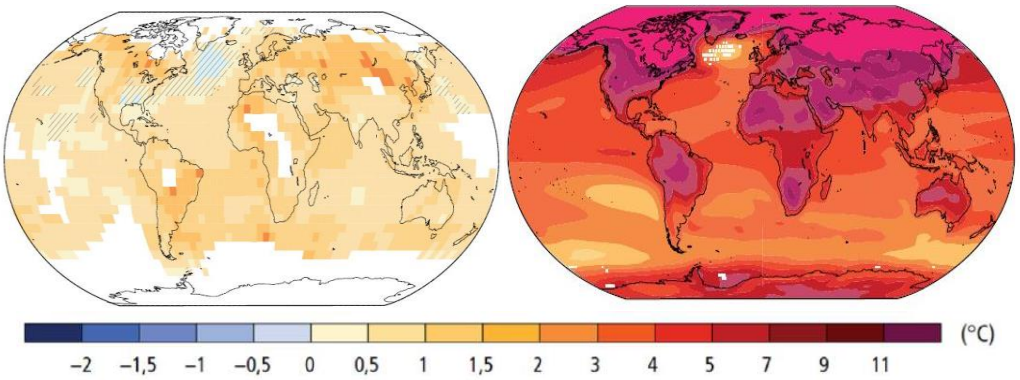


Figura 1. Incremento de las temperaturas superficiales (ºC) observadas entre los años 1901-2012 (izq.), y las esperadas bajo un escenario de concentraciones de gases invernadero RCP8.5 para finales de siglo entre los años 2081-2100 (dcha.). Imagen modificada de IPCC (2014).

Otra de las grandes alteraciones que producen los procesos de cambio climático en los océanos se relaciona con la capacidad de los mismos para absorber parte del CO_2 emitido de las actividades humanas, lo que provoca una disminución del pH del medio, conocida como acidificación oceánica (Parmesan y Yohe, 2003; Held y Soden, 2006). El 30% del CO_2 atmosférico ha sido absorbido por los océanos desde la etapa preindustrial, provocando un descenso del pH de 0,1 unidades, que ha pasado de niveles de 8,2 a 8,1 a escala global (Orr *et al.*, 2005). Dependiendo de la concentración de gases invernadero que estén presentes en un futuro, se prevé un aumento de entre 280 a 480-936 ppm de CO_2 para 2100, que conllevará una disminución global de hasta 0,5 unidades de pH (IPCC, 2014). Así, el pH de la superficie oceánica llegaría a ser el más bajo de los últimos 300 millones de años (Caldeira y Wickett, 2003) (Figura 2).

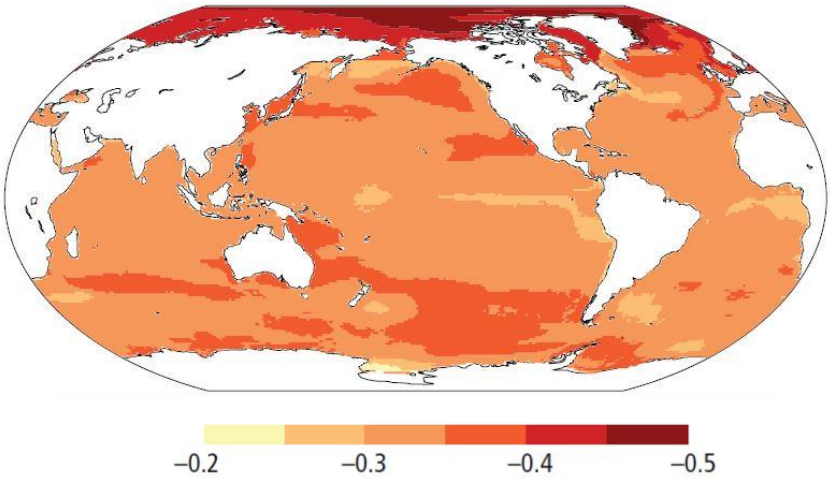


Figura 2. Incremento esperado del pH en la superficie oceánica desde 1990 hasta 2090 bajo un escenario RCP8.5. Imagen modificada de IPCC (2014).

De igual modo que la absorción de la temperatura, la absorción de CO_2 atmosférico por los océanos beneficia temporalmente a los sistemas terrestres en la misma proporción que perjudica los sistemas biogeoquímicos marinos. La disminución del pH altera las condiciones fisicoquímicas del medio, modificando significativamente el ciclo del carbono del agua de mar, con importantes repercusiones para la biota marina (Harley *et al.*, 2006; Doney *et al.*, 2012). El CO_2 al disolverse en el agua de mar forma ácido carbónico (H_2CO_3), el cual se disocia rápidamente en iones hidrógeno (H^+) y bicarbonato (HCO_3^-). Los H^+ reaccionan con los iones carbonato (CO_3^{2-}) presentes en el agua de mar para formar más aniones bicarbonato. Las reacciones pueden resumirse del siguiente modo:

$$CO_2(atmos) \leftrightarrow CO_2(aq) \qquad (1)$$

$$CO_2(aq) + H_2O \leftrightarrow H_2CO_3 \qquad (2)$$

$$H_2CO_3 \leftrightarrow H^+ + HCO_3^- \qquad (3)$$

$$H^+ + CO_3^{2-} \leftrightarrow HCO_3^- \qquad (4)$$

El aumento de la concentración de iones hidrógeno (H^+) provoca una reducción del pH, o lo que es lo mismo, un aumento en la acidez del agua. A la vez, se produce un incremento en la concentración de H_2CO_3 (2), HCO_3^- (3) y una disminución de la

concentración de CO_3^{2-} (4) que resulta en, además del descenso del pH, en menores niveles de saturación de carbonato (CO_3^{2-}) (Millero *et al*., 2002). A niveles de pH normales del agua de mar en la actualidad, de aproximadamente 8,1, el 90% del carbono está en forma de ion bicarbonato, el 9% en forma de ion carbonato y solo el 1% es CO_2 disuelto. La disminución en la concentración de carbonato en el agua marina afecta a las tasas de saturación del carbonato cálcico, principal elemento del que se componen los esqueletos y caparazones de multitud de especies (Hoegh-Guldber, 1999; Byrne, 2011), con importantes repercusiones para la biota, que encuentra dificultades en los procesos de calcificación (Harley *et al.*, 2006; Doney *et al.*, 2012). Varios estudios predicen una bajada de 0,3-0,4 unidades de pH para finales de siglo (Caldeira y Wickett, 2005; Fabry *et al.*, 2008) y, debido a las consecuencias de estas alteraciones, algunos autores señalan la inevitable desaparición de sistemas biológicos tan importantes como los arrecifes coralinos si las emisiones de CO_2 siguen aumentando al mismo ritmo (Hoegh-Guldberg *et al*., 2007; Dove *et al*., 2013). Sin embargo, otros estudios sugieren cambios menos dramáticos, o la posibilidad de ciertas especies o ecosistemas de evolucionar y adaptarse (Palumbi *et al.*, 2014; Bianchi *et al.*, 2015). Es por todo ello de especial importancia realizar estudios experimentales que evalúen simultáneamente la respuesta de corales a las dos fuerzas que operan de forma conjunta en los procesos de cambio climático, acidificación y calentamiento oceánicos, ya que en muchos casos se han encontrado efectos sinérgicos de estas dos variables sobre diversas especies coralinas (Pandolfi *et al.*, 2005; Moya *et al.*, 2015).

El cambio climático está provocando alteraciones en los sistemas biológicos que son evidentes y cuantificables desde las regiones polares hasta las tropicales (Harley *et al*., 2006; Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007; Byrne, 2011; Doney *et al.*, 2012). Los cambios físicos y químicos del agua de mar tienen efectos tanto directos como indirectos sobre la fisiología y comportamiento de los organismos marinos, que a su vez provocan cambios a nivel de poblaciones y comunidades, y, consecuentemente, altera la dinámica de los ecosistemas. Las respuestas fisiológicas de los organismos son las que determinarán el grado de tolerancia de una especie a los procesos de cambio climático. Las condiciones pueden ser tolerables, permitiendo la aclimatación de los individuos y su adaptación a los nuevos escenarios ambientales tras algunas generaciones. Por el contrario, si los cambios ambientales son intolerables, pueden provocar la migración, cambios en la fenología o incluso muerte o extinción a nivel local (Parmesan, 2006).

1.2. Corales y cambio climático

Los corales muestran una especial susceptibilidad a los procesos de cambio climático debido a que la mayoría de las especies presentan estructuras duras de carbonato cálcico con las que forman sus esqueletos. Los representantes de las clases Anthozoa, corales duros, y muchos de la clase Hydrozoa, falsos corales duros, aportan grandes cantidades de material carbonatado que contribuyen a la creación de los arrecifes coralinos, unos de los sistemas más diversos biológicamente y de gran importancia a nivel ecosistémico, económico (pesquerías y turismo) y de protección contra la erosión costera (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007; Palumbi *et al.*, 2014). Sin embargo, la funcionalidad y los servicios de estos ecosistemas están fuertemente amenazados en las condiciones actuales y, más aún, en las previstas para el futuro. Se ha demostrado que los cambios en la temperatura

y la composición química del agua como consecuencia de las actividades antropogénicas reducen la distribución, abundancia y supervivencia de los sistemas coralinos (Gattuso *et al.,* 2014; Hoegh-Guldberg *et al.,* 2014). Entre los principales efectos negativos de los procesos de cambio climático en los sistemas coralinos destacan las dificultades para formar los esqueletos, registrándose menores tasas de calcificación y aumento de los costes energéticos, así como mayor incidencia de enfermedades y eventos de blanqueamiento del coral (Pendleton *et al.,* 2016).

Según la tendencia actual de emisiones de gases de efecto invernadero, en un futuro escenario de acidificación de los océanos los costes energéticos de los organismos calcificadores aumentarán significativamente debido a la disminución de los iones carbonato y a la propia solubilidad del carbonato cálcico en un medio más ácido. De esta forma, se prevé que la esqueletogénesis de multitud de especies de corales y los procesos de bioconstrucción de arrecifes coralinos disminuyan sensiblemente (Fabry *et al.,* 2008; Kroeker *et al.,* 2010; Byrne, 2011). Son muchas las investigaciones que han estudiado las respuestas de distintas especies de corales a condiciones de acidificación oceánica y su efecto sobre las tasas de calcificación y de crecimiento y, aunque existe una enorme variación en el desarrollo de la metodología, el diseño y los factores considerados, en general se observa una reducción de dichas tasas y un efecto negativo en los organismos (Cohen *et al.,* 2017).

Por otro lado, el fenómeno conocido como blanqueamiento de los corales constituye un ejemplo claro de las repercusiones fisiológicas del calentamiento del agua sobre diversas especies de corales que viven en simbiosis intracelular con microalgas dinoflageladas, conocidas como zooxantelas (Costa *et al.,* 2013). La pérdida de los dinoflagelados simbiontes del género *Symbiodinium,* que les permite obtener productos de la fotosíntesis como azúcares, lípidos, gliceroles y otros compuestos orgánicos, es común en condiciones ambientales estresantes (Muscatine, 1990), como pueden ser aumentos de temperatura por encima de los límites de tolerancia. Muchos estudios apoyan la hipótesis de que el blanqueamiento y la mortalidad masiva de corales están relacionados con el aumento de la temperatura (Hoegh-Guldberg y Smith, 1989; Glynn, 1993, 2012; Hoegh-Guldberg, 1999; Glynn *et al.,* 2001; Strong *et al.,* 2011). En estas condiciones, las zooxantelas son expulsadas del tejido coralino dejando al huésped sin su principal fuente de energía, manifestándose en una evidente pérdida de coloración (Glynn, 1996; Parry *et al.,* 2007). La ruptura de la relación simbiótica puede recuperarse si las condiciones de estrés no se alargan demasiado en el tiempo, o si existe una aclimatación. Sin embargo, el blanqueamiento y la muerte en masa de corales puede ocurrir de forma relativamente sencilla con un aumento de la temperatura de 1-2 ºC en muchas zonas tropicales, ya que las especies se encuentran en su límite de tolerancia térmica (Hoegh-Guldberg, 2017). La frecuencia y severidad de los procesos de blanqueamiento se han incrementado notablemente en las últimas décadas, debido a los cambios climáticos globales (IPCC, 2001; Carricart-Ganivet *et al.,* 2012).

Dada la especial sensibilidad de los corales a las alteraciones de los factores medioambientales, se prevé que los procesos de cambio climático, incluso en escenarios de bajas emisiones de gases invernadero (RCP4.5), conlleven la eliminación de casi la totalidad de los corales de aguas cálidas para mediados de siglo (Hoegh-Guldberg, 2017), así como fenómenos de ampliación de rangos de distribución de las especies hacia

latitudes más altas para encontrar nichos más favorables. En las islas Canarias ya existen indicios de procesos de colonización recientes de corales tropicales en relación a eventos climáticos anormales, que favorecen la aparición o el desarrollo de nuevas especies (Clemente *et al.*, 2011; López *et al.*, 2015; Brito *et al.*, 2017).

1.3. Tropicalización e islas Canarias

El archipiélago canario se encuentra en una zona subtropical, en un rango 27,68-29,58ºN de latitud y 14,58-18,28ºO de longitud, con unas peculiaridades oceanográficas muy variadas debido a la influencia de las aguas frías y ricas en nutrientes provenientes del afloramiento africano al noreste. Estas características generan un claro gradiente en el Archipiélago, con aguas más frías y productivas al este y aguas más cálidas y oligotróficas en el oeste (Barton *et al.*, 1998). Además, existe una importante heterogeneidad térmica en cada isla, en relación con los procesos oceanográficos mesoescalares generados en el entorno insular por los vientos alisios de dirección NNE y la corriente fría de Canarias proveniente del giro de las Azores y en su recorrido por la costa continental (Barton *et al.*, 1998). La perturbación del flujo oceánico por las islas (Doty y Oguri, 1956), deja estelas de agua caliente a sotavento, especialmente durante el verano, cuando la intensidad de los vientos alisios es mayor (Arístegui *et al.*, 1994; Van Camp *et al.*, 1991). Estos procesos oceanográficos generan no sólo un gradiente de temperatura elevado para el tamaño de la región, sino que crea unas condiciones muy variadas para la coexistencia de especies con afinidades térmicas muy diferentes (Brito *et al.*, 2005). Siguiendo la tendencia mundial, las aguas superficiales de la región han experimentado un aumento de 0,28 ºC por década desde el año 1982 hasta 2013 (Vélez-Belchí *et al.*, 2015). La principal repercusión de estos cambios ha sido un progresivo proceso de tropicalización de la biota marina, que consiste en un aumento de las especies procedentes de regiones tropicales, con el consecuente potencial desplazamiento de especies autóctonas y alteración ecosistémica (Brito *et al.*, 2005; Falcón *et al.*, 2015). Paralelamente, se registra un aumento significativo de poblaciones de especies nativas termófilas, fenómeno conocido como meridionalización de la biota, a la vez que el porcentaje de especies septentrionales, con afinidades templadas, ha disminuido notablemente en los últimos años (Brito *et al.*, 2005).

Multitud de fuerzas actúan de forma conjunta en el medio marino, resultando en una modificación sustancial en los últimos años de la alta biodiversidad presente de forma natural en las islas Canarias (Brito *et al*., 2001, 2002), incluyendo actividades de origen antrópico como la sobreexplotación pesquera, la destrucción del hábitat o la introducción de especies de origen tropical. Muchos de estos cambios en los ecosistemas marinos están causados o impulsados, al menos parcialmente, por el cambio climático, y en este contexto Canarias, con su situación subtropical y alta biodiversidad de especies marinas de apetencias tanto templadas como cálidas, constituye un ejemplo excepcional para observar estos efectos en el medio marino.

En septiembre de 2008 se registró por primera vez la presencia de colonias del hidrocoral *Millepora alcicornis* Linnaeus, 1758 en el sureste de la isla de Tenerife, en lo que constituyó un avance de 11ºN de latitud respecto al límite norte anteriormente conocido para la especie en las islas de Cabo Verde (Clemente *et al.*, 2011). Estudios previos describen una probable relación entre este nuevo proceso de colonización y un evento climático extremo de temperatura elevada producido en 2004 (Clemente *et al.*, 2011).

