

Efectos del calentamiento y la acidificación
oceánica sobre el coral *Tubastraea coccinea*
(Lesson, 1830) a través de experimentos
manipulativos de laboratorio

Effects of ocean warming and acidification
on the coral *Tubastraea coccinea* (Lesson,
1830) through manipulative laboratory
experiments

Martí Vilanova Gallardo
Máster en Biología Marina: Biodiversidad y
Conservación

Trabajo de Fin de Máster
Septiembre 2022

La **Dra. Adriana Rodríguez Hernández**, Contratada Laboral Interina del Departamento de Biología Animal, Edafología y Geología de la Universidad de La Laguna y la **Dra. Sabrina Clemente Martín**, Profesora Contratada Doctor del Departamento de Biología Animal, Edafología y Geología de la Universidad de La Laguna, como tutoras del presente Trabajo de Fin de Máster,

DECLARAN:

Que la memoria presentada por el Graduado en Biología, **Don. Martí Vilanova Gallardo** titulada “Efectos del calentamiento y de la acidificación oceánica sobre el coral *Tubastraea coccinea* (Lesson, 1830) a través de experimentos manipulativos de laboratorio” ha sido realizada bajo su dirección y consideran 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 Oficial de Postgrado de Biología Marina: Biodiversidad y Conservación de la Universidad de La Laguna, curso 2021-2022.

Y para que así conste y surta los efectos oportunos, firman el presente informe favorable.

Universidad de La Laguna, 7 de septiembre de 2022.

Fdo. Dra. Adriana Rodríguez Hernández

Fdo. Dra. Sabrina Clemente Martín

ÍNDICE

Resumen.....	iv
Abstract.....	iv
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Cambio climático y globalización.....	1
1.2. Especies invasoras.....	3
1.3. Islas Canarias	4
1.3.1. Especies invasoras en Canarias	5
1.4. <i>Tubastraea coccinea</i>	7
2. OBJETIVOS	10
3. MATERIAL Y MÉTODOS	11
3.1. Localidad de recolección.....	11
3.2. Diseño experimental.....	11
3.2.1. Fijación de las colonias y periodo de aclimatación	12
3.2.2. Condiciones de cambio climático.....	13
3.3. Parámetros fisicoquímicos del agua	14
3.4. Variables de estudio	15
3.4.1. Crecimiento	15
3.4.2. Respiración.....	18
3.5. Análisis estadístico.....	19
4. RESULTADOS.....	21
4. 1. Parámetros fisicoquímicos del agua.....	21
4. 1. 1. Periodo de aclimatación	21
4. 1. 2. Condiciones de cambio climático.....	21
4. 2. Variables de estudio	22
4. 2. 1. Crecimiento	22
4. 2. 2. Respiración.....	28
5. DISCUSIÓN	30
6. CONCLUSIONES	34
7. AGRADECIMIENTOS	35
8. REFERENCIAS.....	36

Resumen

El aumento de temperatura y la disminución del pH, junto al creciente tráfico marítimo, están generando modificaciones en la distribución de muchas especies potencialmente invasoras, como es el caso de *Tubastraea coccinea*, una especie de con alto potencial invasor recientemente registrada en las Islas Canarias. En este estudio se evaluó el efecto de la temperatura y pH esperados para el final de siglo (26°C y 7,50 unidades de pH) sobre esta especie de coral a través de experimentos manipulativos de laboratorio en diferentes periodos de tiempo (30 días vs. 80 días). Se analizó el efecto de la acidificación, calentamiento y tiempo sobre las variables incremento en peso, peso boyante, número de pólipos nuevos, área, longitud máxima del pólipo y respiración. Los resultados manifestaron un efecto negativo de la acidificación tanto en el crecimiento como en las tasas de respiración de *T. coccinea*, registrándose diferencias significativas entre los tratamientos experimentales en peso, peso boyante, número de pólipos, área y carbono respirado. No obstante, parece que en un futuro *T. coccinea* podría no verse perjudicada frente valores bajos de pH ya que detectó que su efecto queda anulado cuando las colonias son expuestas a 26°C. Diferentes periodos experimentales permitieron observar cómo cambia la respuesta de esta especie en el tiempo ante las condiciones futuras de cambio climático.

Palabras clave: acidificación, calentamiento, cambio climático, especies invasoras, *Tubastraea coccinea*,

Abstract

Global warming and acidification, among the increase in maritime transport, are producing changes in the distribution of several species that are potentially invasive such as *Tubastraea coccinea*, a species with high invasive potential, recently registered in the Canary Islands. In this study, the effect of temperature and pH expected for the end of the century (26°C and 7,50 pH values) was evaluated through laboratory manipulative experiments at two different times (30 days vs. 80 days). Acidification, warming, and time effects were analysed on the variables increase of weight, buoyant weight, number of new polyps, area, maximum polyps' length, and respiration. The results showed negative effects of acidification on growth and respiratory rates of *T. coccinea*, indicating differences between experimental treatments registered on weight, buoyant weight, number of polyps, area, and carbon consumed. However, it seems that in the future, *T. coccinea* could not be affected under low pH values, and this is due to the positive effect of acidification that was detected when the colonies were exposed to 26°C. Different experimental times showed how the response of this species changes in the function of time when facing the upcoming climate change conditions.

Key words: acidification, climate change, global warming, invasive species, *Tubastraea coccinea*.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Cambio climático y globalización

Desde los orígenes del planeta, las fluctuaciones y modificaciones en las condiciones climáticas han determinado los procesos de especiación y distribución de las distintas formas de vida (Elith & Leathwick, 2009). No obstante, desde principios del siglo XX, las alteraciones en las condiciones climáticas se han vuelto más frecuentes y trágicas, resultando ser causa directa el calentamiento global y el conocido efecto invernadero, según está demostrando reiteradamente el Panel Intergubernamental para el Cambio Climático (de ahora en adelante IPCC, por sus siglas en inglés) con cada uno de sus informes publicados (IPCC 2014, 2019, 2021).

A partir de la segunda mitad del siglo XVII, las actividades de origen antrópico se empezaron a intensificar notablemente, generando grandes cantidades de gases de efecto invernadero (GEI), principalmente dióxido de carbono (CO_2) (Callendar, 1938), que han demostrado ser los responsables directos del aumento de temperatura en la atmósfera y la acidificación oceánica. El calentamiento progresivo de los océanos por estas causas y la reducción de los niveles de pH en el agua de mar pueden tener efectos directos e indirectos sobre los ecosistemas marinos (IPCC, 2014, 2018, 2019).

Es indudable que factores socioeconómicos como el crecimiento de la población o el comercio global interactúan y alteran los sistemas naturales. La globalización y el tráfico marítimo tienen consecuencias notorias directas en cuanto a la distribución de especies y el estado de los ecosistemas marinos (Seebens et al., 2016). Según las Naciones Unidas, el transporte marítimo representa el 80% del transporte mundial actual y su tendencia va al alza año tras año. Por ello, cada vez son más frecuentes las introducciones de especies no-indígenas debido, sobre todo, a las aguas de lastre y al biofouling en los cascos de las embarcaciones, que están resultando ser la principal vía de entrada de especies exóticas marinas (Cariton & Geller 1993; Wonham et al., 2001).

El incremento de temperatura está demostrando tener impactos significativos a escala mundial, modificando intensamente las condiciones ambientales a nivel global (González Elizondo et al., 2003), y consecuentemente a la biosfera (Hughes, 2000). En concreto en el

medio marino, se sabe que los cambios físicos y químicos tienen efectos directos e indirectos no solo en la abundancia de las poblaciones, sino también en la fisiología y en el comportamiento de los organismos marinos (Doney et al., 2012), afectando su éxito reproductor y su capacidad para crecer tanto individualmente como a nivel poblacional o de comunidad (Kordas 2011).

La temperatura de la superficie oceánica ha aumentado $0,88^{\circ}\text{C}$ de media (0.68°C - 1.01°C) desde los años 1850-1900 hasta 2011-2020 y se prevé que siga aumentando a lo largo de este siglo (Fox-Kemper et al., 2021). Además, el océano absorbe cerca de un 30% del dióxido de carbono atmosférico (Sabine et al., 2004), provocando una disminución del pH del medio marino, proceso conocido como acidificación oceánica. En este proceso, el dióxido de carbono (CO_2) se disuelve en el agua formando ácido carbónico (H_2CO_3), que se disocia rápidamente en bicarbonato (HCO_3^-), protones (H^+) e iones carbonato (CO_3^{2-}). De esta forma, cuando los niveles de CO_2 se elevan y más cantidad de CO_2 se disuelve en el agua, la concentración de iones H^+ aumenta, acidificando el medio e impidiendo neutralizar este excedente de dióxido de carbono (Millero et al., 2002). A su vez, los iones carbonato (CO_3^{2-}) que se encuentran en la columna de agua tienen alta afinidad por los H^+ para formar más HCO_3^- . El carbonato es utilizado por los organismos para construir sus estructuras calcáreas de forma que la disminución en sus niveles de saturación en el agua de mar y cualquier desequilibrio en sus niveles limitaría la capacidad de calcificación de estos organismos (Feely et al., 2004). De esta forma la acidificación afecta directamente a gran variedad de procesos biológicos (Parmesan & Yohe, 2003) que dependen de la construcción de los esqueletos calcáreas de los organismos (Doney et al., 2012), como es el caso de foraminíferos, moluscos, equinodermos y corales, entre otros. Estas modificaciones de pH y temperatura derivan en cambios físicos y químicos donde los ecosistemas marinos son especialmente vulnerables (Hoegh-Guldberg & Bruno, 2010). Y no solamente en regiones concretas, sino que se está demostrando que estos cambios están afectando a nivel global a todo el conjunto de organismos (Harley et al., 2006).

1.2. Especies invasoras

Como consecuencia de la creciente globalización y el cambio climático, un mayor número de especies están ampliando sus rangos de distribución gracias principalmente al tráfico marítimo y al incremento de temperatura, generando impactos en los ecosistemas marinos (Carlton 2009; Hewitt et al., 2009). Por un lado, los cambios en las condiciones ambientales han demostrado favorecer la invasión y el desarrollo de especies fuera de sus rangos de distribución naturales (De Caralt & Cebrián, 2013), y por otro, el incremento en el transporte marítimo está resultando beneficiar la dispersión de estas especies entre distintas regiones (Carlton 1999; Molnar et al., 2008; Thresher 2000). Estos impactos son considerados como las principales amenazas para la biodiversidad a nivel mundial, tanto para la funcionalidad de los ecosistemas como para la estructura de las comunidades y hábitats (Carlton 2009; Thomsen et al., 2014), causando problemáticas ecológicas graves, y en muchos casos también económicas y sociales (Grosholz 2002; Bax et al., 2003).

En los últimos años, ha habido gran variedad de casos alrededor de los océanos de todo el mundo de especies que han aparecido en nuevas regiones y han causado graves daños en ecosistemas estables y maduros. Ejemplos de ello son el pez león (*Pterois volitans*, Linnaeus 1758) (Whitfield et al., 2007), el cangrejo verde europeo (*Carcinus maenas* Linnaeus 1758) (Grosholz & Ruiz, 1996) o la denominada alga asesina (*Caulerpa taxifolia*, Agardh 1817) (Meinesz & Hesse, 1991). Estas especies fueron transportadas fuera de sus hábitats naturales a causa del ser humano y han demostrado tener un potencial invasor muy elevado, causando problemáticas ecológicas graves. Se estima que el coste económico global de las especies invasoras ha sido aproximadamente de 1.300 trillones de dólares en los últimos 50 años (Zenni et al., 2021).

El transporte marítimo y las aguas de lastre están resultando ser el principal vector de transporte de especies invasoras en el medio marino (Thresher, 2000). Estudios de Carlton (1999) demostraron que un velero de madera podría llegar a transportar hasta 120 especies de organismos en el *fouling* o en forma de biota incrustante en su casco, además de otros 30 organismos asociados a lastre seco y en la cadena del ancla. Imaginemos entonces el gran potencial que tienen las grandes embarcaciones como las plataformas petrolíferas, ocupando grandes extensiones y pasando largas estancias en distintos puntos geográficos, brindando la

oportunidad de surcar grandes extensiones de los océanos y acabar formando verdaderos ecosistemas coralinos en sus cascados (Creed et al., 2017). Se estima que en cada momento 10.000 especies distintas están siendo transportadas entre regiones biogeográficas distintas en tanques de aguas de lastre (Carlton, 2009).

1.3. Islas Canarias

Las Islas Canarias, situadas en la zona subtropical frente a la costa africana en el océano Atlántico (27°37'- 29°25' latitud norte y 13°20'- 18°10' longitud este), conforman un archipiélago que presenta gran singularidad de especies y ecosistemas marinos gracias a su posición geográfica estratégica. El conjunto de islas presenta un patrón de variabilidad regional complejo. Por el lado este, se aprecia la influencia de aguas frías y ricas en nutrientes que ascienden a causa del afloramiento africano, mientras que en el lado oeste resultan ser más cálidas y oligotróficas, debido a la proximidad al océano abierto (Barton et al, 1998; Davenport et al., 2002). A su vez, la altitud de las islas, sobre todo de las más occidentales, que protegen parte de las aguas del viento y otros fenómenos mesoescalares condicionan las características alrededor de las distintas islas, haciendo posible la coexistencia de especies con distintas afinidades térmicas (Brito et al., 2005).

La temperatura de la superficie oceánica en Canarias está condicionada principalmente por dos grandes fenómenos: la Corriente Fría de Canarias y los vientos Alisios. Que otorgan una oscilación de temperaturas en las aguas costeras del archipiélago de entre 17-18°C durante los meses de invierno, y entre 22-23°C en verano (López et al., 2020). Sin embargo, se ha demostrado que el cambio climático está, desde hace años, modificando tales condiciones. El estudio realizado por Vélez-Belchí et al. (2015) demostró que, a causa del cambio climático, el archipiélago ha registrado un aumento medio de 0.28°C por década entre los años 1982 y 2013, y los informes del IPCC (2021) para la región del Sáhara, donde se localiza Canarias, predicen que este aumento de temperatura seguirá acentuándose en función de los diferentes escenarios que se alcancen en un futuro.

Las modificaciones en las condiciones del agua, conlleva otros fenómenos que a su vez afectan a la biodiversidad del archipiélago. Un ejemplo de ello es el fenómeno conocido como tropicalización de la biota: concepto que se define como la aparición de especies de origen tropical y subtropical en latitudes mayores y un aumento en poblaciones de especies

locales afines a mayor temperatura, lo cual se traduce en un problema añadido para los ecosistemas locales (Arias et al., 2014), ya que además de hacer frente a cambios en las condiciones del agua, también deben hacerlo a la aparición de nuevos posibles competidores y depredadores. En los últimos años, varios trabajos confirman que la biodiversidad marina en Canarias está afectada por un notable fenómeno de tropicalización (Sangil et al., 2010; Riera et al., 2015; Brito et al., 2002 & 2005) que, en sinergia con la aparición de especies invasoras, está afectando enormemente a la biodiversidad del archipiélago.

En la región de Canarias, la ESTOC (Estación Europea para Series Temporales en el Océano), situada a unos 100 km al norte de las islas de Gran Canaria y Tenerife y que es representativa de la parte oriental del océano Atlántico (sitio web: <https://www.plocan.eu>) ha registrado datos de pH del mar en los últimos 20 años, que demuestran que la cantidad de CO₂ ha incrementado entre 15-20%, un incremento similar al que se ha visto en estaciones situadas en otras regiones geográficas (Santana-Casiano et al., 2007; González-Dávila et al., 2010). Además, las predicciones generadas por los modelos del IPCC para la región donde se localizan las Islas Canarias parecen ser muy afines a la tendencia global, suponiendo esto una disminución del pH de en torno a 0,5 unidades según los diferentes escenarios que se den para finales de siglo.

Los sistemas insulares han demostrado ser especialmente vulnerables frente la aparición de especies exóticas e invasoras (Simberloff 2000; Vitousek et al., 1988; Rusell et al., 2017), en algunos casos llegando a derivar en complicaciones graves equiparables a otras amenazas a nivel global como son el cambio climático o la sobreexplotación de recursos (Rusell et al., 2017). Estas condiciones de vulnerabilidad de los ecosistemas insulares se acentúan en las nuevas condiciones ambientales más apropiadas para multitud de especies de origen tropical y afinidad por aguas cálidas.

1.3.1. Especies invasoras en Canarias

En los últimos años, ha sido cada vez más frecuente la aparición de especies no-nativas en el archipiélago canario a causa de actividades de origen antrópico como la introducción de especies para cultivos marinos o la acuariofilia (Brito et al., 2005). No obstante, estas actividades parecen tener una menor importancia cuando las comparamos con otras como el

transporte marítimo, en cuanto a introducción de nuevas especies se refiere (Brito et al., 2005).

