

Clemente, S., S. Moreno-Borges, S. Fernández-Martín, M.E. Lambre, E. Peraza, N. Zamora & C. López (2022). Expansión de zonas dominadas por zoantídeos en Canarias: causas y efectos de un nuevo hábitat en ecosistemas bentónicos someros. En Afonso-Carrillo, J. (Ed.), *Mujeres de la Ciencia*, pp. 51-87. XVII Semana Científica Telesforo Bravo. Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias. Puerto de la Cruz. 200 pp. ISBN 978-84-09-44138-9

2. Expansión de zonas dominadas por zoantídeos en Canarias: causas y efectos de un nuevo hábitat en ecosistemas bentónicos someros

Sabrina Clemente, Sergio Moreno-Borges, Sonia Fernández-Martín, María Elisa Lambre, Eulalia Peraza, Nuba Zamora & Cataixa López

*Departamento de Biología Animal, Edafología y Geología,
Facultad de Ciencias, Universidad de La Laguna*

El aumento de CO₂, derivado de las actividades humanas, produce cambios globales que son irreversibles a escalas de tiempo ecológicas. La acumulación de este gas de efecto invernadero causa un progresivo incremento de la temperatura oceánica, lo que a día de hoy está provocando una reorganización de las comunidades marinas por cambios en los rangos de distribución de las especies. En Canarias, los efectos del calentamiento oceánico se han hecho evidentes en las últimas décadas con la llegada de nuevas especies de origen tropical, así como con la proliferación de especies nativas de afinidad por aguas cálidas. Es en este último aspecto en el que se centra el presente trabajo, tras constatar que cada vez son más frecuentes en los fondos someros iluminados las poblaciones de un tipo de cnidarios o corales blandos del grupo de los zoantídeos.

Estas especies nativas de Canarias de apetencia por aguas cálidas parecen encontrar en las actuales condiciones de calentamiento oceánico las condiciones óptimas para proliferar y, de hecho, sus poblaciones han experimentado fenómenos de reciente expansión en nuestros fondos. A fin de profundizar en los procesos de transición de los sistemas típicamente dominados por macroalgas a comunidades dominadas por estos corales blandos, durante los últimos cuatro años hemos realizado un seguimiento exhaustivo de las zonas del intermareal y submareal canario

dominadas por zoantídeos, en concreto por las especies Zoanthus pulchellus y Palythoa caribaeorum. Se han abordado las posibles causas y consecuencias de la proliferación de este tipo de organismos para otros elementos del ecosistema, combinando el estudio en los ecosistemas naturales con la experimentación en laboratorio. La gran capacidad transformadora del hábitat de dichos organismos y las consecuencias para otros elementos clave en el ecosistema, como son las comunidades de algas fotófilas, de invertebrados y de peces queda constatada, a la vez que se prevé que estos efectos puedan intensificarse en el futuro en un contexto de cambio climático.

Introducción

El cambio climático global, resultado del desarrollo industrial en los últimos siglos, es uno de los principales retos ambientales a los que se enfrenta nuestra sociedad ya que afecta a la supervivencia de las diferentes formas de vida en el planeta. Entre los principales efectos de dicho cambio se encuentran la profunda modificación de la distribución de los recursos biológicos, la pérdida de biodiversidad y la alteración de la función de los ecosistemas. Los resultados de investigación que aquí se presentan profundizan en algunos de los cambios que están ocurriendo en los ecosistemas marinos de Canarias asociados a las tendencias actuales de calentamiento oceánico por el proceso de cambio climático global.

Desde el año 2013, el grupo de investigación en Biodiversidad, Ecología Marina y Conservación de la Universidad de La Laguna comenzó a prestar atención a los fenómenos de proliferación de zoantídeos en Canarias. Bajo la hipótesis general de que existe un efecto positivo entre el aumento de la temperatura, en conjunción con otras variables de origen antrópico como la disminución del pH, y el incremento en nutrientes asociados a procesos de eutrofización, en la aparición y persistencia de zonas dominadas por zoantídeos en los ecosistemas rocosos iluminados, iniciamos el estudio de la distribución de sus poblaciones en Canarias, para posteriormente profundizar en los efectos ecosistémicos de estos cambios en el hábitat. A fin de valorar si la proliferación de zoantídeos termófilos y su ocupación del sustrato rocoso en ambientes someros de Canarias afecta a la estructura de los hábitats y a otros organismos que forman parte del ecosistema, se han llevado estudios específicos, combinando tanto el seguimiento de los diferentes componentes de estos ecosistemas bentónicos, así como otros experimentos en el laboratorio, muchos de ellos aún en curso, que ayudarán a entender los efectos.

En esta contribución analizaremos y sintetizaremos lo que conocemos hasta el momento del fenómeno de proliferación reciente de zoantídeos en

Canarias: la distribución y principales características de los hábitats dominados por zoanfideos, incluyendo las especies formadoras de estos hábitats, los factores ambientales que parecen estar asociados a esta explosión poblacional, así como las principales consecuencias para otros elementos de la biodiversidad de los ecosistemas bentónicos de fondos rocosos. La recopilación de estos datos será de utilidad para programas de seguimiento de estos nuevos hábitats y la evaluación de su progresión ante un futuro escenario de cambio climático.

El cambio climático en los océanos

El cambio climático es uno de los principales desafíos ambientales a los que se enfrenta la sociedad actual y representa una de las mayores amenazas al funcionamiento de los ecosistemas del planeta, ya que muchos recursos naturales dependen de la estabilidad climática (Wernberg *et al.*, 2012). El aumento de las emisiones de gases de efecto invernadero, mayoritariamente CO₂, ha originado importantes modificaciones en la dinámica climática del planeta (IPCC, 2022). El CO₂ es un gas atmosférico que atrapa la energía solar dentro de la atmósfera, de forma que, en exceso, evita que los rayos solares puedan salir de la atmósfera, provocando un aumento de la temperatura planetaria global. Este proceso de calentamiento global ha resultado en un aumento de la temperatura terrestre, pero también en un incremento de la temperatura superficial del mar, en el rango de 1°C en los últimos 100 años. De hecho, se prevé un aumento aún mayor de la temperatura, de unos 1,5°C adicionales en las próximas dos décadas, si las tendencias en las emisiones de CO₂ se mantienen (IPCC, 2012).

Los océanos, que recubren aproximadamente el 71% de la superficie del planeta, tienen, además, la capacidad de actuar como grandes sumideros de CO₂, reteniendo parte de las emisiones antropogénicas de este gas, lo que resulta fundamental en la regulación del clima para evitar su acumulación excesiva en la atmósfera. Sin embargo, la absorción de CO₂ por los océanos provoca cambios adicionales en sus características físico-químicas. El CO₂ se disuelve en el agua, ocasionando una disminución del pH y de la concentración del carbonato (CO₃⁻²), de forma que provoca la acidificación de los océanos y dificulta la obtención de carbonato para todos aquellos organismos con esqueletos carbonatados (Fig. 1).

Los cambios que están experimentando en la actualidad los parámetros físico-químicos del agua de mar están ocasionando grandes impactos en la supervivencia y distribución de multitud de organismos y en el funcionamiento de los ecosistemas marinos (Orr *et al.*, 2005; Kroeker *et al.*, 2013). Existe consenso científico de que estos efectos incluso se intensificarán en el futuro (Harley *et al.*, 2006), generando nuevas condiciones ambientales no experimentadas con anterioridad en la historia

evolutiva de la mayoría de especies marinas (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007). El ritmo al que están cambiando los parámetros físico-químicos de los océanos, provocando la acidificación de los mares y el progresivo aumento de la temperatura oceánica, no tiene precedentes en la historia de nuestro planeta y constituye una de las mayores preocupaciones para la salud de los océanos del mundo (Rau *et al.*, 2012). El calentamiento oceánico es el proceso de cambio climático que genera en la actualidad mayores efectos sobre la biota marina, si bien se espera que, para finales de siglo, con descensos del pH del mar de unas 0,4 unidades, los efectos de la acidificación oceánica comiencen a ser también evidentes (IPCC, 2022).

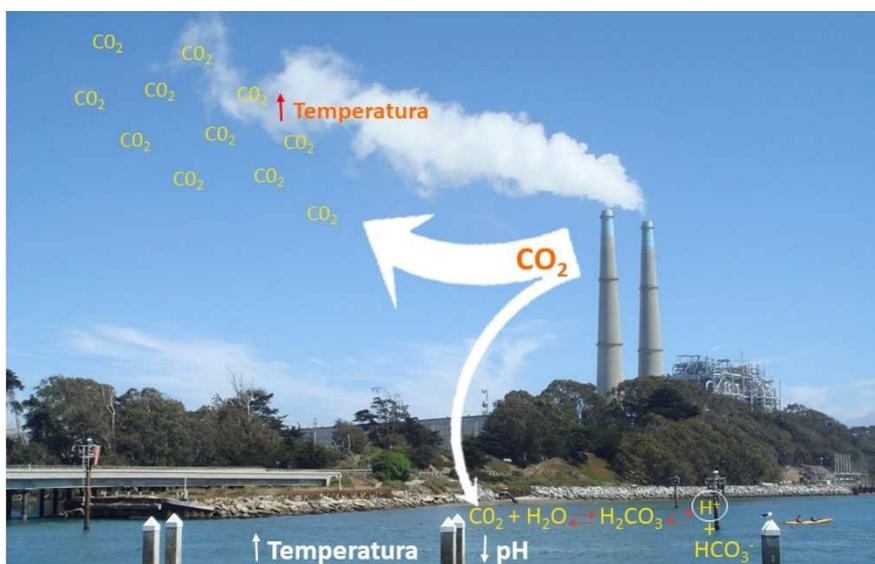


Fig. 1. Esquema que representa el efecto de las emisiones de gases invernadero sobre el medio marino. El CO_2 proveniente de las actividades humanas se acumula en la atmósfera, reteniendo el calor y produciendo un aumento de la temperatura tanto atmosférica como oceánica. Parte de este exceso de CO_2 se disuelve en la superficie del océano, donde comienza una serie de reacciones químicas que forma ácido carbónico (H_2CO_3), que a su vez se disocia en bicarbonato (HCO_3^-) y protones (H^+). La acumulación de H^+ en el agua produce una disminución del pH o el proceso conocido como acidificación de los océanos.

Las consecuencias del calentamiento en la biota marina son numerosas y variadas, destacando impactos directos en la supervivencia de los organismos y la aparición de cambios en los rangos de distribución de las especies para adaptar sus procesos fisiológicos de tolerancia a los rangos de temperatura (Harley *et al.*, 2006). Así, ante el incremento de las temperaturas oceánicas muchas especies se desplazan más allá de sus límites actuales de distribución, pudiendo afectar a la estabilidad de las poblaciones nativas

(Durante *et al.*, 2018). Por otra parte, especies que se encuentran en su límite de tolerancia térmica tienden a enrarecerse e incluso desaparecer (Brierley *et al.*, 2009), mientras que aquéllas que toleran las aguas más cálidas proliferan. A su vez, y no menos importante, la redistribución de especies a consecuencia del calentamiento provoca nuevas interacciones entre especies, principalmente por procesos de competencia por el espacio y depredación que alteran la organización y el funcionamiento de los ecosistemas locales (Koch *et al.*, 2013). Dado que muchos eventos del ciclo de vida de las especies se desencadenan a consecuencia de cambios en la temperatura, el calentamiento supondrá importantes cambios fenológicos y alteraciones en muchos sucesos poblacionales tales como migraciones, reproducción, crecimiento, etc. Asimismo, se esperan incluso cambios en la morfología y comportamiento de los individuos para adaptarse a las nuevas condiciones ambientales, que empiezan a ser evidentes en ciertas regiones (Root *et al.*, 2003).

El cambio climático en el medio marino de Canarias

Las islas Canarias, en la región subtropical del sector noreste del Atlántico, constituyen un archipiélago con unas características oceanográficas peculiares que condicionan su biota marina. Localizado en el curso de la rama oriental descendente del giro subtropical del Atlántico Norte, en una latitud entre 27° 30'N y 29° 30'N y a una distancia de 90 km de la costa africana, en el archipiélago convergen diferentes fenómenos oceanográficos que se manifiestan en unas temperaturas con notables diferencias entre islas y sus distintas vertientes (Aristegui *et al.*, 1994; Barton *et al.*, 1998). La predominancia de la corriente fría de Canarias proveniente del noreste, y la proximidad al afloramiento de aguas frías y ricas en nutrientes de la costa noroccidental africana determinan el contexto oceanográfico de las islas, que registra un marcado gradiente térmico longitudinal en el entorno de las islas donde la temperatura superficial del mar se incrementa de este a oeste (Fig. 2), con diferencias de hasta 2°C (Barton *et al.*, 1998) y una serie de fenómenos oceanográficos mesoescalares (Hernández-León, 1988) que alteran los regímenes térmicos y la productividad a nivel insular por procesos de afloramiento locales y estelas de aguas cálidas a sotavento de las islas (Fig. 2). Esta heterogeneidad térmica permite el asentamiento en Canarias de una biota marina muy variada, incluyendo especies de carácter tropical, subtropical y templado (Brito, 2008). Estas especies se distribuyen siguiendo los patrones de variación de la temperatura oceánica en el archipiélago, de forma que las especies de afinidades por aguas más cálidas predominan en las islas occidentales y las de aguas templadas en las islas orientales (Falcón *et al.*, 1996). Canarias constituye, así, una zona experimental única para valorar los efectos del

calentamiento de las aguas sobre la biodiversidad marina, puesto que tenemos componentes de nuestra biota con afinidad por aguas cálidas que tienden a proliferar ante el calentamiento y otras de carácter más templado que tendrán cada vez más difícil prosperar en estas condiciones de cambio climático.