Esta expansión a un rango de distribución hasta ahora nunca descrito para esta especie es una prueba inequívoca de que el cambio climático provoca importantes alteraciones en la composición de especies (Brito *et al.*, 2005; López *et al.*, 2015; Camp *et al.*, 2018). Desde su descubrimiento hasta fecha de hoy, este hidrocoral se ha establecido en la zona, aumentando tanto su número de colonias como el área que ocupan (Peraza, 2017), gracias en gran parte a su alta tasa de crecimiento y su adaptación a la creciente subida de la SST en Canarias, aunque el proceso de colonización es relativamente reciente (Clemente *et al.*, 2011).

1.4. Objetivos

El presente trabajo tiene como objetivo evaluar los efectos del incremento de la temperatura y de la acidificación oceánica, asociados a los procesos de cambio climático previstos para el próximo centenario, sobre el hidrocoral *Millepora alcicornis*, de reciente aparición en Canarias. Para ello se plantearon los siguientes objetivos específicos.

1. Evaluar la influencia de la disminución de pH, el aumento de la temperatura y el efecto combinado de ambos factores en las tasas de crecimiento de *M. alcicornis.*

2. Evaluar la influencia de la disminución de pH, el aumento de la temperatura y el efecto combinado de ambos factores en las tasas de calcificación de *M. alcicornis*.

3. Evaluar la influencia de la disminución de pH, el aumento de la temperatura y el efecto combinado de ambos factores en los procesos de blanqueamiento de *M. alcicornis* y la consecuente alteración en las concentraciones de zooxantelas y contenido en *clorofila-a*, a fin de entender la capacidad adaptativa la especie a estas condiciones ambientales.

2. Material y métodos

2.1. Especie y zona de estudio

Los hidrocorales del género *Millepora*, y en concreto la especie *Millepora alcicornis* Linnaeus, 1758, también conocida como coral de fuego, son corales de color anaranjado a marrón, cuyos esqueletos están compuestos de carbonato cálcico (Figura 3). Como otros tipos de corales, presentan zooxantelas en simbiosis del género *Symbiodinium*, que les proporcionan oxígeno y nutrientes a través de la fotosíntesis. Tienen una morfología variable según la profundidad a la que se encuentre la colonia, la turbidez e hidrodinámica del medio en el que habita (de Weerdt, 1981; Nomura, 1998). En general, el inicio del desarrollo de una nueva colonia comienza con un crecimiento en forma incrustante que va desarrollando progresivamente ramas redondeadas o afiladas (Lewis, 1989; Kaandorp 1999).

Figura 3. Detalle de la colonia de *Millepora alcicornis* en la zona de estudio (izq). Localización de la zona de muestreo en el sureste de la isla de Tenerife (dcha.).

Esta especie presenta un rango de distribución tropical, apareciendo en el Mar Rojo, el oeste del Atlántico, el océano Pacífico e Índico (Lewis, 1989; Nomura, 1998). Son importantes constructores de arrecifes, especialmente en zonas de ausencia de corales duros del orden Scleractinia (Oliveira *et al*., 2008).

El 7 de marzo de 2018 fueron colectadas mediante buceo autónomo muestras de *M. alcicornis* en El Porís, Tenerife (28º 10´ 24.12´´N, 16º 25´ 47.12´´W), a una profundidad de entre 3 y 10 metros (Figura 3). Aproximadamente 80 ramas fueron extraídas de diferentes colonias de la zona, intentando encontrar un tamaño homogéneo de las mismas (2-5 cm). Fueron transportadas al laboratorio en agua de mar, dentro de una nevera en condiciones de oscuridad.

2.2. Diseño experimental

El experimento se llevó a cabo en el laboratorio húmedo del departamento de la U.D. de Biología Marina del Departamento de Biología Animal, Edafología y Geología de la Universidad de La Laguna. Se establecieron dos fases: un periodo de aclimatación de las colonias a las condiciones de laboratorio (37 días), y una fase de manipulación de las condiciones de temperatura y pH del agua de mar (43 días) para la simulación de las condiciones de cambio climático previstas para finales de siglo según el IPCC (2014).

Una vez en el laboratorio, las ramas de las colonias se fijaron con pegamento de acción rápida a sustratos artificiales elaborados a base de arena de acuario para coral cementada sobre una base plástica previamente etiquetada de forma individual. Además, siguiendo la metodología de Meroz-Fine *et al.* (2003), se colocó perpendicularmente a cada base plástica una placa de metacrilato con una escala métrica, de forma que al menos una rama de cada fragmento quedó en contacto con la placa de metacrilato a fin de facilitar el crecimiento incrustante del ejemplar (Figura 4A). Previo a la fijación de las colonias al sustrato artificial, cada una de ellas fueron pesadas con una balanza de precisión (Sartorius; ± 0,001g). Tras los tres días de la fijación al sustrato artificial, fueron nuevamente pesadas en la misma balanza de precisión, registrándose el peso de la colonia junto al del sustrato artificial. A las cinco semanas de aclimatación en el laboratorio (Figura 4B), en las que las colonias estuvieron sometidas a una temperatura de 20 ºC y una salinidad de 37,5, 18 de estas colonias se repartieron de forma aleatoria en cada una de las cuatro mesas de agua de circuito cerrado del laboratorio (Figura 4C).

Cada mesa de agua del laboratorio constaba de dos tanques de 300 l de capacidad; en el tanque superior se colocaron las muestras y el inferior funcionaba como reservorio de agua. El agua circulaba desde el tanque inferior al superior mediante bombas EHEIM compact +3000, pasando en su recorrido por tres filtros interconectados de 1μm, 10 μm y 50 μm de luz de malla y distribuyéndose a través de un sistema de mangueras de riego de forma individualizada a los recipientes (de 1 litro) que contenían cada una de las réplicas. Estos recipientes estaban abiertos en su parte superior y presentaban un orificio lateral que aseguraba una renovación constante del agua. Para la iluminación se utilizaron 6 lámparas (Aquael Leddy Tube de 6W) en cada mesa de agua, estableciendo un fotoperiodo de 12 horas de luz y 12 de oscuridad.

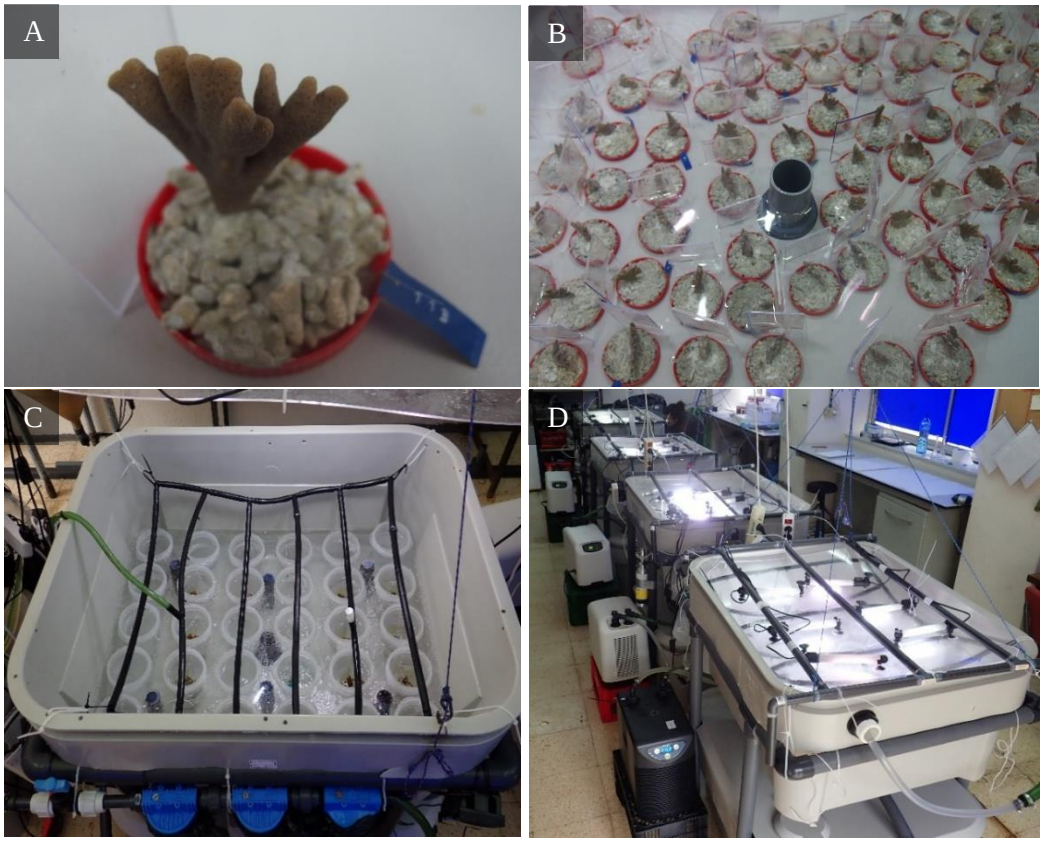


Figura 4. A. Rama de *Millepora alcicornis* fijada al soporte artificial y etiquetada para la experimentación en el laboratorio. Se observa la posición de la placa de metacrilato, en perpendicular a la base y en contacto con una rama de la colonia; B. Muestras durante el periodo de aclimatación en el interior del tanque superior de una de las mesas de agua del laboratorio; C. Detalle de la distribución de las muestras en sus recipientes individuales en una de las mesas de agua donde se controlaron las condiciones de cambio climático; D. Disposición de las cuatro mesas de agua con los diferentes tratamientos de temperatura y pH.

En la simulación de las condiciones de cambio climático se tomaron como valores control las medias de temperatura y pH actuales en la región de las islas Canarias (T= 20 ºC, pH= 8,1), como valor de temperatura elevada los 25 ºC y de pH bajo en torno a las 7,6 unidades. De esta forma, los corales fueron sometidos a 4 tratamientos diferentes, combinando los distintos niveles de temperatura y pH: temperatura alta y pH control, temperatura alta y pH bajo, temperatura control y pH bajo, y temperatura y pH controles (Tabla 1). Para ello, en el tanque inferior de las dos mesas de temperatura alta se utilizó un calentador (Tetra HT2000), además del enfriador (AquaEuro Chiller 1/10 HP y TECO Aquarium Chiller TR/TC 10) presente en todas las mesas de agua. El mantenimiento de la temperatura en las réplicas de cada mesa se aseguró manteniendo inmersos en un baño de agua a la temperatura deseada al menos ¾ partes de cada recipiente. En las mesas de pH bajo se colocó un sistema de burbujeo automatizado de CO_2 consistente en una consola de pH (AquaMedic GmBH; ± 0.01 unidades) con un electrodo de pH y una válvula solenoide conectada a una botella de CO_2. De esta forma, el pH del agua se modificaba en el tanque inferior de las mesas, para luego distribuirse el agua al pH adecuado a cada una de las muestras en el tanque superior por el sistema de mangueras (Figuras 4C y 5).

Tabla 1. Combinación de tratamientos de temperatura y pH en cada una de las mesas de agua, establecidos para la experimentación en el laboratorio.

Tratamiento	Mesa A	Mesa B	Mesa C	Mesa D
Temperatura	Alta (25 ºC)	Alta (25 ºC)	Control (20 ºC)	Control (20 ºC)
pH	Control (8,1)	Bajo (7,6)	Bajo (7,6)	Control (8,1)

Tras el periodo de aclimatación los ejemplares fueron sometidos a las condiciones experimentales de forma gradual (aumentando ≈3 ºC y bajando ≈0,4 unidades de pH en la primera semana, y posteriormente aplicando las condiciones definitivas).

Independientemente del tratamiento, una vez a la semana se alimentó a los corales con una mezcla de fitoplancton y zooplancton (AF Phyto Mix de Aquaforest), y 1 ml de agua que contenía *Artemia* sp. cultivada de forma paralela en el laboratorio. Para el desarrollo del experimento se empleó agua de mar filtrada (10 µm) proveniente del Instituto Español de Oceanografía de Santa Cruz de Tenerife. Cada 2-3 días se procedió a su recambio, a fin de asegurar el mantenimiento de la salinidad y un contenido en nutrientes adecuados.

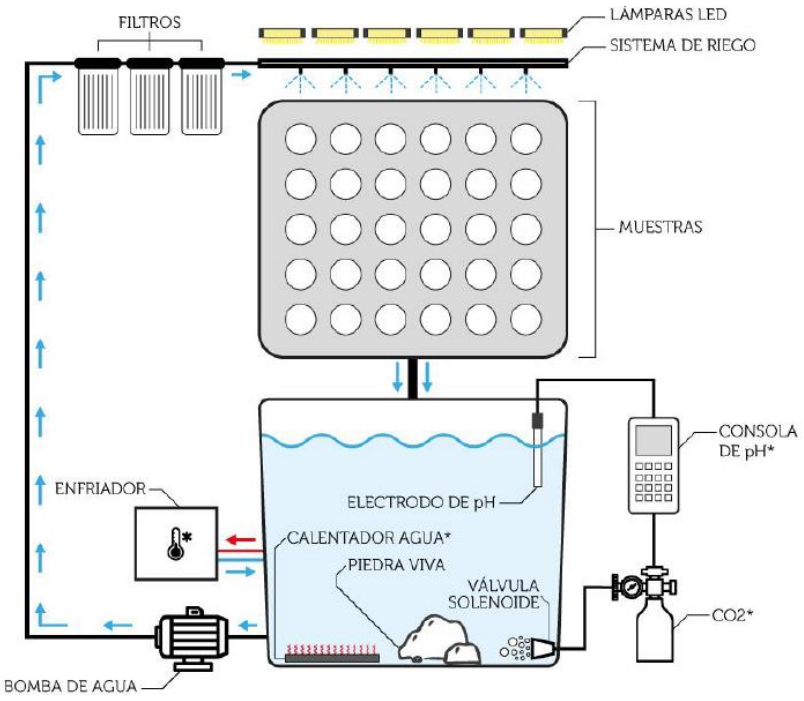


Figura 5. Representación gráfica del funcionamiento de las mesas de agua. La consola de pH y la botella de CO_2, así como el calentador de agua solo estaban presentes en los tratamientos donde se requirió la acidificación en agua y/o el aumento de la temperatura. Imagen de Oñate, 2018.

2.3. Parámetros fisicoquímicos del agua

Durante el transcurso del experimento se mantuvo un registro diario de la salinidad y temperatura, utilizando un salinómetro portátil (ProfiLine Cond 3110), y del pH del agua, tanto en el tanque superior como en el inferior, con un pH-metro portátil (Hannah 98919), así como con la consola de pH (AquaMedic GmbH) en las mesas de tratamiento a pH bajo (Mesas A y C).

La alcalinidad total del agua (AT) se midió tres veces a lo largo del experimento, de forma alterna en las semanas dos, cuatro y seis del experimento. La medición se realizó mediante valoración con un titriador (Metrohm Dosimat 665) utilizando HCl 0,01N. Para ello se tomaron dos réplicas de agua de cada tratamiento siempre el mismo día de la semana y entre las 8.00 y las 14.00 horas. Los otros parámetros de la química del carbono del agua de mar, como presión parcial de CO_2 (pCO_2), bicarbonato (HCO_3^-), anión carbonato (CO_3^{2-}), estado de saturación de calcita (Ω_{Ca}) y estado de saturación de aragonito (Ω_{Ar}), se calcularon a partir de la AT y del pH, usando el software CO2SYS (Lewis y Wallace, 1998).

2.4. Crecimiento de las colonias

La estima de crecimiento de las colonias en las diferentes condiciones de temperatura y pH se llevó a cabo de dos modos, mediante (1) la diferencia del peso final e inicial del fragmento de coral más la estructura de sustrato artificial (balanza analítica Sartorius; precisión ± 0.001 g), y (2) evaluando la evolución del crecimiento de tipo incrustante con la medición del área de recubrimiento de la colonia en la placa de metacrilato. Este último aspecto se estudió mediante el análisis de fotografías de las colonias, tomadas al inicio y al final del experimento, para estimar con el programa de procesamiento de imágenes ImageJ (v.2016) el incremento en área de recubrimiento debido a crecimiento incipiente de tipo incrustante. Para la estima del crecimiento en peso, se utilizaron las 18 réplicas de cada combinación de tratamientos de temperatura y pH, mientras que para la evaluación del crecimiento incrustante se utilizaron únicamente aquellas muestras que experimentaron una expansión en la placa de metacrilato. Esto varió el número de réplicas entre tratamientos, incluyendo 6, 4, 11 y 9 réplicas de los tratamientos correspondientes a las mesas A, B, C y D respectivamente (Tabla 1).