En los últimos años, el archipiélago canario se ha visto afectado por un aumento en el tráfico marítimo, y con la asidua llegada de plataformas petrolíferas debido a la existencia de dos grandes puertos en las islas centrales: el de Las Palmas de Gran Canaria y el de Santa Cruz de Tenerife (Pajuelo et al., 2016; Brito et al., 2017). Estas plataformas proceden de distintas áreas geográficas, no solamente del Atlántico, actuando como medio de transporte para gran cantidad de organismos que se adhieren en sus cascos y en las aguas de lastre (Ferreira et al., 2006; Sammarco et al., 2012; Creed et al., 2017).

Entre las especies invasoras registradas recientemente en Canarias, encontramos gran variedad de organismos que pertenecen a distintos grupos, como ascidias, cirrípedos o peces (Brito et al., 2017). Sin embargo, dentro del filo de los cnidarios, el grupo de los escleractinios presenta muy pocas especies que hayan sido identificadas como introducidas o invasoras (Brito et al., 2017). No obstante, durante los últimos años, en el océano Atlántico se ha detectado la dispersión de distintas especies pertenecientes a este tipo de corales, entre ellas, del género *Tubastraea* (Lesson, 1829). Estos organismos, procedentes del Indo-Pacífico han sido catalogados como importantes invasores en distintas regiones del Atlántico Occidental (Creed, 2006; Silva et al., 2011) y su reciente registro en Canarias (Brito et al., 2017; López et al. 2019) puede suponer un peligro para las comunidades nativas.

El género *Tubastraea*, conocidos comúnmente como “corales Sol”, se caracteriza por presentar solamente fase pólipo a lo largo de su vida (clase Anthozoa), poseer una cavidad gastrovascular dividida en un número de tabiques múltiple de seis (subclase Hexacorallia) y por ser corales duros o pétreos gracias a la presencia de escleritos, estructuras calcáreas formadas a partir de calcita que les dan protección (orden Scleractinia). *Tubastraea spp.* pertenece a familia Dendrophylliidae, al igual que otras especies de corales que encontramos en Canarias, como el coral naranja (*Dendrophyllia ramea*; Linnaeus, 1758) o la madrepora amarilla (*Leptopsammia pruvoti*; Lacaze-Duthiers, 1897). Se trata de una familia de corales azooxantelados (no presentan microalgas en simbiosis) y ahermatípicos (no formar arrecifes coralinos y por tanto no contribuyen en la formación de sistemas coralinos) (Schuhmacher & Zibrowius 1985).

El género *Tubastraea* está compuesto por especies tropicales y subtropicales nativas de los océanos Índico y Pacífico (De Paula & Creed, 2004; Creed et al., 2017), de las cuales al menos tres se han declarado recientemente como especies introducidas en distintas regiones (*T. coccinea* Lesson, 1829; *T. tagusensis* Wells, 1982; *T. micranthus* Ehrenberg, 1834) (Creed et al., 2017). El principal vector considerado como responsable de su introducción ha sido el transporte marítimo (Creed et al., 2017).

1.4. *Tubastraea coccinea*

Tubastraea coccinea es una especie fácilmente reconocible debido a que las colonias presentan coloraciones rosadas y pólipos amarillos (Figura 1) y suelen habitar aguas someras y tranquilas. En los últimos años se ha definido, como una especie cosmopolita con un rango de distribución cada vez más amplio (Cairns, 2000).

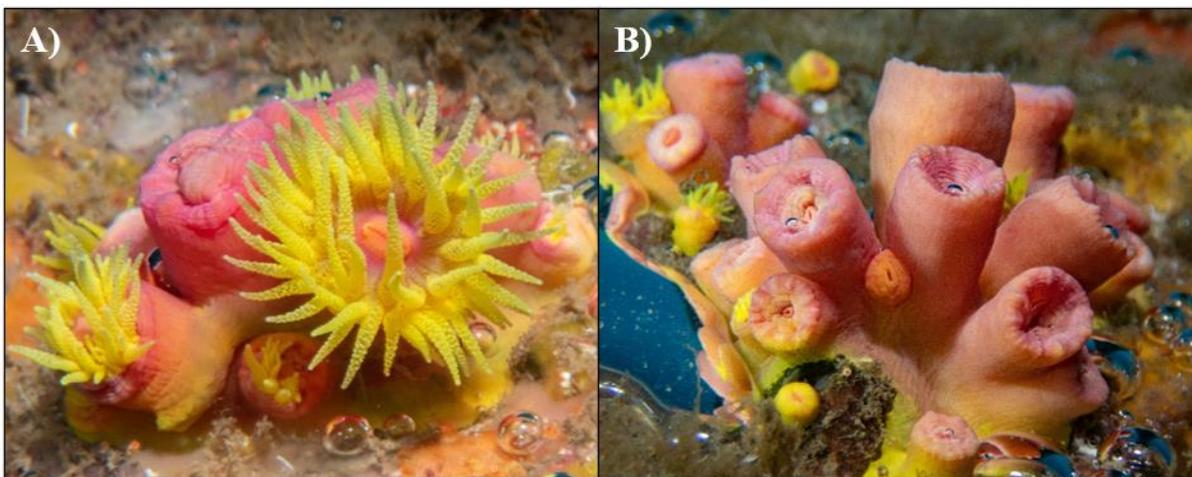


Figura 1. Ejemplares de *Tubastraea coccinea* en los pantalanes del Puerto de Santa Cruz de Tenerife. A) Ejemplar con pólipos abiertos. B) Ejemplar con pólipos cerrados.

El rango de distribución natural de esta especie fue descrito por primera vez alrededor del océano Indo-Pacífico, mientras que su rango no-nativo se extendió por el Caribe (Vaughan y Wells, 1943), el Golfo de México y el Atlántico sud-oeste durante el pasado siglo (Fenner 2001; De Paula y Creed 2004; Mantelatto et al., 2011). Se trata del primer género de corales escleractínios que ha invadido las aguas del Atlántico Sud-Oeste (De Paula y Creed 2005; Creed et al., 2017).

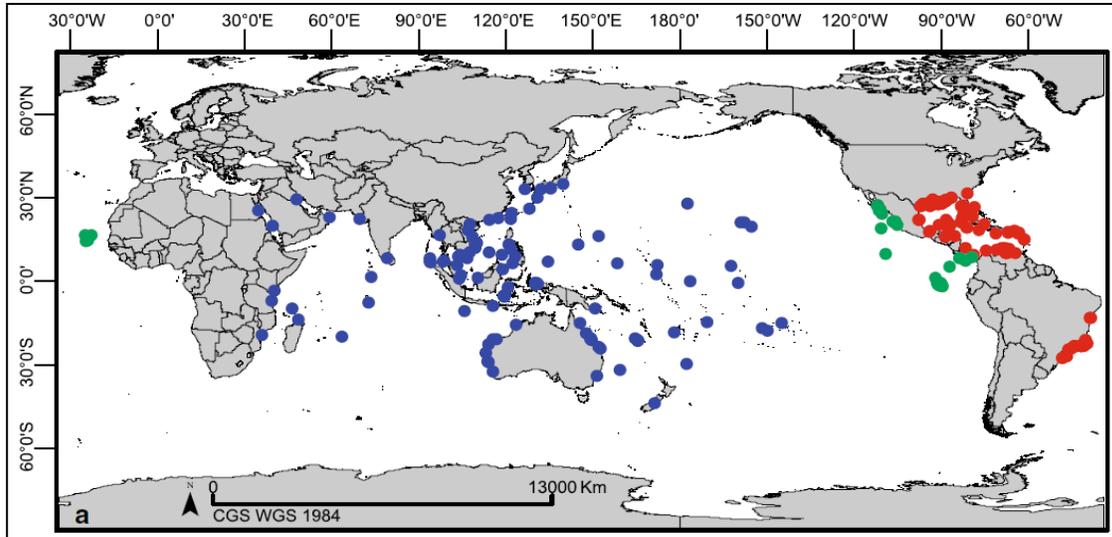


Figura 2. Registros de *T. coccinea* hasta el año 2017. Azul: Nativo. Verde: Desconocido. Rojo: Introducido. Fuente: Creed et al., (2017).

Durante las últimas décadas, esta especie ha demostrado tener una gran capacidad de dispersión en la parte oeste del océano Atlántico, donde se ha documentado su expansión y se vincula su llegada a las plataformas petrolíferas y a los cascos de las embarcaciones (Castro & Pires, 2001; Fenner, 2001; De Paula y Creed 2004) (Figura 2). Además, esta especie ha mostrado un amplio rango de tolerancia frente a factores abióticos y no parece tener preferencias por el sustrato (Moreira et al., 2014; Creed & De Paula, 2007), causando impactos significativos tanto económicos como sociales y medioambientales (Creed 2006; Lages et al., 2011; Mantelatto & Creed 2014). Estos impactos se traducen en presentar un elevado potencial para la modificación de comunidades y dinámicas ecosistémicas (Lages et al., 2011), bien afectando negativamente a comunidades costeras rocosas en zonas tropicales (Lages et al., 2011) o limitando el reclutamiento de corales nativos (Miranda et al., 2018). Su estrategia de vida típica de los estrategas de la R (De Paula et al., 2014; Miranda et al., 2018; Capel et al., 2017) le brinda una increíble capacidad para poder desarrollarse en nuevas regiones, donde se encuentra sin la presencia de depredadores. En algunas áreas incluso ha ocupado el 100% de la superficie disponible y ha mostrado que compite exitosamente ante especies nativas y endémicas (Mantelatto et al., 2011).

Su reciente presencia en Canarias está restringida a zonas muy puntuales cerca de los dos principales puertos (Santa Cruz de Tenerife y Las Palmas de Gran Canaria) (Brito et al., 2017; López et al., 2017). No obstante, según la Red de Observadores del Medio Marino en

Canarias (RedPROMAR) parece ser que poco a poco su rango de distribución está aumentando, ya que cada vez es mayor el número de reportes a través de ciencia ciudadana de la presencia de coral sol en Canarias (Figura 3).

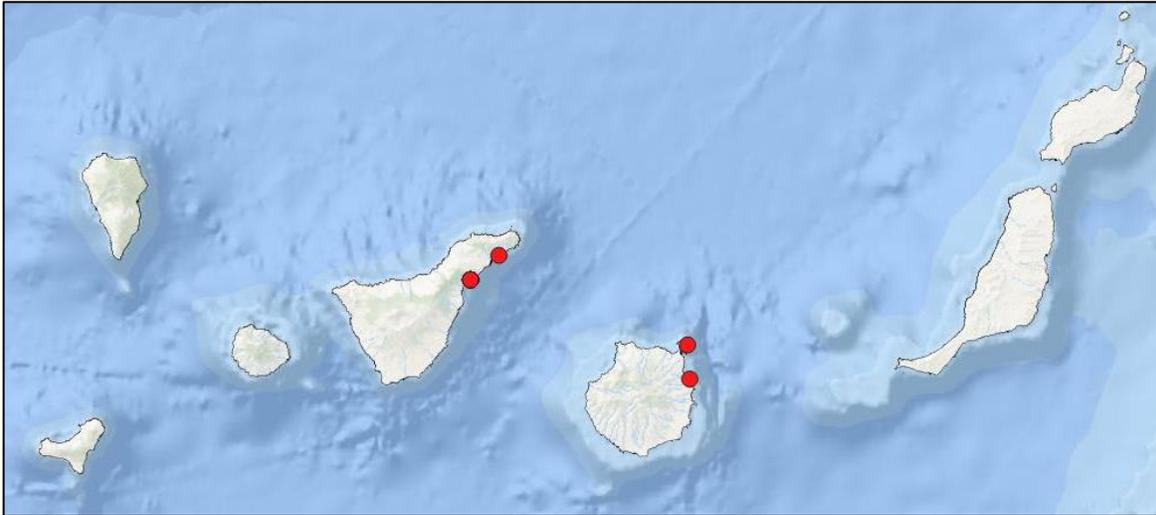


Figura 3. Detalle de las localidades donde ha sido reportada Tubastraea coccinea en el archipiélago canario, marcadas con un punto rojo. Datos obtenidos de la Red de Observadores del Medio Marino en Canarias (RedPROMAR).

Los factores abióticos juegan un importante papel en las invasiones biológicas, actuando de distinto modo según la especie invasora y la biodiversidad de la zona (Lejeusne et al., 2014), pudiendo beneficiar u obstaculizar al asentamiento y desarrollo de la nueva especie. Por ello, es importante la realización de trabajos que indaguen en cómo estas especies invasoras se verán afectadas frente a cambios en los factores abióticos derivados del cambio climático.

2. OBJETIVOS

El presente trabajo tiene como objetivo dar a conocer los efectos del cambio climático (incremento de la temperatura y acidificación oceánica), previstos para finales de siglo, sobre el coral invasor recientemente citado en las Islas Canarias *Tubastraea coccinea* a través de experimentos manipulativos de laboratorio. Para ello, se han planteado los siguientes objetivos específicos:

- Evaluar los efectos de la acidificación, aumento de temperatura y el efecto combinado de ambos factores, así como el tiempo al que han estado sometidos a estas condiciones sobre la tasa de crecimiento de *T. coccinea*. El crecimiento del coral se estudia mediante distintas variables tales como: el incremento en peso, el peso boyante (volumen), el número de pólipos nuevos, el área y la longitud máxima de los pólipos.
- Evaluar la influencia de la acidificación, el aumento de temperatura y el efecto combinado de ambos factores, así como el tiempo al que han estado sometidas a estas condiciones sobre la actividad metabólica de *T. coccinea*, principalmente en la tasa de respiración.

3. MATERIAL Y MÉTODOS

3.1. Localidad de recolección

El 22 de marzo de 2022 se recolectaron colonias de *Tubastraea coccinea* en el puerto deportivo de Santa Cruz de Tenerife (28° 29' 40,74" N, 16° 12' 37,01" O). Se escogió esta localidad debido a la facilidad logística que presentaba, ya que estudios previos (López et al., 2019) confirmaban la presencia de colonias de esta especie en este lugar. Concretamente, se colectaron colonias de los pantalanes G y H para no interferir en otros estudios sobre *T. coccinea* que se están llevando a cabo por el grupo BIOECOMAC en otros pantalanes.

La extracción se realizó mediante buceo autónomo, con el uso de una espátula, aplicando fuerza en la base de las colonias con el fin de extraer los ejemplares, procurando dañarlos lo menos posible.

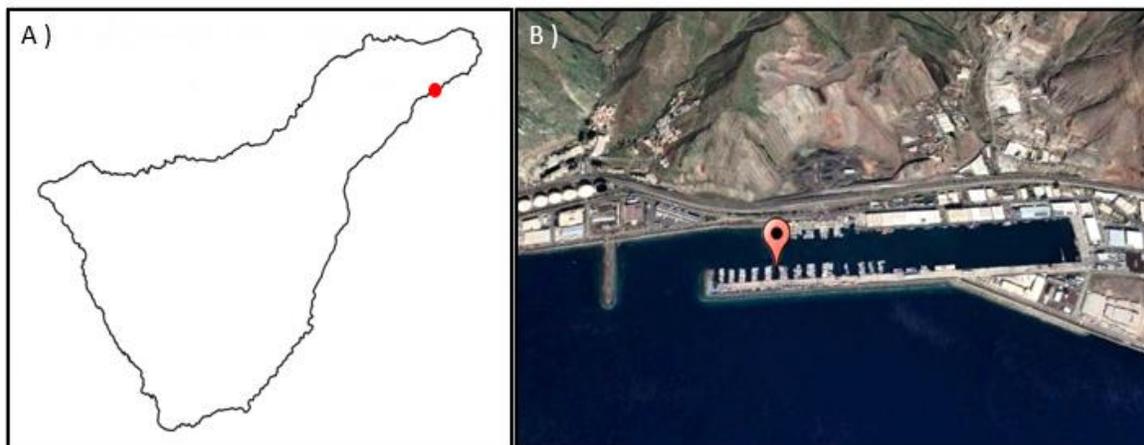


Figura 4. A) Detalle de la situación del Puerto Deportivo de Santa Cruz de Tenerife. B) Imagen aérea del Puerto Deportivo de Santa Cruz de Tenerife, donde se señala la zona exacta de recolección de muestras. Fuente: Google Earth.

Una vez recolectadas, las colonias se trasladaron al nuevo laboratorio húmedo del Departamento de Biología Animal, Edafología y Geología de la Universidad de La Laguna. Los ejemplares fueron transportados en una malla en condiciones de humedad y oscuridad. Una vez allí, fueron depositadas en mesas de agua bajo condiciones similares a las que se encontraban en el medio natural para minimizar así el estrés de los individuos antes de empezar a manipularlos.

3.2. Diseño experimental

El diseño experimental se dividió en dos partes. La primera consistió en la fijación de las colonias a los sustratos artificiales o soportes para corales (en inglés frag-plus) y su aclimatación a las condiciones de laboratorio y, la segunda en la exposición de los ejemplares de *Tubastraea coccinea* a las condiciones de cambio climático.