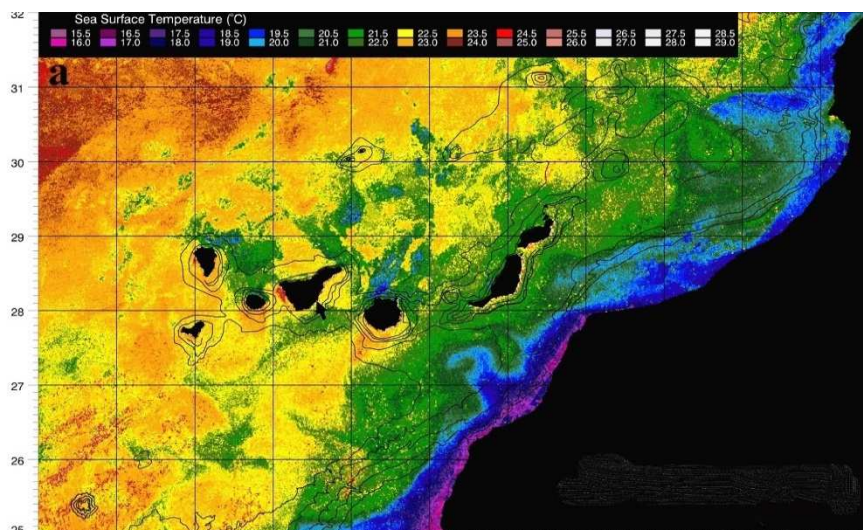


Fig. 2. Imagen de la temperatura superficial del mar (°C) en la región de Canarias, generada por los satélites AVHRR/NOAA, que muestra el gradiente típico de incremento de la temperatura del este al oeste del Archipiélago, así como la heterogeneidad térmica a escala de las diferentes vertientes insulares, especialmente en las islas occidentales y centrales. Imagen tomada de Clemente *et al.* (2011).

En Canarias, al igual que en otras regiones del mundo, el rápido aumento de la temperatura superficial del mar, de unos 0,3°C por década (López, 2019) (Fig. 3), está desencadenando importantes alteraciones en la distribución y abundancia de las comunidades biológicas. Así, se habla de un proceso de tropicalización de la biota marina de Canarias, referido a la aparición de nuevas especies no nativas de origen tropical (Brito *et al.*, 2005; Clemente *et al.*, 2011; Riera *et al.*, 2014), y de la meridionalización de la biota, ya que se ha constatado un éxito o aumento de aquellas especies nativas de afinidades tropicales y apetencias por aguas cálidas (Brito *et al.*, 2005). Las alteraciones en la abundancia y composición de especies marinas durante las últimas décadas en relación a los procesos de cambio climático se han manifestado más intensamente en las islas occidentales, donde se registran las máximas temperaturas oceánicas del archipiélago. Además, se ha constatado un desplazamiento gradual en dirección hacia las islas orientales

de especies nativas termófilas, cuyas poblaciones se han visto favorecidas con el progresivo calentamiento en la región (Brito *et al.*, 2005). Este tipo de cambios está recibiendo una gran atención por la comunidad científica, tanto nacional como internacional, y adquieren especial relevancia en zonas como Canarias donde los ecosistemas marinos costeros generan el 47% de los recursos y servicios del océano (Costanza *et al.*, 1997). Ante este escenario de alteraciones severas en los ambientes marinos, es especialmente importante entender cómo determinadas especies clave, formadoras de hábitats e importantes para el funcionamiento de los ecosistemas marinos, se verán afectadas por el cambio climático.

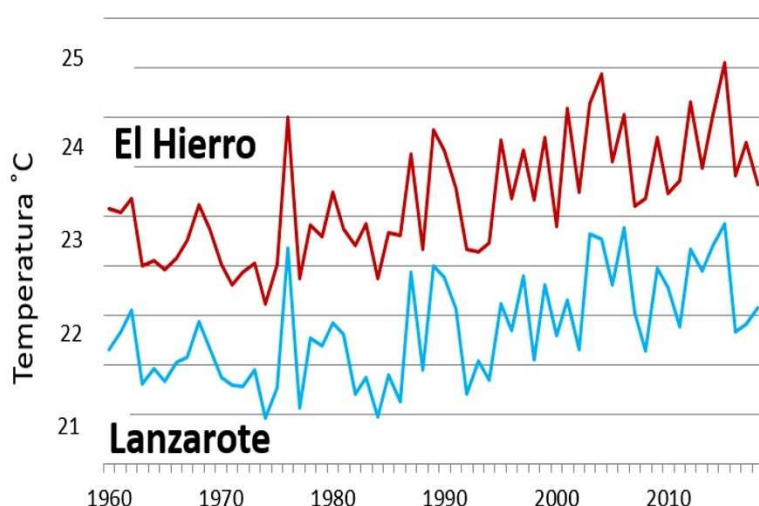


Fig. 3. Variación de la temperatura superficial del mar registrada en los meses de verano desde el año 1960 a 2018, en los dos extremos del gradiente térmico de Canarias: El Hierro (línea roja) y La Graciosa (línea azul). Datos procedentes de Kalnay *et al.* (1996). Imagen modificada de López *et al.* (2020).

Poblaciones de zoantídeos:

Zoanthus pulchellus y *Palythoa caribaeorum*

Los zoantídeos, denominados comúnmente anémonas coloniales o corales blandos, son cnidarios antozoos hexacorarios del orden Zoantharia, que al contrario que los corales duros (clase Anthozoa, orden Scleractinia) no generan un esqueleto de carbonato cálcico, por lo que no son constructores de arrecifes coralinos. Se distribuyen en regiones tropicales y subtropicales de todo el mundo, en aguas poco profundas debido a su dependencia de la

luz para la realización de la fotosíntesis por parte de microalgas que tienen en simbiosis, llamadas zooxantelas. Las zooxantelas son capaces de cubrir hasta el 90% de las necesidades energéticas de los zoantídeos por fotosíntesis (Costa *et al.*, 2013). Sin embargo, estos animales también se alimentan heterotróficamente filtrando partículas en suspensión de la columna de agua, por lo que se denominan organismos mixotróficos. Como miembros de la clase de los antozoos, son cnidarios que presentan exclusivamente fase pólipo en su ciclo vital, es decir, viven fijos al sustrato, y, además, son coloniales, presentando una serie de pólipos individuales conectados por un retículo basal o cenénquima (Brito & Ocaña, 2004; Reimer *et al.*, 2008a). Son especies que se caracterizan por presentar mecanismos de defensa muy efectivos, ya que además de tener las células urticantes típicas de los cnidarios, muchas especies contienen sustancias químicas tóxicas, como la palitoxina, que les confieren protección frente a depredadores y ventajas frente a competidores por el sustrato (Moore & Scheuer, 1971; Wiles *et al.*, 1974; Karlson, 1983). Los zoantídeos tienen una etapa larvaria planctónica excepcionalmente larga (Polak *et al.*, 2011), además de capacidad de reproducción de forma asexual (Cooke, 1976, Acosta *et al.*, 2005), lo que sugiere una alta capacidad de dispersión y de proliferación de las especies. Todas estas características biológicas de los zoantídeos, su afinidad por aguas cálidas y su capacidad de tolerancia a las fluctuaciones ambientales (Sebens, 1982; Sorokin, 1991; Kemp *et al.*, 2006), los convierten en organismos muy exitosos en la colonización de los sustratos duros (Karlson, 1983). De hecho, ante el actual calentamiento oceánico, en varias regiones del mundo ya se ha constatado una proliferación de este tipo de organismos, afectando a otros elementos de la biodiversidad local (González-Delgado, 2018; Moreno-Borges *et al.*, 2022), y se espera una expansión aún mayor de sus poblaciones si continúa el aumento de las temperaturas (Reimer *et al.*, 2008b).

En Canarias los zoantídeos conforman un ejemplo del proceso de meridionalización de la biota marina, ya que, como especies nativas de las Islas con afinidades tropicales, sus poblaciones están en aumento favorecido por el progresivo calentamiento oceánico. En los últimos años ha llamado la atención de los especialistas las altas concentraciones de colonias en diversas localizaciones de Canarias, concretamente de las especies *Zoanthus pulchellus* y *Palythoa caribaeorum* (González-Delgado *et al.*, 2018; López *et al.*, 2020) (Fig. 4).

Zonas dominadas por zoantídeos: nuevos hábitats en fondos someros de Canarias

Los arrecifes de coral en todo el mundo sufren actualmente el efecto sinérgico de la presión antropogénica y el cambio climático y, sin embargo, las comunidades dominadas por zoantídeos parecen ser cada vez más

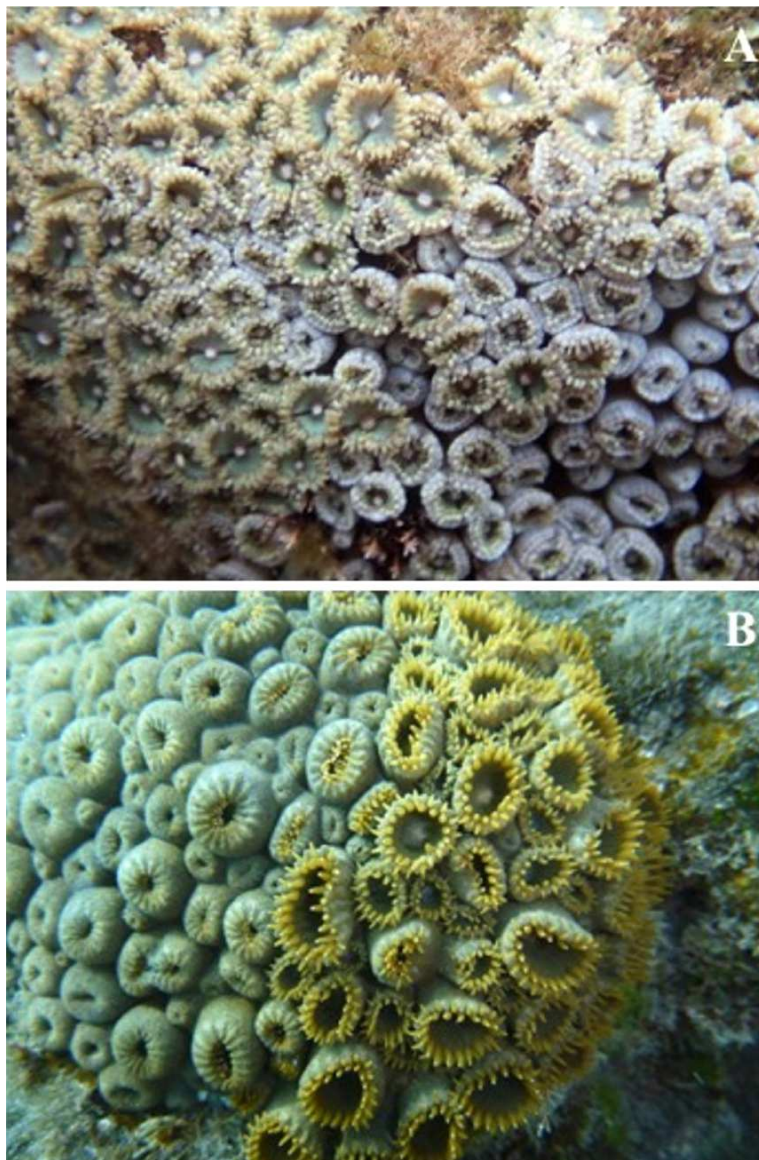


Fig. 4. Imágenes de las dos especies de zoantídeos estudiadas: A: *Zoanthus pulchellus*, B: *Palythoa caribaeorum*.

frecuentes (Cruz *et al.*, 2015), al ser especies más adaptables y resilientes a la dinámica actual del cambio climático (Durante *et al.*, 2018). La gran eficiencia competidora por el espacio de los zoantídeos y su rápido crecimiento tapizante relleno de oquedades, reduce sustancialmente la rugosidad y complejidad del sustrato donde habitan (Bastidas & Bone, 1996).

Esta simplificación estructural del hábitat influye en la biodiversidad asociada y cambia la estructura trófica local, tal y como demuestran estudios previos en diversas regiones (Cruz *et al.*, 2015). En Canarias se han identificado recientemente procesos similares de sustitución de especies estructurantes y modificación de los hábitats, principalmente de comunidades de macroalgas, a consecuencia de las nuevas condiciones ambientales. Uno de los escenarios de cambio más radicales que ha empezado a registrarse es el establecimiento de corales duros (escleractinias e hidrocorales) y blandos, principalmente especies del género *Palythoa* y *Zoanthus*, que dominan el sustrato y sustituyen a las comunidades algales del sublitoral somero, generando un nuevo modelo de ecosistema antes ausente en el Archipiélago y que hasta ahora no había sido reportado para sistemas templados o subtropicales del mundo.

Zoanthus pulchellus y *Palythoa caribaeorum* son especies termófilas capaces de monopolizar el sustrato con su modo de crecimiento tapizante, llegando a transformar los ambientes intermareales y submareales someros donde habitan (Simón-Otegui, 2015; Villanova, 2019; López *et al.*, 2020; Moreno-Borges *et al.*, 2022). La proliferación de colonias de estas especies y su dominancia en zonas iluminadas de fondos rocosos de Canarias disminuye drásticamente el espacio libre y el sustrato disponible para el resto de organismos sésiles. Las colonias se adhieren al sustrato rocoso a modo de tapete, recubriendo incluso grietas y oquedades (Varela *et al.*, 2002), conformando así un nuevo tipo de hábitat cada vez más frecuente en el archipiélago, bien diferenciado ecológica y paisajísticamente (Fig. 5). A pesar de que los estudios sobre estos organismos son todavía escasos, hace unas décadas solo se conocían colonias dispersas de zoantídeos en todo el Archipiélago (López Pérez, 2014; Riera *et al.*, 2014). En cambio, los estudios más recientes demuestran que se trata de organismos cada vez más frecuentes en el intermareal y submareal de Canarias (Simón Otegui, 2015; Fernández-Martín, 2019; López *et al.*, 2020).