2.5. Calcificación de las colonias

La tasa de calcificación de las colonias en los diferentes tratamientos experimentales se evaluó mediante el análisis por pérdida de peso desarrollado por Martone (2010) y Johnson *et al*. (2012). Un total de 3 réplicas por tratamiento se sometieron a un protocolo de descalcificación que consistió en un secado de las muestras durante 72 horas en estufa a 70 ºC, para luego pesarlas con la balanza de precisión. Posteriormente se bañaron en HCl (1N) durante 12 horas, y fueron secadas otras 72 horas en las mismas condiciones para volver a realizar la medida de peso. De este modo, la diferencia entre las medidas de peso seco y peso seco descalcificado se estimó como el porcentaje de $CaCO_3$ presente en cada una de las colonias de cada tratamiento.

2.6. Blanqueamiento de las colonias

Siebeck *et al*. (2008) describieron un método rápido, replicable y no invasivo de seguimiento del estado de salud de corales llamado *CoralWatch*, que consiste en una cuartilla con una paleta de diferentes tonalidades de colores, estandarizados para diversos estados de blanqueamiento de corales. Se compara *de visu* la colonia con la referencia de tonalidades y se asigna a cada ejemplar una escala de saturación que varía del uno al seis, según las concentraciones de pigmentos y las densidades de zooxantelas (Figura 6). Al final del experimento, siguiendo la metodología desarrollada por Siebeck *et al*. (2008), se realizó la medida del estado de blanqueamiento de *Millepora* en cada una de las condiciones experimentales.

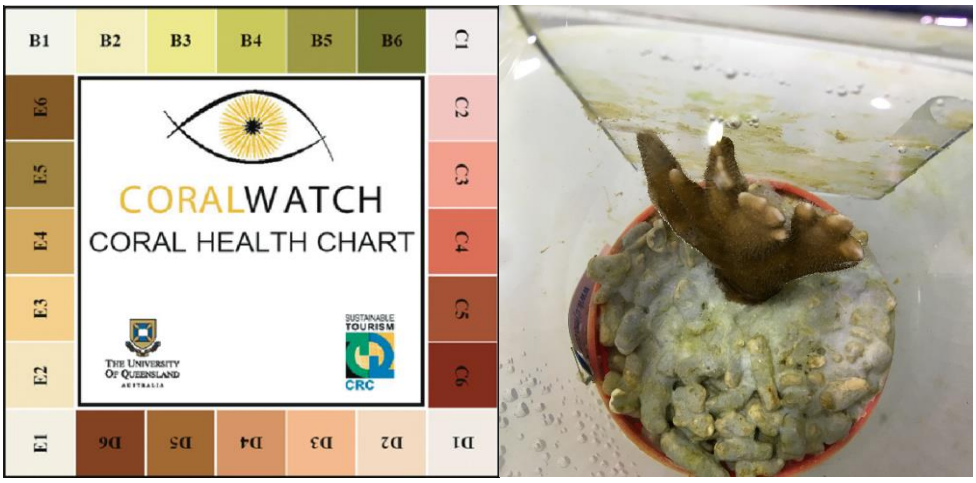


Figura 6. Izq: escala de colores del método *CoralWatch* para evaluar el estado de salud y/o eventos de blanqueamiento en diferentes especies de corales por comparación *de visu* con las colonias. Dcha: vista superior de una rama de *Millepora alcicornis* en el laboratorio, a la que se le asignó una categoría D5 del método *CoralWatch.*

2.7. Estado de las zooxantelas y contenido en *clorofila-a*

Se siguió la metodología de extracción de zooxantelas de Zamoum y Furla (2012). A las seis semanas de experimento en condiciones de cambio climático, se cortaron fragmentos de coral de tres réplicas por tratamiento, fueron pesados en la balanza de precisión e introducidos en tubos de ensayo con 20 ml de NaOH a una concentración 2M en agua de mar filtrada, y dejados en un baño de agua a 37 ºC durante una hora, agitando repetidamente. A continuación, de cada réplica se extrajo una alícuota de 1 ml del producto de esa disolución, y se vertieron en una cámara de conteo Neubauer (profundidad de 0.1 mm) para realizar el recuento de las células en un microscopio óptico (40x). El estado de las zooxantelas observadas se clasificó según su morfología y siguiendo los criterios descritos por Reimer *et al*. (2007) en: zooxantelas normales o sanas (NZ), diferenciando entre células en división (DZ) de aquellas sanas que no se están dividiendo (HZ), y zooxantelas estresadas (SZ), distinguiendo según su coloración entre células transparentes (TZ), pálidas (PZ) u oscuras por degradación de los pigmentos (DDZ) (Tabla 2).

Tabla 2. Diferentes condiciones morfológicas para evaluar el estado de los dinoflagelados *Symbiodinium* para *Zoanthus sp*. (Modificada de Bas (2017), fuente: Reimer *et al*., 2007).

Grupos de condición morfológica	Morfotipo	Descripción
NZ (Zooxantelas normales o sanas)	HZ (sanas)	De color marrón verdoso, con clorofila, de forma circular, de 6-10 µm de diámetro
	DZ (en división)	Zooxantelas sanas (HZ) en mitosis
SZ (Zooxantelas estresadas)	TZ (transparentes)	De forma circular, con una pérdida parcial o total de clorofila, evidente en una ausencia casi total de coloración
	PZ (pálidas)	Estado intermedio entre HZ y TZ, con ligera disminución del contenido en clorofila que se manifiesta en una cierta pérdida de coloración
	DDZ (degradadas oscuras)	Tamaño inferior a las HZ con forma irregular y coloración oscura por degradación de pigmentos

Para estimar la concentración de zooxantelas (número de células / ml) se utilizó el promedio del sumatorio de todos los tipos células (NZ+SZ) de cada cuadrante de la cámara de conteo Neubauer, aplicando la siguiente fórmula:

$$nº\ de\ ZX\ por\ ml = \frac{(NZ + SZ)}{25} \cdot \frac{400}{0{,}1} \cdot \frac{1000\ mm^3}{1\ ml} \qquad (*)$$

(*) Donde 25 es el área (mm^2) de las divisiones menores de la cámara de recuento, utilizadas para el recuento de células en el microscopio (0.25 x 0.25 mm); 400 es el número total de estos cuadros pequeños; 0.1 es el volumen de la cámara (mm^3); y el último cociente es el factor de conversión de mm^3 a ml.

Con el volumen restante de la medición de zooxantelas de cada réplica, se realizó un filtrado con una bomba de vacío utilizando filtros Whatman de celulosa-nitrato de 1.0 µm de poro y 47 mm de diámetro. Tras la filtración, el filtro se introdujo en un tubo de ensayo con 10 ml de acetona al 90%, se tapó con papel de aluminio y se guardó en refrigeración y oscuridad durante 24 h para la extracción de clorofilas. Posteriormente, la muestra fue centrifugada a 3000 rpm durante 2 minutos y se procedió a la medición de la concentración de *clorofila-a* y otros pigmentos fotosintéticos utilizado un fluorímetro (Trilogy Turner Designs). Se introdujo una alícuota de la muestra con una pipeta Pasteur, se leyó la fluorescencia con el instrumento y se acidificó dicha muestra con 2 gotas de HCl al 10% para obtener los valores de feofitina. Este proceso se llevó a cabo 3 veces por muestra y se realizó un promedio de los valores obtenidos por muestra.

2.8. Análisis estadísticos

Las diferencias en el crecimiento de las colonias, medido tanto como la diferencia en peso al final del experimento respecto al momento inicial como con el incremento en área de crecimiento de tipo incrustante, así como el porcentaje de $CaCO_3$ y el contenido en *clorofila-a* de las colonias en las diferentes condiciones experimentales, fueron analizados mediante análisis de la varianza ejecutados por permutaciones (Anderson, 2001). Para estas variables se utilizó un diseño de dos vías con los factores "temperatura" y "pH" tratados como fijos con 2 niveles de variación (20 ºC y 25 ºC; 8,1 y 7,6 respectivamente).

El mismo modelo de dos vías que en el caso anterior se utilizó para analizar la abundancia de los diferentes tipos de zooxantelas clasificadas según su condición morfológica, mediante un análisis multivariante de la varianza ejecutado por permutaciones (PERMANOVA).

En todos los análisis de la varianza se realizaron 9999 permutaciones de los datos y se tuvo en cuenta un nivel de significación de 0,05. Los términos significativos en los modelos se analizaron, cuando fue necesario, con comparaciones *a posteriori* dos a dos ejecutadas por permutaciones (Anderson, 2005). Cuando no se obtuvieron suficientes permutaciones para una prueba válida, los p-valores se corrigieron con el método de Monte Carlo (Anderson y Robinson, 2003). El programa estadístico utilizado para estos análisis fue el Primer 7 y PERMANOVA +.

Los datos de inspección visual con el método *CoralWatch* de las colonias sometidas a las diferentes condiciones experimentales se analizaron con análisis de frecuencias (pruebas de chi cuadrado, χ^2), a fin de determinar si existían diferencias en las proporciones de las diferentes categorías de color en función de los tratamientos de temperatura y pH. Este análisis del estado de blanqueamiento se llevó a cabo con el SPSS Statistics ®.

Los resultados, incluyendo gráficos, tablas y otros procesamientos suplementarios fueron realizados con Microsoft Excel 2016.

3. Resultados

3.1. Parámetros fisicoquímicos del agua

Durante las semanas de aclimatación, las colonias estuvieron sometidas a una temperatura media en torno a los 20 ºC, a un pH de 8,1 y a una salinidad de aproximadamente 37,5.

Una vez establecidas las condiciones de cambio climático, los tratamientos de temperatura control oscilaron en torno a 20,11 ± 0,45 ºC, mientras que los tratamientos de temperatura elevada se mantuvieron a 25,27 ± 0,39 ºC. En cuanto a los niveles de pH, los tratamientos de pH control registraron 8,18 ± 0,06 unidades y los tratamientos de pH bajo se establecieron en 7,59 ± 0,08 unidades de pH. La tabla 3 muestra los valores medios de los parámetros fisicoquímicos del agua de mar durante todo el experimento. La salinidad se mantuvo constante entre 38,0 y 38,5. En los tratamientos con un pH bajo se registró una mayor presión parcial de CO_2 (pCO_2), un valor superior de alcalinidad total (TA) y menores niveles de saturación de calcita (Ω_{Ca}) y aragonito (Ω_{Ar}). El agua de mar sólo se acercó a valores de subsaturación respecto al aragonito ($\Omega_{Ar} < 1$) en condiciones de pH bajo (Tabla 3).

Tabla 3. Valores medios (± DE) de los parámetros fisicoquímicos del agua de mar durante el experimento de laboratorio para los diferentes tratamientos de temperatura (T) y pH. Los valores de temperatura, pH y salinidad fueron calculados a partir de las medidas obtenidas durante los 42 días de experimentación. Los valores de alcalinidad total (TA), presión parcial de CO_2 (pCO2), bicarbonato (HCO_3^-), anión carbonato (CO_3^{-2}) y los niveles de saturación de la calcita (Ω_{Ca}) y el aragonito (Ω_{Ar}) fueron calculados usando CO2SYS.

	T (ºC)	TA (mmol·kg-1)	pH	Salinidad	pCO_2 (µatm)	HCO_3^- (mmol·kg^{-1})	CO_3^{2-} (mmol·kg^{-1})	Ω_{Ca}	Ω_{Ar}
T alta - pH bajo	*25,17 ± 0,26*	*2540,68 ± 11,463*	*7,62 ± 0,09*	*38,47 ± 0,32*	*1377,59 ± 203,67*	*2273,33 ±38,01*	*109,93 ± 11,81*	*2,57 ±0,27*	*1,70 ± 0,18*
T alta - pH control	25,03 ± 0,39	2460,49 ±65,869	8,11 ± 0,06	38,47 ± 0,32	264,99 ± 31,07	1683,74 ± 13,22	315,58 ± 32,79	7,38 ±0,75	4,88 ± 0,50
T control - pH bajo	20,10 ± 0,16	2794,65 ± 63,754	7,62 ± 0,09	38,07 ± 0,32	1525,95 ± 249,19	2553,02 ± 85,66	100,69 ±9,60	2,35 ± 0,23	1,53 ± 0,15
T control - pH control	20,13 ± 0,63	2394,26 ± 51,194	8,20 ± 0,07	38,00 ± 0,26	260,29 ± 30,73	1730,16 ± 50,98	268,22 ±14,50	6,27 ± 0,34	4,09 ± 0,22

3.2. Crecimiento de las colonias

La supervivencia de *Millepora alcicornis* registrada durante el desarrollo del experimento fue del 100%, tanto durante el periodo de aclimatación como durante el periodo de establecimiento de las condiciones de cambio climático a las que fueron expuestas las colonias.

El crecimiento de las colonias, registrado como la diferencia entre el peso final y el inicial, mostró diferencias significativas en el factor "temperatura" (Tabla 4). Los ejemplares que

estuvieron expuestos a una temperatura de 25 ºC presentaron un crecimiento significativamente mayor que aquellos que estuvieron sometidos a temperatura control (Figura 7). Ni el pH, ni la interacción de factores "temperatura x pH", mostraron efectos significativos en la diferencia en peso de los ejemplares durante el experimento (Tabla 4, Figura 7).

Tabla 4. Resultados del ANOVA de 2 vías, ejecutado por permutaciones, del crecimiento de *Millepora alcicornis* estimado como incremento en peso, en los diferentes tratamientos de temperatura y pH. *: Valores significativos (p<0,05).

Crecimiento (Δpeso)

Factor	gl	SC	MC	Pseudo-F	p(perm)
T	1	2,45	2,45	12,21	0,0008*
pH	1	0,16	0,16	0,79	0,384
T x pH	1	0,57	0,57	2,84	0,099
Residual	68	13,65	0,20		
Total	71	16,83			

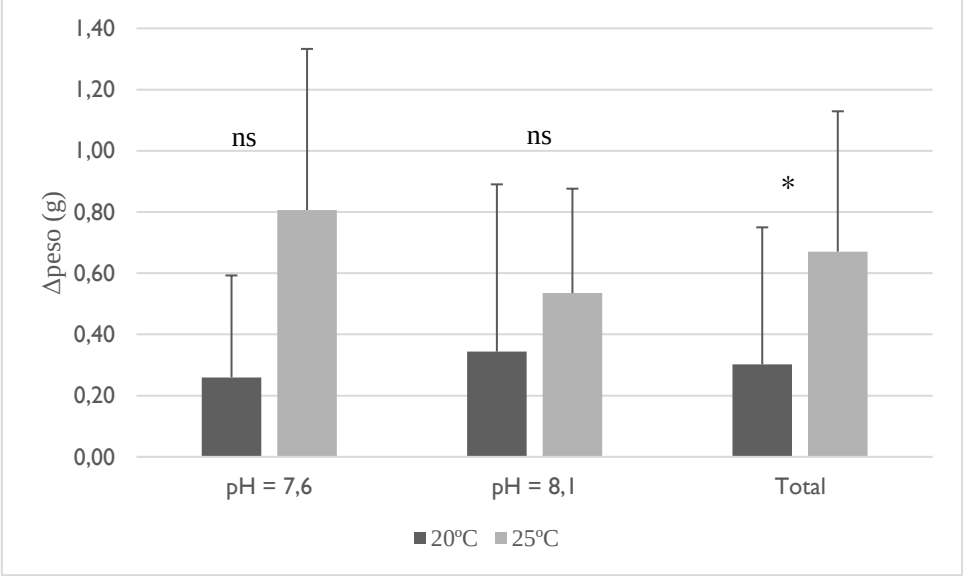


Figura 7. Valores medios (± DE) del incremento en peso de los ejemplares de *Millepora alcicornis* en los distintos tratamientos de pH y temperatura. Se incluyen los valores medios registrados entre los tratamientos de temperatura control y temperatura elevada para la totalidad de condiciones de pH estudiadas. Valores significativos: * (p<0,05); valores no significativos: ns (p>0,05).