3.2.1. Fijación de las colonias y periodo de aclimatación

Una vez seleccionadas las colonias menos dañadas por el proceso de extracción y más similares entre sí en cuanto a tamaño, forma y estado, se tomaron medidas del peso, peso boyante y número de pólipos. Acto seguido se procedió a la fijación mediante pegamento de contacto (SUPERTITE) a los sustratos artificiales denominados frag-plus, todos ellos enumerados y mantenidos en condiciones de humedad previamente.

Registradas las variables iniciales, se repartieron al azar un total de 70 colonias en dos torres de acuarios (Figura 5) (torres 3 y 4 según la asignación en el laboratorio), en las que estuvieron sometidas a condiciones de pH y temperatura constantes durante 5 semanas (pH=8.10 y temperatura=20°C). Durante este periodo de tiempo, se registraron de forma periódica los valores de salinidad y temperatura mediante un medidor de conductividad Profiline Cond 3110. Con la ayuda un medidor de pH HI198191 marca HANNA se registró el pH del agua de mar.

Las torres de acuarios donde se llevó a cabo el experimento constaron cada una de un total de 24 acuarios independientes, de los cuales solamente se utilizaron 16 por torre por razones logísticas (Figura 5A). El sistema experimental consistió en un circuito cerrado donde el agua circulaba desde un recipiente inferior hasta cada uno de los acuarios, estando en continuo movimiento. La parte inferior de la torre (Figura 5B) se encuentra dividida en tres compartimentos en los que encontramos:

- Un sistema skimmer (marca Bubble Magus), por donde pasaba el agua que provenía directamente de los acuarios.
- Un lecho fluido para la filtración biológica, una luz ultravioleta UVC-9 (marca EHEIM) para el control de proliferaciones de microorganismos, calentadores (marca EHEIM) una bomba de ascenso del agua hacia los acuarios y un enfriador (marca HAILEA, HC-500A) para mantener el agua a la temperatura deseada.
- El tercer compartimento estaba relleno de agua destilada, conectado a un sensor que detectaba el nivel de agua de la torre y rellenaba hasta el nivel de agua óptimo para mantener la salinidad constante.

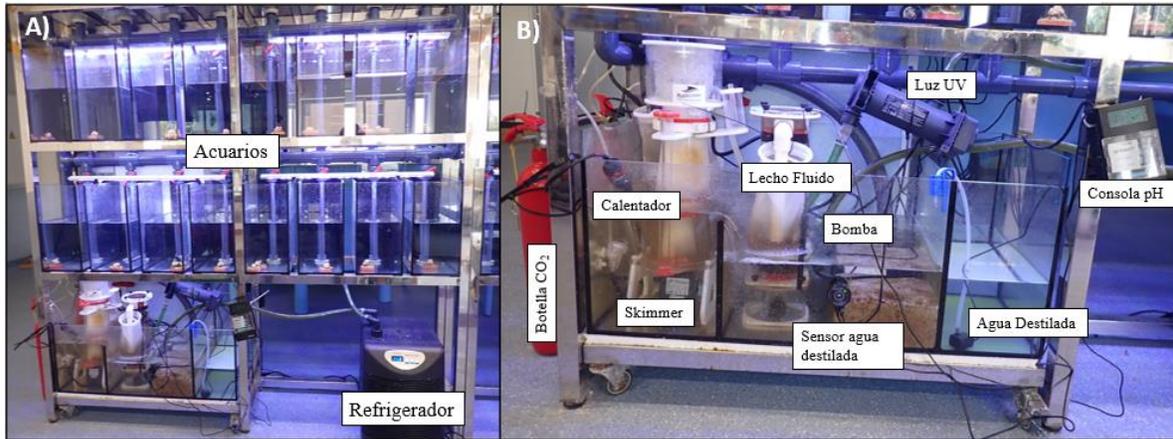


Figura 5. A) Detalle de las torres de acuarios utilizadas para el experimento de cambio climático de *Tubastraea coccinea*. B) Parte inferior del sistema con el equipo necesario para su correcto funcionamiento.

Para el mantenimiento de las colonias, una vez por semana se realizó la limpieza de las torres, además de la renovación del 10% del agua de cada torre (aproximadamente 30 litros). Se controlaron los niveles de salinidad mediante la adición de agua destilada y agua de mar. Todo el agua añadido a las torres fue previamente filtrada mediante filtros de 100 y 40 micras además de pasar por un germicida de luz ultravioleta (UV).

Durante el periodo de aclimatación las colonias fueron sometidas a un régimen lumínico de 6 horas con luz artificial mediante lámparas de la marca ICA SA (intensidad lumínica $115,81 \pm 4,45$ lúmenes/fotones²). Esta luz artificial se hizo coincidir con las horas de mayor intensidad lumínica del día (de 11h a 17h). Durante las horas del día restantes, las colonias estuvieron sometidas a régimen de luz y oscuridad natural.

Todas las colonias fueron alimentadas una a una con una concentración de zooplancton de 10 mg/ml con alimento SPS Coral Food (marca Vitalis) mediante el uso de una jeringuilla dejando caer suavemente 2,5 ml de alimento en los pólipos. La alimentación se realizó de lunes a viernes durante las primeras horas de la mañana.

3.2.2. Condiciones de cambio climático

Tras las 5 semanas de aclimatación, el 27 de abril del 2022 las colonias de *T. coccinea* comenzaron a ser expuestas a las condiciones de cambio climático previstas para el próximo centenario. Para ello, se extrajeron los ejemplares de las torres donde se encontraban las colonias aclimatándose a las condiciones de laboratorio y se volvieron a medir las mismas variables iniciales (peso, volumen como peso boyante, número de pólipos y altura y área de las colonias a través de fotografías). A lo largo de la fase experimental las colonias se mantuvieron a las mismas condiciones de luz y régimen alimentario que durante el periodo de aclimatación.

Una vez registradas las variables, se distribuyeron al azar 17 colonias en cada una de las cuatro torres. Cada torre fue sometida a los siguientes tratamientos de pH y temperatura previstos para futuros escenarios de cambio climático siguiendo IPCC (2019):

- Torre 1, condiciones previstas para un escenario R.8.5 para el próximo centenario: temperatura 26°C y pH 7,50.
- Torre 2, condiciones de calentamiento (26°C) y pH normal (8,10)
- Torre 3, condiciones de temperatura normal (20°C) y acidificación (pH 7,50)
- Torre 4, condiciones control: temperatura 20°C y pH 8,10.

El alcance de las nuevas condiciones de cambio climático se realizó de manera gradual en aquellos tratamientos que lo requirieron (cambio climático, acidificación y calentamiento), reduciendo así el estrés de las colonias. Cada día, durante 6 días consecutivos, se incrementó un grado la temperatura (Torre 2) y se disminuyó 0,1 unidades los niveles de pH (Torre 3) o ambos procesos (Torre 1). Para la temperatura se hizo uso de los calentadores y enfriadores programados según los valores deseados a alcanzar. En cuanto al nivel de acidez, este se consiguió mediante la inyección de CO₂ en el agua, para ello se utilizó una consola de pH (AquaMedic GmbH; ±0,01 unidades) conectada a una botella de CO₂ con su válvula solenoide correspondiente.

Los ejemplares de *T. coccinea* estuvieron sometidos durante un periodo de 80 días a los distintos tratamientos experimentales. No obstante, el periodo experimental estuvo dividido en dos tiempos. El tiempo 1 correspondió a 30 días de exposición a las condiciones de cambio climático, mientras que el tiempo 2 correspondió a los 80 días. En los dos periodos de tiempo se registraron los valores de las variables de estudio, valorando de esta forma las respuestas del coral a condiciones de cambio climático bien a corto plazo (30 días) y a un plazo de tiempo mayor (80 días). Los datos correspondientes al periodo 1 correspondieron, en parte, a los resultados presentados en el Trabajo de Fin de Grado de Arechavaleta (2022).

3.3. Parámetros fisicoquímicos del agua

Tal y como se realizó durante el periodo de aclimatación, durante la fase experimental se registraron diariamente los valores de salinidad y temperatura (con un conductímetro Profiline Cond 3110) y los valores de pH mediante el pHímetro HI198191 (HANNA). Además, se realizó un registro continuo de estos parámetros junto a la intensidad lumínica gracias al uso de sensores de luz y temperatura (Hobo pendant UA-002) instalados en cada una de las torres y programados cada hora para registrar estos parámetros.

Semanalmente se registraron los niveles de nitritos, nitratos y fosfatos presentes en los acuarios y de alcalinidad total del agua (AT). Para este último parámetro, se hizo uso de un titrador modelo Metrohm Dosimat 665, con una concentración de ácido clorhídrico de 0,01N. Una muestra de agua de cada tratamiento fue tomada semanalmente siempre en la misma franja horaria. En algunos casos se hizo uso de dicloruro de mercurio para la correcta conservación de las muestras hasta su posterior procesado. El resto de parámetros, tales

como: la presión parcial de dióxido de carbono ($p\text{CO}_2$), la concentración de bicarbonato (HCO_3^-), el ion carbonato (CO_3^{2-}) y los estados de saturación de calcita (ΩCa) y aragonito (ΩAr) fueron calculados a partir de la AT y el uso del software CO2SYS generado por Lewis y Wallace (1998).

3.4. Variables de estudio

Diferentes variables fueron registradas a lo largo del experimento, tanto en el periodo inicial, medio o final. A continuación, se detalla la metodología empleada en cada una de ellas.

3.4.1. Crecimiento

Para apreciar diferencias en el crecimiento a lo largo de los diferentes periodos de tiempo en los que se dividió el experimento, se optó por obtener información de distintas variables tales como: peso de la colonia, peso boyante (volumen), el número de pólipos nuevos, área y longitud máxima de los pólipos. De todas estas se realizaron mediciones al inicio (tiempo 0), al cabo de 4 semanas (tiempo 1) y tras las 12 semanas de experimentación (tiempo 2).

3.4.1.1. Peso

El peso de las colonias, registrado en gramos mediante el uso de una balanza de precisión SARTORIUS ($\pm 0,001$) (Figura 6), se utilizó para calcular la diferencia entre los diferentes periodos de tiempo (tiempo 1 y tiempo 2) y el peso inicial. El incremento de peso fue calculado siguiendo la siguiente ecuación:

$$\text{Incremento Peso (g)} = \text{Peso (g)}_{(t)} - \text{Peso (g)}_{(\text{inicio exp.})}$$

Donde t corresponde bien al tiempo 1 de 30 días o al tiempo 2 de 80 días.

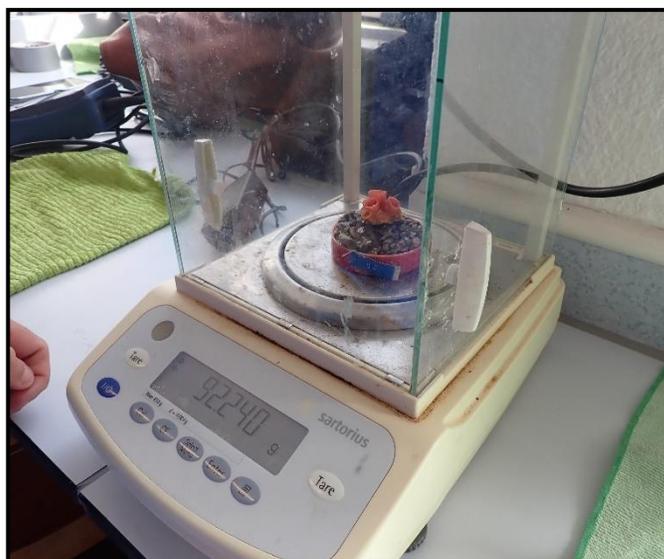


Figura 6. Detalle de la medición del peso mediante el uso de una balanza de precisión SARTORIUS ($\pm 0,001$).

3.4.1.2. Peso boyante (volumen)

El volumen, determinado como peso boyante, se registró para cada colonia de *T. coccinea* siguiendo la metodología modificada de Jokiel et al., (1978) y Davies (1989), donde se calculó el volumen que desplazaba cada colonia en una columna de agua de mar mediante el uso de jeringuillas (Figura 7). Esto se realizó al inicio, a los 30 días y al final del experimento. El incremento en volumen se calculó mediante el uso de la siguiente ecuación:

$$\text{Incremento Volumen (ml)} = \text{Volumen (ml)}_{(t)} - \text{Volumen (ml)}_{(\text{inicio exp.})}$$

Donde t corresponde bien al tiempo 1 de 30 días o al tiempo 2 de 80 días.

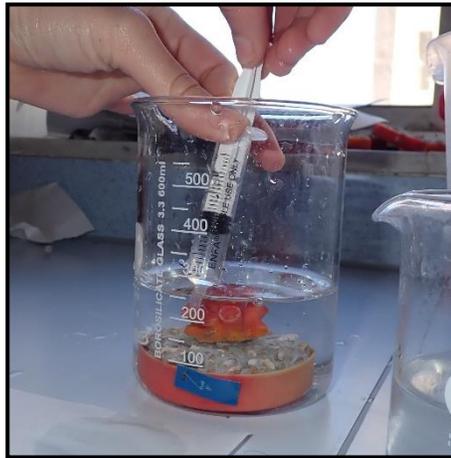


Figura 7. Detalle del proceso para la obtención de la cantidad de agua desplazada de una colonia de *T. coccinea* fijada a sustrato artificial.

3.4.1.3. Número de pólipos nuevos

Se registró el número de pólipos al inicio, al cabo de 30 días y al final del experimento (80 días). Para ello, se hizo un recuento visual *in situ* del número de pólipos presentes en cada una de las colonias (Figura 8). Una vez obtenidos, se calculó el incremento del número de pólipos a los 80 y 30 días respecto al inicio de la fase experimental mediante la siguiente ecuación:

$$\text{Incremento Núm. Pólip.} = \text{Núm. Pólip.}_{(t)} - \text{Núm. Pólip.}_{(\text{inicio exp.})}$$

Donde t corresponde bien al tiempo 1 de 30 días o al tiempo 2 de 80 días.

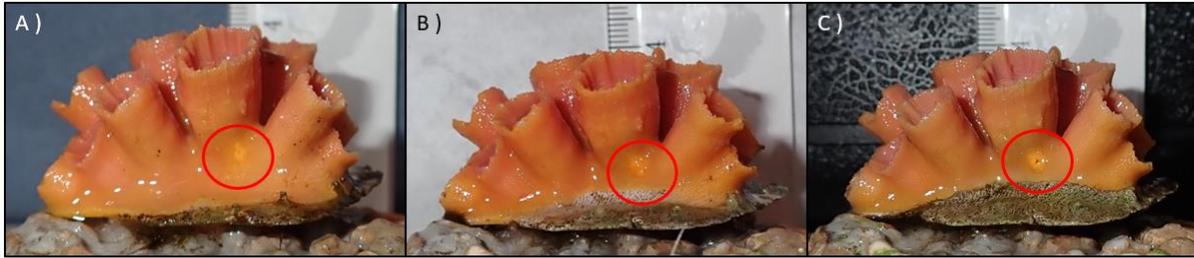


Figura 8. Detalle del proceso de aparición de nuevos pólipos en una de las colonias de *T. coccinea*. A) Al inicio del experimento. B) A los 30 días. C) A los 80 días.

3.4.1.4. Área

El área ocupada por cada colonia experimental (cm²) se obtuvo a partir el análisis de fotografías sacadas en plano cenital de las colonias. El registro fotográfico se analizó posteriormente mediante el programa Photoshop, el cual permitió conocer la superficie de los ejemplares en base a una referencia métrica (Figura 9). Una vez obtenido el área de la colonia al inicio, a los 30 días y al final del experimento se pasaron los datos a Excel para el cálculo de su incremento mediante la fórmula:

$$\text{Incremento Área} = \text{Área (cm)}^2_{(t)} - \text{Área (cm)}^2_{(\text{inicio exp.})}$$

Donde t corresponde bien al tiempo 1 de 30 días o al tiempo 2 de 80 días.

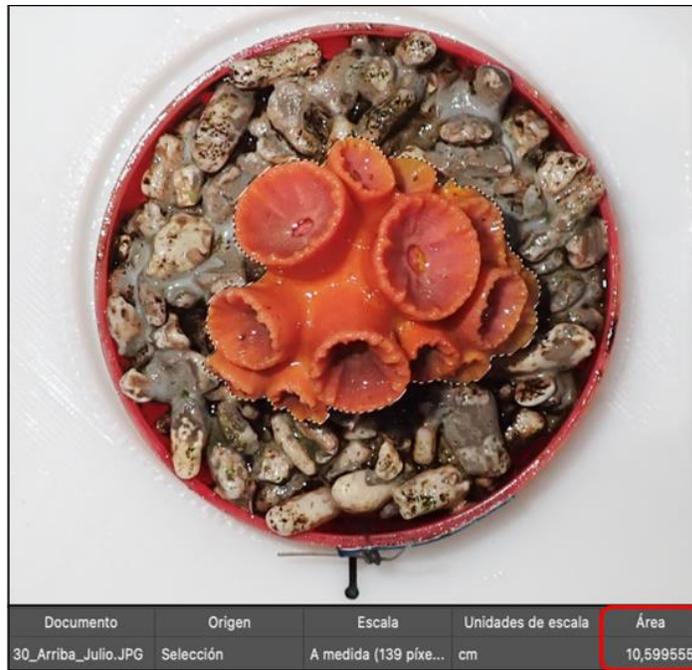


Figura 9. Detalle del programa Photoshop tras el cálculo del área de una colonia de *T. coccinea*.