En determinadas localizaciones de Canarias, los zoantídeos alcanzan coberturas medias del sustrato superiores al 25%, modificando el hábitat antes dominado por macroalgas y conformando las denominadas zonas dominadas por zoantídeos (Reimer *et al.*, 2021) (Fig. 5). Estos hábitats presentan ciertas peculiaridades dependiendo de si están generados por las especies *Z. pulchellus* o *P. caribaeorum*. Las colonias de *Z. pulchellus* generalmente son más pequeñas que las de *P. caribaeorum*. Sus pólipos aparecen más aislados (López *et al.*, 2019), lo que hace posible un cierto crecimiento de macroalgas entre ellos (Fig. 6A). En cambio, el género *Palythoa* incluye especies que presentan pólipos prácticamente inmersos en un cenénquima bien desarrollado, como en el caso de *P. caribaeorum*, que dejan muy poco espacio disponible e impide el crecimiento algal entre pólipos, provocando una sustitución casi completa de la cobertura de

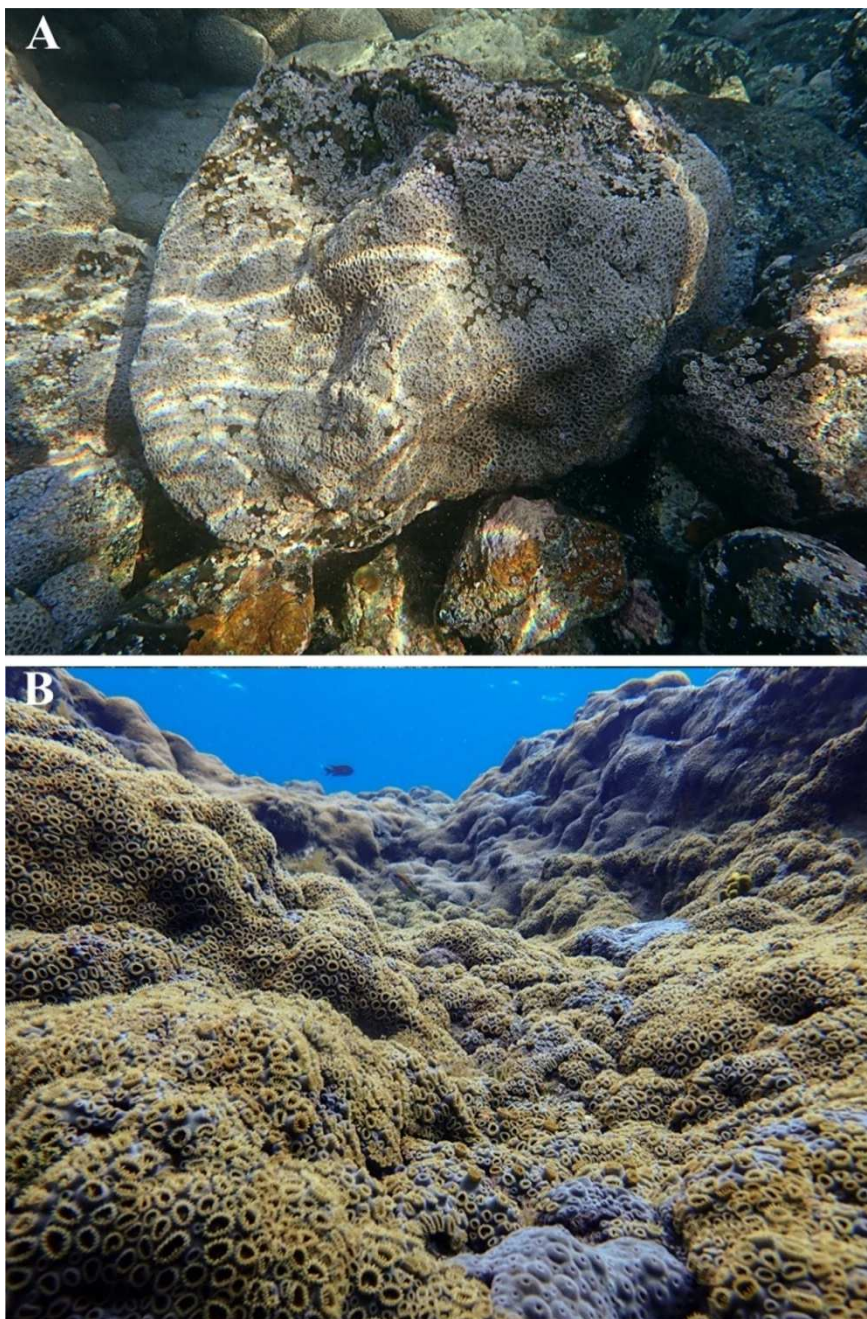


Fig. 5. Fotografías de fondos rocosos de Canarias donde se observa la dominancia de los zoantideos (A) *Zoanthus pulchellus* y (B) *Palythoa caribaeorum* en hábitats de charcos intermareales y sublitorales poco profundos, respectivamente. Las colonias de ambas especies crecen fuertemente adheridas al sustrato rocoso, tapizándolo y recubriendo grietas y oquedades.

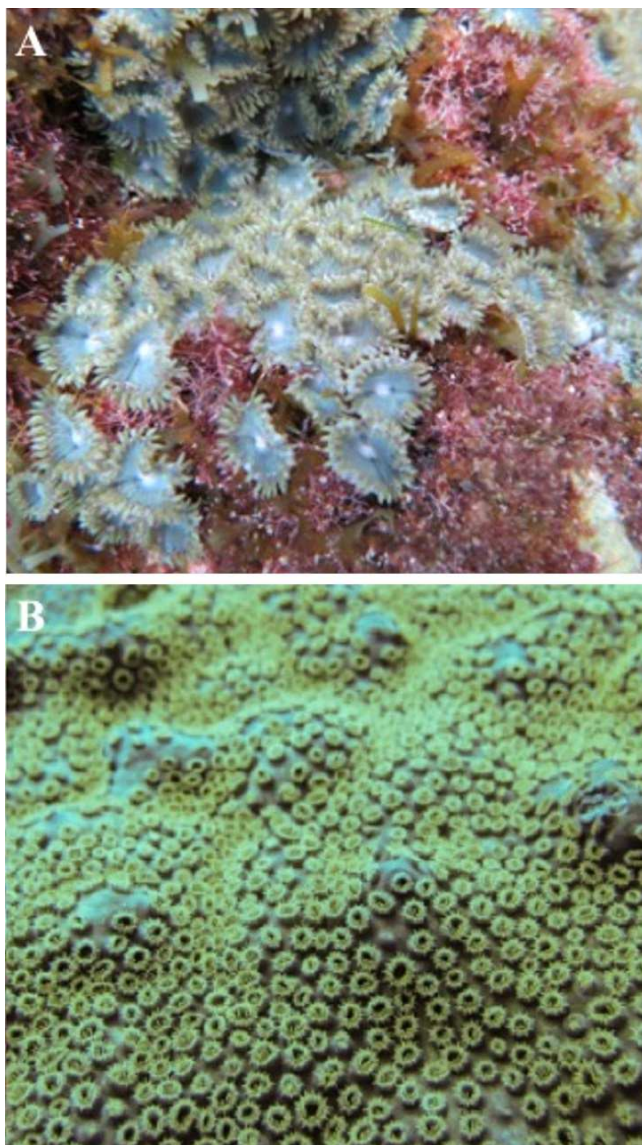


Fig. 6. Detalle de (A) una colonia de *Zoanthus pulchellus* con pólipos que permiten un cierto crecimiento de macroalgas entre ellos, y de (B) de una colonia de *Palythoa caribaeorum* donde se observa que los pólipos están conectados a través de un cenénquima o tejido común muy desarrollado que impide el crecimiento de macroalgas entre pólipos.

macroalgas (Fig. 6B). Todas estas características hacen de esta especie un fuerte competidor frente a otros organismos sésiles, influyendo en su crecimiento y reclutamiento (Suchanek & Green, 1981), efectos que

repercuten en cambios en la estructura de las comunidades acompañantes. La alta plasticidad morfológica de muchos zoantídeos parece facilitar la colonización y adaptación a una amplia gama de hábitats, a la vez que permitir la supervivencia en condiciones de cambios ambientales (Ong *et al.*, 2013). La especie *P. caribaeorum* se ve favorecida por el incremento de las temperaturas y sus poblaciones se extienden por los hábitats submareales y algunas plataformas intermareales expuestas a altas temperaturas ambientales, especialmente en las zonas de temperaturas más cálidas (López *et al.*, 2020). En cambio, *Z. pulchellus* es una especie más tolerante a temperaturas más bajas, y se localiza en la zona intermareal de la costa norte de Tenerife en relación con la existencia de grandes plataformas rocosas, así como en el submareal de varias islas (López *et al.*, 2020).

Muchas de las especies de zoantídeos de Canarias tienen su límite de distribución norte en el Archipiélago, lo que indica su clara sensibilidad a las oscilaciones de temperatura en esta región (González *et al.*, 2018), como es el caso de *P. caribaeorum*. Estudios sobre la distribución actual y modelización futura de esta especie muestran una redistribución en función del aumento de la temperatura y posibles cambios asociados en las comunidades bentónicas (Durante *et al.*, 2018; Reimer *et al.*, 2021). Se espera que bajo impactos antropogénicos moderados *P. caribaeorum* se extienda hacia el norte, con una disminución de las poblaciones en su rango de distribución más meridional. Estos escenarios futuros plantean una situación de incertidumbre para los ecosistemas marinos de Canarias, ya que, dada su particular situación biogeográfica, la dominancia de esta especie puede ser cada vez más frecuente ocupando potencialmente el lugar para el establecimiento y persistencia de las comunidades de macroalgas, elementos clave en el mantenimiento de la producción de los sistemas litorales. Por todo lo anterior, es necesario profundizar en el conocimiento de estos hábitats dominados por zoantídeos que están apareciendo cada vez con más frecuencia en las islas, así como en las interacciones bióticas más relevantes en estos nuevos ecosistemas, incluyendo interacciones directas algas-zoantídeos y su influencia en interacciones con otros niveles de la cadena trófica.

La extensión, estabilidad, persistencia y muchos de los efectos de estos nuevos hábitats en Canarias no se han estudiado hasta el momento de forma adecuada. Sin embargo, su éxito en la competencia por el sustrato de los fondos rocosos iluminados sigue en aumento, especialmente en los enclaves de temperaturas más cálidas. La comprensión del funcionamiento y la regulación de estas comunidades es crucial para prever futuros cambios y adoptar medidas que puedan mitigarlos. Es necesario profundizar en la ecología y en los patrones de distribución y colonización espacial de los zoantídeos para ayudar a la conservación y gestión ambiental de los ecosistemas costeros en relación a los impactos del cambio climático.

Zonas de dominancia de *Zoanthus* y *Palythoa* en Canarias

En Canarias los datos de las poblaciones de *Zoanthus pulchellus* y *Palythoa caribaeorum*, apoyan la hipótesis de una proliferación reciente de estos organismos en relación con el proceso de progresivo calentamiento oceánico (Simón Otegui, 2015; Fernández-Martín, 2019; López *et al.*, 2020). A pesar de ser organismos que se registran cada vez con más frecuencia tanto en el intermareal como en el submareal, se ha comprobado que la densidad de ambas especies varía entre las islas (Fig. 7). En el caso de *P. caribaeorum* se encontró un efecto combinado de la isla y el tamaño de las plataformas intermareales, apareciendo las máximas densidades poblacionales de la especie en las grandes extensiones intermareales de Lanzarote (Órzola) (López *et al.*, 2020). Por su parte, en el ambiente submareal la especie solo se ha encontrado en las islas más occidentales, El Hierro, La Palma, La Gomera y Tenerife, siempre en las vertientes sureste y suroeste más cálidas de las islas y excluyendo las orientaciones al norte con aguas ligeramente más frías (Fig. 7). En la costa sureste de Tenerife, la especie cubre largas extensiones del sustrato ($>100\text{ m}^2$) en fondos someros de 2-7 m de profundidad, constituyendo las poblaciones submareales más grandes conocidas hasta el momento en Canarias. Sin embargo, a pesar de la mayor ocurrencia de colonias grandes de *P. caribaeorum* en Tenerife, en El Hierro las colonias de menor tamaño son más frecuentes y aparecen más diseminadas en el sustrato, llegando hasta cerca de los 20 m de profundidad (López, 2019).

En el caso de *Z. pulchellus*, se han descrito grandes proliferaciones de colonias de la especie en zonas del intermareal anteriormente dominadas por macroalgas, por ejemplo, en la costa norte de Tenerife, modificando enormemente el hábitat y el paisaje intermareal en localidades como Punta del Hidalgo y Los Silos (González-Delgado, 2018; López *et al.*, 2020) (Fig. 7), donde el hábitat dominado por el zoantídeo abarca unos 2600 m^2 y 300 m^2 , respectivamente. Se trata, por tanto, de extensiones significativas, donde la estructura del ecosistema está enormemente modificada por las altas coberturas del zoantídeo. Grandes extensiones de *Z. pulchellus* también se han localizado en diferentes puntos del submareal de las islas, con colonias grandes que dominan el sustrato con coberturas de más del 30%, como en ciertos emplazamientos en El Hierro, La Gomera, Tenerife, Gran Canaria y Fuerteventura (Fig. 7). Además de en Canarias, las proliferaciones de especies del género *Zoanthus* han sido documentadas en diversas partes del mundo y se han denominado como «Zona *Zoanthus*» (del inglés «*Zoanthus Zone*») en referencia al hábitat conformado mayoritariamente por diferentes especies del género (Karlson, 1980; López *et al.*, 2018; Reimer *et al.*, 2021), apuntándose a múltiples causas de esta expansión, tales como condiciones ambientales, contaminación o incremento de temperatura.