El crecimiento de tipo incrustante, medido como el incremento en área de recubrimiento (Δ área) en la placa de metacrilato de las unidades experimentales (Figura 8), mostró diferencias marginalmente significativas (p<0,09) entre los distintos tratamientos de temperatura estudiados (Tabla 5), siendo el crecimiento incrustante mayor en los tratamientos de temperatura elevada que en los tratamientos de temperatura control (Figura 9). Sin embargo, no se registró efecto del pH, ni de la interacción de factores "temperatura x pH" en este tipo de crecimiento de las colonias (Tabla 5, Figura 9).

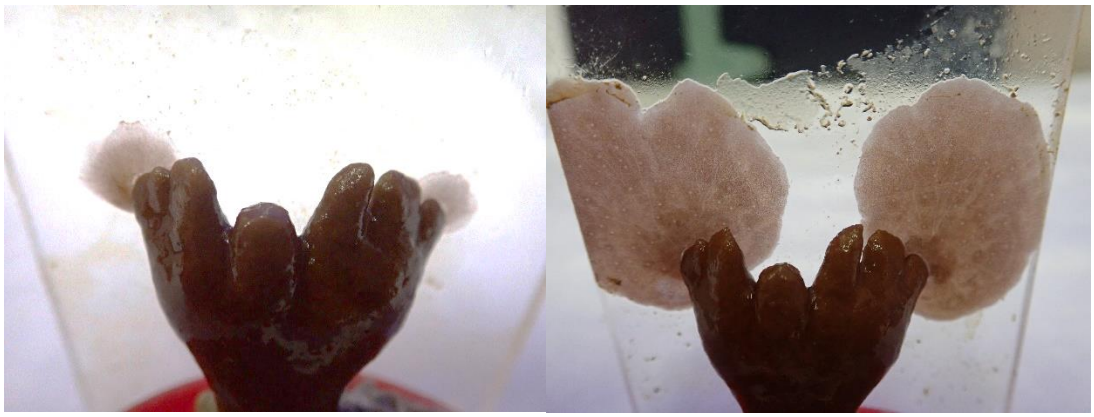


Figura 8. Detalle del crecimiento incrustante en la placa de metacrilato para un ejemplar de *Millepora alcicornis* mantenido en el laboratorio bajo condiciones de temperatura alta y pH bajo. Entre las fotografías de la izquierda y la derecha hay una diferencia de 5 semanas.

Tabla 5. Resultados del ANOVA de 2 vías, ejecutado por permutaciones, del crecimiento de tipo incrustante (incremento en área) de *Millepora alcicornis*, en los diferentes tratamientos de temperatura y pH. *: Valor marginalmente significativo (p < 0,09).

Crecimiento (Δ área)

Factor	gl	SC	MC	Pseudo-F	p(perm)
T	1	16,19	16,19	3,02	0,087*
pH	1	10,38	10,38	1,93	0,176
T x pH	1	2,87	2,87	0,53	0,464
Residual	25	134,23	5,37		
Total	28	173,60			

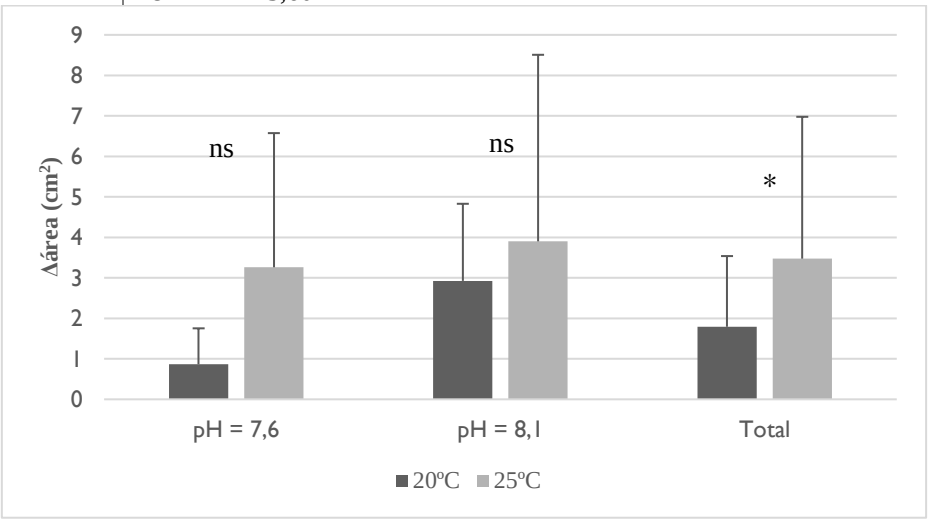


Figura 9. Valores medios (± DE) del incremento en área de recubrimiento del crecimiento incrustante en ejemplares de *Millepora alcicornis* que registraron un crecimiento incipiente de este tipo, en los distintos tratamientos de pH y temperatura. Se incluyen los valores medios registrados entre los tratamientos de temperatura control y temperatura elevada para la totalidad de condiciones de pH estudiadas. Valores marginalmente significativos: * (p<0,09); valores no significativos: ns (p>0,05).

3.3. Calcificación de las colonias

La tasa de calcificación de los ejemplares de *Millepora alcicornis*, estimada mediante el contenido en $CaCO_3$ en peso seco, no mostró diferencias significativas entre los

tratamientos de temperatura y de pH estudiados (Tabla 6 y Figura 10). En la combinación de temperatura alta y pH bajo se registró el mínimo valor medio de la tasa de calcificación de los ejemplares; en el resto de combinaciones de temperatura y pH el contenido medio en $CaCO_3$ de los especímenes fue mayor y más similar entre tratamientos (Figura 10).

Tabla 6. Resultado del ANOVA de 2 vías, ejecutado por permutaciones, de la tasa de calcificación de *Millepora alcicornis*, estimada como contenido en $CaCO_3$, en los diferentes tratamientos de temperatura y pH.

Tasa de calcificación

Factor	gl	SC	MC	Pseudo-F	p(perm)
T	1	107,45	107,45	0,31	0,582
pH	1	188,35	188,35	0,54	0,473
T x pH	1	138,37	138,37	0,39	0,540
Residual	9	3146,80	349,64		
Total	12	3558,90			

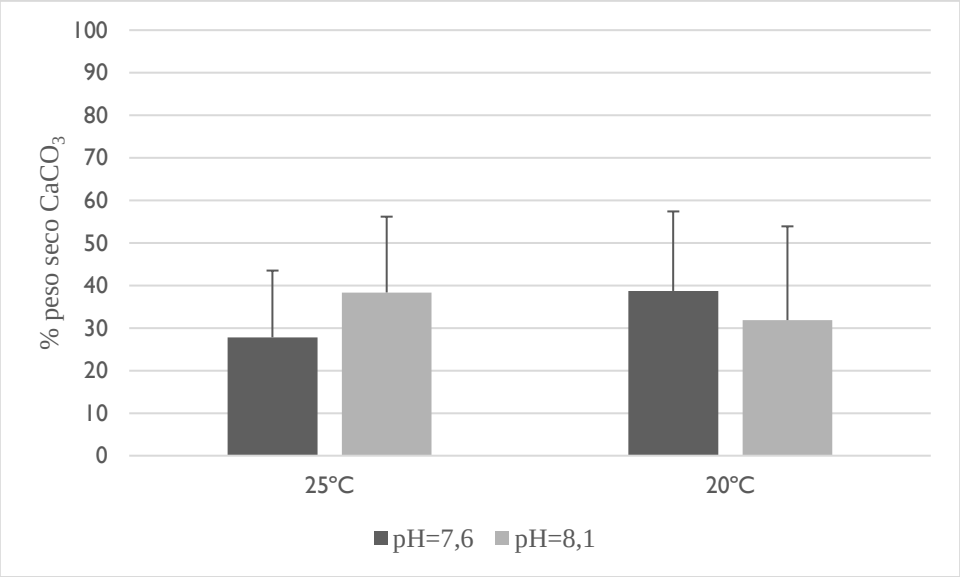


Figura 10. Valores medios (± DE) de la tasa de calcificación, medida como contenido en $CaCO_3$ (%), en las colonias de *Millepora alcicornis* en cada uno de los tratamientos de temperatura y pH.

3.4. Blanqueamiento de las colonias

Los resultados del estado de salud de *Millepora alcicornis* al final del experimento fueron obtenidos mediante el método del *CoralWatch* que evalúa el proceso de blanqueamiento, y no mostraron diferencias significativas en las proporciones de especímenes del coral en las distintas categorías de color en función de los tratamientos de temperatura y pH (χ^2= 5,91; p= 4,34). A pesar de este resultado no significativo, se observó una mayor cantidad de colonias con coloración D6, de máxima pigmentación, en el tratamiento de temperatura alta y pH control, mientras que las coloraciones D5 y D4, ligeramente menos pigmentadas, estuvieron mejor representadas en los tratamientos de temperatura control (Figura 11).

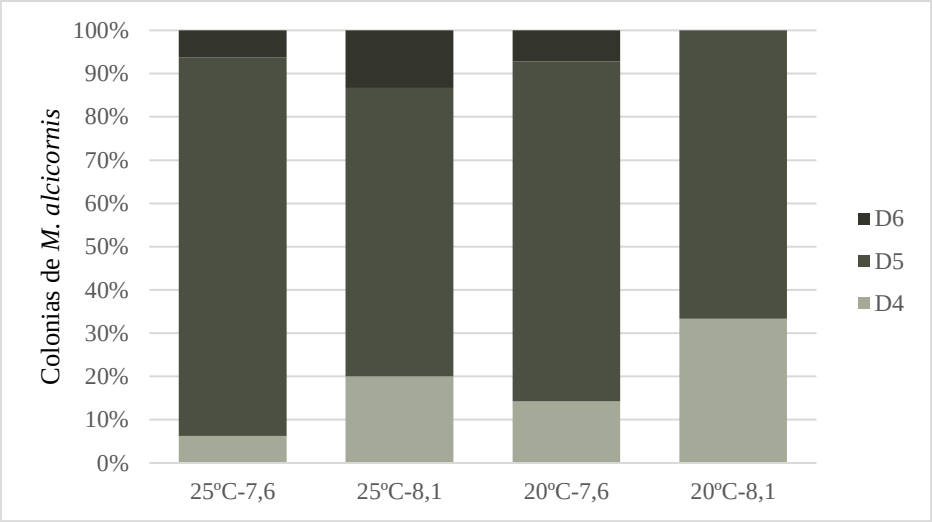


Figura 11. Porcentaje acumulado de ejemplares de *Millepora alcicornis* que mostraron las diferentes categorías de la escala de colores del método *CoralWatch* para los diferentes tratamientos de temperatura y pH utilizados en la experimentación en el laboratorio. Se incluyen las 3 categorías de color registradas por los ejemplares, D4, D5 y D6, siendo D6 la categoría más pigmentada y D4 la más blanqueada.

3.5. Estado de las zooxantelas y contenido en *clorofila-a*

A las 6 semanas de experimento se evaluó el estado de las zooxantelas simbiontes de *Millepora alcicornis*. El PERMANOVA realizado puso de manifiesto un efecto significativo de la interacción entre la temperatura y pH (Tabla 7), de forma que la concentración y composición de las diferentes categorías morfológicas de zooxantelas varió de forma diferente entre los distintos tratamientos de temperatura según el nivel de pH considerado, ya fuera control o bajo (Figura 12).

Tabla 7. Resultados del PERMANOVA de 2 vías, ejecutado por permutaciones, para analizar las diferencias de concentración de los diferentes tipos de zooxantelas de *Millepora alcicornis* en los distintos tratamientos de temperatura y pH. *: Valores significativos (p<0,05).

Zooxantelas

Factor	gl	SC	MC	Pseudo-F	p(perm)
T	1	0,002	0,002	2,826	0,063
pH	1	0,001	0,001	0,782	0,471
TxpH	1	0,004	0,004	4,877	0,009*
Res	20	0,015	0,001		
Total	23	0,022			

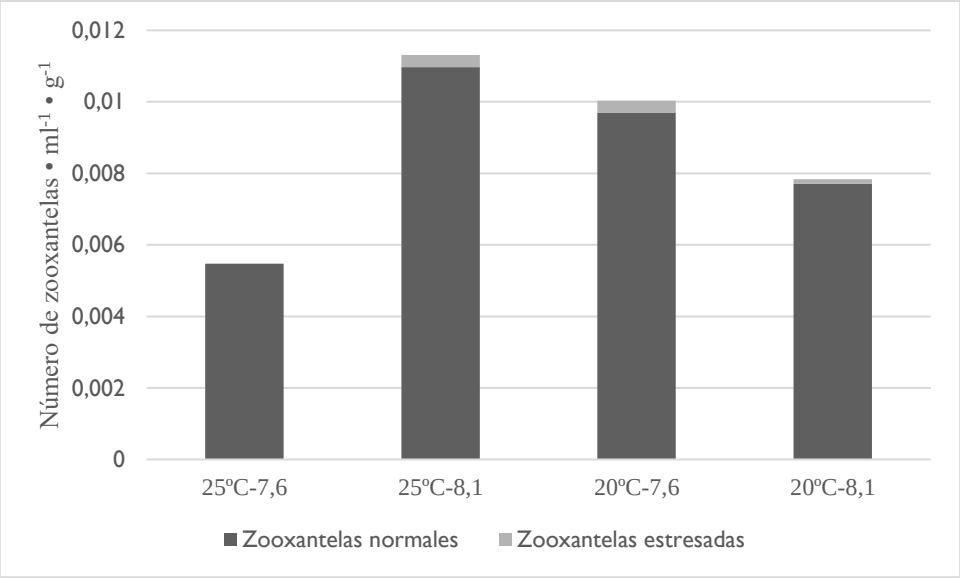


Figura 12. Concentración media de zooxantelas en las colonias de *Millepora alcicornis* (número de zooxantelas • ml^{-1} • g^{-1}) en cada combinación de tratamiento de temperatura y pH. Se diferencian las dos categorías de zooxantelas: en gris oscuro las normales o sanas (NZ) y en gris claro estresadas o degradadas (SZ).

Los análisis *a posteriori* dos a dos para la interacción significativa mostraron diferencias significativas entre los tratamientos de temperatura de 20 y 25 ºC para los dos niveles de pH estudiados, 7,6 y 8,1 (Tabla 8). Sin embargo, al considerar cada uno de los niveles de temperatura analizados, se registraron diferencias significativas en las concentraciones de zooxantelas entre los dos tratamientos de pH (7,6 vs. 8,1) a temperatura alta (25 ºC), mientras que a temperatura control (20 ºC) no se observaron diferencias significativas entre los niveles pH (Tabla 8).

Tabla 8. Resultados de los análisis *a posteriori* por pares de la interacción significativa de los factores "Temperatura x pH", obtenida en el PERMANOVA que analizó la concentración de los diferentes tipos de zooxantelas de *Millepora alcicornis* en el experimento de laboratorio.

T x pH					
pH=7,6			pH=8,1		
Temperatura	t	p(perm)	Temperatura	t	p(perm)
25 *vs.* 20 ºC	2,05	0,027	25 *vs.* 20 ºC	1,88	0,037
Temperatura=25 ºC			Temperatura=20 ºC		
pH	t	p(perm)	pH	t	p(perm)
7,6 *vs.* 8,1	2.38	0,012	7,6 *vs.*8,1	0,92	0,439

Estos resultados se visualizaron de forma clara en el análisis PCO (Figura 13), que explicó el ≈84 % de variabilidad de los datos de la concentración de los distintos tipos de zooxantelas. En la ordenación se observa una cierta segregación de las muestras mantenidas a 20 ºC hacia la derecha y parte superior del gráfico, de aquellas de 25 ºC. En el tratamiento de temperatura control, predominaron las zooxantelas sanas y aparecieron en menor abundancia las morfologías degradadas. En cambio, en las muestras de temperatura elevada, que tienden a agruparse hacia la parte inferior del gráfico, se observa una diferencia entre los niveles de pH, donde a pH control parece haber mayor proporción de los diferentes tipos morfológicos de zooxantelas con mayor abundancia de sanas en

muchos casos, mientras que en el tratamiento de pH 7,6 tiende a disminuir la proporción de zooxantelas saludables a la vez que aumenta la de zooxantelas estresadas, bien transparentes o degradadas oscuras (Figura 13).