3.4.1.5. Longitud máxima de los pólipos

La toma de las medidas de longitudes máximas de los pólipos en cada colonia experimental se realizó mediante el análisis en Photoshop de las fotografías tomadas en plano frontal de las colonias. Para ello, se calculó la altura máxima (en centímetros) de la colonia desde la base de la colonia hasta el extremo del pólipo más largo (Figura 10). Una vez obtenidos los valores al inicio, 30 días y al final del experimento se pasaron a un archivo Excel donde fueron calculados mediante la siguiente fórmula:

$$\text{Incremento Long. Máx. Polip.} = \text{Long. Máx. Polip.}_{(t)} - \text{Long. Máx. Polip.}_{(\text{inicio exp.})}$$

Donde t corresponde bien al tiempo 1 de 30 días o al tiempo 2 de 80 días.

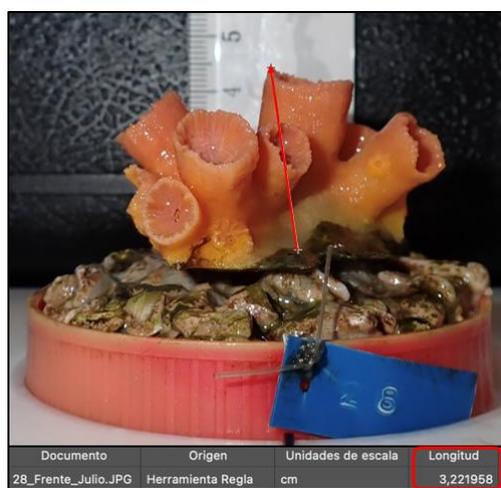


Figura 10. Detalle del programa Photoshop tras el cálculo de la longitud máxima del pólipo (cm).

3.4.2. Respiración

Para la estimación de las tasas de respiración de los ejemplares se siguió la metodología modificada de Almeida Saá et al., (2020) bajo las pautas de Riebesell et al., (2011). Se incubaron tres colonias y tres blancos (muestras de agua sin presencia de *T. coccinea*) procedentes de cada uno de los tratamientos experimentales en recipientes de 1 litro mediante el uso de baños termostáticos Unitronic Vaivén (marca JP Selecta) (Figura 11). Los recipientes fueron cerrados herméticamente tras el rebosamiento de agua en los mismos y cubiertos externamente con papel platina para evitar la entrada de luz, impidiendo la realización de cualquier actividad fotosintética por parte de cualquier microorganismo. En el caso de las torres 1 y 2 (temperatura elevada) las incubaciones se realizaron a 26°C, y en las torres 3 y 4 (temperatura control) se realizaron a 21°C. En ambos casos el periodo de incubación comprendió 3 horas y fueron realizadas a los 30 y 80 días.

Previo y posterior a las incubaciones se tomaron medidas del porcentaje de saturación de oxígeno y el oxígeno disuelto tanto en las muestras como en los blancos mediante el uso de una sonda multiparamétrica HI98194 (marca HANNA). Los valores adquiridos en los blancos fueron restados de los valores observados en cada una de las réplicas del tratamiento correspondiente.

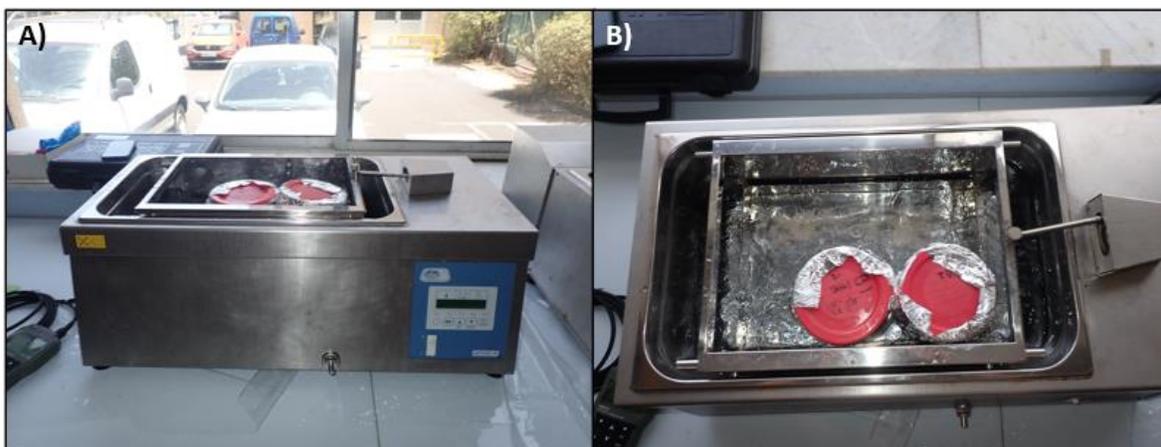


Figura 11. Proceso de incubación. A) Detalle de los baños termostatados utilizados para las incubaciones. B) Detalle de unos de los momentos de la incubación.

Una vez conocidos los valores de concentración de oxígeno, siguiendo la fórmula empleada por Anthony & Fabricius (2000) y Gori et al., (2014), se convirtieron a equivalentes de carbono (C_{resp}) con la siguiente ecuación:

$$C_{resp} = (O_i - O_f) \cdot \frac{t}{p} \cdot RQ$$

Donde:

- O_i : Concentración inicial de oxígeno.
- O_f : Concentración final de oxígeno.
- t : tiempo de incubación (30 ó 80 días)
- p : peso húmedo
- RQ : Cociente respiratorio específico de corales ($\frac{0.8 \text{ moles C}}{1 \text{ mol } O_2}$)

3.5. Análisis estadístico

Cada una de las variables fue analizada mediante un análisis de la varianza por permutaciones (PERANOVA) de 3 vías (Anderson, 2001), con los factores “temperatura”, “pH” y “tiempo” tratados como factores fijos. Todos los factores presentaron dos niveles de variación, tanto temperatura (26°C vs. 20°C), pH (7.5 vs. 8,1) como tiempo (30 días vs. 80 días). Todas las variables estudiadas, peso de la colonia, peso boyante (volumen), número de pólipos nuevos, área y longitud máxima de los pólipos, fueron analizadas con el mismo diseño estadístico.

En todos los PERANOVAs se realizaron 9999 permutaciones de los datos y se tuvo en cuenta el nivel de significación de $p < 0,05$. Los términos significativos en los modelos se analizaron, cuando fue necesario, con comparaciones *a posteriori* dos a dos ejecutadas por permutaciones (Anderson, 2005). Cuando el número de permutaciones fue insuficiente se recurrió a la corrección de Montecarlo para el p-valor (Anderson & Robinson, 2003). Se utilizó el programa PRIMER 6 & PERMANOVA+ para cada uno de los análisis.

4. RESULTADOS

4. 1. Parámetros fisicoquímicos del agua

4. 1. 1. Periodo de aclimatación

Durante el periodo de aclimatación, todas las colonias estuvieron sometidas a unos valores medios de temperatura de $20,39 (\pm 0,39) ^\circ\text{C}$, pH $8,25 (\pm 0,07)$ y una salinidad de $35,83 (\pm 0,66)$. La intensidad lumínica media registrada osciló ente 115,81 y 0 lúmenes/fotones² durante los ciclos de luz y oscuridad. Al final del periodo de aclimatación, hubo una supervivencia del 100% de las colonias, además se registraron incrementos en distintas variables con valores medios (\pm DE) en el peso de $1,63 \pm 1,72$ gramos, peso boyante ($0,51 \pm 4,38$ ml) y número de pólipos nuevos ($0,26 \pm 0,94$ pólipos nuevos), indicando así el buen estado en el que se encontraron los ejemplares durante este periodo.

4. 1. 2. Condiciones de cambio climático

Una vez establecidas las condiciones de cambio climático, los valores medios de los parámetros fisicoquímicos del agua de mar y su desviación estándar (\pm DE) se pueden observar en la Tabla 1. Se obtuvieron mayores valores de alcalinidad total, presión parcial de dióxido de carbono ($p\text{CO}_2$) y de ion carbonato (HCO_3^-) en los tratamientos de pH bajo. Mientras que en estos mismos tratamientos los valores de saturación de calcita (ΩCa) y aragonito (ΩAr) fueron menores.

Tabla 1. Valores medios (\pm DE) de los parámetros fisicoquímicos del agua de mar durante el experimento para los distintos tratamientos de temperatura (T) y pH. Los valores de temperatura, pH y salinidad fueron obtenidos a partir de las medias registradas a diario a lo largo de los 80 días bajo las condiciones de cambio climático. Los valores de alcalinidad total (TA), presión parcial de dióxido de carbono ($p\text{CO}_2$), bicarbonato (HCO_3^-), anión carbonato (CO_3^{2-}) y los niveles de saturación de la calcita (ΩCa) y el aragonito (ΩAr) fueron calculados usando el software CO2SYS.

	T ($^\circ\text{C}$)	pH	Salinidad (ups)	TA ($\text{mmol}\cdot\text{kg}^{-1}$)	$p\text{CO}_2$ (μatm)	HCO_3^- ($\text{mmol}\cdot\text{kg}^{-1}$)	CO_3^{2-} ($\text{mmol}\cdot\text{kg}^{-1}$)	ΩCa	ΩAr
T 26$^\circ\text{C}$ pH 7,50	26,73 $\pm 1,11$	7,53 $\pm 0,08$	36,97 $\pm 2,30$	2416,3 $\pm 187,06$	1710,9 $\pm 134,40$	2218,3 $\pm 174,25$	81,5 $\pm 6,40$	2,0 $\pm 0,15$	1,3 $\pm 0,10$
T 26$^\circ\text{C}$ pH 8,10	26,74 $\pm 0,13$	8,18 $\pm 0,11$	37,13 $\pm 1,20$	1851,7 $\pm 178,45$	259 $\pm 26,64$	1338,7 $\pm 137,70$	198 $\pm 20,38$	4,7 $\pm 0,49$	3,1 $\pm 0,32$
T 20$^\circ\text{C}$ pH 7,50	20,97 $\pm 0,70$	7,54 $\pm 0,06$	35,47 $\pm 0,42$	2097,1 $\pm 157,45$	1543,3 $\pm 110,66$	1952,4 $\pm 148,68$	57,6 $\pm 4,39$	1,4 $\pm 0,11$	0,9 $\pm 0,068$
T 20$^\circ\text{C}$ pH 8,10	20,99 $\pm 0,27$	8,14 $\pm 0,12$	34,98 $\pm 5,56$	1859,2 $\pm 168,73$	266,6 $\pm 25,55$	1425,7 136,63	167,5 $\pm 16,05$	4,0 $\pm 0,38$	2,6 $\pm 0,25$

4. 2. Variables de estudio

A continuación, se muestran los resultados cada una de las variables analizadas en nuestro estudio. La supervivencia de las colonias durante los 80 días de duración experimental fue del 100%.

4. 2. 1. Crecimiento

4. 2. 1. 1. Peso

Se observaron diferencias significativas en el incremento de peso entre los dos periodos de tiempo (Tabla 2), registrando valores inferiores en el periodo final de 80 días que en el periodo medio de 30 días (Figura 12). En el resto de factores no se observaron diferencias significativas. La tendencia general observada fue una disminución del peso a lo largo del experimento en cada uno de los tratamientos (Figura 12A). Sin embargo, como mencionamos anteriormente, sólo existieron diferencias significativas en el incremento en peso de todas las colonias experimentales entre los dos periodos de tiempo (Figura 12B). En concreto, en el tratamiento de pH control se observa esta tendencia apreció a corto plazo desde el primer tiempo experimental, mientras que en condiciones de pH bajo se empezaron registrando valores positivos, que acabaron disminuyendo a lo largo del tiempo hasta resultar también negativos (Figura 12A).

Tabla 2. Resultados del ANOVA de 3 vías, ejecutado por permutaciones, del incremento en el peso de *T. coccinea* en los distintos tratamientos de temperatura (*Te*), pH y periodos de tiempo (*Ti*). *: Valores significativos (*p*-valor < 0,05).

Peso					
Factor	gl	SC	MC	Pseudo-F	P (Perm)
<i>Te</i>	1	0,16889	0,16889	7,7759E-2	0,7897
<i>pH</i>	1	5,9204	5,9204	2,7259	0,0945
<i>Ti</i>	1	19,816	19,816	9,1236	0,0013 *
<i>TexpH</i>	1	2,9437E-4	2,9437E-4	1,3554E-4	0,9919
<i>TexTi</i>	1	3,7436E-3	3,7436E-3	1,7237E-3	0,9672
<i>pHxTi</i>	1	3,1214E-2	3,1214E-2	1,4372E-2	0,9027
<i>TexpHxTi</i>	1	0,76642	0,76642	0,1947	0,6726
<i>Res</i>	132	286,99	2,1719		
<i>Total</i>	139	312,97			

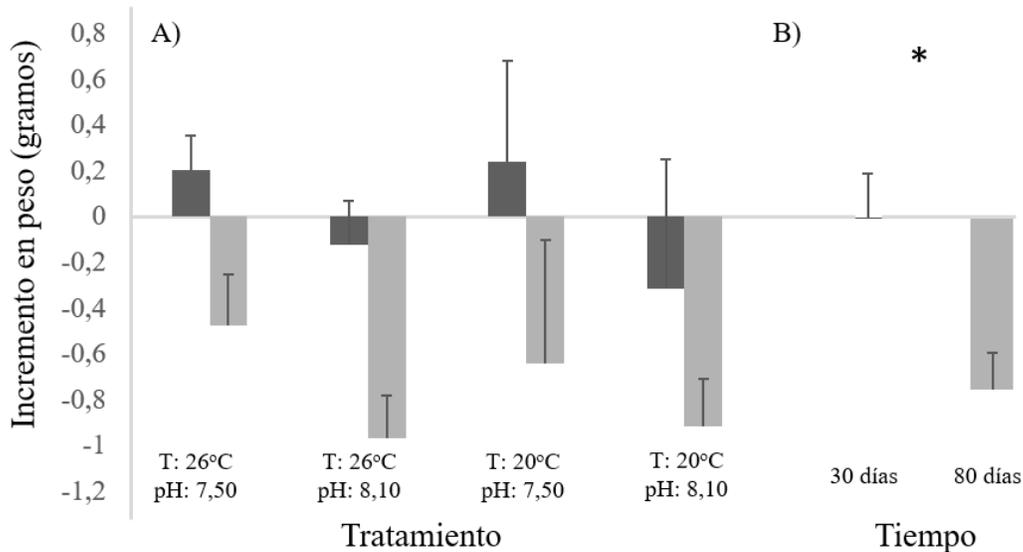


Figura 12. A) Valores medios (\pm ES) del incremento en peso, registrado en las colonias de *T. coccinea* en los distintos tratamientos de temperatura, pH y periodos de tiempo experimental. En gris oscuro se representa el primer periodo de tiempo de 30 días y en gris claro el periodo de 80 días. B) Valores medios (\pm ES) del incremento en peso entre los dos periodos de tiempo. Valor significativo* ($p < 0,05$)

4. 2. 1. 2. Peso boyante (volumen)

El peso boyante se obtuvo por la diferencia entre el volumen final que desplazó la colonia y el volumen inicial. Esta variable presentó diferencias significativas en las interacciones de los factores Temperatura x pH y pH x Tiempo (Tabla 3). De esta forma, el peso boyante de *T. coccinea* varió de diferente manera entre los distintos tratamientos de pH según el nivel de temperatura considerado y según el tiempo transcurrido (Figura 13). En todos los tratamientos la tendencia fue ir incrementando el peso boyante a lo largo del tiempo, excepto en el tratamiento de temperatura control (20°C) y pH bajo (7,50), donde en ambos tiempos esta variable fue negativa (Figura 13).

Tabla 3. Resultados del ANOVA de 3 vías, ejecutado por permutaciones, del incremento en peso boyante en *T. coccinea* en los distintos tratamientos de temperatura (*Te*), pH y periodos de tiempo (*Ti*). Valor significativo* ($p < 0,05$). A la derecha de la tabla se muestran los resultados de las comparaciones a posteriori de las interacciones *Te* x pH y pH x *Ti*.