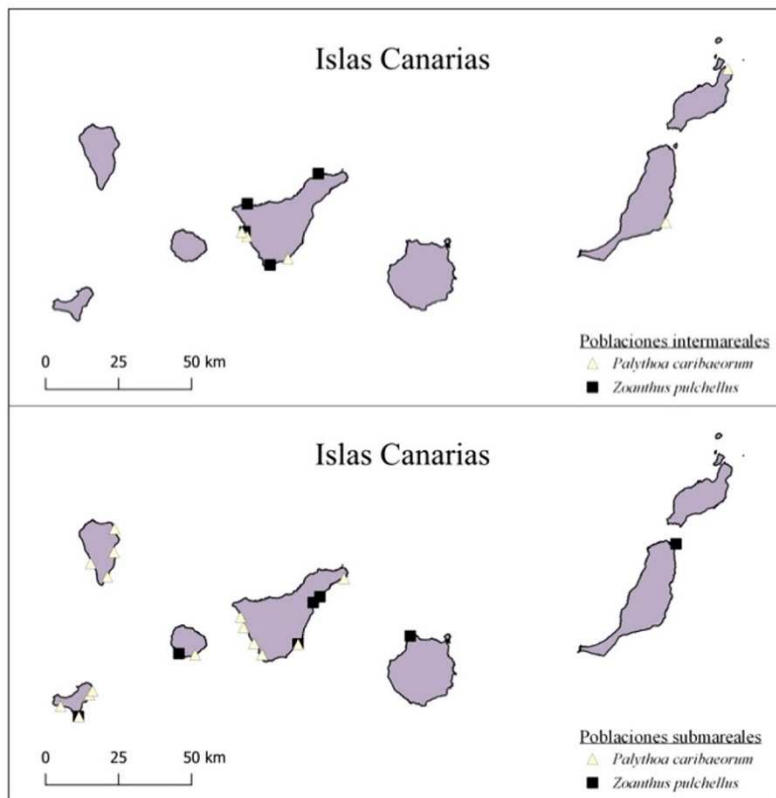


Fig. 7. Mapa de distribución de los zoantídeos *Palythoa caribaeorum* y *Zoanthus pulchellus* en el hábitat intermareal (arriba) y submareal (abajo) de las islas Canarias.

Características ambientales de las zonas dominancia de zoantídeos

A la hora de interpretar correctamente las causas del aumento reciente de zoantídeos en Canarias, resulta esencial identificar y profundizar sobre las condiciones que favorecen la proliferación de sus poblaciones. Estudios previos en otras regiones han demostrado que las colonias de zoantídeos se ven favorecidas en su crecimiento no solo ante aumentos de temperatura, sino cuando el medio se encuentra enriquecido y hay un mayor aporte de nutrientes y materia orgánica (Huang *et al.*, 2011; Kumari *et al.*, 2015). De esta forma, desde el año 2019 hemos realizado un seguimiento ambiental de algunas de las zonas dominadas por *Zoanthus pulchellus* y por *Palythoa caribaeorum* en Canarias, en comparación con zonas cercanas que presentan comunidades dominadas por macroalgas típicas de las islas. Con el uso de sensores de recolección continua de datos de temperatura y pH, fondeados en

las comunidades bentónicas (Fig. 8), se han registrado las variaciones en temperatura y pH del agua de mar desde el año 2019 hasta el 2021, con algunos vacíos de datos debido a dificultades logísticas en el mar. A estos datos sumamos la toma de muestras de forma periódica para el análisis de concentración en nutrientes, de contenido en clorofila-A como una aproximación a los cambios en productividad, y en materia orgánica particulada en el agua.



Fig. 8. Estructura fondeada en una de las localidades de estudio con los sensores de registro continuo de temperatura y pH del agua de mar (HOBO MX2501), protegidos en el interior de tubos de PVC.

En general podemos caracterizar ambientalmente las zonas dominadas por zoantídeos como significativamente más cálidas que las zonas control de macroalgas (Fig. 9). Los resultados de las zonas dominadas por *P. caribaeorum* son claros, mostrando que las temperaturas medias anuales de estas zonas son significativamente más altas ($+0,3^{\circ}\text{C}$) que zonas cercanas dominadas por macroalgas (Fig. 9A). Si tomamos como ejemplo la localidad de estudio de Tajao, en el sureste de Tenerife, donde se registra una de las mayores extensiones de *Palythoa* conocidas, vemos que las diferencias en temperaturas entre ambos tipos de hábitats se mantienen durante todo el ciclo estacional de oscilaciones térmicas a lo largo de la anualidad 2020-2021 (Fig. 10).

Para el caso de las poblaciones intermareales de *Z. pulchellus*, las diferencias en temperaturas del agua se dan específicamente en las temperaturas veraniegas, que son también unos 0,3°C más altas de media que las de zonas intermareales de macroalgas cercanas (Fig. 9B). Sin embargo, durante la estación invernal esta especie de zoantídeo soporta temperaturas medias más bajas, habiéndose registrado incluso mínimas de unos 14°C en charcos intermareales de la Punta del Hidalgo (López, 2019). Esta mayor tolerancia de *Zoanthus* a las temperaturas bajas en comparación con otros zoantídeos concuerda con lo descrito para la especie en la literatura (Reimer *et al.*, 2008b).

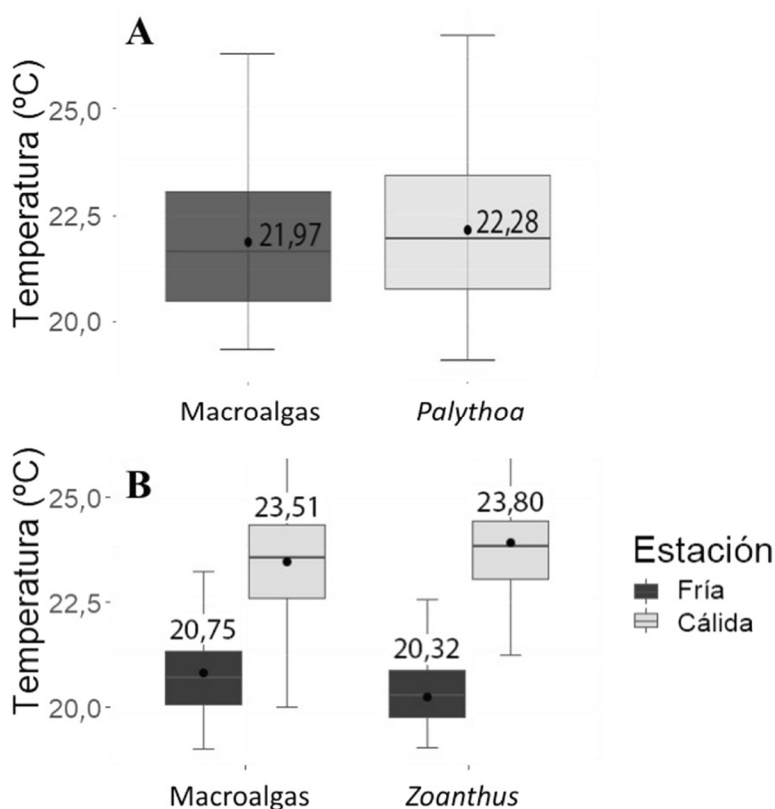


Fig. 9. Valores de temperatura superficial del mar registrados con los sensores de registro continuo (HOBO MX2501) en las localidades de estudio. Datos registrados en (A) las zonas submareales dominadas por el zoantídeo *Palythoa caribaeorum* y en zonas de referencia dominadas por comunidades de macroalgas, y en (B) zonas de *Zoanthus pulchellus* y de macroalgas durante la estación fría (diciembre-junio) y cálida (julio-noviembre). Se indican los valores medios de temperatura registrados.



Fig. 10. Variación de la temperatura superficial del mar en la localidad submareal de Tajao durante un ciclo anual, de octubre del 2020 a octubre de 2021. Se representan los datos registrados con los sensores de registro continuo (HOB0 MX2501) en la zona de dominancia del zoantídeo *Palythoa caribaeorum* y en una zona cercana dominada por las comunidades de macroalgas.

En cuanto a la caracterización de los cambios de pH del agua en las zonas de estudio del submareal, no se encontró una relación de este parámetro con las poblaciones de *P. caribaeorum*. Tanto las zonas dominadas por el zoantídeo como las dominadas por macroalgas presentaron valores medios de pH similares ($8,104 \pm 0,025$ y $8,106 \pm 0,023$, respectivamente). Lo que sí se observaron fueron los cambios estacionales típicos de este parámetro del agua de mar, influido por la capacidad de absorción de CO_2 por parte de los organismos fotosintéticos, resultando en que las tasas fotosintéticas son más altas en la estación fría del mar en ambos tipos de hábitats y, por tanto, los niveles de pH ligeramente más altos (Fig. 11A). Estos resultados se corroboran parcialmente en las zonas de dominancia de *Zoanthus* en el intermareal, donde además de mantenerse las diferencias estacionales del pH, con niveles más altos en la estación fría, se observa que, en general, los valores medios de pH a lo largo del año tienden a ser menores que en zonas de macroalgas ($8,126 \pm 0,103$ y $8,197 \pm 0,119$, respectivamente) (Fig. 11B). Sorprendentemente, en las comunidades de macroalgas intermareales estudiadas se registraron los máximos valores de pH en la estación cálida (Fig. 11B). Estos resultados pueden estar relacionados con la sucesión estacional de diferentes especies de algas que ocurren en este hábitat a lo largo del año y en relación con las distintas formas de absorción del CO_2 de dichas especies.

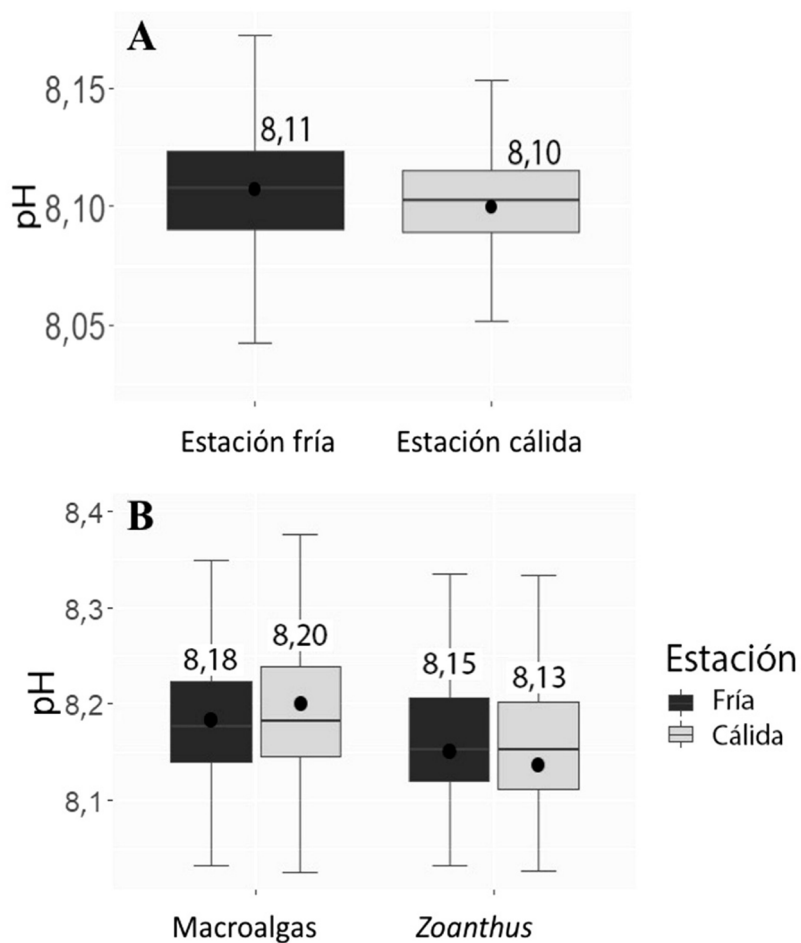


Fig. 11. Valores de pH del agua de mar registrados con los sensores de registro continuo (HOBO MX2501) en las localidades de estudio. Datos registrados en (A) las zonas submareales dominadas por el zoantídeo *Palythoa caribaeorum* y en zonas de referencia dominadas por comunidades de macroalgas, y en (B) zonas de *Zoanthus pulchellus* y de macroalgas durante la estación fría (diciembre-junio) y cálida (julio-noviembre). Se indican los valores medios de pH registrados.