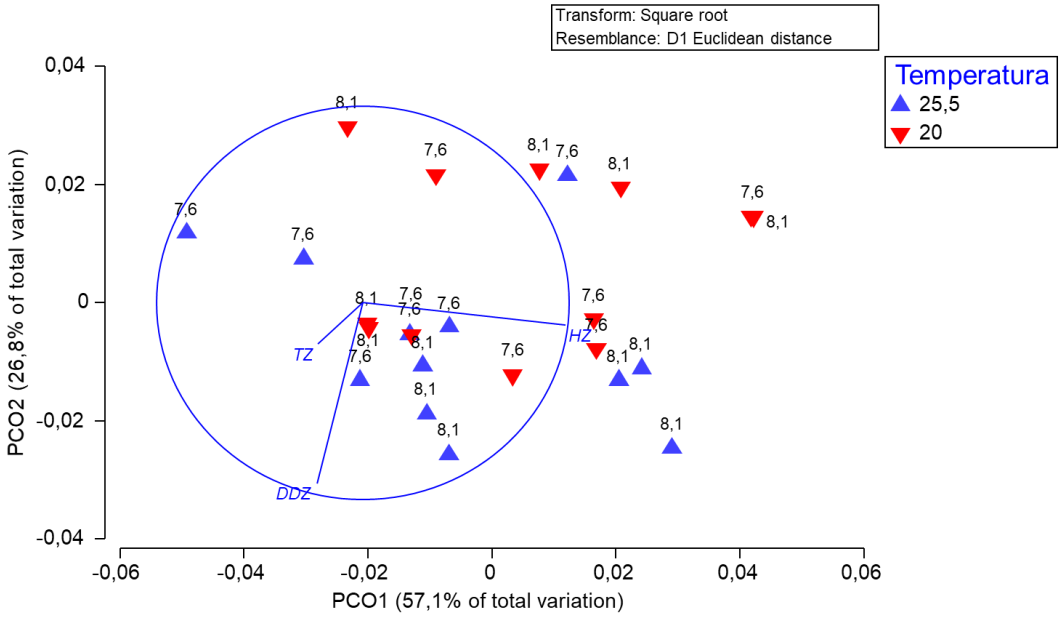


Figura 13. Gráfico de ordenación de coordenadas principales (PCO) que incluye los dos primeros ejes que explican un 83,8 % de la variabilidad de los datos de la abundancia de tipos de zooxantelas en las colonias de *Millepora alcicornis* mantenidas a diferentes condiciones de temperatura (20 y 25 ºC) y pH (8,1 y 7,6) en el laboratorio. HZ: zooxantelas sanas, DDZ: zooxantelas degradadas y oscuras; TZ: zooxantelas estresadas y transparentes.

El análisis del contenido en *clorofila-a* de *Millepora alcicornis* en las diferentes condiciones experimentales mostró un efecto significativo del factor pH (Tabla 9). La concentración de *clorofila-a* fue significativamente más alta a pH control que a pH 7,6 (Figura 14). Sin embargo, no se encontró ningún efecto del pH ni de la interacción de factores "Temperatura x pH" (Tabla 9).

Tabla 9. Resultados del ANOVA de 2 vías por permutaciones de la concentración de *clorofila-a* en los diferentes tratamientos de temperaturas (T alta y control) y pH (bajo y control) en *Millepora alcicornis*. *: Valores significativos (p<0,05).

Clorofila-a					
Factor	Gl	SC	MC	Pseudo-F	p-perm
T	1	6,49 E-3	6,49 E-3	2,42	0,160
pH	1	2,24 E-2	2,24 E-2	8,37	0,028*
TxpH	1	5,61 E-3	5,61 E-3	2,09	0,180
Res	8	2,14 E-2	2,68 E-3		
Total	11	5,60 E-2			

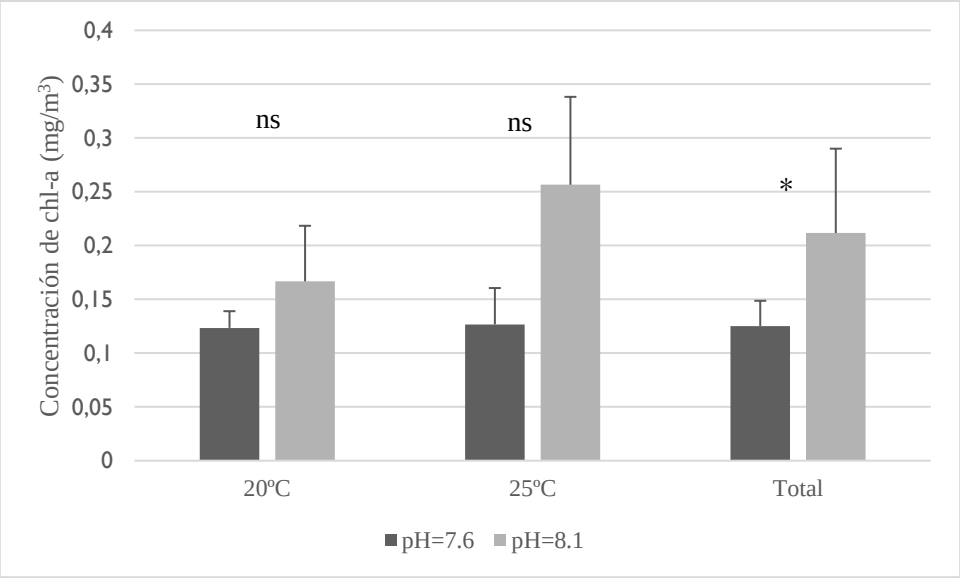


Figura 14. Valores medios (± DE) de la concentración de *clorofila-a* en ejemplares de *Millepora alcicornis* en cada uno de los tratamientos de pH y temperatura. Se incluyen los valores medios registrados entre los tratamientos de pH control y pH bajo para la totalidad de condiciones de temperatura estudiadas. Valores significativos: * ($p<0,05$)

4. Discusión

Este estudio pone de manifiesto los efectos del cambio climático sobre el crecimiento y estado de salud del hidrocoral *Millepora alcicornis*, de reciente aparición en Canarias. Los resultados mostraron que el incremento de la temperatura oceánica esperado para la región en las próximas décadas favorece el desarrollo de las colonias. El efecto de la acidificación oceánica fue más limitado, afectando principalmente a las zooxantelas simbiontes, pero sin un daño aparente para la especie.

Millepora alcicornis se distribuye en mares tropicales de todo el mundo (Boschma, 1956; Lewis, 2006) y su presencia está constatada en varias regiones del Atlántico oriental tropical (Laborel, 1974; Boekschoten y Best, 1988; Morri y Bianchi, 1995, Morri *et al*., 2000), donde juega un papel crucial en la organización de las comunidades bentónicas (Morri y Bianchi, 1995; Morri *et al*., 2000) creando complejidad tridimensional en los arrecifes coralinos con su crecimiento de tipo ramificado (Marangoni *et al*., 2017). De forma similar a otras muchas otras especies que están teniendo en la actualidad expansiones de rango a consecuencia del aumento de la temperatura oceánica (Fields *et al*., 1993; Harley *et al*., 2006), la especie ha experimentado una ampliación en su límite de distribución norte en el Atlántico oriental, apareciendo hasta en las islas Canarias (Clemente *et al*., 2011; López *et al*., 2015). El éxito de una especie introducida en un nuevo ambiente se relaciona con diversos factores, incluyendo características inherentes de los propios organismos, tales como la variabilidad genética y estrategias específicas de reproducción, crecimiento y dispersión (Reichard y Hamilton, 1997; Lee, 2002). Pero también las condiciones ambientales de la región de acogida juegan un papel crucial (Moyle y Light, 1996; Chapin *et al*., 1998). De hecho, la temperatura ha sido considerada como uno de los principales factores ambientales que controlan las distribuciones de las especies coralinas (Veron, 1995) y resulta fundamental para el éxito de las mismas en nuevos hábitats no nativos. En nuestros procedimientos experimentales en el laboratorio pudimos constatar que el incremento de la temperatura del agua, simulando los aumentos previstos para la región de Canarias, favorece el crecimiento de *M. alcicornis*, resultado que fue corroborado con dos aproximaciones diferentes, el incremento en peso y el incremento en área de recubrimiento incrustante de los especímenes. Trabajos previos ya señalaron la probable influencia de eventos extremos de temperaturas cálidas en el éxito de la nueva colonización de hábitats submareales de Canarias por *Millepora* (Clemente *et al*., 2011; López *et al*., 2015). De esta forma, el progresivo calentamiento del agua de mar que se ha venido registrando en los últimos años ha permitido a la especie colonizar y tolerar vivir más allá de su límite de distribución normal, aunque su extensión espacial a lo largo de la costa de Tenerife ha sido hasta ahora mínima. Más aún, con estos nuevos resultados experimentales se pone de manifiesto que las condiciones climáticas que se esperan para finales de siglo en las islas Canarias tienen el potencial de favorecer el crecimiento de las colonias de esta importante especie tropical bioconstructora de arrecifes, lo que puede conllevar aumentos en sus poblaciones y las consecuentes modificaciones del hábitat y del funcionamiento de los ecosistemas.

La temperatura superficial del agua de mar (SST) en la región de Canarias difiere mucho de los valores que registra este parámetro en el resto de localizaciones del rango de distribución circumtropical de *Millepora alcicornis* (Boschma, 1956). En las islas Canarias la SST media se sitúa en unos 21,16 ºC, variando entre 19,16 ºC en invierno y

23,40 ºC en verano (Kalnay *et al.*,1996; Vélez-Belchi *et al.*, 2015). Sin embargo, las temperaturas son muy diferentes dentro del rango de distribución normal de la especie, por ejemplo, en Cabo Verde varían entre los 22 y 26 ºC (Brito, 2010), mientras que en regiones del Caribe pueden alcanzar valores medios de hasta 28-29 ºC (Banaszak *et al.*, 2003). En nuestro estudio *Millepora* ha mostrado una alta capacidad de aclimatación al rango de temperaturas aplicado, establecido entre los 20 ºC, como temperatura control actualmente registrada en el Archipiélago, y los 25 ºC, como temperatura elevada esperada para finales de siglo. Así, los especímenes mostraron un mayor crecimiento a la máxima temperatura estudiada, registrándose una tasa media de incremento de 0,09 g / semana. Este resultado está en concordancia con otros estudios que han señalado tasas de crecimiento en peso para *M. alcicornis* de 0,10 g / semana a temperaturas de 25,5-26 ºC (Olivera *et al*., 2008). Normalmente los estudios realizados sobre los efectos del aumento de la SST en hidrocorales presentan resultados nocivos para el desarrollo de las especies (Hoegh-Guldenberg, 1999; Hughes *et al*, 2003; Morri *et al.*,2010 ya que se realizan en condiciones donde la especie en cuestión se encuentra cerca de su límite de tolerancia, a fin de entender cómo especies nativas responderán a los cambios esperados en temperatura. En nuestro caso, al tratarse de elucidar las respuestas ante un futuro calentamiento de las aguas de una especie tropical establecida en una nueva región de aguas más frías, el rango de temperatura aplicado estuvo muy por debajo del límite de temperatura letal para la especie, que se encuentra en los 32º C (Banaszak *et al.*, 2003; Rodríguez, 2015). De continuar la tendencia ascendente de la SST según las previsiones del IPCC (2014), y teniendo en cuenta estos resultados, *M. alcicornis* puede llegar a expandirse y a crecer rápidamente en los ecosistemas de Canarias, ya que el calentamiento previsto para la región se sitúa en el rango óptimo de la especie, lo que, junto a la mayor frecuencia de inviernos cálidos, podrá favorecer la expansión de esta especie en las aguas de Canarias.

Los corales zooxantelados hospedan dinoflagelados simbiontes que les suministran la mayor parte de la energía mediante su actividad fotosintética, pero que los hacen más sensibles a los cambios de temperatura ambiental (Glynn, 1996; Parry *et al*., 2007). El incremento del blanqueamiento de los corales, debido a la expulsión de las algas simbiontes del tejido coralino, pérdida de los pigmentos fotosintéticos o por daño directo al tejido (Iglesias-Prieto *et al.*, 1992), se ha relacionado con los cambios climáticos globales de las últimas décadas (Carricart-Ganivet *et al*., 2012; IPCC, 2001). Diversos estudios han concluido que si la SST continúa en ascenso, un tercio de los corales del mundo estarán en riesgo de extinción debido principalmente a estos fenómenos de blanqueamiento (Chumkiew *et al.*, 2011; Hoegh-Guldberg *et al*., 1989, 2014**).** En las condiciones experimentales evaluadas en este estudio no se observó un blanqueamiento de las colonias asociado a los tratamientos de temperatura alta, aunque la aparición de ligeros cambios en la abundancia de colonias en las distintas categorías de color, establecidas por el método estandarizado del *CoralWatch* (Siebeck *et al*., 2008), sugieren que con tiempos de exposición más prolongados podría detectarse algún efecto de estos parámetros. En condiciones de temperatura alta y pH control una mayor cantidad de colonias presentaron el estado de máxima pigmentación, mientras que la frecuencia de especímenes menos pigmentados fue máxima a temperatura control y pH bajo. Estas tendencias sugieren que la temperatura de 25 ºC puede ser adecuada para el endosimbionte, mientras que los 20 ºC pueden estar más cercanos a los mínimos de

tolerancia fisiológica. Esto concuerda con los rangos de temperatura en los que se ha registrado eventos de blanqueamiento de la misma especie en otras regiones. Por ejemplo, en el Caribe mexicano se ha observado que incrementos de unos 3 ºC respecto a la media mensual de 29,5 ºC son los que provocan eventos de blanqueamiento irreversibles de *M. alcicornis*, con la consecuente mortalidad en masa del arrecife (Banaszak *et al.,* 2003). Sin embargo, hay que mencionar que la susceptibilidad al blanqueamiento varía entre especies, profundidades y localizaciones (Fisk y Done 1985; Marshall y Baird, 2000; Stimson *et al.*, 2002; Grottoli *et al*., 2004), y está altamente influenciada por la morfología del coral (Wilkinson y Hodgson., 1999; Loya *et al*., 2011), y el tipo de endosimbionte que tenga (Glynn *et al*., 2001; Howell *et al*., 2011).
En Tenerife, se ha observado blanqueamiento reversible en las colonias de *M. alcicornis* (Peraza, 2017), principalmente atribuido a cambios en la salinidad del agua como consecuencia de intensas lluvias, que tienen el potencial de modificar la calidad de las aguas costeras, aumentar la erosión, el aporte de nutrientes y la turbidez (Hoegh-Guldberg *et al*., 2017). Sucesos severos de este tipo o prolongados en el tiempo pueden provocar la muerte de las colonias, disminución del crecimiento, bioerosión o desaparición total de las estructuras arrecifales (Glynn, 1996).