Peso boyante						
Factor	gl	SC	MC	Pseudo-F	P (Perm)	Comparaciones a posteriori
<i>Te</i>	1	12,852	12,852	0,5109	0,4686	
pH	1	26,307	26,307	1,0458	0,305	
<i>Ti</i>	1	32,812	32,812	1,3044	0,2547	
<i>TexpH</i>	1	203,8	203,8	8,1018	0,0052 *	pH 7,50: T 20°C < T 26°C pH 8,10: T 20°C = T 26°C
<i>TexTi</i>	1	83,559	83,559	3,3218	0,0621	
<i>pHxTi</i>	1	119,52	119,52	4,7514	0,031 *	pH 7,50: 30 días = 80 días pH 8,10: 30 días < 80 días
<i>TexpHxTi</i>	1	0,76642	0,76642	3,0468E-2	0,8634	
Res	132	3320,5	25,155			
Total	139	3805,3				

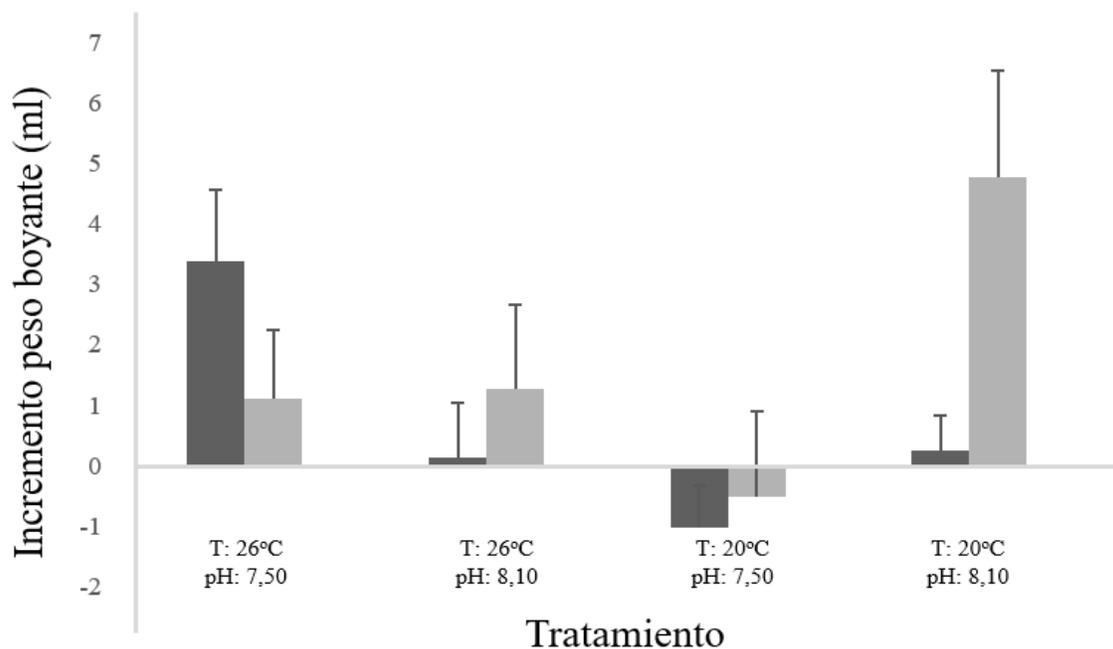


Figura 13. Valores medios ($\pm ES$) del incremento en volumen, registrado como peso boyante de las colonias de *T. coccinea* en los distintos tratamientos de temperatura, pH y periodos de tiempo. En gris oscuro se representa el primer periodo de tiempo de 30 días y en gris claro el periodo de 80 días.

En la interacción Temperatura x pH, las comparaciones *a posteriori* mostraron que las diferencias significativas se encontraron entre las dos temperaturas solamente bajo condiciones de acidificación (pH = 7,50), presentando valores inferiores a los 20°C frente a los 26°C (Tabla 3, Figura 14A). Sin embargo, a pH 8,1 estas diferencias no se dieron entre los diferentes tratamientos de temperatura (Figura 14B). En el caso de la interacción pH x

Tiempo las comparaciones *a posteriori* mostraron que estas diferencias se encontraron entre los dos periodos de tiempo solamente bajo condiciones de pH control, presentando mayor peso boyante a los 80 días de exposición (Tabla 3, Figura 15).

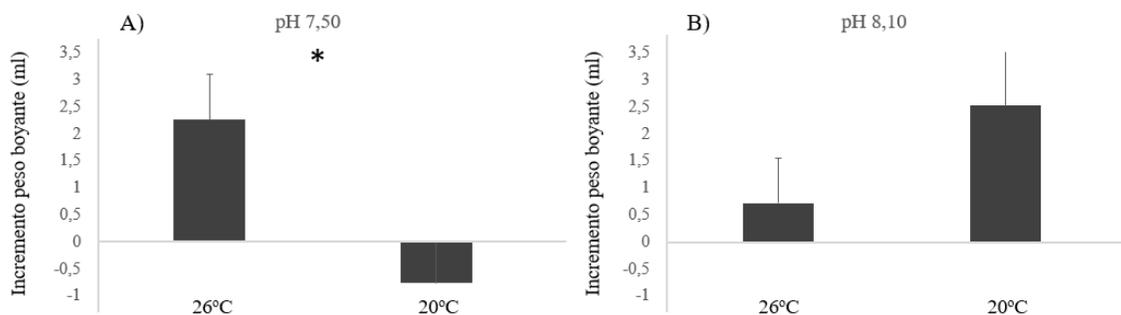


Figura 14. Valores medios ($\pm ES$) del incremento en el peso boyante (volumen) de las colonias de *T. coccinea* en los distintos tratamientos de pH en función de la temperatura. A) Bajo condiciones de pH bajo B) Bajo condiciones de pH control. *: diferencias significativas (p -valor $< 0,05$).

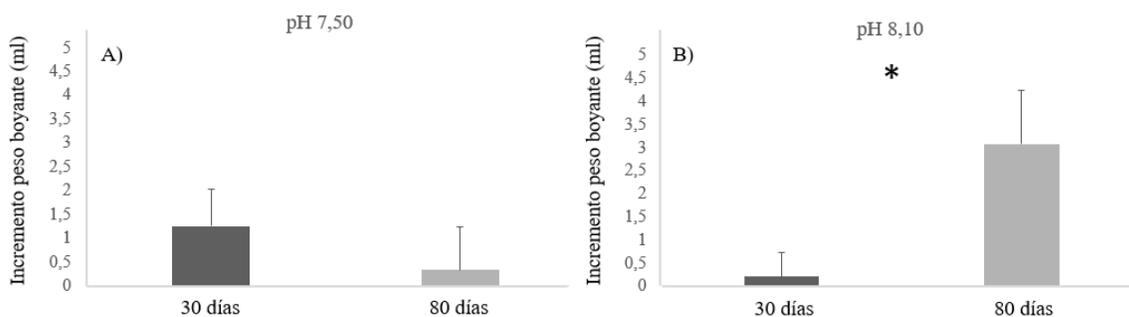


Figura 15. Valores medios ($\pm ES$) del incremento del peso boyante en las colonias de *T. coccinea* bajo los tratamientos de pH, en función del tiempo transcurrido. A) Bajo condiciones de pH 7,50. B) Bajo condiciones de pH 8,10 *: diferencias significativas (p -valor $< 0,05$).

4. 2. 1. 3. Número de pólipos

No se encontraron diferencias significativas en el número de pólipos nuevos entre los diferentes tratamientos de pH y temperatura ni entre los diferentes periodos de tiempo (Tabla 4, Figura 16A). Sin embargo, la tendencia observada fue siempre a aumentar el número de pólipos entre los dos periodos de tiempo excepto en el tratamiento de temperatura alta y pH bajo, donde se registró una tendencia opuesta (Figura 16A). A pesar de ello, sí que se observaron diferencias significativas marginales, entre los tratamientos de pH, observándose un mayor número de pólipos nuevos en las colonias cultivadas bajo un pH control que en aquellas sometidas a un pH de 7,5 unidades (Tabla 4, Figura 16B).

Tabla 4. Resultados del ANOVA de 3 vías, ejecutado por permutaciones, del número de pólipos nuevos registrados en *T. coccinea* en los distintos tratamientos de temperatura (*Te*), pH y periodos de tiempo (*Ti*).

Número de Pólipos					
Factor	gl	SC	MC	Pseudo-F	P (Perm)
<i>Te</i>	1	0,651	0,651	0,80191	0,3758
<i>pH</i>	1	2,651	2,651	3,2655	0,0771
<i>Ti</i>	1	0,53224	0,53224	0,65561	0,4218
<i>TexpH</i>	1	0,12439	0,12439	0,15323	0,6928
<i>TexTi</i>	1	0,16081	0,16081	0,19808	0,6572
<i>pHxTi</i>	1	0,56081	0,56081	0,6908	0,4062
<i>TexpHxTi</i>	1	1,1608	1,1608	1,4299	0,2302
<i>Res</i>	132	107,16	0,81182		
<i>Total</i>	139	112,99			

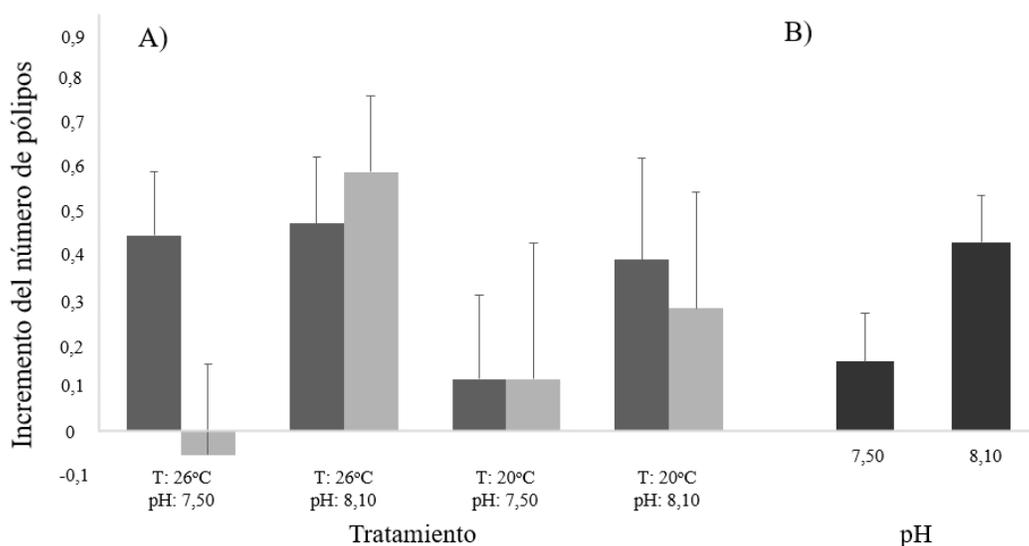


Figura 16. A) Valores medios (\pm ES) del número de pólipos nuevos registrados en las colonias de *T. coccinea* en los distintos tratamientos de temperatura y pH y periodos de tiempo. En gris oscuro se representa el primer periodo de tiempo de 30 días y en gris claro el periodo de 80 días. B) Valores medios (\pm ES) del número de pólipos nuevos en los distintos tratamientos de pH a lo largo de los 80 días de experimentación.

4. 2. 1. 4. Área

Se encontraron diferencias significativas en la interacción de los factores pH x Tiempo (Tabla 5), indicando que el incremento en área varió de forma distinta entre los tratamientos de pH a lo largo del tiempo. Las comparaciones *a posteriori* mostraron que estas diferencias significativas aparecieron durante los 30 primeros días, indicando que bajo condiciones de pH bajo existió un efecto negativo en cuanto al área ocupada por las colonias respecto al pH control. A mayor tiempo experimental, el área de las colonias acabó siendo similar entre los

dos tratamientos de pH (Figuras 17 y 18), lo que sugiere una gran plasticidad de *T. coccinea* frente a condiciones de pH 7,5. No obstante, el incremento del área al cabo de 80 días de experimentación fue menor que a los 30 días, indicando un detrimento para las colonias en este último periodo de tiempo (Figura 18).

Tabla 5. Resultados del ANOVA de 3 vías, ejecutado por permutaciones, del área ocupada en *T. coccinea* en los distintos tratamientos de temperatura (*Te*), pH y periodos de tiempo (*Ti*). Valor significativo* ($p < 0,05$). A la derecha de la tabla se muestran los resultados de las comparaciones a posteriori de la interacción pH x *Ti*.

Área						
Factor	gl	SC	MC	Pseudo-F	P (Perm)	Comparaciones a posteriori
<i>Te</i>	1	0,56957	0,56957	1,7332	0,1931	
pH	1	3,0789	3,0789	9,3689	0,0028*	
<i>Ti</i>	1	13,726	13,726	41,769	0,0001*	
<i>TexpH</i>	1	0,9282	0,9282	2,8245	0,0965	
<i>TexTi</i>	1	9,1041E-2	9,1041E-2	0,27704	0,603	
pHx <i>Ti</i>	1	1,6467	1,6467	5,011	0,0251*	30 días; pH 7,50 < pH 8,10 80 días; pH 7,50 = pH 8,10
<i>TexpHxTi</i>	1	0,78496	0,78496	2,3886	0,1265	
Res	132	43,378	0,32862			
Total	139	63,979				

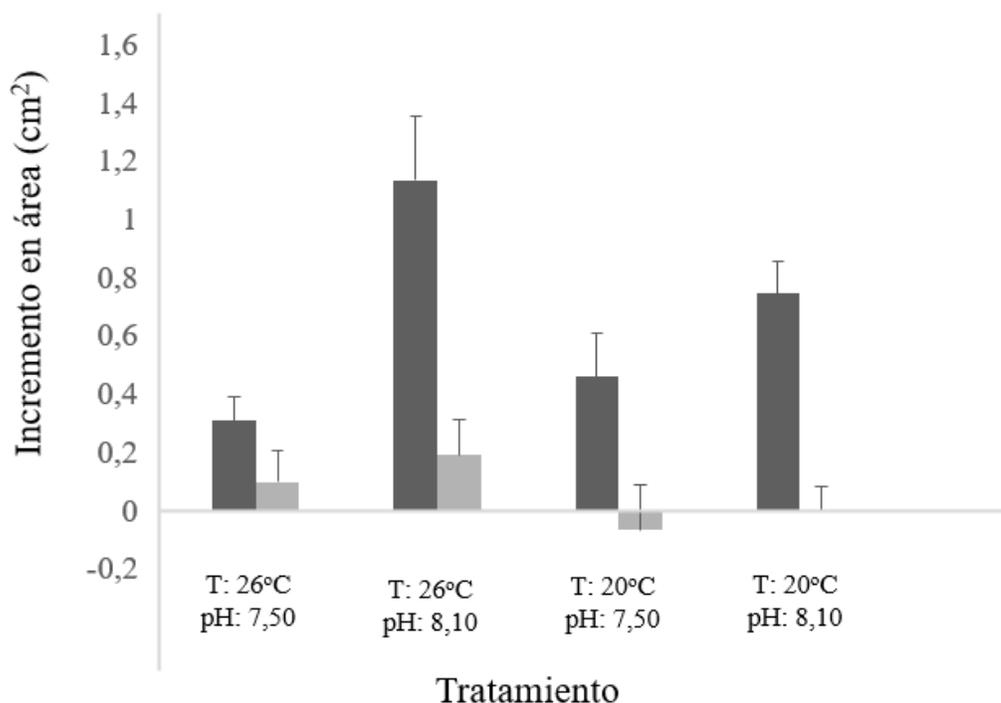


Figura 17. Valores medios ($\pm ES$) del incremento del área en las colonias de *T. coccinea* en los distintos tratamientos de temperatura y pH y periodos de tiempo. En gris oscuro se representa el primer periodo de tiempo de 30 días y en gris claro el periodo de 80 días.

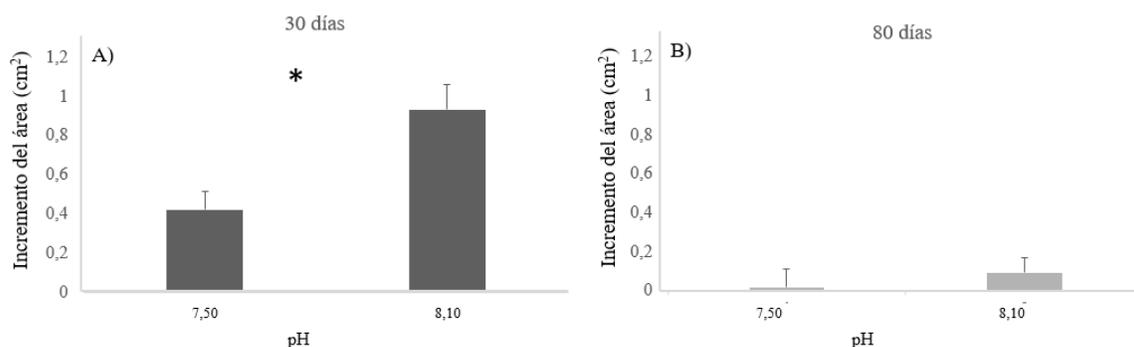


Figura 18. Valores medios (\pm ES) del incremento del área en las colonias de *T. coccinea* bajo los tratamientos de pH, en función del tiempo transcurrido. A) A corto plazo (30 días) B) A medio plazo (80 días) *: diferencias significativas (p -valor $< 0,05$).