Los análisis de la concentración de nutrientes en muestras de agua de mar tomadas de forma periódica, tanto en hábitats de zoantídeos como de macroalgas, no evidenciaron un proceso claro de mayor aporte de nutrientes o eutrofización característico de las zonas de dominancia de zoantídeos descritas en otras regiones del mundo (Huang *et al.*, 2011; Kumari *et al.*,

2015). Tampoco se encontraron diferencias en el contenido en materia orgánica particulada (MOP) que pudieran explicar una proliferación de las poblaciones de zoantídeos al actuar como recurso energético de gran importancia para organismos filtradores (Tamarís-Turizo, 2009). No obstante, los resultados fueron diferentes entre los ambientes submareales e intermareales, lo cual era de esperar dado el mayor aislamiento que experimentan las aguas en los charcos intermareales y su mayor conexión con el medio terrestre. En los hábitats submareales de *Palythoa* se detectaron las mayores concentraciones de nutrientes (NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^{2-} y PO_4^{2-}) asociadas a la estación fría del mar, patrones consistentes con lo observado en las zonas de macroalgas y con el ciclo anual de disponibilidad de nutrientes en el agua en zonas templadas y subtropicales. En el caso de las zonas intermareales de *Zoanthus*, sí que se encontraron unos niveles de concentración de nitratos (NO_3^{2-}) superiores que en zonas dominadas por macroalgas, sin embargo los niveles medios de $34,11 \pm 50,17 \mu\text{g/l}$ de nitratos y la ausencia de niveles de fosfatos elevados no parecen ser indicativos de un fenómeno claro de eutrofización por aporte de residuos procedentes de la actividad humana. Es posible que en los charcos intermareales de *Zoanthus* los niveles de pH más bajos y las concentraciones más altas de nitratos resulten de una actividad fotosintética más baja por parte de estos animales con microalgas en simbiosis. Además, la concentración en clorofila-A en las muestras de agua de mar fue significativamente menor en las zonas dominadas por zoantídeos en comparación con las zonas de macroalgas, tanto en hábitats dominados por *P. caribaeorum* como por *Z. pulchellus*. Los resultados sugieren que la comunidad de fitoplancton es menos abundante en sitios con zoantídeos, al alimentarse estos organismos de estos componentes fitoplanctónicos, principalmente de diatomeas (de Santana *et al.*, 2015). Una concentración más baja de clorofila-A puede estar indicando que los zoantídeos consumen una fracción considerable de organismos de fitoplancton, mientras que los rangos de pH y nutrientes encontrados, especialmente en charcos dominados por *Zoanthus*, podrían ser indicativos de que la productividad primaria bentónica está disminuida al sustituirse las comunidades de macroalgas por esta especie de zoantídeo mixotrófico.

Por lo tanto, y a pesar del que los parámetros del agua registrados hasta el momento no parecen determinar el estado de las comunidades inter y submareales estudiadas, la caracterización de estos parámetros ambientales a más largo plazo puede resultar de utilidad para entender cómo los factores ambientales pueden estar favoreciendo la proliferación y expansión de los zoantídeos. Los programas de seguimiento ambiental como el que hemos puesto en marcha en estos últimos años resultan esenciales para interpretar posibles tendencias futuras de las poblaciones que se ven favorecidas por los procesos de cambio climático, a fin de interpretar correctamente las trayectorias de cambio en los ecosistemas locales.

Efectos de los zoantídeos sobre el ecosistema

A fin de valorar adecuadamente si la proliferación de zoantídeos termófilos y su ocupación del sustrato rocoso en ambientes someros de Canarias afecta a la estructura de los hábitats y al resto de organismos que forman parte del ecosistema, se han llevado estudios específicos sobre los diferentes componentes de estos ecosistemas bentónicos. Así, gran parte de nuestros esfuerzos se han centrado en caracterizar las comunidades de macroalgas, de pequeños invertebrados o mesofauna, de macroinvertebrados y de peces, asociadas tanto a zonas de dominancia de zoantídeos como a zonas comparables donde se mantiene un predominio de las comunidades de macroalgas típicas de Canarias. Resumiremos los principales resultados de estos estudios en los siguientes apartados, diferenciando entre los efectos encontrados en zonas del intermareal y del submareal de Canarias.

Sobre las comunidades de macroalgas

Los estudios recientes en zonas de dominancia del *Zoanthus pulchellus* y *Palythoa caribaeorum* evidencian una competencia por el sustrato entre las comunidades de macroalgas bentónicas y estas poblaciones de zoantídeos con alta capacidad tapizante. Así, en los lugares donde las macroalgas se encuentran en buen estado ocupando un porcentaje alto de cobertura del sustrato, las poblaciones de zoantídeos están limitadas. Al contrario, cuando las comunidades de macroalgas presentan bajas coberturas del sustrato, las poblaciones de zoantídeos aumentan considerablemente.

Por ejemplo, en los hábitats intermareales de Tenerife, los muestreos realizados en diversas localidades de estudio demuestran una relación entre los valores de cobertura de *Z. pulchellus* y de macroalgas erectas, de forma que al disminuir la cobertura de macroalgas en el sustrato, aumenta proporcionalmente la cobertura de las colonias del zoantídeo (Fig. 12). Si atendemos a los valores de coberturas que representan ambos tipos de organismos, en la mayoría de los muestreos realizados en los que la ocupación algal del sustrato superaba el 80%, las coberturas de zoantídeos fueron muy bajas, con valores cercanos al 0% de cobertura (Fig. 12). A mayor grado de desarrollo de las colonias del zoantídeo, con valores de cobertura del sustrato superiores al 40%, la cobertura de macroalgas erectas se mantiene siempre por debajo del 50% (Fig. 12), lo que muestra la importante competencia por el sustrato que se da entre estos dos tipos de comunidades.

El hábitat dominado por *Z. pulchellus* estudiado en el intermareal de Tenerife se caracterizó por una cobertura media de zoantídeos en torno al 30% en el sustrato rocoso, mientras que las macroalgas erectas representaron un porcentaje de cobertura medio de aproximadamente el 50% (Fig. 13). En cambio, en el hábitat intermareal dominado por macroalgas sin presencia de zoantídeo, las coberturas medias de macroalgas fueron de más del 80% (Fig. 13).

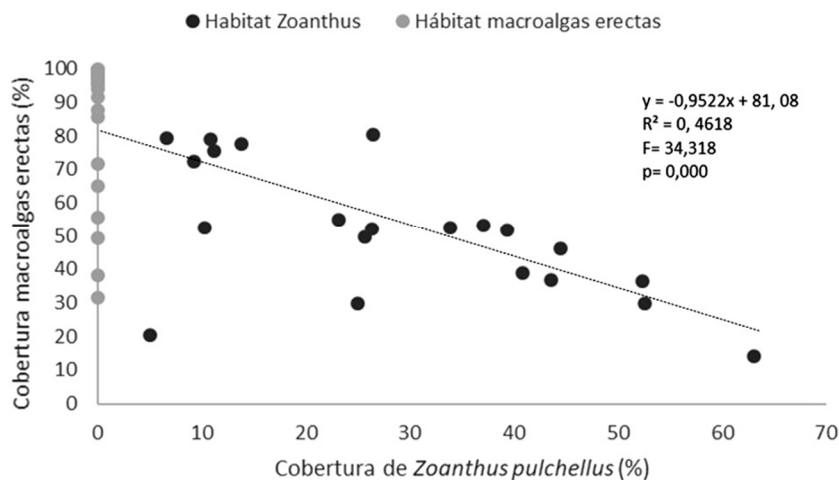


Fig. 12. Relación lineal entre el porcentaje de cobertura del sustrato del zoantídeo *Zoanthus pulchellus* y de las comunidades de macroalgas erectas en los muestreos realizados en los dos tipos de hábitats intermareales de Tenerife.

En cuanto a las zonas submareales dominadas por *P. caribaeorum* presentaron coberturas medias del zoantídeo mayores, de más del 60% del sustrato, mientras que el recubrimiento de macroalgas se limitó a un porcentaje en torno al 25%, en comparación con el 75% que se da en zonas submareales de comunidades de macroalgas en ausencia del zoantídeo (Fig. 13). Al emplear análisis estadísticos, se obtiene que las diferencias en la cobertura de total de macroalgas erectas entre las diferentes zonas estudiadas, de proliferación de zoantídeos y zonas de macroalgas, son significativas, confirmando que en las zonas dominadas por *Zoanthus* y *Palythoa* la cobertura de las comunidades de macroalgas erectas se encuentra disminuida.

La monopolización del sustrato por zoantídeos fotófilos resulta en una gran modificación del hábitat por eliminación o disminución drástica de la cubierta vegetal de los fondos rocosos. La biodiversidad de los ecosistemas bentónicos donde localmente ocurren las proliferaciones poblacionales de este cnidario se ve afectada por la pérdida de la complejidad estructural antes marcada por las comunidades de macroalgas que, además, constituyen la base de la cadena trófica como principal fuente de producción primaria bentónica.

Sobre la mesofauna

Gran parte de nuestros estudios actuales se centran en descifrar los efectos que tiene la transformación del hábitat generada por la proliferación de las

poblaciones de zoantídeos termófilos sobre otros elementos de la fauna bentónica. En esta serie de estudios comenzamos a evaluar si, en una escala espacial pequeña, la presencia de colonias de las dos principales especies de zoantídeos formadores de hábitats altera la composición de la mesofauna asociada, incluyendo a todos aquellos animales que conforman las comunidades de pequeños animales invertebrados, con tamaños comprendidos entre 0,062 y 0,5 mm. Los resultados tras la identificación taxonómica de los organismos presentes en raspados del sustrato (10 x10 cm) en hábitats dominados por zoantídeos y por macroalgas demuestran que la presencia de colonias de zoantídeos altera la composición de la pequeña fauna asociada, con algunas peculiaridades según la especie de la que se trate, como veremos a continuación.

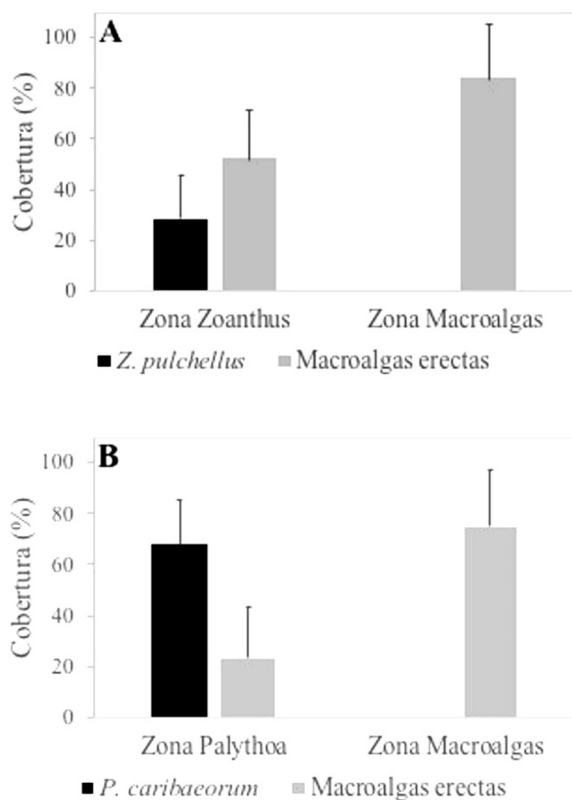


Fig. 13. (A) Porcentajes de cobertura de *Zoanthus pulchellus* y de macroalgas erectas (media \pm DE) registrados en la zona dominada por el zoantídeo y por comunidades de macroalgas en el intermareal. (B) Porcentajes de cobertura de *Palythoa caribaeorum* y de macroalgas (media \pm DE) registrados en la zona de dominancia del zoantídeo y en zonas dominadas por macroalgas erectas en el submareal.

La abundancia y composición de la pequeña fauna asociada a las colonias intermareales de *Zoanthus pulchellus* difiere de la de zonas de macroalgas erectas. La fauna asociada que dominó y caracterizó los hábitats del zoantídeo en el intermareal fueron principalmente los anélidos *Linopherus canariensis* (Familia Amphinomidae), *Lysidice unicornis* (Familia Eunicidae), *Syllis armillaris* (Familia Syllidae), el sipuncúlido *Phascolosoma* (*Phascolosoma*) *stephensoni* y el molusco *Cardita calyculata* (Clase Bivalva) (Fig. 14). En cambio, las especies que diferenciaron en mayor medida los hábitats dominados por macroalgas fueron el artrópodo *Tanais* cf. *dulongii* (Orden Tanaidacea), el molusco *Barleeia unifasciata* (Familia Barleeiidae) y el anélido *Amphiglena mediterranea* (Familia Sabellidae) (Fig. 15) (González-Delgado, 2016; González-Delgado *et al.*, 2018).

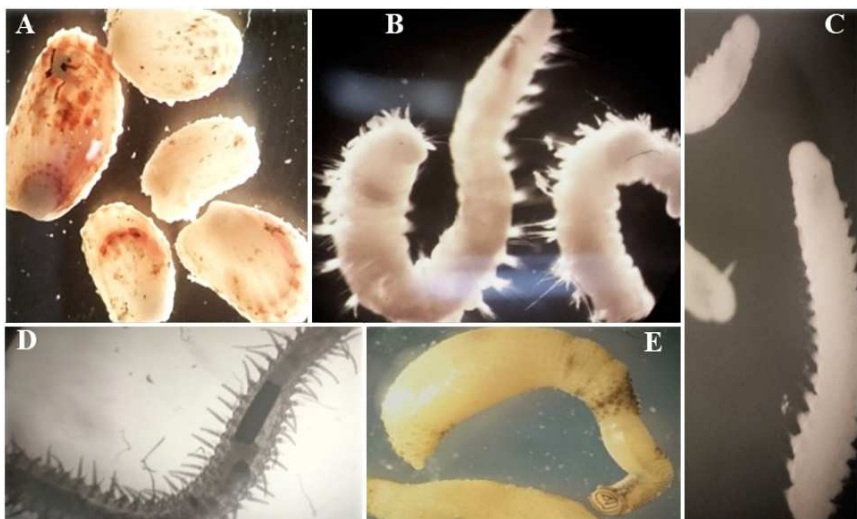


Fig. 14. Principales especies de la mesofauna encontradas en el hábitat intermareal dominado por colonias de *Zoanthus pulchellus*, incluyendo al molusco (A) *Cardita calyculata*, a los anélidos (B) *Linopherus canariensis*, (C) *Lysidice unicornis*, (D) *Syllis armillaris* y al sipuncúlido (E) *Phascolosoma* (*Phascolosoma*) *stephensoni*. Imágenes tomadas de González-Delgado (2016).