La acidificación oceánica ocasionada por el cambio climático, junto con el aumento de la temperatura, es otro de los factores de acción global responsables de los mayores cambios ambientales en las comunidades coralinas (D'Olivo *et al*., 2013). La hipercapnia o elevada pCO_2 afecta directamente disminuyendo la saturación de $CaCO_3$ del medio o a nivel fisiológico alterando el equilibrio ácido-base (Fabry *et al*., 2008). Sin embargo, los resultados de muchos estudios que evalúan el efecto combinado de la temperatura y el pH en corales resultan contradictorios (Riebesell y Gattuso, 2014; Erez *et al*., 2011; Prada *et al.*, 2017). Aunque la mayoría asevera una disminución en la calcificación a mayor pCO_2, las respuestas son totalmente diferentes según la especie de coral considerada (McCulloch *et al.,* 2012). Los experimentos de este estudio sometieron a *Millepora alcicornis* a niveles de pH de 7,6 que no demostraron ningún efecto sobre las tasas de calcificación de la especie ni sobre el crecimiento de las colonias. Estos hallazgos están en concordancia con varias investigaciones previas que destacan la resistencia de la familia Milleporidae a la acidificación (Marangoni *et al*., 2017; Luz *et al*., 2018). En concreto, se ha puesto de manifiesto la capacidad de adaptación del género *Millepora* a condiciones de pH de 7,5 unidades en experimentos de 30 días de duración, sin presentar estrés oxidativo ni blanqueamiento (Marangoni *et al*., 2017; Luz *et al*., 2018). En otro estudio *M. platyphylla* no se vio afectada bajo condiciones de valores de pCO_2 de 913 µatm a temperaturas de 28 ºC y 30 ºC (Brown y Edmunds, 2016). En nuestro caso observamos que la especie es resistente incluso a tiempos de exposición más largos, de 43 días a pH bajo. Esto es consistente con investigaciones previas que han revelado que, aunque el pH bajo reduce la tasa de calcificación de *Millepora*, esto no ocurre hasta que se alcanzan valores muy bajos de pH, en torno a las 7,2 unidades. En un estudio comparativo, Brown y Edmunds (2016) demostraron que cnidarios taxonómicamente diversos muestran respuestas diferentes a la acidificación de los océanos, al comparar las respuestas individuales de un hidrocoral y tres escleractinios pertenecientes a tres clados diferentes de cnidarios calcificadores (Milleporidae, Robusta y Complexa). Los resultados de este estudio sugieren que ciertas limitaciones evolutivas podrían desempeñar un papel importante en la determinación de la sensibilidad de la calcificación de las distintas especies a la

acidificación. Por ejemplo, estudios recientes en *M. alcicornis* ponen de manifiesto la importancia de la actividad de la enzima Ca-ATPasa, encargada del proceso de calcificación, y constatan una mayor actividad enzimática en tratamientos de pCO_2 altos (Marangoni *et al*., 2017). Incluso algunos escleractinios podrían reducir su sensibilidad a la acidez aumentando el grosor de sus tejidos y, consecuentemente, incrementando la biomasa en condiciones de pH bajo (Edmunds, 2011). Otros factores como la concentración de nutrientes pueden contrarrestar los efectos de la disminución del pH (Cohen y Holcomb, 2009), como se ha visto por ejemplo con la especie *Porites* sp. cuya respuesta fue tolerar las concentraciones mayores de pCO_2 cuando era alimentado con zooplancton (Edmunds, 2011). Estudios realizados por Marangoni *et al*. (2017) en aguas brasileñas, características por su alto cantidad de nutrientes, coinciden con los resultados obtenidos en este estudio, donde con valores de pCO_2 altos, las colonias de *M. alcicornis* no se vieron afectadas. En nuestro estudio, las colonias de *M. alcicornis* fueron cultivadas en aguas oligotróficas, características de las aguas canarias, pero se alimentaron semanalmente con *Artemia* sp. y alimento líquido constituido por una mezcla de fito y zooplancton, lo que pudo ayudar a contrarrestar el efecto de la acidificación sobre las colonias, tal y como indican otros estudios (Cohen y Holcomb, 2009; Edmunds, 2011).

El contenido en zooxantelas de las colonias de *M. alcicornis* en condiciones experimentales varió en función de la combinación de temperatura y pH. Se registró una mayor variabilidad entre los dos tratamientos de pH en la concentración y estado de las zooxantelas en condiciones de temperatura alta, observándose una mayor concentración de células sanas en el pH control que en el pH bajo. En el caso de la temperatura control, la respuesta fue similar en ambos niveles de pH y predominaron las zooxantelas sanas. Sin embargo, la concentración de *clorofila-a,* pigmento presente en todas las especies fotosintetizadoras y cuya concentración en los tejidos puede dar una idea del estado de salud de estos organismos (Iglesias-Prieto *et al.,* 1992), varió solamente entre tratamientos de pH, encontrándonos con una concentración mayor en el tratamiento de pH control. Esta variabilidad registrada en la concentración de clorofila concuerda con los resultados previos del estudio de las zooxantelas y del blanqueamiento de las colonias estimado visualmente, ya que en los dos tratamientos de pH 8,1, tanto en combinación con temperatura elevada como con temperatura control, predominaron las zooxantelas sanas, más pigmentadas y caracterizadas por un mayor contenido en clorofila (Reimer *et al*., 2007). De nuevo, las respuestas de estas variables descriptoras de los simbiontes son extremadamente variables según la especie de coral considerada, su tipo de alimentación predominante, autótrofa o heterótrofa, y, especialmente, el filotipo o clado de las zooxantelas simbiontes.

Se sabe que las especies del dinoflagelado *Symbiodinium* poseen mecanismos concentradores del carbono y que pueden utilizar el HCO_3^- disponible para la fotosíntesis (Leggat *et al*., 1999), no sin costes metabólicos y energéticos. Estos mecanismos concentradores del carbono generalmente difieren en su diseño y eficiencia entre las especies de algas (Tortell, 2000; Giordano *et al*., 2005), por lo que es concebible que algunos clados de *Symbiodinyum* tengan mecanismos menos eficientes, dependiendo en mayor medida de la captación pasiva por difusión del CO_2 que otros. Teniendo en cuenta esto, estudios previos han demostrado diferentes respuestas al aumento de pCO_2 del dinoflagelado simbionte *Symbiodinium*. Dependiendo del clado filogenético al que

pertenezcan, se ha observado: ausencia de respuesta a la acidificación, aumentos en la capacidad fotosintética sin mayor crecimiento, o aumentos en crecimiento sin incrementos en la capacidad fotosintética (Brading *et al*., 2011). La menor concentración de clorofila de los simbiontes registrada en nuestro experimento, junto con las mayores concentraciones de zooxantelas en el tejido coralino, sugiere que esta última opción puede estar operando en las muestras de *M. alcicornis* sometidas a pH bajo y tratamiento de temperatura control. En muchos casos, el aumento en el crecimiento a pCO_2 elevadas se acompaña de un aumento en la cantidad de carbono fijado por fotosíntesis (Schippers *et al*., 2004; Hutchins *et al*., 2007; Fu *et al*., 2008), aunque esto no siempre es así. Por ejemplo, *Trichodesmium* IMS101 aumenta sus tasas de crecimiento a pCO_2 elevada, a pesar de no estar limitado en carbono a pCO_2 control (Levitan *et al*., 2007). Los aumentos de la tasa de crecimiento relacionados con la acidificación en ausencia de incrementos en la fijación de carbono se han explicado como una reasignación de la energía empleada en el funcionamiento de los mecanismos concentradores de carbono, que solo se requieren a pCO_2 control (Rost *et al*., 2008; Hurd *et al*., 2009). En nuestro estudio, la respuesta de las zooxantelas y la clorofila a pH bajo y temperatura control es consistente con estas observaciones de tasas elevadas de crecimiento con menores tasas fotosintéticas. Esto sugiere una reasignación de los recursos disponibles al regular negativamente los mecanismos concentradores de carbono, energéticamente costosos (Giordano *et al*., 2005), para pasar a depender en mayor medida de la absorción de CO_2 por difusión simple (Hurd *et al*., 2009). De esta forma, se puede aumentar las reservas de energía disponibles para invertir en la síntesis de nuevas células. Sin embargo, en nuestros resultados el efecto combinado de acidificación y calentamiento del agua fue muy diferente y, aunque se mantienen los niveles de clorofila disminuidos**,** la concentración de zooxantelas en el coral disminuyó drásticamente**,** apareciendo mayores proporciones de células degradadas. Esto habla de la sensibilidad del simbionte al aumento de temperaturas esperado para la región de Canarias en un contexto futuro de cambio climático, aunque los rangos de temperatura elevada analizados no comprometen el crecimiento y supervivencia de las colonias de *M. alcicornis*.

La variabilidad de clados en las especies de *Symbiodinium* que viven en relación simbiótica con muchos invertebrados marinos es enorme (Kinzie y Chee, 1979). Algunos pueden tolerar los efectos negativos de condiciones ambientales extremas, como la radiación solar y el aumento de la temperatura. Por ejemplo, el denominado clado D tiene una mayor resistencia a los cambios drásticos de temperatura que el clado C, incluso habiéndose constatado que puede persistir durante eventos de blanqueamiento (Grottoli *et al*., 2014; Boulotte *et al*., 2016). La mayor concentración de zooxantelas sanas que registramos a pH control y temperatura elevada (25 ºC) contrastan con las características del Clado C de *Symbiodinium* que aparece en *M. alcicornis* (Rodríguez *et al.*, bajo revisión), ya que se ha definido como un clado que no soporta cambios drásticos de temperatura. El tipo de *Symbiodinium* de las colonias de Tenerife parece estar adaptado a eventos de temperatura extrema en la región y la temperatura de 25 ºC no parece aproximarse a su límite de tolerancia térmica ni desencadenar eventos de blanqueamiento como consecuencia de la expulsión de las zooxantelas. Sin embargo, en combinación con un pH bajo, condiciones esperables de forma simultánea a consecuencia del cambio climático, sí parece haber un efecto negativo sobre el simbionte, que aunque mantuvo niveles de clorofila disminuidos propios de clados no limitados en carbono, la

concentración de zooxantelas en el coral disminuyó drásticamente, apareciendo mayores proporciones de células degradadas. Probablemente la redistribución energética de la supresión de los mecanismos concentradores de carbono no es suficiente para contrarrestar el gasto energético requerido en situaciones de metabolismo acelerado por el aumento de temperatura. Berkelmans *et al*., (2006) demostraron que existe una relación causal entre el tipo de *Symbiodinium* y la tolerancia térmica de los corales, e incluso algunas especies en su estado adulto pueden volverse más resistentes debido a un cambio en el tipo de zooxantelas. Esto podría ser un tipo de adaptación genética a corto plazo o de plasticidad transgeneracional, en la que se transmite a la descendencia determinados rasgos en respuesta a cambios climáticos o condiciones de estrés, logrando una progenie mejorada que pueda desarrollarse bajo las mismas condiciones de estrés (Münzbergová y Hadincová, 2017).

En definitiva, los resultados de este estudio esclarecen cómo será el desarrollo de la especie *Millepora alcicornis* en condiciones futuras de cambio climático en las aguas de Canarias. El crecimiento y expansión de las colonias podría verse favorecido en condiciones de cambio climático y la calcificación de las colonias no se vería comprometida por la acidificación oceánica esperada para finales de siglo. Sin embargo, cambios aún más bruscos en la temperatura, combinados con el proceso de acidificación, pueden tener un efecto negativo sobre el simbionte, pues ya en las condiciones de cambio climático establecidas en nuestro experimento, aunque sin comprometer el estado del coral las concentraciones de *clorofila a* y de zooxantelas se vieron afectadas.

El planteamiento de futuros estudios de laboratorio es importante para tener una información más detallada acerca de las respuestas al cambio climático, con periodos de experimentación manipulativa más largos, así como con la inclusión de otros factores ambientales de influencia, como pueden ser salinidad, radiación solar o contaminación. Además, el equilibrio entre la nutrición de tipo autótrofa y la heterótrofa a través de los pólipos del coral puede ser clave para entender los procesos de adaptación de las colonias a las condiciones de cambio climático. La alimentación heterótrofa de los organismos podría, hasta cierta medida, permitir a los especímenes resistir y/o recuperarse frente a eventos de blanqueamiento e incluso incrementar el tamaño de las colonias. En este sentido, experimentos con una alimentación de las colonias que refleje de forma realista las condiciones oligotróficas de Canarias pueden resultar necesarios para confirmar si las respuestas de crecimiento de *M. alcicornis* son consistentes con los patrones observados en este estudio.

Los eventos de colonización de otras latitudes pueden convertirse en la respuesta de muchas especies de corales ante el inevitable ascenso de la temperatura superficial y la acidificación del mar. Si es así, resulta fundamental conocer no sólo las consecuencias ecológicas de la desaparición de las especies coralinas en su rango de distribución normal, sino también las repercusiones de los nuevos eventos colonizadores en los sistemas locales.

5. Conclusiones

1. Este estudio pone de manifiesto que el incremento de la temperatura y la acidificación oceánicas esperados para las próximas décadas tiene el potencial de afectar en diferentes aspectos al hidrocoral de reciente aparición en Canarias, *Millepora alcicornis.*

2. El incremento de la temperatura oceánica a valores de 25 ˚C favoreció el crecimiento de las colonias de *Millepora alcicornis*, estimado tanto en el peso como con el recubrimiento de tipo incrustante.

3. El efecto de la acidificación oceánica fue más limitado y las colonias de *M. alcicornis* toleraron una disminución de pH a 7,6 unidades durante un total de 43 días, sin ver afectadas sus tasas de crecimiento ni sus tasas de calcificación, corroborando la especial resistencia de la familia Milleporidae a la acidificación.

4. El estado de blanqueamiento de las colonias de *M. alcicornis* no se relacionó con las condiciones de temperatura o pH del agua en el transcurso del experimento. Sin embargo, la aparición de ligeros cambios en la proporción de colonias en las distintas categorías de color, establecidas por el método estandarizado del *CoralWatch*, sugiere que con tiempos más prolongados de exposición podrían detectarse algún efecto de estos parámetros en el blanqueamiento.

5. El contenido en *clorofila-a* del dinoflagelado simbionte *Symbiodinium* disminuyó significativamente en las colonias de *M. alcicornis* expuestas a pH 7,6, de forma independiente al tratamiento de temperatura aplicado, aunque sin comprometer el estado de salud general de los ejemplares.

6. La concentración y el estado de las zooxantelas simbiontes en el tejido coralino de *M. alcicornis* variaron en función de la combinación de tratamientos de temperatura y pH. La disminución de la concentración de células en condiciones de temperatura elevada y pH bajo pone de manifiesto la sensibilidad del simbionte a las condiciones de cambio climático esperadas para la región de Canarias. Aunque los rangos de temperatura (25 ˚C) y pH (7,6) analizados no comprometieron el crecimiento y supervivencia de las colonias de *M. alcicornis*, cambios aún más drásticos en la temperatura, combinados con el proceso de acidificación, podrían poner en peligro la viabilidad del simbionte.

7. El tipo de *Symbiodinium* de las colonias de Tenerife parece estar adaptado a eventos de temperatura extrema propios de la región, de forma que la temperatura de 25 ºC no parece aproximarse a su límite de tolerancia ni desencadenar eventos de blanqueamiento de las colonias como consecuencia de la expulsión de las zooxantelas. Sin embargo, en combinación con un pH bajo, condiciones esperables de forma simultánea a consecuencia del cambio climático, sí parece haber un efecto negativo sobre el simbionte, que mostró menores niveles de clorofila y una disminución de la concentración en el coral.

8. Los resultados obtenidos en este estudio muestran el potencial desarrollo y expansión que puede tener *M. alcicornis* en el contexto de cambio climático previsto para final de siglo en las aguas de Canarias. Las condiciones de temperatura y pH esperadas tienen el potencial de favorecer el crecimiento de las colonias sin comprometer su calcificación o desencadenar eventos de blanqueamiento, lo que puede conllevar aumentos en las poblaciones y las consecuentes modificaciones del hábitat y del funcionamiento de los ecosistemas.

6. Agradecimientos

El presente Trabajo Final de Máster se enmarca dentro del proyecto “Seguimiento, control y mitigación de proliferaciones de organismos marinos asociados a perturbaciones humanas y cambio climático en la Región Macaronésica” (MIMAR, MAC/4.6.d/066).

En primer lugar, quiero agradecer a mis tutoras Sabrina Clemente y Adriana Rodríguez su inestimable ayuda, sin la que no hubiera sido posible este TFM. Por todas esas horas de laboratorio, por las correcciones super detalladas y hechas con tanto esmero, por el tiempo que han dedicado y por la implicación, que me han hecho sentir parte del grupo de trabajo. A Cataisa López por las respuestas, consejos y la ayuda en el laboratorio.

Este trabajo simboliza el fin de una etapa muy dura en lo personal, de las decisiones que hay que tomar. Y sin dejar de lado a mis tutoras y compañeras que lo han hecho posible, quiero dedicárselo a Jose. Pendiente quedará aquel buceo, aquel corto del oeste. Fue y será para mí un padre aunque no compartiéramos sangre, un colega que me sacaba 30 años, que me enseñó a ir en bici, a (que no hay nada malo en) hacer el tonto, y que si luchamos que sea hasta el final, aunque perdamos. No se rinde gallo rojo.