4. 2. 1. 5. Longitud máxima de los pólipos

No se encontraron diferencias significativas en la longitud máxima de los pólipos (Tabla 6), todos los tratamientos experimentales registraron valores similares entre sí.

Tabla 6. Resultados del ANOVA de 3 vías, ejecutado por permutaciones, de la longitud máxima de los pólipos en *T. coccinea* en los distintos tratamientos de temperatura (Te), pH y periodos de tiempo (Ti).

Longitud máxima pólipos					
Factor	gl	SC	MC	Pseudo-F	P (Perm)
<i>Te</i>	1	6,0952E-2	6,0952E-2	1,7874	0,1834
<i>pH</i>	1	2,6132E-3	2,6132E-3	7,6635E-2	0,7864
<i>Ti</i>	1	7,1238E-3	7,1238E-3	0,20891	0,6447
<i>TexpH</i>	1	8,2039E-2	8,2039E-2	2,4058	0,1304
<i>TexTi</i>	1	3,5376E-2	3,5376E-2	1,0374	0,3064
<i>pHxTi</i>	1	6,0972E-2	6,0972E-2	1,788	0,1876
<i>TexpHxTi</i>	1	5,6695E-2	5,6695E-2	1,6626	0,2017
<i>Res</i>	132	4,5012	3,41E-2		
Total	139	4,8102			

4. 2. 2. Respiración

Las tasas de respiración, calculadas como carbono consumido, presentaron diferencias significativas entre los tratamientos de pH y los periodos de Tiempo, pero esta vez de manera independiente (Tabla 7). Los valores de carbono respirado tras las incubaciones en condiciones de pH 7,50 fueron inferiores a las concentraciones obtenidas en las condiciones de pH control (Figura 19A - B), indicando esto que niveles de pH bajo influyeron disminuyendo la actividad metabólica de *T. coccinea*. Entre los distintos periodos de tiempo, a los 30 días los valores de carbono consumido resultaron ser menores que a los 80 días de experimento (Figura 19 A y C).

Tabla 7. Resultados del ANOVA de 3 vías, ejecutado por permutaciones, de los niveles de carbono respirado registrados en *T. coccinea* en los distintos tratamientos de temperatura (Te), pH y periodos de tiempo (Ti). Valor significativo* ($p < 0,05$).

Respiración					
Factor	gl	SS	MS	Pseudo-F	P (Perm)
Te	1	1,1803E-3	1,1803E-3	5,7253E-2	0,8139
pH	1	0,15699	0,15699	7,6152	0,0144 *
Ti	1	0,13409	0,13409	6,5046	0,0206 *
TexpH	1	1,5813E-2	1,5813E-2	0,76707	0,3906
TexTi	1	6,0378E-3	6,0378E-3	0,29288	0,5999
pHxTi	1	3,9492E-2	3,9492E-2	1,9157	0,1864
TexpHxTi	1	1,9985E-2	1,9985E-2	0,96944	0,3351
Res	16	0,32984	2,0615E-2		
Total	23	0,70343			

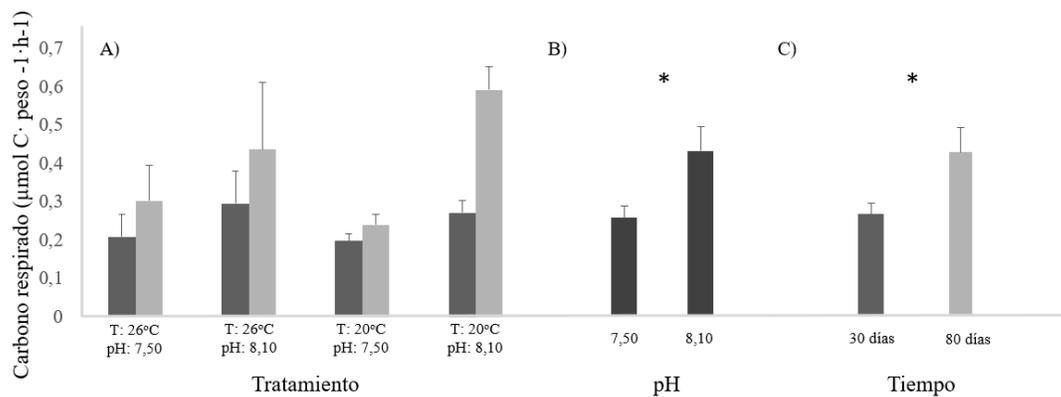


Figura 19. A) Valores medios ($\pm ES$) del carbono respirado en las incubaciones de *T. coccinea* en los distintos tratamientos de temperatura, pH y periodos de tiempo. En gris oscuro se representa el primer periodo de tiempo de 30 días y en gris claro el periodo de 80 días B) Valores medios ($\pm ES$) del carbono respirado según los tratamientos de pH. C) Valores medios ($\pm ES$) del carbono respirado según el periodo de tiempo. *: Valores significativos (p -valor $< 0,05$).

5. DISCUSIÓN

Este trabajo pone de manifiesto, a través de experimentos manipulativos de laboratorio, los efectos del cambio climático sobre el crecimiento y respiración del coral con alto potencial invasor *Tubastraea coccinea*, registrado recientemente en las Islas Canarias. Los resultados obtenidos en este estudio muestran el efecto negativo de la acidificación más que del calentamiento oceánico sobre esta especie de coral, afectando principalmente a su crecimiento y sus tasas de respiración bajo condiciones de pH de 7,5 unidades.

Los valores de temperatura empleados en este estudio, 20 y 26°C, no han demostrado tener impactos significativos en el crecimiento o a la actividad metabólica de *T. coccinea*, indicando que esta especie se encuentra adaptada a esos rangos de temperatura. En otras regiones, en condiciones de temperaturas comprendidas entre los 22-25°C es cuando se ha registrado una mayor actividad metabólica, repercutiendo en una mayor actividad de pólipos y una mayor nutrición (Almeida Saá et al., 2020). No obstante, trabajos realizados por Strychar et al., (2021), en los que individuos de *T. coccinea* de distintas poblaciones, nativas e invasoras, fueron sometidas a rangos de temperatura aún mayores (31 y 34°C), mostraron una mayor tolerancia de las poblaciones invasoras a estos rangos de temperatura respecto a las poblaciones nativas. Temperaturas inferiores a las utilizadas en nuestro estudio, se ha visto que repercuten en la actividad fisiológica de *T. coccinea*. A temperaturas de 16°C la actividad de los pólipos fue nula y los ejemplares murieron al cabo de 6 días; a los 19°C la actividad era mínima; en el rango de temperatura 22-28°C presentaban una actividad máxima y a los 31°C esta actividad volvía a ser baja (Almeida Saá et al., 2020). Esta variabilidad de resultados lleva a pensar que frente a los mismos valores de temperatura existen distintas respuestas en función de la población de *T. coccinea* y la variabilidad ambiental a la que esté sometida. En nuestro caso, sólo existió una respuesta positiva en el tratamiento de temperatura de 26°C y pH de 7,5 unidades, registrándose un mayor peso boyante en estas condiciones que a temperatura de 20°C. Sin embargo, en otros estudios donde se han evaluado el efecto de la temperatura sobre la calcificación de esta especie, se registraron menores tasas de calcificación a una temperatura de 26°C, produciéndose la disolución de carbonato cálcico por encima de los 28°C independientemente de la acidificación, causando una pérdida de tejido y disminuyendo sus tasas de calcificación (Strychar et al., 2021), tal y como ha sido observado en otras especies de coral (Marshall & Clode, 2004; Naumann et al., 2014). A escalas mayores, el incremento de temperatura ha influido en la capacidad de crecimiento de los corales y sus procesos fisiológicos trayendo consigo variaciones en su abundancia y distribución (Hughes et al., 2018). No obstante, parece que estas respuestas son muy distintas según la especie de coral y sus capacidades para hacer frente a nuevas condiciones ambientales (McCulloch et al., 2012).

Los valores medios de temperatura en la superficie del océano en Canarias se encuentran alrededor de los 21-22°C, valores que han demostrado estar en incremento desde las últimas décadas (Vélez-Belchi et al., 2015). El rango de temperatura medio de las áreas de distribución (nativas y no-nativas) de *T. coccinea* está por encima de la temperatura esperada para finales de siglo en aguas canarias (Almeida Saá et al., 2020; Strychar et al., 2021). Por ello, y junto a la respuesta observada en otros trabajos (Almeida Saá et al., 2020; Strychar et al., 2021), los resultados obtenidos en nuestro estudio apuntan a que las condiciones de temperatura futuras en aguas canarias no afectarán negativamente a esta especie.

Por el contrario, la respuesta observada en *T. coccinea* en el crecimiento y respiración bajo condiciones de acidificación ha sido bien distinta. Las condiciones de pH previstas para el próximo centenario, con valores de 7,5 unidades, parecen limitar la aparición de nuevos pólipos, disminuir el peso boyante o incluso inducir menores tasas de crecimiento y de respiración. Sin embargo, la interacción de este factor con otros factores como la temperatura y el tiempo de exposición ha sido clave para observar la respuesta de esta especie de coral y la plasticidad que presenta. El crecimiento, registrado como incremento en peso, sólo se vio afectado por el tiempo, disminuyendo a lo largo del periodo experimental. Hay que resaltar que esta variable quizás sea la menos idónea para estimar el crecimiento de esta especie, pues el cálculo del peso húmedo está condicionado por la cantidad de agua que pueda quedar retenida en el sustrato artificial a la hora de realizar la medida, lo cual hace que el margen de error sea amplio. Es por ello que muchos otros estudios con corales recurren al peso boyante para estimas de crecimiento o a la superficie ocupada (Gori et al., 2014; 2016). En nuestro estudio, el peso boyante varió entre condiciones de acidificación y temperatura, registrándose un mayor peso boyante en colonias expuestas a pH 7,5 y a 26°C en comparación con las expuestas a pH de 7,5 unidades y 20°C. Sin embargo, estas diferencias no se hicieron notorias cuando las colonias se cultivaron a pH normal, no existiendo diferencias en el peso boyante entre los tratamientos de temperatura. Esto coincide con los estudios realizados por Strychar et al., (2021), donde se registró un efecto negativo del pH, observándose una pérdida de tejido cuando *T.coccinea* era cultivada a 31°C. A su vez, los resultados también coinciden con trabajos centrados en los efectos del cambio climático sobre especies pertenecientes al género *Porites*, en los que se observó cómo la acidificación les afecta negativamente (Mollica et al., 2018).

Paralelamente, el área ocupada por las colonias también se vio reducida en el primer periodo de tiempo experimental bajo condiciones de pH bajo, sin embargo, en el periodo final de experimentación estas diferencias no fueron significativas, mostrando una vez más la alta plasticidad de esta especie para adaptarse a las condiciones futuras de cambio climático. También el número de pólipos nuevos registrados se vio influenciado por el pH, donde se presentó un menor número de pólipos nuevos en aquellas colonias que fueron cultivadas a un pH de 7,5 unidades respecto a las que fueron cultivadas a un pH control de 8,1 unidades.

En los organismos coralinos, una disminución ligera del pH (hasta 7,90) conlleva efectos negativos, que se vuelven fatales para niveles de pH aún más bajos (7,60), reduciendo considerablemente las tasas de respiración de dichos organismos (Anthony et al., 2008; Kaniewska et al., 2012). Estos datos coinciden con los obtenidos en nuestro trabajo, en el que las tasas de carbono respirado bajo condiciones de acidificación fueron inferiores que las de pH control, pero estos también estuvieron influenciados por el tiempo de exposición, registrándose tasas de carbono respirado mayores a los 80 días de experimentación que a los 30 días, observándose también una plasticidad de las colonias a las condiciones de laboratorio en un tiempo mayor. Aunque nuestros resultados revelan ya la importancia del tiempo de adaptación a las condiciones ambientales, sería interesante corroborar si estas tendencias se mantienen a más largo plazo.

Otros estudios han resaltado también el efecto de la disminución del pH en las tasas de calcificación de *T. coccinea*, observando que, a las 3 semanas de exposición a condiciones de acidificación y calentamiento, con las mismos valores usados en este estudio, no

encontraron evidencias significativas en las tasas de calcificación de esta especie (Arechavaleta, 2022). Sin embargo, estudios previos con *T. coccinea* sugieren que a largo plazo las tasas de calcificación de esta especie podrían disminuir debido a las variaciones en la temperatura y el pH (Almeida Saá et al., 2020; Strychar et al., 2021). Existen diversas investigaciones que han concluido que los efectos combinados entre estos dos factores en corales resultan contradictorios en ciertas variables (Riebesell & Gattuso, 2014; Prada et al., 2017). Es por ello que sería de gran utilidad abordar estudios de las tasas de calcificación de esta especie a medio y largo plazo bajo condiciones de calentamiento y acidez para comprobar si sus tasas de calcificación podrían verse comprometidas.

En *T. coccinea*, los efectos de la acidificación y el efecto sinérgico de este con otros factores deben ser estudiados en profundidad. Varios estudios muestran cómo el efecto negativo de la acidificación se puede contrarrestar a partir de otros factores como la temperatura (Riebesell & Gattuso, 2014; Prada et al., 2017), o la concentración de nutrientes, mediante el aumento del grosor en los tejidos y biomasa (Edmunds, 2011; Cohen & Holcomb, 2009). Las aguas circundantes al archipiélago canario se caracterizan por ser oligotróficas (poseer bajos niveles de nutrientes), lo que puede dificultar la capacidad de los organismos coralinos para hacer frente a la acidificación mediante el incremento de la tasa de alimentación. No obstante, hay que tener presente que en nuestro estudio los ejemplares de *T. coccinea* se alimentaron 5 días por semana, lo cual podría estar amortiguando el efecto que las condiciones de acidez desencadenan en esta especie. También hay que destacar que esta especie invasora se localiza en Canarias en zonas portuarias, donde suele existir una alta concentración de nutrientes por liberación directa al medio, lo que podría también contrarrestar el efecto de la acidificación en un futuro escenario de cambio climático.

Diversas investigaciones sobre los efectos de la acidificación en los corales destacan menores tasas de crecimiento y de respiración a niveles de pH bajo (Anthony et al., 2008; Kaniewska et al., 2012; Mollica et al., 2018). Los resultados obtenidos en este estudio muestran el enmascaramiento de estos efectos negativos del pH bajo cuando interacciona con valores de temperatura elevada, además de una alta adaptabilidad de esta especie cuando es sometida a largos periodos de tiempo. Por ello, el crecimiento y expansión de las colonias podría estar favorecido en condiciones de cambio climático, escenario en que las temperaturas coincidirán con las de crecimiento óptimo que se ha registrado en otros trabajos (Almeida Saá et al., 2020).

En otras regiones, *T. coccinea* ha demostrado capacidad para usar mecanismos muy efectivos frente a depredadores y competidores (Lages et al., 2010, 2012), que, al igual que otras especies con alto potencial invasor, han derivado en cambios en la estructura de comunidades y ecosistemas marinos (Vitousek 1990; Zalba & Ziller 2007; Lages et al., 2011). Es por ello que futuras investigaciones centradas en la composición de ácidos grasos o metabolitos secundarios son necesarias para abordar estudios de depredación, ya que el valor nutricional o sus defensas químicas en un futuro escenario de cambio climático podrían ser claves para conocer el éxito de la especie y sus efectos ecológicos en las comunidades nativas.