Estos cambios en las comunidades de la mesofauna se reflejan en una mayor riqueza específica (número de especies) en los hábitats dominados por *Zoanthus* en comparación con zonas de macroalgas, de forma consistente entre las localidades de estudio. En general, el grupo de los gusanos anélidos y los moluscos fueron más abundantes en la zona *Zoanthus* de los charcos intermareales, mientras que los artrópodos fueron más abundantes en hábitats de macroalgas. Con estos resultados se pone de manifiesto la capacidad de

Zoanthus, de modificar el hábitat, esta vez a pequeña escala, alterando no solo la diversidad sino también la abundancia de la pequeña fauna asociada. Sin embargo, los efectos transformadores del zoantídeo varían según los grupos de mesoinvertebrados considerados, principalmente en relación a sus diferentes modos de vida y las diferentes funciones que realizan en el ecosistema. Así, por ejemplo, el incremento de la abundancia de diversas especies de moluscos se puede asociar al aumento de la superficie de las colonias de zoantídeos en los charcos que, probablemente, favorece una mayor presencia de diferentes especies de este grupo de organismos. De forma similar, Martínez *et al.* (2012), demostraron la existencia de una relación positiva entre la distribución de ciertos moluscos y otras especies coloniales tapizantes del sustrato, como es el caso de diversas especies de corales.

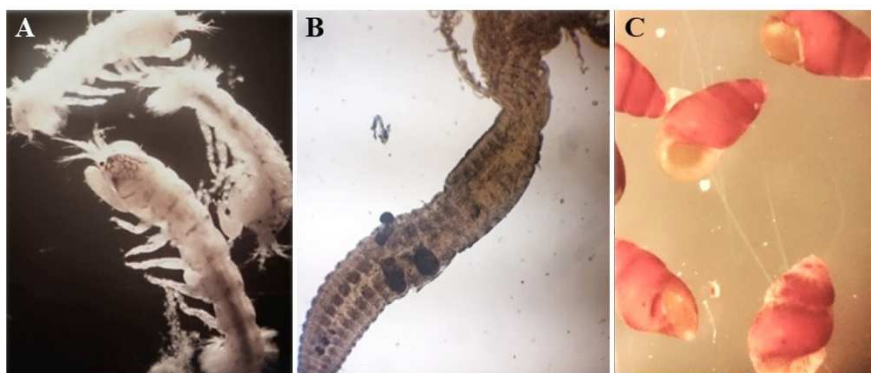


Fig. 15. Principales organismos de la mesofauna identificados en el hábitat intermareal dominado por macroalgas: (A) el artrópodo *Tanaid* cf. *dulongii*, (B) el anélido *Amphiglena mediterranea* (Familia Sabellidae) y (C) el molusco *Barleeia unifasciata* (Familia Barleeiidae). Imágenes tomadas de González-Delgado (2016).

Los hábitats dominados por colonias de *Z. pulchellus* se caracterizaron también por una alta presencia de especies de anélidos poliquetos, pero, a diferencia de los dominados por macroalgas, las especies típicas de estos hábitats pertenecen al grupo de los poliquetos errantes. Entre ellos destaca *Syllis armillaris*, de la familia Syllidae de poliquetos cosmopolitas capaces de colonizar sustratos muy variados, especialmente abundantes entre corales vivos y muertos (Fauchald & Jumars, 1979). Algunos autores incluso afirman que su alimentación carnívora se podría basar en hidroideos, briozoos y otros invertebrados coloniales (Fauchald & Jumars, 1979), por lo que los charcos dominados por *Z. pulchellus* podrían constituir un ambiente idóneo para el éxito de sus poblaciones. Otros poliquetos errantes registrados con frecuencia entre las colonias fueron *Linopherus canariensis* y *Lysidice unicornis*. El primero pertenece a la familia Amphinomidae, que incluye a especies

habitualmente asociadas a cnidarios (Ebbs, 1966), como *Hermodice carunculata*, conocida por alimentarse activamente de corales, anémonas y zoantídeos, específicamente de especies del género *Zoanthus* (Ott & Lewis, 1972; Suchanek & Green, 1981; Sebens, 1982; Francini-Filho & Moura, 2010; Wolf, 2012). Nuestros resultados, por lo tanto, señalan una posible asociación entre *L. canariensis* y las colonias de *Z. pulchellus*, probablemente favorecida por el tipo alimentación del poliqueto. En cuanto a *L. unicornis* (familia Eunicidae), se ha constatado que especies del mismo género se encuentran frecuentemente asociados a arrecifes de coral, con hábitos excavadores que llegan incluso a causar daños en las concreciones del coral (Gardiner, 1903; Fauchald & Jumars, 1979).

Aparte de los poliquetos, otras especies de mesoinvertebrados resultaron importantes en la caracterización de los hábitats dominados por *Z. pulchellus*, como el bivalvo *Cardita calyculata* y el sipuncúlido *Phascolosoma (Phascolosoma) stephensoni*. El primero vive típicamente dentro de sustratos rocosos, adheridos a piedras o en el interior de grietas (Hernández *et al.*, 2011) y su presencia en asociación al zoantídeo podría ser una adaptación a la gran abundancia de colonias en las zonas de estudio. *P. stephensoni* tiene una alimentación muy heterogénea y detritívora, alimentándose tanto de algas como de corales, en zonas arenosas o rocosas (Edmonds, 2000), por lo que podría ser un posible consumidor del zoantídeo, o al menos una especie comensal.

Aunque nuestros resultados evidencian de forma clara la magnitud de los cambios en diversidad y abundancia de los hábitats intermareales cuando prolifera *Z. pulchellus*, se necesitan más estudios para profundizar en la naturaleza de las interacciones de las especies que han destacado en presencia del zoantídeo. De esta forma se podría discernir si se trata únicamente de organismos que aprovechan la protección que ofrece el zoantídeo o si es una asociación más profunda, hasta el punto de ser capaces de depredar o alimentarse de sus colonias.

El estudio análogo realizado con raspados de las comunidades bentónicas en zonas de proliferación de *Palythoa caribaeorum* en comparación con zonas de macroalgas en el submareal somero de Canarias, aunque se encuentra aún en una fase más preliminar, evidencia también un efecto transformador de la pequeña fauna invertebrada. La separación e identificación en grandes grupos taxonómicos de la mesofauna que aparece en asociación a las colonias del zoantídeo muestra ya algunos patrones de diferenciación con las comunidades típicas de macroalgas. De nuevo vuelve a destacar la mayor presencia y diversidad de distintos grupos de artrópodos en hábitats de macroalgas (Paguridae y Pleocyemata, ver tabla 1) y de juveniles del erizo de mar *Paracentrotus lividus* (Herrera-Cáceres, 2021). Este erizo herbívoro probablemente encuentre mayores recursos tróficos para sus estadios iniciales de vida en los fondos con macroalgas, estando su

alimentación muy dificultada cuando la *Palythoa* tapiza casi por completo el sustrato. Resulta remarcable la presencia del cangrejo arlequín (*Platypodiella picta*) únicamente en asociación con las colonias de *P. caribaeorum* (Fig. 16). Este cangrejo llega a aparecer en abundancias considerables dentro de la matriz de las colonias del zoantídeo, y más ocasionalmente también lo hemos observado en colonias de *Z. pulchellus*, resultado que está en relación con los hábitos de alimentación de la especie. El cangrejo arlequín es un depredador especializado en zoantídeos (López *et al.*, 2021), que previamente se ha reportado en otras regiones en asociación con colonias de *P. caribaeorum* (Den Hartog & Holthuis, 1984), con lo cual no nos sorprenden sus altas poblaciones en las zonas de proliferación de *P. caribaeorum*, a la vez que es un animal muy difícil de observar en otros hábitats de Canarias.

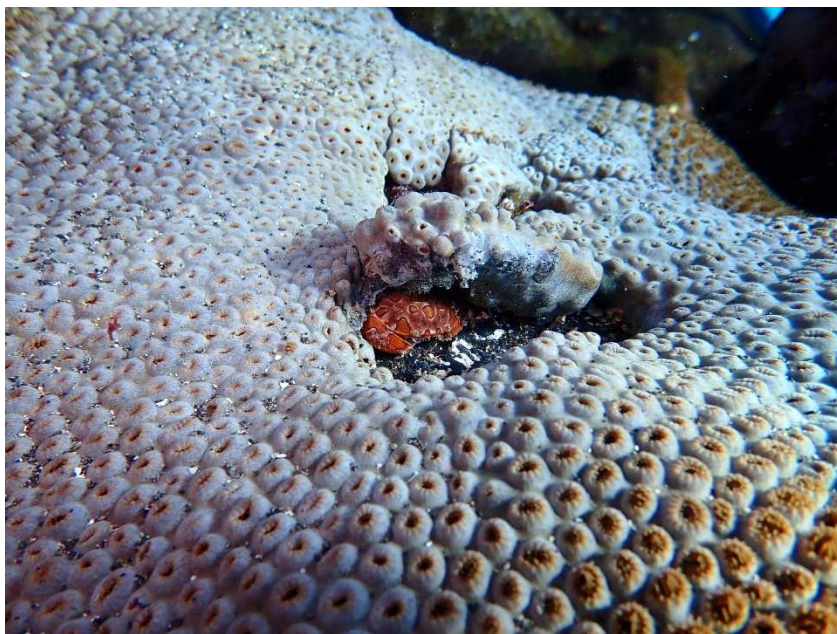


Fig. 16. Ejemplar del cangrejo arlequín, *Platypodiella picta*, en una colonia de *Palythoa caribaeorum*.

Sobre las comunidades de macrofauna

Finalmente, para evaluar los efectos transformadores sobre el ecosistema, estudiamos cómo la dominancia de zoantídeos en el sustrato afecta a la macrofauna asociada, considerando a todos aquellos organismos de más 0,5 mm de tamaño e incluyendo a las comunidades de macroinvertebrados y peces. A pesar de las diferencias intrínsecas entre las zonas intermareales y submareales, se encontraron efectos importantes de la proliferación tanto de *Zoanthus pulchellus* como de *Palythoa caribaeorum*, respectivamente.

Tabla 1. Listado de grupos taxonómicos y su presencia o ausencia en los hábitats de macroalgas y de *Palythoa caribaeorum* en localidades del submareal de Tenerife.

| Especies / Grupos taxonómicos | Hábitat | |
|---|------------|-----------------------|
| | Macroalgas | <i>P. caribaeorum</i> |
| <i>Prosobranchia</i> (Milne Edwards, 1848) | ✓ | ✓ |
| <i>Majidae</i> (Samouelle, 1819) | ✓ | ✓ |
| <i>Ophioderma longicauda</i> (Bruzellius, 1805) | ✓ | ✓ |
| <i>Amphipoda</i> (Latreille, 1816) | ✓ | ✓ |
| <i>Diadema africanum</i> (Rodríguez <i>et al.</i> , 2013) | ✓ | ✓ |
| <i>Porifera</i> (Grant, 1836) | ✓ | ✓ |
| <i>Isopoda</i> (Latreille, 1817) | ✓ | ✓ |
| <i>Annelida</i> (Lamarck, 1802) | ✓ | ✓ |
| <i>Eucarida</i> (Calman, 1904) | ✓ | ✓ |
| <i>Urochordata</i> (Haecker, 1874) | ✓ | ✓ |
| <i>Platypodiella picta</i> (A. Milne-Edwards, 1869) | ✗ | ✓ |
| <i>Sipunculidos</i> (Rafinesque, 1814) | ✓ | ✓ |
| <i>Paguridae</i> (Latreille, 1802) | ✓ | ✗ |
| <i>Pleocyemata</i> (Burkenroad, 1963) | ✓ | ✗ |
| <i>Caridea</i> (Dana, 1852) | ✓ | ✓ |
| <i>Bivalvia</i> (Linnaeus, 1758) | ✓ | ✗ |
| <i>Paracentrotus lividus</i> (Lamarck, 1816) | ✓ | ✗ |

Con los datos registrados en los últimos años en los hábitats de *Zoanthus pulchellus* y de macroalgas del intermareal se observan diferencias en las comunidades de ambos hábitats. Las zonas de *Z. pulchellus* presentaron, en general, mayor abundancia total de organismos y riqueza específica, siendo los erizos *Paracentrotus lividus* y *Arbacia lixula*, y los peces *Liza aurata* y *Thalassoma pavo* los que presentan mayores abundancias en los charcos dominados por *Z. pulchellus* (Benítez, 2019; Moreno-Borges *et al.*, 2022). En cambio, en la zona de dominancia de macroalgas se registraron menor número de especies diferentes y de abundancia total de organismos, y las especies *Balanophyllia regia*, *A. lixula* y *T. pavo* fueron las más abundantes. Entre los organismos macroinvertebrados más frecuentes en el intermareal, el erizo de mar *Paracentrotus lividus* fue el más abundante en las zonas dominados por el zoantídeo y la especie que mejor discriminó entre los dos tipos de hábitats estudiados. Así mismo, las especies *Liza aurata*, *Arbacia*

lixula y *Aiptasia mutabilis* también fueron representativas del lugar. Por el contrario, en el intermareal dominado por macroalgas erectas, aparecieron mayores abundancias y ocurrencia de los peces *Thalassoma pavo* y *Parablennius parvicornis* y los invertebrados *Coscinasterias tenuispina*, *A. lixula* y *B. regia*.