7. Bibliografía

Anderson, M. J. 2001. Permutation tests for univariate or multivariate analysis of variance and regression. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 58:626-639.

Anderson, M. J. 2005. PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance using permutation tests. Department of Statistics, University of Auckland. 24 pp. Auckland, Nueva Zelanda.

Anderson, M. J., y Robinson, J. (2003). Generalised discriminant analysis based on distances. *Australian and New Zealand Journal of Statistics*, 45, 301–318

Arístegui, J., Sangrá, P., Hernández-León, S., Cantón, M., Hernández-Guerra, A., & Kerling, J. L. 1994. Island-induced eddies in the Canary Islands. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 41(10), 1509–1525. https://doi.org/10.1016/0967-0637(94)90058-2

Banaszak, A. T., Ayala-Schiaffino, B. N., Rodríguez-Román, A., Enríquez, S., y Iglesias-Prieto, R. 2003. Response of *Millepora alcicornis* (Milleporina: Milleporidae) to two bleaching events at Puerto Morelos reef, Mexican Caribbean. *Revista de Biologia Tropical*, *51*(SUPPL. 4), 57–66.

Barnett, T. P., Pierce, D. W., Achutarao, K. M., Gleckler, P. J., Santer, B. D., Gregory, J. M., y Washington, W. M. 2005. Penetration of Human-Induced Warming into the World's Oceans. *Science*, *284*(July), 284–287. https://doi.org/10.1126/science.1112418

Barton E. D., Aristegui J., Tett P., Cantón M., García J., Hernández S., Nykjaer L., Almeida C., Almunia J., Ballesteros S., Basterretxea G., Escánez J., García L., Hernández A., López F., Molina R., Montero M. F., Navarro E., Rodríguez J. M., van Lenning K., Vélez H. y Wild K. 1998. The transition zone of the Canary Current upwelling región. Progress in Oceanography. 41, 455-504.

Bas, M. 2017. Estudios experimentales sobre los efectos del cambio climático en el zoantídeo *Palythoa canariensis* (Anthozoa, Cnidaria) en las islas Canarias. Trabajo Final de Máster Biología Marina. Universidad de La Laguna, España.

Berkelmans, R., AND M. Van Oppen. 2006. The role of zooxanthellae in the thermal tolerance of corals: A 'nugget of hope' for coral reefs in an era of climate change. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci*. 273: 2305–2312, doi:10.1098/ rspb.2006.3567

Bianchi, C. N., Morri, C., Lasagna, R., Montefalcone, M., Gatti, G., Parravicini, V., y Rovere, A. 2015. Resilience of the Marine Animal Forest. In S. Rossi, L. Bramanti, A. Gori, & C. del Valle (Eds.), *Marine Animal Forests: The Ecology of Benthic Biodiversity Hotspots* (pp. 1–30). Cham: Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-17001-5_35-1

Boekschoten G.J., y Best M.B. 1988. Fossil and recent shallow water corals from the Atlantic islands off Western Africa. *Zool Meded* 62:99–112

Boschma, H. 1956. Milleporina and Stylasterina, p. F90-F106. In R.C. Moore (ed.). Treatise on invertebrate paleontology. *Geol. Soc. Amer*. and Univ. Kansas, Lawrence, Kansas.

Brading, P., Warner, M. E., Davey, P., Smith, D. J., Achterberg, E. P., y Suggett, D. J. 2011. Differential effects of ocean acidification on growth and photosynthesis among phylotypes of *Symbiodinium* (Dinophyceae), *56*(3), 927–938. https://doi.org/10.4319/lo.2011.56.3.0927

Brito, A. 2010. Biogeografía y conservación de la biodiversidad marina en la Macaronesia. *Rev Acad Canar Cienc* XXII 4: 161-175

Brito, A., Falcón, J. M., y Herrera, R. 2005. Sobre la tropicalización reciente de la ictiofauna litoral de las islas Canarias y su relación con cambios ambientales y actividades antrópicas. *Vieraea*, *33*(January), 515–526.

Brito, A., Falcón, J.M., Aguilar, N. y Pascual, P. 2001. Fauna vertebrada marina. En: J.M. Fernández-Palacios y J.L. Martín Esquivel (eds.) *Naturaleza y Conservación en las Islas Canarias*, pp. 219-229. Ediciones Turquesa. Santa Cruz de Tenerife.

Brito, A., Moreno, S., Escánez, A., Maria Falcón, J., & Herrera, R. (2017). New records of Actinopterygian fishes from the Canary Islands: tropicalization as the most important driving force increasing fish diversity. Revista de La Academia Canaria de Ciencias, XXIX, 31–44.

Brito, A., Pascual, P.J., Falcón, J.M., Sancho, A. y González-Lorenzo, G. 2002. *Peces de las Islas Canarias. Catálogo comentado e ilustrado*. Francisco Lemus Editor. La Laguna, 419 pp

Brown, D., y Edmunds, P. J. 2016. Differences in the responses of three scleractinians and the hydrocoral *Millepora platyphylla* to ocean acidification. *Marine Biology*, *163*(3), 1–10. https://doi.org/10.1007/s00227-016-2837-7

Byrne, M. 2011. Impact of ocean warming and ocean acidification on marine invertebrate life history stages: vulnerabilities and potential for persistence in a changing ocean. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, *49*, 1–42. https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2011.10.00

Caldeira, K., y Wickett, M. E. 2003. Anthropogenic carbon and ocean pH. *Nature*, *425*(6956), 365. https://doi.org/10.1038/425365a

Callendar, G. S. 1938. the Artificial Production of Carbon Dioxide. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, *64*(1909), 223–240. https://doi.org/10.1002/qj.49706427503

Camp, E. F., Schoepf, V., Mumby, P. J., Hardtke, L. A., Rodolfo-Metalpa, R., Smith, D. J., y Suggett, D. J. 2018). The Future of Coral Reefs Subject to Rapid Climate Change: Lessons from Natural Extreme Environments. *Frontiers in Marine Science*, *5*(February), 1–21. https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00004

Carricart-Ganivet, J. P., Cabanillas-Terán, N., Cruz-Ortega, I., & Blanchon, P. (2012). Sensitivity of calcification to thermal stress varies among genera of massive reef-building corals. *PLOS ONE*, *7*(3), 1–8. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032859

Chapin, F., Sala, O., Burke, I., Grime, J., Hooper, D., Lauenroth, W., . . . Tilman, D. 1998. Ecosystem Consequences of Changing Biodiversity. *BioScience*, 48(1), 45-52. doi:10.2307/1313227

Cheng, L., Trenberth, K. E., Fasullo, J., Boyer, T., Abraham, J., y Zhu, J. 2017. Improved estimates of ocean heat content from 1960 to 2015. *Science Advances*, *3*(3), 1–11.

Chumkiew, S., Jaroensutasinee, M., y Jaroensutasinee, K. 2004. Impact of Global Warming on Coral Reefs. *Walailak Journal of Science and Technology (WJST)*, *8*(2), 111–129. Retrieved from http://wjst.wu.ac.th/index.php/wjst/article/view/17/140

Clemente, S., Rodríguez, A., Brito, A., Ramos, A., Monterroso, Ó., y Hernández, J. C. 2011. On the occurrence of the hydrocoral *Millepora* (Hydrozoa: Milleporidae) in the subtropical eastern Atlantic (Canary Islands): Is the colonization related to climatic events? *Coral Reefs*, *30*(1), 237–240. https://doi.org/10.1007/s00338-010-0681-7

Cohen, A. L., y Holcomb, M. 2009. Why Corals Care About Ocean Acidification: Uncovering the Mechanism. *Oceanography*, *22*(4), 118–127. Retrieved from http://www.jstor.org/stable/24861029

Cohen, S., Krueger, T., y Fine, M. 2017. Measuring coral calcification under ocean acidification: methodological considerations for the Ca-uptake and total alkalinity anomaly technique. *PeerJ*, *5*, e3749. https://doi.org/10.7717/peerj.3749

Collins, M., R. Knutti, J. Arblaster, J.-L. Dufresne, T. Fichefet, P. Friedlingstein, X. Gao, W.J. Gutowski, T. Johns, G. Krinner, M. Shongwe, C. Tebaldi, A.J. Weaver and M. Wehner, 2013: Long-term Climate Change: Projections, Commitments and Irreversibility. In: *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA

Costa, C. F. C., Sassi, R., Lira, K. G., LaJeunesse, T. C., y Fitt, W. K. 2013. Seasonal changes in zooxanthellae harbored by zoanthids (Cnidaria, Zoanthidea) from coastal reefs in northeastern Brazil. *Panamjas*, *8*(4), 253–264.

D'Olivo, J., McCulloch, M., and Judd, K. 2013. Long-term records of coral calcification across the central Great Barrier Reef: assessing the impacts of river runoff and climate change. Coral Reefs 32, 999–1012. doi: 10.1007/s00338-013-1071-8

De Weerdt, W. H. 1981. Transplantation experiments with Caribbean *Millepora* species (Hydrozoa, Coelenterata), including some ecological observations on growth forms. *Bijdragen Tot de Dierkunde*, *51*(1), 1–19.

Doney, S. C., Ruckelshaus, M., Emmett Duffy, J., Barry, J. P., Chan, F., English, C. A., … Talley, L. D. 2012. Climate Change Impacts on Marine Ecosystems. *Annual Review of Marine Science*, *4*(1), 11–37. https://doi.org/10.1146/annurev-marine-041911-111611

Doty, M. S., y Oguri, M. 1956. The island mass effect. *ICES Journal of Marine Science*, *22*(1), 33–37. https://doi.org/10.1093/icesjms/22.1.33

Dove, S. G., Kline, D. I., Pantos, O., Angly, F. E., Tyson, G. W., y Hoegh-Guldberg, O. 2013). Future reef decalcification under a business-as-usual CO2 emission scenario. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(38), 15342–15347. https://doi.org/10.1073/pnas.1302701110

Edmunds, P. J. 2011). Zooplanktivory ameliorates the effects of ocean acidification on the reef coral Porites spp. *Limnology and Oceanography*, *56*(6), 2402–2410. https://doi.org/10.4319/lo.2011.56.6.2402

Erez, J., Reynaud, S., Silverman, J., Schneider, K., y Allemand, D. 2011. Coral Calcification Under Ocean Acidification and Global Change. In Z. Dubinsky & N. Stambler (Eds.), *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition* (pp. 151–176). Dordrecht: Springer Netherlands.

Fabry, V. J., Seibel, B. a., Feely, R. A., y Orr, J. C. 2008. Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes. *ICES Journal of Marine Science*, *65*(3), 414–432.

Falcón, J.M., Herrera, R., Ayza, O. y Brito, A. 2015. New species of tropical litoral fish found in Canarian waters. Oil platforms as a central introduction vector. *Revista de la Academia Canaria de Ciencias*. 27: 67-82.

Fields, P. A., Graham, J. B., Rosenblatt, R. H. y Somero, G. N. 1993. Effects of expected global climate change on marine faunas. Trends in Ecology y Evolution. 8:361-367.

Fisk, D. A., and Done, T. J. 1985. Taxonomic and bathymetric patterns of bleaching in corals, Myrmidon Reef, Qld. Proceedings, 5th International Coral Reef Symposium 6, 149–54.

Fitt WK, Gates RD, Hoegh-Guldberg O *et al*. 2009. Response of two species of IndoPacific corals, *Porites cylindrica* and *Stylophora pistillata*, to short-term thermal stress: the host does matter in determining

the tolerance of corals to bleaching. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 373, 102–110.

Fu, F.X., M. Warner, Y. Zhang, Y. Feng, y D. Hutchins. 2007. Effects of increased temperature and CO2 on photo- synthesis, growth, and elemental ratios in marine *Synechococcus* and *Prochlorococcus* (Cyanobacteria). *J. Phycol*. 43: 485–496, doi:10.1111/j.1529-8817.2007.00355.x

Gattuso, J.-P., Magnan, A., Billé, R., Cheung, W. W. L., Howes, E. L., Joos, F., … Turley, C. 2015. Contrasting futures for ocean and society from different anthropogenic CO2 emissions scenarios. *Science*, *349*(6243). https://doi.org/10.1126/science.aac4722

Giordano, M., Beardall, J., y Raven, J. A. 2005. CO2 CONCENTRATING MECHANISMS IN ALGAE: Mechanisms, Environmental Modulation, and Evolution. *Annual Review of Plant Biology*, *56*(1), 99–131. https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.56.032604.144052

Glynn P.W., Mate J.L., Baker A.C., Calderon M.O. 2001. Coral bleaching and mortality in Panama and Ecuador during the 1997–1998 El Niño Southern Oscillation event: spatial/temporal patterns and comparisons with the 1982–1983 event. *Bulletin of Marine Science*, 69, 79–109.

Glynn, P. 1996. Coral reef bleaching: Facts, hypotheses and implications. *Global Change Biology*, *2*, 495–509.

Glynn, P. W. 1993. Coral reef bleaching: ecological perspectives. *Coral Reefs*, *12*(1), 1–17. https://doi.org/10.1007/BF00303779

Glynn, P. W. 2012. Global Warming and Widespread Coral Mortality: Evidence of First Coral Reef Extinctions. In L. Hannah (Ed.), *Saving a Million Species: Extinction Risk from Climate Change* (pp. 103–119). Washington, DC: Island Press/Center for Resource Economics. https://doi.org/10.5822/978-1-61091-182-5_7

Grottoli, A., Warner, M., Levas S., Aschaffenburg, M., Schoepf, V., McGiinley, M. 2014. The cumulative impact of annual coral bleaching can turn some coral species winners into losers. *Global Change Biology*.

Grottoli, A.G., Rodrigues, L.J, Palardy, J.E. 2006. Heterotrophic plasticity and resilience in bleached corals. *Nature*, 440, 1186–1189.

Grottoli, A.G., Rodrigues, L.J., Juarez, C., 2004. Lipids and stable carbon isotopes in two species of Hawaiian corals, *Porites compressa* and *Montipora verrucosa*, following a bleaching event. Marine Biology, 145, 621–631.

Harley, C. D. G., Hughes, A. R., Hultgren, K. M., Miner, B. G., Sorte, C. J. B., Thornber, C. S., … Williams, S. L. 2006. The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters*, *9*(2), 228–241. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00871.x

Held, I. M., y Soden, B. J. 2006. Robust responses of the hydrological cycle to global warming. *Journal of Climate*, *19*(21), 5686–5699. https://doi.org/10.1175/JCLI3990.1

Hoegh-Guldberg, O. 1999. Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Marine and Freshwater Research*, *50*(8), 839–866. https://doi.org/10.1071/MF99078

Hoegh-Guldberg, O., Cai, R. Poloczanska E.S., Brewer P.G., Sundby S., Hilmi K., Fabry V.J., y Jung, S. 2014: The Ocean. In: *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part B: Regional Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Barros, V.R., C.B. Field, D.J. Dokken, M.D. Mastrandrea, K.J. Mach, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma,

E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea, and L.L. White (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 1655-1731.

Hoegh-Guldberg, O., Mumby, P. J., Hooten, A. J., Steneck, R. S., Greenfield, P., Gomez, E., … Hatziolos, M. E. 2007. Coral Reefs Under Rapid Climate Change and Ocean Acidification. *Science*, *318*(5857), 1737–1742. https://doi.org/10.1126/science.1152509

Hoegh-Guldberg, O., Poloczanska, E. S., Skirving, W., y Dove, S. 2017. Coral Reef Ecosystems under Climate Change and Ocean Acidification. *Frontiers in Marine Science*, *4*(May). https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00158

Hoegh-Guldberg, O., y Smith, G. J. 1989. Influence of the population density of zooxanthellae and supply of ammonium on the biomass and metabolic characteristics of the reef corals *Seriatopora hystrix* and *Stylophora pistillata*. *Marine Ecology Progress Series*, *57*(2), 173–186. Retrieved from http://www.jstor.org/stable/24842462

Howells, E.J., Beltran, V.H., Larsen, N.W., Bay, L.K., Willis, B.L., Van Oppen, M.J.H. 2011. Coral thermal tolerance shaped by local adaptation of photosymbionts. *Nature Climate Change*, 2, 116–120

Hughes, T. P., Baird, A. H., Bellwood, D. R., Card, M., Connolly, S. R., Folke, C., … Roughgarden, J. 2003. Climate Change, Human Impacts, and the Resilience of Coral Reefs. *Science*, *301*(5635), 929–933. https://doi.org/10.1126/science.1085046

Hurd, C., C. Hepburn,K.Currie,J. Raven, y K. Hunter. 2009. Testing the effects of ocean acidification on algal metabolism: Considerations for experimental designs. *J. Phycol*. 45: 1236–1251, doi:10.1111/j.1529-8817.2009.00768.x

Hutchins D. A., Fu F.-X., Zhang Y., Warner M. E., Feng Y., Portune K., Bernhardt, P. W., Mulholland, M. R. 2007. CO_2 control of *Trichodesmium* N_2 fixation, photosynthesis, growth rates, and elemental ratios: Implications for past, present, and future ocean biogeochemistry. *Limnology and Oceanography*, 52, doi: 10.4319/lo.2007.52.4.1293.