Aunque en muchas ocasiones *T. coccinea* ha demostrado ser mejor competidor frente a organismos nativos (De Paula 2007; Santos et al., 2013; Strychar et al., 2021). Hay estudios que demuestran que la interacción más común de *Tubastraea spp.* frente a otras especies ha

sido el contacto entre organismos sin dominancia aparente (Silva et al., 2017) o incluso, en algunas regiones, especies de esponjas nativas demostraron tener capacidad para frenar la expansión de *T. coccinea* y *T. tagusensis*, creciendo encima del coral y causando su muerte (Meurer et al., 2010). Sin embargo, estas interacciones pueden verse condicionadas por cambios en las condiciones ambientales (Buss & Jackson 1979), y las especies invasoras han demostrado poseer una plasticidad fenotípica mayor que las especies nativas (Davidson et al., 2011). Se ha demostrado que existe un efecto sinérgico entre las condiciones ambientales y la presencia de competidores (Almeida Saá et al., 2020). Un aumento de temperatura, junto a la presencia de un competidor, demostró tener efectos significativos en las tasas de respiración y calcificación de *T. coccinea*, viéndose incrementadas frente la presencia de *P. caribaeorum*, especie también presente en Canarias (Almeida Saá et al., 2020). Por ello, cada vez son más interesantes y necesarios estudios que se centren en las interacciones de este coral invasor frente otras especies presentes en el archipiélago y conocer qué papel jugaran en esta interacción las futuras condiciones de cambio climático. Por un lado, para saber qué especies se van a ver afectadas debido a su expansión y, por otro, para conocer si existe alguna capaz de hacerle frente. Además, estudiar cómo pueden afectar las condiciones de cambio climático a la supervivencia y desarrollo durante el ciclo vital de la especie es de vital importancia, pues se ha visto que en invertebrados marinos los efectos de la acidificación pueden variar en función de la etapa en la que se encuentren (Zeebe et al., 2008), siendo, por lo general, los primeros estadios de vida los más vulnerables frente la acidificación (Raven et al., 2005; Kurihara 2008). No obstante, se han detectado distintas respuestas en varias especies de escleractínios durante sus fases tempranas (Anthonny et al., 2008; Suwa et al., 2009). Por ello, es interesante la realización de estudios enfocados en la reproducción de *T. coccinea* para conocer mejor como será la dinámica de su población en las Islas Canarias durante los próximos años.

6. CONCLUSIONES

1. El crecimiento de la especie de coral con alto potencial invasor *Tubastraea coccinea* se vio afectado significativamente ante las condiciones futuras de cambio climático de diferentes formas según las variables estudiadas. La tendencia general fue disminuir en condiciones de pH bajo. Sin embargo, la interacción de la acidificación con el tiempo de experimentación mostró la capacidad de adaptación de esta especie a las futuras condiciones de cambio climático.
2. El peso de las colonias de *T. coccinea* no se vio afectado significativamente por las variables temperatura ni pH, tan sólo por el tiempo de exposición a las condiciones de cambio climático, encontrándose un mayor peso a los 30 días que a los 80 días, siendo una variable cuestionable en este tipo de estudios, pues el agua almacenada en los sustratos artificiales puede estar distorsionando los datos registrados. Es por ello por lo que se proponen otras variables a elegir en futuros estudios, como el peso boyante o el área.
3. El peso boyante de las colonias de *T. coccinea*, registrado como incremento en volumen, varió en función de la combinación de tratamientos de temperatura y pH, así como entre los tratamientos de pH y el tiempo de experimentación, registrándose un volumen mayor a temperatura de 26°C en condiciones de acidificación. Sin embargo, en condiciones control de pH estas diferencias no fueron significativas entre los tratamientos de temperatura, indicando que en futuros escenarios de cambio climático que engloben calentamiento y acidificación, esta especie verá su peso boyante incrementado, favoreciendo su crecimiento a pesar de la acidificación a la que se encuentre.
4. El número de pólipos de las colonias de *T. coccinea* disminuyó como consecuencia de la acidificación oceánica. A pesar de que esta diferencia fue marginalmente significativa, la tendencia observada en el resto de tratamientos respalda el efecto del pH bajo en la dificultad de la aparición de nuevos pólipos, siendo una variable muy importante a incluir en experimentos con corales.
5. El área ocupada por las colonias de *T. coccinea* se vio disminuida significativamente por el efecto de la acidificación oceánica (pH=7,5 unidades), pero esta disminución sólo fue significativa durante el primer periodo experimental de 30 días. Tras un periodo mayor de experimentación, 80 días, esta disminución dejó de ser significativa, siendo, una vez más, una clara respuesta de una especie con una alta capacidad adaptativa a las futuras condiciones de cambio climático.
6. Las tasas de respiración de las colonias de *T. coccinea*, registradas como tasas de carbono consumido, disminuyeron bajo condiciones de pH bajo, registrándose un claro efecto de la acidificación oceánica sobre las mismas. También se observó una mayor tasa de consumo de carbono en el periodo de tiempo mayor (80 días) lo que se puede traducir en una mejor adaptación de las colonias de esta especie a las condiciones de laboratorio a medida que los tiempos de experimentación son mayores, destacando una vez más la alta plasticidad que caracteriza a esta especie.
7. Los resultados de este trabajo ponen de manifiesto la alta capacidad de adaptación de *Tubastraea coccinea* frente a las condiciones de cambio climático esperadas para finales de siglo, lo que lleva a corroborar que debido al alto potencial invasor que presenta y su plasticidad es una especie que es necesario seguir estudiando y siguiendo en el tiempo.

7. AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se ha realizado dentro del proyecto europeo “Seguimiento, control y mitigación de proliferación de organismos marinos asociadas a perturbaciones humanas y cambio climático en la Región Macaronésica” con acrónimo MIMAR+ financiado por la convocatoria PCTMAC 2013-2020 y se desarrolló en las instalaciones del nuevo laboratorio húmedo del Departamento de Biología Animal, Edafología y Geología de la Universidad de La Laguna, financiado por el proyecto INMAR.

En primer lugar, quiero agradecer a mis tutoras Adriana Rodríguez y Sabrina Clemente la paciencia y confianza que han tenido en mi durante la realización de este trabajo. Además de toda la ayuda y enseñanza que me han otorgado durante todos estos meses, tanto en el laboratorio como en la minuciosa redacción del trabajo. También agradecer la ayuda, compañerismo y momentos de laboratorio a Alejandro Arechavaleta, Lucía Verdú, Rubén Acosta y Hortensia Holgado, sin vosotros todas esas horas trabajando habrían sido mucho más tediosas. Sigo pensando que formamos un equipazo.

Especialmente quiero dar las gracias a Horten, sin ella no hubiera sido posible alargar el experimento hasta los 80 días. Gracias infinitas por todo el trabajo que has realizado en el laboratorio ayudándome con todo y más, por los consejos y ánimos que me has dado durante todos estos meses, sobre todo cuando los ánimos estaban a cero y lo veía todo gris. Por ser más amiga que compañera de trabajo, muchísimas gracias.

Por último, gracias a mi padre y a mi pareja por ser dos pilares indispensables. Por la fuerza y confianza que me dais siempre, por enseñarme a ser perseverante hasta el final y por convencerme que si las cosas no salen bien ahora es porque hay algo mejor por venir.

Gracias a todos.

8. REFERENCIAS

- Almeida Saa, AC; Crivellaro, MS; Winter, BB; Pereira, GR; Bercovich, MV; Horta, PA; Bastos, EO; Schubert, N. 2020. Unraveling interactions: ¿do temperature and competition with native species affect the performance of the non-indigenous sun coral *Tubastraea coccinea*? *Coral Reefs*, 39(1), 99-117.
- Anderson, M. J. 2001. Permutation tests for univariate or multivariate analysis of variance and regression. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(3), 626–639. <https://doi.org/10.1139/f01-004>.
- Anderson, M. J. y Robinson, J. 2003. Generalised discriminant analysis based on distances. *Australian and New Zealand Journal of Statistics*, 45(3), 301-318.
- Anderson, M. J. 2005. PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance Permutational multivariate analysis of variance, a computer program. Department of Statistics, University of Auckland. 24 pp. Auckland, Nueva Zelanda.
- Anthony K. R. N. y Fabricius K. E. 2000. Shifting roles of heterotrophy and autotrophy in coral energy budgets at variable turbidity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 252, 221-253
- Anthony, K. R., Kline, D. I., Diaz-Pulido, G., Dove, S., & Hoegh-Guldberg, O. 2008. Ocean acidification causes bleaching and productivity loss in coral reef builders. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(45), 17442-17446.
- Arechavaleta, A .2022. Ecophysiological response of *Tubastraea coccinea* (Lesson, 1829), a coral with high invasive risk, to climate change. Trabajo de fin de Grado. Universidad de la Laguna. 34pp.
- Arias, A., Bañón, R., Paxton, H., & Anadón, N. 2014. Tropicalización y meridionalización en el medio marino del NO-N de la península ibérica. In *SIEBM XVIII*. España: Universidad de Oviedo.
- Barton, E.D., J. Aristegui, P. Tett, M. Cantón, J. García-Braun, S. Hernández-León, L. Nykjaer, C. Almeida, J. Almunia, S. Ballesteros, G. Basterretxea, J. Escáñez, L. García-Weill, A. Hernández-Guerra, F. López-Laatzén, R. Molina, M.F. Montero, E. Navarro-Pérez, J.M. Rodríguez, K. van Lenning, H. Vélez, K. Wild. 1998. The transition zone of the Canary Current upwelling region, *Progress in Oceanography*, Volume 41, Issue 4. Pages 455-504. [https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(98\)00023-8](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(98)00023-8).
- Bax, N., Williamson, A., Agüero, M., Gonzalez, E., Geeves, W. 2003. Marine invasive alien species: a threat to global biodiversity. *Mar Policy* 27:313–323.
- Bellard, C., Cassey, P., Blackburn, TM. 2016 Alien species as a driver of recent extinctions. *Biology Letters*. 12: 20150623. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2015.0623>
- Boschma, H. 1953. On specimens of the coral genus *Tubastraea*, with notes on phenomenon of fission. *Stud. Fauna Curagao* 4: 109-119, pis. 9-12.
- Brito A., P. J. Pascual, J. M. Falcó, A. Sancho & G. González. 2002. Peces de las Islas Canarias. Catálogo comentado e ilustrado. - *La Laguna: Francisco Lemus Editor*, 419 pp
- Brito A., Falcón J. M., & 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, 515-525.
- Brito A., López, C., Ocaña O., Herrera, R., Moro, L., Monterroso, O., Rodríguez, A., Clemente, S. & Cuervo, J. 2017. Colonización y expansión en Canarias de dos corales potencialmente invasores introducidos por las plataformas petrolíferas. *Vieraea*. 45. 65-82. 10.31939/vieraea.2017.45.04.

- Buss L & Jackson JB. 1975. Alleopathy and spatial competition among coral reef invertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 72:5160–5163. doi:10.1073/pnas.72.12.5160
- Cairns, S. 2000. A revision of the shallow-water azooxanthellate scleractinio of the western Atlantic. *Studies on the natural history of the Caribbean region*. 75. 1-240.
- Callendar, G. S. 1938. The artificial production of carbon dioxide and its influence on temperature. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*. 64: 223-240. <https://doi.org/10.1002/qj.49706427503>.
- Capel, K. C. C., Toonen, R. J., Rachid, C. T., Creed, J. C., Kitahara, M. V., Forsman, Z., & Zilberberg, C. 2017. Clone wars: asexual reproduction dominates in the invasive range of *Tubastraea* spp. (Anthozoa: Scleractinia) in the South-Atlantic Ocean. *PeerJ*, 5, e3873.
- Cariton, James & Geller, Jonathan. 1993. Ecological Roulette: The Global Transport of Nonindigenous Marine Organisms. *Science (New York, N.Y.)*. 261. 78-82. 10.1126/science.261.5117.78.
- Carlton JT. 1999. The scale and ecological consequences of biological invasions in the world's oceans. In: Sandlund OT, Schei PJ, Viken A, (editors). *Invasive species and biodiversity management*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. p. 195–212.
- Carlton, J.T. 2009. Deep Invasion Ecology and the Assembly of Communities in Historical Time. In: Rilov, G., Crooks, J.A. (eds) *Biological Invasions in Marine Ecosystems. Ecological Studies, vol 204*. Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-540-79236-9_2.
- Castro, C. B., & Pires, D. O. 2001. Brazilian coral reefs: what we already know and what is still missing. *Bulletin of Marine Science*, 69(2), 357-371.
- 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>
- Creed, J. C. 2006. Two invasive alien azooxanthellate corals, *Tubastraea coccinea* and *Tubastraea tagusensis*, dominate the native zooxanthellate *Mussismilia hispida* in Brazil. *Coral Reefs*, 25(3), 350-350.
- Creed, J. C., & De Paula, A. F. 2007. Substratum preference during recruitment of two invasive alien corals onto shallow-subtidal tropical rocky shores. *Marine Ecology Progress Series*, 330, 101-111.
- Creed, J. C., Fenner, D., Sammarco, P., Cairns, S., Capel, K., Junqueira, A. O., ... & Oigman-Pszczol, S. .2017. The invasion of the azooxanthellate coral *Tubastraea* (Scleractinia: Dendrophylliidae) throughout the world: history, pathways and vectors. *Biological Invasions*, 19(1), 283-305.
- Davenport, R., Neuer, S., Helmke, P., Perez-Marrero, J. y Llinas, O. 2002. Primary productivity in the northern Canary Islands region as inferred from SeaWiFS imagery. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 49(17): 3481–3496.
- Davies, P. 1989. Short-term growth measurements of corals using an accurate buoyant weighing technique. *Marine biology*, 101(3), 389-395.
- Davidson, A. M., Jennions, M., & Nicotra, A. B. 2011. Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecology letters*, 14(4), 419-431.
- De Caralt, S., & Cebrián, E. 2013. Impact of an invasive alga (*Womersleyella setacea*) on sponge assemblages: compromising the viability of future populations. *Biological Invasions*, 15(7), 1591-1600.
- De Paula, A. & Creed, J. 2004. Two species of the coral *Tubastraea* (Cnidaria, Scleractinia) in Brazil: a case of accidental introduction. *Bulletin of Marine Science*, 74(1), 175-183.

- De Paula, A. & Creed, J. 2005. Spatial distribution and abundance of nonindigenous coral genus *Tubastraea* (Cnidaria, Scleractinia) around Ilha Grande, Brazil. *Brazilian journal of biology. Revista brasileira de biologia*. 65. 661-73. 10.1590/S1519-69842005000400014.
- De Paula, A. F., de Oliveira Pires, D., & Creed, J. C. 2014. Reproductive strategies of two invasive sun corals (*Tubastraea* spp.) in the southwestern Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 94(3), 481-492.
- Doney, S.C., Ruckelshaus, M., Duffy, J.E., Barry, J.P., Chan, F., English, C.A., Galindo, H.M., Grebmeier, J.M., Hollowed, A.B., Knowlton, N., Polovina, J., Rabalais, N. N., Sydeman, W.J. and Talley, L.D. 2012. Climate Change Impacts on Marine Ecosystems. *Annual Review of Marine Science*, 4, 11-37. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-041911-111611>
- Edmunds, P. J. 2011. Zooplanktivory ameliorates the effects of ocean acidification on the reef coral *Porites* spp. *Limnology and oceanography*, 56(6), 2402-2410.
- Elith J., Leathwick J. R. 2009. Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 40, 677–697.
- Feely RA., Sabine CL., Lee K., Berelson W., Kleypas J., Fabry VJ., Millero FJ. 2004. Impact of anthropogenic CO₂ on the CaCO₃ system in the oceans. *Science*. 2004 Jul 16;305(5682):362-6. doi: 10.1126/science.1097329.
- Fenner, Douglas. 2001. Biogeography of three Caribbean corals (Scleractinia) and the invasion of *Tubastraea coccinea* into the Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science*. 69. 1175-1189.
- Ferreira, C., Gonçalves, J.E.A., Coutinho, R. 2006. Ship hulls and oil platforms as potential vectors to marine species introduction. *Journal of Coastal REsearch*. 39. 1340-1345.
- 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.
- Fox-Kemper, B., H.T. Hewitt, C. Xiao, G. Aðalgeirsdóttir, S.S. Drijfhout, T.L. Edwards, N.R. Golledge, M. Hemer, R.E. Kopp, G. Krinner, A. Mix, D. Notz, S. Nowicki, I.S. Nurhati, L. Ruiz, J.-B. Sallée, A.B.A. Slangen, and Y. Yu. 2021. Ocean, Cryosphere and Sea Level Change. In *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, and B. Zhou (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 1211–1362, doi:10.1017/9781009157896.011.
- Gonzalez-Dávila, M., Santana-Casiano, J.M., Rueda, M.J. and Llinás, O. 2010. The water column distribution of carbonate system variables at the ESTOC site from 1995 to 2004. *Biogeosciences*, vol. 7, pp. 3067-3081, doi: 10.5194/bg-7-3067-2010, www.biogeosciences.net/7/3067/2010/.
- González Elizondo, M., Jurado Ybarra, E., González Elizondo, S., Aguirre Calderón, Ó. A., Jiménez Pérez, J., Navar Cháidez, J. de J. 2003. Cambio Climático Mundial: Origen y Consecuencias. *Ciencia UALN.*, 6 (3), 377–385.
- Gori, A., Reynaud, S., Orejas, C., Gili, J.-M. y Ferrier-Pagès, C. 2014. Physiological performance of the cold-water coral *Dendrophyllia cornigera* reveals its preference for temperate environments. *Coral Reefs*, 33(3), 665–674. <https://doi.org/10.1007/s00338-014-1167-9>
- Gori, A., Ferrier-Pagès, C., Hennige, S. J., Murray, F., Rottier, C., Wicks, L. C., & Roberts, J. M. 2016. Physiological response of the cold-water coral *Desmophyllum dianthus* to thermal stress and ocean acidification. *PeerJ*, 4, e1606.