La abundancia total de equinoideos en los hábitats dominados por *Zoanthus pulchellus* se diferenció de la que aparece en las zonas ocupadas por comunidades de macroalgas erectas, donde las densidades de los erizos fueron más bajas, incluso para las dos especies típicamente más abundantes en ambientes intermareales de Canarias, *Arbacia lixula* y *Paracentrotus lividus* (Tuya *et al.*, 2007). De hecho, esta última especie de erizo resultó muy importante para explicar las diferencias en la estructura y composición de las comunidades entre la zona de *Z. pulchellus* y zona de macroalgas. Los erizos de mar, con su forma de alimentarse ramoneando el sustrato, ejercen un papel fundamental en la estructuración de los ecosistemas bentónicos. Su actividad ramoneadora los convierte en herbívoros muy eficaces y voraces (Boudouresque & Verlaque, 2007) que llegan a producir, en densidades poblacionales altas, una importante eliminación de la cobertura vegetal en los fondos rocosos (Hernández *et al.*, 2008). El desarrollo de las colonias de *Z. pulchellus* y su colonización del sustrato han podido verse favorecidos por la presencia de parches del sustrato rocoso desprovistos de macroalgas por acción de los erizos, como bien se ha visto durante el estudio. De hecho, se observó que las coberturas del zoantídeo disminuyeron considerablemente específicamente en aquellas zonas donde las macroalgas dominaban. De esta forma, parece que la disponibilidad de espacio libre en el sustrato puede ser determinante para el crecimiento de las colonias del zoantídeo. En este sentido, estudios realizados en otras regiones han demostrado que la competencia por el espacio que experimentan los zoantídeos aumenta con la presencia de otros organismos sésiles capaces de cubrir extensas áreas (Rabelo *et al.*, 2007) como son las macroalgas y que, por el contrario, la ausencia de zoantídeos permite un mayor crecimiento de macroalgas (Mendoça-Neto *et al.*, 2008).

Específicamente en la comunidad de peces intermareales se observó que la abundancia total de peces fue mayor en los charcos con dominancia de *Zoanthus pulchellus* ($17,63 \pm 12,28$ peces / charco) en comparación con aquellos que presentaban únicamente macroalgas ($10,38 \pm 5,29$ peces / charco) (Simal, 2021). En concreto, las especies *Liza aurata* y *Thalassoma pavo* presentaron una mayor abundancia en presencia del zoantídeo. Esto puede ser debido a los hábitos alimenticios de dichas especies que suelen consumir meiofauna bentónica. *L. aurata* se alimenta en gran medida de nemátodos o poliquetos (Carpentier *et al.*, 2013), mientras que *T. pavo* prefiere crustáceos y bivalvos (Shannonhouse-Wilde *et al.*, 2012). Según vimos en el apartado anterior, este tipo de meiofauna compuesta por

poliquetos, moluscos y artrópodos son más abundantes en hábitats dominados por zoantídeos (González-Delgado *et al.*, 2018), lo que puede favorecer el aumento de las especies que lo utilizan como recurso alimenticio. Al alterarse la disponibilidad y tipología de recursos alimenticios, la estructura trófica de las comunidades de peces cambia con el tipo de hábitat, y esto se ha corroborado con los datos recogidos a lo largo de nuestros estudios que muestran que la abundancia del grupo de los peces omnívoros es mayor en la zona *Zoanthus* ($7,88 \pm 6,26$ individuos / charco) en comparación con los charcos dominados exclusivamente por macroalgas ($2,88 \pm 2,70$ individuos / charco), probablemente en relación a las comunidades más diversas de pequeños invertebrados asociadas a las colonias de zoantídeos (Simal, 2021).

En las zonas de estudio del submareal de diversas localidades de Canarias encontramos, en términos generales, reducciones significativas en la abundancia total de peces y su riqueza de especies en hábitats dominados por *Palythoa caribaeorum* en comparación con hábitats de macroalgas cercanos (Moreno-Borges *et al.*, 2022). Los cambios en términos de la estructura trófica fueron también llamativos, pero en este caso no sólo los peces herbívoros, sino también los que se alimentan de pequeños invertebrados (microinvertívoros) y omnívoros fueron más abundantes en zonas de macroalgas, probablemente porque su actividad alimenticia se ve limitada por la estrategia de crecimiento tan agresiva que presenta *Palythoa*. Este zoantídeo llega a cubrir grandes extensiones de fondos rocosos, de hasta cientos de m² (Sammarco *et al.*, 1985; López *et al.*, 2020), sin dejar prácticamente sustrato libre y tapizando incluso grietas y oquedades. De esta forma, bajo la influencia de la monopolización del sustrato por el zoantídeo las abundancias disminuyeron aproximadamente en un 45% para los peces herbívoros y microinvertívoros y un 25% en los peces omnívoros. En relación a estos cambios, la abundancia total de peces y la riqueza de especies fueron mayores en hábitats de macroalgas ($183,6 \pm 97,8$ individuos / 25 m² y $5,1 \pm 1,9$ especies / 25 m²) que en los hábitats de proliferación *P. caribaeorum* ($117,7 \pm 75,8$ individuos / 25 m² y $4,4 \pm 1,5$ especies / 25 m²). Todos estos resultados ponen de manifiesto un importante efecto de reestructuración de las comunidades de peces nativos de las islas, asociado a la reciente expansión y monopolización del sustrato por las dos especies de zoantídeos estudiadas.

Consideraciones finales

Los datos obtenidos en los últimos años apuntan a que el creciente predominio de los zoantídeos en todo el archipiélago canario modifica y reestructura los ecosistemas bentónicos de fondos rocosos. Las repercusiones de la dominancia en el sustrato de colonias tanto de *Zoanthus pulchellus*

como de *Palythoa caribaeorum* se dan a todos los niveles, afectando a las comunidades de macroalgas como competidoras directas por la disponibilidad de sustrato, a las comunidades de pequeños invertebrados, así como a otros organismos de mayor tamaño, tanto macroinvertebrados como peces. La proliferación de zonas dominadas por zoantídeos está ocurriendo tanto en zonas del submareal como del intermareal de las islas, alcanzando en varias localizaciones áreas ya considerables (de unos 270 m² hasta más de 13000 m², en algunas zonas) donde el crecimiento de las comunidades de macroalgas está localmente muy limitado. En el archipiélago canario las comunidades de macroalgas son de gran importancia para el funcionamiento de los ecosistemas marinos, no solo porque constituyen la base de la cadena trófica y proporcionan alimento a multitud de organismos, sino porque son buenos estructurantes de los sistemas naturales, proporcionando hábitat y cobijo a multitud de especies de las que depende el resto de niveles tróficos. La competencia por el sustrato disponible con unos competidores tan exitosos como los zoantídeos, que se ven favorecidos por las condiciones ambientales cambiantes en los últimos años, puede tener grandes repercusiones ecológicas en los ecosistemas locales. Sin embargo, los resultados obtenidos de este estudio plantean muchas otras preguntas sobre la magnitud de los próximos cambios y sus efectos. Teniendo en cuenta el ritmo actual del cambio climático y los aumentos desmedidos de temperatura en el mar canario, así como la alta capacidad de expansión de estos zoantídeos termófilos, se espera que puedan llegar a provocar cambios aún mayores que los que ya estamos observando en los ecosistemas someros de Canarias.

AGRADECIMIENTOS.- Los estudios aquí presentados han sido posibles gracias a la financiación del proyecto «Sistemas bentónicos dominados por zoantídeos: nuevas fases de cambio en hábitats subtropicales costeros bajo condiciones de cambio climático» (RTI2018-093943-A-I00) por parte del Ministerio de Ciencia e Innovación bajo el programa «Proyectos de I + D + i Retos Investigación 2018». Un especial agradecimiento al Dr. Alberto Brito Hernández, quien con sus siempre oportunas observaciones dirigió nuestra atención a los zoantídeos. Son muchos los alumnos que durante sus trabajos de fin de grado y de fin de máster han colaborado con la consecución de los objetivos de este proyecto: David Simón Oteguí, Sara González Delgado, Cristina Villanova Solano, Esperanza Macarena Benítez Ballesteros, Andrea Simal Rodríguez, Álvaro Herrera Cáceres. A todos ellos nuestro especial agradecimiento.

Bibliografía

ACOSTA, A., P.W. SAMMARCO & L.F. DUARTE (2005). New fission processes in the zoanthid *Palythoa caribaeorum*: description and quantitative aspects. *Bull. Mar. Sci.* 76 (1): 1-26.

- ARÍSTEGUI, J., P. SANGRA, S. HERNÁNDEZ-LEÓN *et al.* (1994). Island-induced eddies in the Canary Islands. *Deep-Sea Res. I.* 41: 1509-1525.
- BARTON, E.D., J. ARÍSTEGUI, P. TETT *et al.* (1998). The transition zone of the Canary Current upwelling region. *Prog. Oceanogr.* 41: 455-504.
- BASTIDAS, C. & D. BONE (1996). Competitive strategies between *Palythoa caribaeorum* and *Zoanthus sociatus* (Cnidaria: Anthozoa) at a reef flat environment in Venezuela. *Bull. Mar. Sci.* 59 (3): 543-555.
- BENÍTEZ, M. (2019). Efectos de la proliferación de *Zoanthus pulchellus* (Cnidaria; Zoantharia) sobre las comunidades del intermareal de Tenerife. Trabajo de Fin de Grado, Universidad de La Laguna, 24pp.
- BOUDOURESQUE, C.F. & M. VERLAQUE (2007). Ecology of *Paracentrotus lividus*. *Dev. Aquac. Fish. Sci.* 37: 243-285.
- BRIERLEY, A.S. & M.J. KINGSFORD (2009). Impacts of climate change on marine organisms and ecosystems. *Curr. Biol.* 19 (14): R602-R614.
- BRITO, A. (2008). Influencia del calentamiento global sobre la biodiversidad marina de las islas Canarias, pp. 141-161. En Afonso-Carrillo, J. (Ed.) *Naturaleza amenazada por los cambios en el clima. Actas III Semana Científica Telesforo Bravo*. Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias, Puerto de la Cruz.
- BRITO, A. & O. OCAÑA (2004). *Corales de las Islas Canarias*. Lemus (Ed.) La Laguna, 477 pp.
- BRITO, A., J.M. FALCÓN & R. HERRERA (2005). Sobre la tropicalización reciente de la ictiofauna litoral de las islas Canarias y su relación con los cambios ambientales y actividades antrópicas. *Vieraea* 33: 515-525.
- CARPENTIER, A., S. COMO, C. DUPUY, C. LEFRANCOIS & E. FEUNTEUN (2013). Feeding ecology of *Liza* spp. in a tidal flat: Evidence of the importance of primary production (biofilm) and associated meiofauna. *J. Sea Res.* 92: 86-91.
- CLEMENTE, S., A. RODRÍGUEZ, A. BRITO, A. RAMOS, Ó. MONTERROSO & J.C. HERNÁNDEZ (2011). On the occurrence of the hydrocoral *Millepora* (Hydrozoa: Milleporidae) in the subtropical eastern Atlantic (Canary Islands): is the colonization related to climatic events? *Coral Reefs* 30: 237-240.
- COOKE, W.J. (1976). Reproduction, growth, and some tolerances of *Zoanthus pacificus* and *Palythoa vestitus* in Kaneohe Bay, Hawaii, pp.281-288. In Mackie Go (Ed.), *Coelenterate Ecology and Behavior*, Plenum, New York.
- COSTA, C.F, R. SASSI, K. GORLACH-LIRA, T.C. LAJEUNESSE & W.K. FITT (2013). Seasonal changes in zooxanthellae harbored by zoanthids (Cnidaria, Zoanthidea) from coastal reefs in northeastern Brazil. *Pan-Am J. Aquat. Sci.* 8: 253-264.
- COSTANZA, R., R. D'ARGE, R. DE GROOT *et al.* (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253-260.
- CRUZ, I.C.S., M. LOIOLA, T. ALBURQUERQUE *et al.* (2015). Effect of phase shift from coral to zoantharia on reef fish assemblages. *PLoS One* 10: e0116944.
- DE SANTANA, E., A. ALVES, A. SANTOS, M. CUNHA, C. PEREZ & P. GOMEZ (2015). Trophic ecology of the zoanthid *Palythoa caribaeorum* (Cnidaria: Anthozoa) on tropical reefs. *J. Mar. Biolog. Assoc. U. K.* 95 (2): 301-309.