Iglesias-Prieto, R., Matta, J. L., Robins, W. A. y Trench, R. K. 1992. Photosynthetic response to elevated temperature in the symbiotic dinoflagellate *Symbiodinium microadriaticum* in culture. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 89:10302-10305.

IPCC, 2001: Climate change 2001: impacts, adaptation and vulnerability, Contribution of Working Group II to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, edited by J. J. McCarthy, O. F. Canziani, N. A. Leary, D. J. Dokken and K. S. White (eds). Cambridge University Press, Cambridge, UK, and New York, USA, 2001. No. of pages: 1032. Price: £34.95, ISBN 0-521-01500-6 (paperback), ISBN 0-521-80768-9 (hardback). *International Journal of Climatology*, *22*(10), 1285–1286. https://doi.org/10.1002/joc.775

IPCC. 2014. Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: global and Sectorial Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Field, C.B., Barros, V.R., Dokken, K.J., Mastrandrea, M.D., Bilir, T.E., Chatterjee, M., Ebi, K.L., Estrad, Y.O., Genova, R.C., Girma, B., Kissel, E,S., Levy, A.N., MacCrcken, S., Mastrandrea, P.R. y White, L.L. (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

Jewett, L., y Romanou, A. 2017. Ocean Acidification and Other Ocean Changes. *Climate Science Special Report: Fourth National Climate Assessment, Volume I*, *I*(10), 364–392. https://doi.org/10.7930/J0QV3JQB

Johnson, V. R., Russel, B. D., Fabricius, K. E., Brownlee, C. y Hall-Spencer, J. M. 2012. Temperate and tropical brown macroalgae thrive, despite decalcification, along natural CO_2 gradients. *Global Change Biology*. 18:2792-2803.

Kaandorp, J. A. 1999. Morphological analysis of growth forms of branching marine sessile organisms along environmental gradients. *Marine Biology*, *134*(2), 295–306. https://doi.org/10.1007/s002270050547

Kalnay, E., Kanamitsu, M., Kistler, R., Collins, W., Deaven, D., Gandin, L., Iredell, M., Saha, S., White, G., Woollen, J., Zhu, Y., Leetmaa, A. y Reynolds, R. 1996. The NCEP/NCAR Reanalysis 40-years Project. *Bulletin of American Meteorological Society*. 77: 437–471.

Kroeker, K. J., Kordas, R. L., Crim, R. N. y Singh, G. G. 2010. Meta-analysis reveals negative yet variable effects of ocean acidification on marine organisms. *Ecology Letters*, 13: 1419-1434. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01518.x

Laborel, J. 1974. West African reef corals: a hypothesis on their origin. *Proc 2nd Int Coral Reef Symp* 1:425–442

Lee, C. E. 2002. Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(8), 386–391. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02554-5

Leggat, W., Badger, M., y Yellowlees, D. 1999. Evidence for an inorganic carbon-concentrating mechanism in the symbi- otic dinoflagellate *Symbiodinium* sp. *Plant Physiol* 121: 1247–1255, doi:10.1104/pp.121.4.1247

Levitan, O., Rosenberg, G., Setlik, I., Setlikova, E., Grigel, J., Klepetar, J., … Berman-Frank, I. 2007. Elevated CO_2 enhances nitrogen fixation and growth in the marine cyanobacterium *Trichodesmium*. *Global Change Biology*, 13, 531–538.

Lewis, E. y Wallace, D.W.R. 1998. Program Developed for CO_2 System Calculations. ORNL/CDIAC-105. Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory U.S. Department of Energy, Oak Ridge, Tennessee.

Lewis, J. B. 1989. The ecology of *Millepora* - A review. *Coral Reefs*, *8*(3), 99–107.

Lewis, J. B. 2006. Biology and Ecology of the Hydrocoral *Millepora* on Coral Reefs (Vol. 50, pp. 1–55). K. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0065-2881(05)50001-4

López, C., Clemente, S., Almeida, C., Brito, A., y Hernández, M. (2015). A genetic approach to the origin of *Millepora* sp. in the eastern Atlantic. *Coral Reefs*, *34*(2), 631–638. https://doi.org/10.1007/s00338-015-1260-8

Loya, Y., Sakai, K., Yamazato, K., Nakano, Y., Sambali, H., Van Woesik, R. 2001. Coral bleaching: the winners and the losers. *Ecology Letters*, 4, 122–131

Luz, D. C., Zebral, Y. D., Klein, R. D., Marques, J. A., Marangoni, L. F. de B., Pereira, C. M., … Bianchini, A. (2018). Oxidative stress in the hydrocoral Millepora alcicornis exposed to CO2-driven seawater acidification. *Coral Reefs*, *37*(2), 571–579. https://doi.org/10.1007/s00338-018-1681-2

Manabe, S., y Wetherald, R. T. 1967. Thermal Equilibrium of the Atmosphere with a Given Distribution of Relative Humidity. *Journal of the Atmospheric Sciences*. https://doi.org/10.1175/1520-0469(1967)024<0241:TEOTAW>2.0.CO;2

Marangoni, L. F., Calderon, E. N., Marques, J. A., Duarte, G. A. S., Pereira, C. M., e Castro, C. B., y Bianchini, A. 2017. Effects of CO_2-driven acidification of seawater on the calcification process in the calcareous hydrozoan *Millepora alcicornis* (Linnaeus, 1758). *Coral Reefs*, *36*(4), 1133–1141. https://doi.org/10.1007/s00338-017-1605-6

Marshall, P.A. y Baird, A.H. 2000. Bleaching of corals on the Great Barrier Reef: differential susceptibilities among taxa. *Coral Reefs*, 19, 155–163

Martone, P. T. 2010. Quantifying growth and calcium carbonate deposition of *Calliarthron cheilosporioides* (Corallinales, Rhodophyta) in the field using a persistent vital stain. *Journal of Phycology*. 46:13-17.

McCulloch M, Falter J, Trotter J, Montagna P. 2012. Coral resilience to ocean acidification and global warming through pH up-regulation. Nature Climate Change. DOI: 10.1038/NCLIMATE1473

Meroz-Fine E., Brickner I, Loya Y,Ilan M. 2003. The hydrozoan coral *Millepora dichotoma*: speciation or phenotypic plasticity? *Marine Biology*. 143: 1175–1183

Millero, F. J., Pierrot, D., Lee, K., Wanninkhof, R., Feely, R., Sabine, C. L., … Takahashi, T. 2002. Dissociation constants for carbonic acid determined from eld measurements. *Deep-Sea Research*, *49*, 1705–1723.

Morri, C., Bianchi, C.N. 1995. Cnidarian zonation at Ilha do Sal (Arquipélago de Cabo Verde). *Beitr Palaeontol* 20:41–49

Morri, C., Cattaneo-Vietti, R., Sartoni, G., Bianchi, C.N. 2000. Shallow epibenthic communities of Ilha do Sal (Cape Verde Archipelago, Eastern Atlantic). *Arquipel Life Mar Sci Suppl* 2:157–165

Moya., A., Huisman, L., Forêt, S., Gattuso, J. P., Hayward, D. C., Ball, E. E., y Miller, D. J. 2015. Rapid acclimation of juvenile corals to CO2-mediated acidification by upregulation of heat shock protein and Bcl-2 genes. *Molecular Ecology*, *24*(2), 438–452. https://doi.org/10.1111/mec.13021

Moyle, P. B., y Light, T. 1996. Biological invasions of fresh water: empirial rules and assembly theory. *Biological Conservation*, *78*(1–2), 149–161. Retrieved from papers2://publication/uuid/F93E2B6A-BD77-4DE6-BB66-C17E23BC951F

Münzbergová, Z., y Hadincová, V. 2017. Transgenerational plasticity as an important mechanism affecting response of clonal species to changing climate. *Ecology and Evolution*, *7*(14), 5236–5247. https://doi.org/10.1002/ece3.3105

Muscatine, L., 1990. The role of symbiotic algae in carbon and energy flux in reef corals. In: Dubinsky, Z. (Ed.), Ecosystems of the World. *Coral Reefs*, 75–87.

Nomura, J. 1998. Sexual Reproduction of *Millepora intricate* and *Millepora tenella* (Hydrozoa: Milleporidae) (Doctoral dissertation, MSc Thesis, Ryukyus University).

Oliveira, M. D. M., Leão, Z. M. A. N., y Kikuchi, R. K. P. 2008. Cultivo de *Millepora alcicornis* como uma ferramenta para Restauração e Manejo dos Ecossistemas Recifais do Nordeste do Brasil. *Revista de Gestão Costeira Integrada*, *8*(2), 183–201. https://doi.org/10.5894/rgci148

Oñate, M. 2018. Efectos del cambio climático en dos especies de algas pardas (Phaeophyta) de Canarias en condiciones experimentales. Trabajo Final de Máster Biología Marina, Universidad de La Laguna, España.

Orr, J. C., Fabry, V. J., Aumont, O., Bopp, L., Doney, S. C., Feely, R. A., … Yool, A. 2005. Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature*, *437*, 681. http://dx.doi.org/10.1038/nature04095

Palumbi, S. R., Barshis, D. J., y Bay, R. A. 2014. To Future Climate Change, *344*(6186), 895–898.

Pandolfi, J. M., Jackson, J. B. C., Baron, N., Bradbury, R. H., Guzman, H. M., Hughes, T. P., … Sala, E. 2005. Are U.S. Coral Reefs on the Slippery Slope to Slime? *Science*, *307*(5716), 1725–1726. https://doi.org/10.1126/science.1104258

Parmesan, C. 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *37*(1), 637–669. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100

Parmesan, C. y Yohe, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*. 421:37-42.

Parry M.L., O.F. Canziani, J.P. Palutikof, P.J. van der Linden and C.E. Hanson, Eds., 2007, Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge University Press, Cambridge, UK, 982pp.

Pendleton, L. H., Hoegh-Guldberg, O., Langdon, C., y Comte, A. 2016. Multiple Stressors and Ecological Complexity Require a New Approach to Coral Reef Research. *Frontiers in Marine Science*, *3*(March), 1–5. https://doi.org/10.3389/fmars.2016.00036

Peraza, E. 2017. Estudio del hidrocoral *Millepora alcicornis* Linnaeus, 1758, en la isla de Tenerife. Trabajo Final de Grado de Biología. Universidad de La Laguna, España.

Prada, F., Caroselli, E., Mengoli, S., Brizi, L., Fantazzini, P., Capaccioni, B., … Goffredo, S. 2017. Ocean warming and acidification synergistically increase coral mortality. *Scientific Reports*, *7*, 40842. Retrieved from http://dx.doi.org/10.1038/srep40842

Rayner, N. A. 2003. Global analyses of sea surface temperature, sea ice, and night marine air temperature since the late nineteenth century. *Journal of Geophysical Research*, *108*(D14), 4407. https://doi.org/10.1029/2002JD002670

Reichard, S. H. and Hamilton, C. W. 1997. Predicting Invasions of Woody Plants Introduced into North America. *Conservation Biology*, 11: 193-203. doi:10.1046/j.1523-1739.1997.95473.x

Reimer, J. D., Takishita, K., Ono, S. y Maruyama, T. 2007. Diversity and evolution in the zoanthids genus *Palythoa* (Cnidaria: Hexacorallia) based on nuclear ITS-rDNA. *Coral Reefs*. 26:399-410.

Reynolds, R. W., Rayner, N. A., Smith, T. M., Stokes, D. C., y Wang, W. 2002. An improved in situ and satellite SST analysis for climate. *Journal of Climate*, *15*(13), 1609–1625. https://doi.org/10.1175/1520-0442(2002)015<1609:AIISAS>2.0.CO;2

Riebesell, U., y Gattuso, J.P. 2014. Lessons learned from ocean acidification research. *Nature Climate Change*, 5, 12. Retrieved from http://dx.doi.org/10.1038/nclimate2456

Rodrigues, L.J., Grottoli, A.G. 2007. Energy reserves and metabolism as indicators of coral recovery from bleaching. *Limnology and Oceanography*, 52, 1874–1882.

Rodríguez, L. 2015. Experimental design to define the physiological thresholds of the hydrocoral *Millepora alcicornis*. *Biodiversos Ecological Symposium*. Móstoles (Madrid), Spain.

Rodríguez, L., López, C., Casado-Amezua, P., Dannise, V., …Hernández, M., bajo revisión. Genetic relationships of the hydrocoral Millepora alcicornis and its symbiont within and between locations on both sides of the Atlantic.

Roemmich, D., John Gould, W., y Gilson, J. 2012. 135 years of global ocean warming between the Challenger expedition and the Argo Programme. *Nature Climate Change*, *2*, 425. Retrieved from http://dx.doi.org/10.1038/nclimate1461

Rost, B., Zondervan, I., y Wolf-Gladrow, D. 2008. Sensitivity of phytoplankton to future changes in ocean carbonate chemistry: Current knowledge, contradictions and research directions. *Marine Ecology Progress Series*, *373*, 227–237. https://doi.org/10.3354/meps07776

Schippers, P., M. Lürling, y M. Scheffer. 2004. Increase of atmospheric CO_2 promotes phytoplankton productivity. *Ecol. Lett*. 7: 446–451, doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00597.x

Siebeck, U., Logan, D. y Marshall, N. 2008. CoralWatch: a flexible coral bleaching monitoring tool for you and your group. *Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium*. 549-553 pp. Fort Lauderdale, Estados Unidos de América.

Stimson, J., Sakai, K., Sembali, H. 2002. Interspecific comparison of the symbiotic relationship in corals with high and low rates of bleaching-induced mortality. *Coral Reefs,* 21, 409–421.

Strong, A. E., Liu, G., Skirving, W., y Eakin, C. M. 2011. NOAA's Coral Reef Watch program from satellite observations. *Annals of GIS*, *17*(2), 83–92. https://doi.org/10.1080/19475683.2011.576266

Tortell, P. 2000. Evolutionary and ecological perspectives on carbon acquisition in phytoplankton. *Limnol. Oceanogr*. 45: 744–750, doi:10.4319/lo.2000.45.3.0744

Van Camp, L., Nykjaer, L., Mittelstaedt, E., & Schlittenhardt, P. 1991. Upwelling and boundary circulation off Northwest Africa as depicted by infrared and visible satellite observations. *Progress in Oceanography*, *26*(4), 357–402. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0079-6611(91)90012-B

Vélez-Belchí, P., González-Carballo, M., Pérez-Hernández, M. D. y Hernández-Guerra, A. 2015. Open ocean temperature and salinity trends in the Canary Current Large Marine Ecosystem. En: Valdés, J. L. y Déniz- González, I. "Oceanographic and biological features in the Canary Current Large Marine Ecosystem". IOC- UNESCO, 13 pp. IOC Technical Series, 115. Paris.

Veron, J. E. N. 1995 Corals in space and time: the biogeography and evolution of the scleractinia. *Cornell University Press*. Ithaca, NY

Wilkinson, C., Hodgson, G. 1999. Coral reefs and the 1997–1998 mass bleaching and mortality. *Nature & Resources*, 35, 16–25.

Zamoum, T., y Furla, P. 2012. *Symbiodinium* isolation by NaOH treatment. *Journal of Experimental Biology*,215, 3875–3880.