Grosholz E.D., Ruiz G.M. 1996. Predicting the impact of introduced marine species: Lessons from the multiple invasions of the European green crab *Carcinus maenas*. *Biological Conservation*. 78 (1–2).pp. 59-66, 10.1016/0006-3207(94)00018-2

Grosholz ED. 2002. Ecological and evolutionary consequences of coastal invasions. *Trends in Ecology & Evolution*. 17:22–27

Harley C. D. G., Hughes A. R., Hultgren K. M., Miner B. G., Sorte C. J. B., Thornber C. S., Rodriguez L. F., Tomanek L., Williams S. L. 2006. The Impacts of Climate Change in Coastal Marine Systems. *Ecology letters*. 9 (2), 228–241. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00871.x>

Hewitt C.L., Gollasch S., Minchin D. 2009. The Vessel as a Vector – Biofouling, Ballast Water and Sediments. In: Rilov, G., Crooks, J.A. (eds) *Biological Invasions in Marine Ecosystems. Ecological Studies, vol 204*. Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-540-79236-9_

Hoegh-Guldberg, O & Bruno, JF. 2010. The impact of Climate Change on the World's Marine Ecosystems. *Science (New York, N.Y.)*. 32, 1523-8.

Hughes, L. 2000. Biological Consequences of Global Warming: Is the Signal Already Apparent? *Trends in Ecology & Evolution*. 15 (2), 56–61.

Hughes TP, Kerry JT, Baird AH, Connolly SR, Dietzel A, Eakin CM, Heron SF, Hoey AS, Hoogenboom MO, Liu G, McWilliam MJ, Pears RJ, Pratchett MS, Skirving WJ, Stella JS, Torda G. 2018. Global warming transforms coral reef assemblages. *Nature*. Apr;556(7702):492-496. doi: 10.1038/s41586-018-0041-2.

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., MacCracken, S., Mastrandrea, P.R. y White, L.L. (eds.). *Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA*

IPCC, 2014. 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*, 688 pp. ISBN 9781107058163.

IPCC, 2018: Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, H.-O. Pörtner, D. Roberts, J. Skea, P.R. Shukla, A. Pirani, W. Moufouma-Okia, C. Péan, R. Pidcock, S. Connors, J.B.R. Matthews, Y. Chen, X. Zhou, M.I. Gomis, E. Lonnoy, T. Maycock, M. Tignor, and T. Waterfield (eds.)]. *Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA*.

IPCC, 2019: IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate [Portner, H.-O., D. C. Roberts, V. Masson-Delmotte, P. Zhai, M. Tignor, E. S. Poloczanska, K. Mintenbeck, M. Nicolai, A. Okem, J.Petzold, B. Rama and N. Weyer (eds.)]. In press.

IPCC, 2021 Summary for Policymakers. In: Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S. L. Connors, C. Pean, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M. I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J. B. R. Matthews, T. K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekci, R. Yu and B. Zhou (eds.)]. *Cambridge University Press*.

Jokiel, P. L., Maragos, J. E., & Franzisket, L. 1978. Coral growth: buoyant weight technique. En J. R. Stoddard & R. E. Johannes (Eds.), *Coral reefs: research methods* (pp. 529–541).

Kwiatkowski, L., Torres, O., Bopp, L., Aumont, O., Chamberlain, M., Christian, J., Dunne, J., Gehlen, M., Ilyina, T., John, J., Lenton, A., Li, H., Lovenduski, N., Orr, J., Palmiéri, J., Santana-Falcón, Y., Schwinger, J., Séférian, R., Stock, C., Ziehn, T. 2020. Twenty-first century ocean warming, acidification, deoxygenation, and upper-ocean nutrient and primary production decline from CMIP6 model projections. *Biogeosciences*. 17. 3439-3470. 10.5194/bg-17-3439-2020.

Kaniewska, P., Campbell, P. R., Kline, D. I., Rodriguez-Lanetty, M., Miller, D. J., Dove, S., & Hoegh-Guldberg, O. 2012. Major cellular and physiological impacts of ocean acidification on a reef building coral. *PloS one*, 7(4), e34659.

Kurihara H. 2008. Effects of CO₂-driven Ocean acidification on the early developmental stages of invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*. 373:275–284

Kwiatkowski, Lester & Torres, Olivier & Bopp, Laurent & Aumont, Olivier & Chamberlain, Matthew & Christian, James & Dunne, J. & Gehlen, Marion & Ilyina, Tatiana & John, Jasmin & Lenton, Andrew & Li, Hongmei & Lovenduski, Nicole & Orr, James & Palmiéri, Julien & Santana-Falcón, Yeray & Schwinger, Jörg & Séférian, Roland & Stock, Charles & Ziehn, Tilo. (2020). Twenty-first century ocean warming, acidification, deoxygenation, and upper-ocean nutrient and primary production decline from CMIP6 model projections. *Biogeosciences*. 17. 3439-3470. 10.5194/bg-17-3439-2020.

Kordas, R., Harley, C., O'Connor, M. 2011. Community ecology in a warming world: The influence of temperature on interspecific interactions in marine systems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 400. 218-226. 10.1016/j.jembe.2011.02.029.

Lages, B. G., Fleury, B. G., Pinto, A. C., & Creed, J. C. 2010. Chemical defenses against generalist fish predators and fouling organisms in two invasive ahermatypic corals in the genus *Tubastraea*. *Marine Ecology*, 31(3), 473-482.

Lages, B. G., Fleury, B. G., Menegola, C., & Creed, J. C. 2011. Change in tropical rocky shore communities due to an alien coral invasion. *Marine Ecology Progress Series*, 438, 85-96.

Lages, B. G., Fleury, B. G., Hovell, A., Rezende, C. M., Pinto, A. C., & Creed, J. C. 2012. Proximity to competitors changes secondary metabolites of non-indigenous cup corals, *Tubastraea* spp., in the southwest Atlantic. *Marine Biology*, 159(7), 1551-1559.

Lejeusne, C., Latchere, O., Petit, N., Rico, C., & Green, A. J. 2014. Do invaders always perform better? Comparing the response of native and invasive shrimps to temperature and salinity gradients in south-west Spain. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 136, 102-111.

Lewis, E., & Wallace, D. W. R. 1998. CO₂SYST-Program developed for the CO₂ system calculations. *Carbon Dioxide Inf Anal Center Report ORNL/CDIAC-105*.

López, C., Clemente, S., Moreno, S., Ocaña, O., Herrera, R., Moro, L., Monterroso, O., Rodríguez A., Brito, A. 2019. Invasive *Tubastraea* spp. and *Oculina patagonica* and other introduced scleractinians corals in the Santa Cruz de Tenerife (Canary Islands) harbor: Ecology and potential risks. *Regional Studies in Marine Science*, 29. 10.1016/j.rsma.2019.100713.

López, C., Moreno, S., Brito, A. y Clemente, S. 2020. Distribution of zooxanthellate zoantharians in the Canary Islands: Potential indicators of ocean warming. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 233.

Mantelatto, M. C., Creed, J. C., Mourão, G. G., Migotto, A. E., & Lindner, A. 2011. Range expansion of the invasive corals *Tubastraea coccinea* and *Tubastraea tagusensis* in the Southwest Atlantic. *Coral Reefs*, 30(2), 397-397.

- Mantelatto MC, Creed JC. 2014. Non-indigenous sun corals invade mussel beds in Brazil. *Marine Biodiversity* 45:605–606. doi:10.1007/s12526-014-0282-8.
- Marshall, A.T.; Clode, P. Calcification rate and the effect of temperature in a zooxanthellate and azooxanthellate scleractinian reef coral. 2004. *Coral Reefs* 23, 218–224.
- 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
- Meinesz, A., & Hesse, B. 1991. Introduction et invasion de l'algue tropicale *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée nord-occidentale. *Oceanologica acta*, 14(4), 415-426.
- Meurer, B. C., Lages, N. S., Pereira, O. A., Palhano, S., & Magalhães, G. M. 2010. First record of native species of sponge overgrowing invasive corals *Tubastraea coccinea* and *Tubastraea tagusensis* in Brazil. *Marine Biodiversity Records*, 3.
- Millero, F., Pierrot, D., Lee, K., Wanninkhof, R., Feely, R., Chris, S., Key, R. & Takahashi, T. 2002. Dissociation constants for carbonic acid determined from field measurements. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. 49. 1705-1723. 10.1016/S0967-0637(02)00093-6.
- Miranda, R. J., Tagliafico, A., Kelaher, B. P., Mariano-Neto, E., & Barros, F. 2018. Impact of invasive corals *Tubastrea* spp. on native coral recruitment. *Marine Ecology Progress Series*, 605, 125-133.
- Molnar J. L., Gamboa R. L., Revenga C. & Spalding M. D. 2008. Assessing the global threat of invasive species to marine biodiversity. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6(9), 485-492.
- Mollica, N. R., Guo, W., Cohen, A. L., Huang, K. F., Foster, G. L., Donald, H. K., & Solow, A. R. 2018. Ocean acidification affects coral growth by reducing skeletal density. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(8), 1754-1759.
- Moreira, P. L., Ribeiro, F. V., & Creed, J. C. 2014. Control of invasive marine invertebrates: an experimental evaluation of the use of low salinity for managing pest corals (*Tubastraea* spp.). *Biofouling*, 30(5), 639-650.
- Naumann, M. S., Orejas, C. y Ferrier-Pagès, C. 2014. Species-specific physiological response by the cold-water corals *Lophelia pertusa* and *Madrepora oculata* to variations within their natural temperature range. *Deep-Sea Research. Part II, Topical Studies in Oceanography*, 99, 36–41. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2013.05.025>
- Olivares, M.A. & Leonard A.B. 1971. Algunos corales petreos de la Bahia Mochima, Venezuela. Bol. *Instituto Oceanografico Universidad Oriente*. 10. 49-70, 11 pis.
- Pajuelo, J. G., González, J. A., Triay-Portella, R., Martín, J. A., Ruiz-Díaz, R., Lorenzo, J. M., & Luque, Á. 2016. Introduction of non-native marine fish species to the Canary Islands waters through oil platforms as vectors. *Journal of Marine Systems*, 163, 23-30.
- Parmesan C. & Yohe G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*. Jan 2;421(6918):37-42. doi: 10.1038/nature01286
- Pirani, W. Moufouma-Okia, C. Pean, R. Pidcock, S. Connors, J. B. R. Matthews, Y. Chen, X. Zhou, M. I. Gomis, E. Lonnoy, T. Maycock, M. Tignor and T. Waterfield (eds.)). In press pp. ISBN 9789291691517
- 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>

Raven J, Caldeira K, Elderfield H, Hoegh-Guldberg O, Liss P, Riebesell U, Shepherd J, Turley C, Watson A. 2005. Ocean acidification due to increasing atmospheric carbon dioxide. Policy document 12/05. *Royal Society, London*

Riebesell, U., Fabry, V. J., Hansson, L. y Gattuso, J.-P. (eds). 2011. Guide to best practices for ocean acidification research and data reporting. [reprinted edition including erratum]. *Luxembourg, Publications Office of the European Union*, 258pp. (EUR 24872 EN). DOI 10.2777/66906

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>

Riera, R., Sangil C. & Sansón M. 2015. Long-term herbarium data reveal the decline of a temperate water algae at its southern range. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 165: 159-165.

Rusell, J., Meyer J. Y., Holmes N., PagadS. 2017. Invasive alien species on islands: impacts, distribution, interactions and management. *Environmental Conservation*. 44. 1-12. 10.1017/S0376892917000297.

Sabine, CL., Feely RA., Gruber N., Key RM., Lee K., Bullister JL., Wanninkhof R. Wong CS., Wallace DWR., Tilbrook B., Millero FJ., Peng TH., Kozyr A., Ono T., Rios AF. 2004. The oceanic sink for anthropogenic CO₂. *Science*. 305, 367-371.

Sammarco, P., Atchison, A., Boland, G., Sinclair, J., Lirette, A. 2012. Geographic expansion of hermatypic and ahermatypic corals in the Gulf of Mexico, and implications for dispersal and recruitment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 436-437. 36-49. 10.1016/j.jembe.2012.08.009.

Sangil, C., Sansón, M., Afonso-Carrillo, J. & Martín-García, L. 2010. Extensive off-shore meadows of *Penicillus capitatus* (Udoteaceae, Chlorophyta) in the Canary Islands (eastern Atlantic Ocean). *Botanica Marina* 53, 183-187. <https://doi.org/10.1515/bot.2010.015>

Santana-Casiano, J., González-Dávila, M., José, M., Llinás O. & González-Dávila, E. 2007. The interannual variability of oceanic CO₂ parameters in the northeast Atlantic subtropical gyre at the ESTOC site. *Global Biogeochemical Cycles*. 21. 1015-. 10.1029/2006GB002788.

Santos LAH, Ribeiro FV, Creed JC. 2013. Antagonism between invasive pest corals *Tubastraea* spp. and the native reef-builder *Mussismilia hispida* in the southwest Atlantic. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 449:69–76. doi: 10.1016/j.jembe.2013.08.017

Schuhmacher, H., & Zibrowius, H. 1985. What is hermatypic? *Coral reefs*, 4(1), 1-9.

Seebens H, Schwartz N, Schupp PJ & Blasius B. 2016. Predicting the spread of marine species introduced by global shipping. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113: 5646– 5651, <https://doi.org/10.1073/pnas.1524427113>.

Silva, A. G., Lima, R. P., Gomes, A. N., Fleury, B. G., & Creed, J. C. 2011. Expansion of the invasive corals *Tubastraea coccinea* and *Tubastraea tagusensis* into the Tamoios Ecological Station Marine Protected Area, Brazil. *Aquatic Invasions*, 6(1), S105-S110

Simberloff, Daniel. 2000. Extinction-proneness of island species - Causes and management implications. *Raffles Bulletin of Zoology*. 48. 1-9.

Stachowicz JJ. 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *Bioscience* 51:235–246

Suwa, R., Nakamura, M., Morita, M., Shimada, K., Iguchi, A., Sakai, K., & Suzuki, A. 2010. Effects of acidified seawater on early life stages of scleractinian corals (Genus *Acropora*). *Fisheries Science*, 76(1), 93-99.

- Thomsen M.S., Byers J.E., Schiel D.R., Bruno J.F., Olden, J.D., Wernberg T., Silliman, B.R. 2014. Impacts of marine invaders on biodiversity depend on trophic position and functional similarity. *Marine Ecology Progress Series*. 495, 39–47.
- Thresher R.E. 2000. Key threats from marine bio invasions: a review of current and future issues. In: Pederson J (ed) *Marine Bioinvasions, Proceedings of the First National Conference*, 24–34. MIT Press, Boston.
- Vaughan, T. W., & Wells, J. W. 1943. Revision of the Suborders Families, and Genera of the Scleractinia (Vol. 44). *Geological Society of America*.
- Vélez-Belchí P., Gonzalez-Carballo M., Perez-Hernández M. D., Hernández-Guerra A. 2015. Open Ocean Temperature and Salinity Trends. *Oceanogr. Biol. Featur. Canar. Curr. Large Mar. Ecosyst. IOC-UNESCO*, Paris. *IOC Technical Series*. 115, 299-308.
- Veron, J. E. N. 1995. Corals in space and time: the biogeography and evolution of the scleractinia. *Cornell University Press*. Ithaca, NY
- Vitousek P.M. 1988. Diversity and biological invasions of oceanic islands. In: *Biodiversity*, eds. E.O.Wilson & F.M. Peter, Washington, DC, USA: National Academy Press. pp. 181– 189.
- Vitousek, P.M. 1990. Biological invasions and ecosystem processes: towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos* 57, 7–13.
- Whitfield P.E., Gardner T., Vives S.P., Gilligan M.R., Courtenay W.R., Ray G.C. & Hare J.A. 2007. Biological invasion of the Indo-Pacific lionfish *Pterois volitans* along the Atlantic coast of North America. *Marine Ecology Progress Series*. 235, 289–297.
- Wonham, M., Walton, W., Ruiz, G., Govindarajan, A., Galil, B. 2001. Going to the source: Role of the invasion pathway in determining potential invaders. *Marine Ecology Progress Series*. 215. 1-12. 10.3354/meps215001.
- Zalba S & Ziller S. 2007. Manejo adaptativo de especies exóticas invasoras: colocando a teoría em prática. *Nat e Conserv* 5:16–22
- Zeebe R.E., Zachos J.C., Caldeira K., Tyrrell T. 2008. Carbon emissions and acidification. *Science* 321:51–52
- Zenni, R. D., Essl, F., García-Berthou, E., & McDermott, S. M. 2021. The economic costs of biological invasions around the world. *NeoBiota*, 67, 1.
- Red de Observadores del Medio Marino de Canarias (RedPROMAR). 2022. Gobierno de Canarias, Consejería de Transición Ecológica, Lucha contra el Cambio Climático y Planificación Territorial. <https://redpromar.org/> (visitado el 22 de julio de 2022).