- DEN HARTOG, J.C. & M. TÜRKAY (1991). *Platypodiella georgei* spec. nov. (Brachyura: Xanthidae), a new crab from the island of St. Helena, South Atlantic Ocean, with notes on the genus *Platypodiella* Guinot, 1967. *Zool. Meded.* 65: 209-220.
- DURANTE, L.M., I.C.S. CRUZ & T.M.C. LOTUFO (2018). The effect of climate change on the distribution of a tropical zoanthid (*Palythoa caribaeorum*) and its ecological implications. *PeerJ* 6: e4777.
- EBBS, JR. N.K. (1966). The coral-inhabiting polychaetes of the northern Florida reef tract. Part I. Aphroditidae, Polynoidae, Amphinomidae, Eunicidae, and Lysaretidae. *Bull. Mar. Sci.* 16 (3): 485-555.
- EDMONDS, S. J. (2000). Phylum Sipuncula, pp: 375-401. En: Beesley, P.L., Ross, G. J.B. & Glasby, C.J. (Eds) Polychaetes & Allies: The Southern Synthesis, Fauna of Australia. Vol. 4A Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publishing, Melbourne.
- FALCÓN, J.M., S.A. BORTONE, A. BRITO & C.M. BUNDRICK (1996). Structure and relationships within and between the littoral rock substrate fish communities off four islands in the Canarian Archipelago. *Mar. Biol.* 125: 215-231.
- FAUCHALD, K. & P.A. JUMARS (1979). The diet of worms: A study of polychaetes feeding guides. *Oceanogr. Mar. Biol.* 17: 193-284.
- FRANCINI-FILHO, R.B. & R.L.D. MOURA (2010). Predation on the toxic zoanthid *Palythoa caribaeorum* by reef fishes in the Abrolhos Bank, eastern Brazil. *Braz. J. Oceanogr.* 58 (1): 77-79.
- FERNÁNDEZ-MARTÍN, S. (2019). Distribución de zoantídeos (Cnidaria: Anthozoa) y su uso del espacio en plataformas rocosas intermareales de las Islas Canarias. Trabajo de Fin de Máster, Universidad de La Laguna, 48pp.
- GARDINER, J.S. (1903). The Fauna and geography of the Maldives and Laccadive Archipelagoes. *Cambridge University Press* 1: 314-346.
- GONZÁLEZ-DELGADO, S. (2016) Efectos de dos zoantídeos en las comunidades de hábitats intermareales rocosos de la isla de Tenerife. Trabajo de Fin de Máster, Universidad de La Laguna, 45pp.
- GONZÁLEZ-DELGADO, S., C. LÓPEZ, A. BRITO & S. CLEMENTE (2018). Marine community effects of two colonial zoanthids in intertidal habitats of the Canary Islands. *Reg. Stud. Reg. Sci.* 23: 23-31.
- HARLEY, C.D, A.R. HUGHES, A. HULTGREN *et al.*, (2006). The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecol. Let.* 9: 228-241.
- HERNÁNDEZ, J.C., S. CLEMENTE, C. SANGIL & A. BRITO (2008). The key role of the sea urchin *Diadema* aff. *antillarum* in controlling macroalgae assemblages throughout the Canary Islands (easter subtropical Atlantic): an spatio-temporal approach. *Mar. Environ. Res.* 66(2): 259-270.
- HERNÁNDEZ, J.M., E. ROLÁN, F. SWINNEN, R. GÓMEZ & J. M. PÉREZ (2011). *Moluscos y conchas marinas de Canarias*. Conchbooks, Hackenheim.
- HERNÁNDEZ-LEÓN, S. (1988). Gradients of mesozooplankton biomass and ETS activity in the wind shear area as evidence of an island mass effect in the Canary Island waters. *J. Plankton Res.* 10 (6): 1141-1154.

- HERRERA-CÁCERES, A. (2021). Colonización del sustrato por un zoantídeo en actual expansión en Canarias, *Palythoa caribaeorum*: efectos sobre otros organismos de los fondos rocosos someros. Trabajo de Fin de Máster, Universidad de La Laguna, 32pp.
- HOEGH-GULDBERG, O., P.J. MUMBY, A.J. HOOTEN *et al.* (2007). Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science* 318: 1737-1742.
- HUANG, Y.C.A., H.J. HSIEH, S.C. HUANG *et al.* (2011). Nutrient enrichment caused by marine cage culture and its influence on subtropical coral communities in turbid waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 423: 83-93.
- IPCC (2022). Climate change 2022. Impacts, adaptations and vulnerability. Summary for policymakers. Working Group II contribution to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change.
- KALNAY, E., M. KANAMITSU, R. KIRTLE *et al.* (1996) The NCEP/NCAR 40-year reanalysis project. *Bull. Am. Meteorol. Soc.* 77: 437-471.
- KARLSON, R.H. (1980). Alternative competitive strategies in a periodically disturbed habitat. *Bull. Mar. Sci.* 30: 894-900.
- KARLSON, R.H. (1983) Disturbance and monopolization of a spatial resource by *Zoanthus sociatus* (Coelenterata, Anthozoa). *B. Mar. Sci.* 33: 118-131.
- KEMP, D.W., C.B. COOK, T.C. LAJEUNESSE & W.R. BROOKS (2006). A comparison of the thermal bleaching responses of the zoanthid *Palythoa caribaeorum* from three geographically different regions in south Florida. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 335: 266-276.
- KOCH, M., G. BOWES, C. ROSS *et al.* (2013). Climate change and ocean acidification effects on seagrasses and marina macroalgae. *Glob. Chang. Biol.* 19: 103-132.
- KROEKER, K.J., R.L. KORDAS, R. CRIM *et al.* (2013). Impacts of ocean acidification on marine organisms: quantifying sensitivities and interaction with warming. *Glob. Chang. Biol.* 19: 1884-1896.
- KUMARI, S., P.U. ZACHARIA, V. KRIPA, K.R. SREENATH & G. GEORGE (2016). Distribution pattern and community structure of zoanthids (Zoantharia) along the coast of Saurashtra, Gujarat, India. *J. Mar. Biolog. Assoc. U.K.* 96(8): 1577-1584.
- LÓPEZ, C. (2019). Diversity and ecology of zoantharians in the Canary Islands, and their potential to proliferate in a climate change context. Tesis Doctoral, Universidad de La Laguna, 144 pp.
- LÓPEZ, C, R. FREITAS, E. MAGILEVICIUTE, S.S. RATÃO & J.D. REIMER (2018). Report of a *Zoanthus* zone from the Cape Verde Islands (Central Eastern Atlantic). *Thalassas* 34 (2): 409-413.
- LÓPEZ, C., J.D. REIMER, A. BRITO, D. SIMÓN, S. CLEMENTE & M. HERNÁNDEZ (2019). Diversity of zoantharian species and their symbionts from the Macaronesian and Cape Verde ecoregions demonstrates their widespread distribution in the Atlantic Ocean. *Coral Reefs* 38: 269-283.
- LÓPEZ, C., S. MORENO, A. BRITO & S. CLEMENTE (2020). Distribution of zooxanthellate zoantharians in the Canary Islands: potential indicators of ocean warming. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.* 233: 106519.

- LÓPEZ, C., M. BAS-SILVESTRE, A. RODRÍGUEZ, A. BRITO & S. CLEMENTE (2021). Effects of low pH and high temperature on two *Palythoa* spp. and predator-prey interactions in the subtropical eastern Atlantic. *Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst.* 31: 748-763.
- LÓPEZ-PÉREZ, Y. (2014). *Palythoa canariensis*: ecología, ensayos preliminares de cultivo y detección de palitoxina. Trabajo Fin de Máster, Instituto Agronómico Mediterráneo de Zaragoza (Spain), 84pp.
- MARTÍNEZ, A.S., L.F. MENDES & T.S. LEITE (2012). Spatial distribution of epibenthic molluscs on a sandstone reef in the Northeast of Brazil. *Braz. J. Biol.* 72 (2): 287-298.
- MENDOÇA-NETO, J.P., C.E. FERREIRA, L.C. CHAVES & R.C. PEREIRA (2008). Influence of *Palythoa caribaeorum* (Anthozoa, Cnidaria) zonation on site-attached reef fishes. *An. Acad. Bras. Cienc.* 80 (3): 495-513.
- MOORE, R.E. & P.J. SCHEUER (1971). Palytoxin: A new marine toxin from coelenterate. *Science* 172: 495-498.
- MORENO-BORGES, S., C. LÓPEZ & S. CLEMENTE (2022). Reef fish assemblages associated to new mat-forming zoantharian communities in the Canary Islands. *Mar. Environ. Res.* 177: 105623.
- OCAÑA, O. & A. BRITO (2004). A review of Gerardiidae (Anthozoa: Zoantharia) from the Macaronesian islands and the Mediterranean Sea with the description of a new species. *Rev. Acad. Canar. Cienc.* 15(3-4): 159-189.
- ONG, C.W., J.D. REIMER & P.A. TODD (2013). Morphologically plastic responses to shading in the zoanthids *Zoanthus sansibaricus* and *Palythoa tuberculosa*. *Mar Biol* 160: 1053-1064.
- ORR, J.C., V.J. FABRY, O. AUMONT *et al.* (2005). Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impacts on calcifying organisms. *Nature* 437: 618-686.
- OTT, B. & J.B. LEWIS (1972). The importance of the gastropod *Coralliophila abbreviata* (Lamarck) and the polychaete *Hermodice carunculata* (Pallas) as coral reef predators. *Can. J. Zool.* 50 (12): 1651-1656.
- POLAK, O., Y. LOYA, I. BRICKNER, E. KRAMARSKI-WINTER & Y. BENAYAHU (2011). The widely-distributed Indo-Pacific zoanthid *Palythoa tuberculosa*: a sexually conservative strategist. *Bull. Mar. Sci.* 87: 605-621.
- RABELO, E.F. (2007). Distribuição espacial e interações competitivas em zoantídeos (Cnidaria: Zoanthidae) em um ambiente de recifes de arenito no nordeste do Brasil. Mestrado em Ciências Marinhas Tropicais, Universidade Federal do Ceará, 117pp.
- RAU, G.H., E. MCLEOD & O. HOEGH-GULDBERG (2012). The need for new conservation strategies and policies in a high CO₂ world. *Nat. Clim. Change.* 2(10): 720-724.
- REIMER, J.D., O. SHUSUKE, J. TSUKAHARA & I. FUMIHITO (2008a). Molecular characterization of the zoanthid genus *Isaurus* (Anthozoa: Hexacorallia) and associated zooxanthellae (*Symbiodinium* spp.) from Japan. *Mar Biol* 153: 351-363.

- REIMER, J.D., S. ONO, F. SINNIGER & J. TSUKAHARA (2008b). Distribution of zooxanthellate zoanthid species (Zoantharia: Anthozoa: Hexacorallia) in southern Japan limited by cold temperatures. *Galaxea J. Coral Reef Stud.* 10: 57-67.
- REIMER, J.D., H.B. WEE, C. LÓPEZ, M. BEGER & I.C.S. CRUZ (2021). Widespread *Zoanthus* and *Palythoa* dominance, barrens, and phase shifts in shallow water subtropical and tropical marine ecosystems. *Oceanogr. Mar. Biol.* 533-557.
- RIERA, R., M.A. BECERRO, R.D.S. STUART-SMITH, J.D. DELGADO & J.E. GRAHAM (2014). Out of sight, out of mind: Threats to the marine biodiversity of the Canary Islands (NE Atlantic Ocean). *Mar. Pollut. Bull.* 15: 9-18.
- ROOT, T.L., J.T. PRICE, K.R. HALL, S.H. SCHNEIDER, C. ROSENZWEIG & J.A. POUNDS (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421 (6918): 57-60.
- SAMMARCO, P.W., J.C. COLL & S. LA BARRE (1985). Competitive strategies of soft corals (Coelenterata: Octocorallia). II. Variable defensive responses and susceptibility to scleractinian corals. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 91(3): 199-215.
- SHANNONHOUSE-WILDE, D., L. WYNKOOP, K. RODRIGUEZ & G. BERRYMAN (2012). Preliminary assessment of competition between two labrid species as a model system for Mediterranean invasions driven by global climate change. *Mar. Ecol. Field Quarter BIOE159*, UC Santa Cruz.
- SEBENS, K.P. (1982). Intertidal distribution of zoanthids on the Caribbean coast of Panama: effects of predation and desiccation. *Bull. Mar. Sci.* 32: 316-335.
- SIMAL, A. (2021). Estudio de la comunidad de peces del intermareal de Tenerife y su relación con la proliferación de *Zoanthus pullchelus* (Cnidaria, Zoantharia). Trabajo de Fin de Máster, Universidad de La Laguna, 34pp.
- SIMÓN OTEGUI, D. (2015). Datos para el estudio del proceso de tropicalización en Canarias: evaluación de las poblaciones de antozoos indicadores en las principales plataformas intermareales de Tenerife. Trabajo de Fin de Máster, Universidad de La Laguna, 47pp.
- SUCHANEK, T.H. & D.J. GREEN (1981). Interspecific competition between *Palythoa caribaeorum* and other sessile invertebrates on St. Croix reefs, U.S. Virgin Islands. In Proceedings of the 4th International Coral Reef Symposium, Manila Vol. 2: 679-684.
- SOROKIN, Y.I. (1991). Biomass, metabolic rates and feeding of some common reef zoantharians and octocorals. *Aus. J. Mar. Freshwat. Res.* 42: 729-741.
- TAMARÍS-TURIZO, C. (2009). Transporte de materia orgánica y deriva de macroinvertebrados acuáticos a lo largo de un río tropical. Tesis de Maestría, Universidad del Magdalena, 71pp.
- TUYA, F., J. CISNEROS-AGUIRRE, L. ORTEGA-BORGES & R.J. HAROUN (2007). Bathymetric segregation of sea urchins on reefs of the Canarian Archipelago: role of flow-induced forces. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 73 (3-4): 481-488.
- VARELA, C., B. GUITART, M. ORTIZ & R. LALANA (2002). Los Zoantídeos (Cnidaria, Anthozoa, Zoanthiniaria), de la región occidental de Cuba. *Rev. Investig. Mar.* 23 (3): 179-184.

- VILLANOVA, C. (2019). Comunidades de peces litorales de fondos rocosos del Archipiélago Canario en hábitats dominados por zoantídeos estructurantes. Trabajo de Fin de Máster, Universidad de La Laguna, 40pp.
- WERNBERG, T., D.A. SMALE & M.S. THOMSEN (2012). A decade of climate change experiments on marine organisms: procedures, patterns and problems. *Global Change Biol.* 18: 1491-1498.
- WILES, J.S., J.A. VICK & M.K. CHRISTENSEN (1974). Toxicological evaluation of palytoxin in several animal species. *Toxicon* 12: 427-433.
- WOLF, A. (2012). The role of macroalgae and the corallivorous fireworm *Hermodice carunculata* on coral reef resilience in the Caribbean. Tesis Doctoral, Leibniz Center for Tropical Marine Ecology.