

Sangil, C. (2013). Cambios en la biodiversidad vegetal submarina del Mar de Las Calmas tras la erupción volcánica de La Restinga: una oportunidad para profundizar en el conocimiento de los ecosistemas marinos de Canarias. En Afonso-Carrillo, J. (Ed.), *El Hierro: el nacimiento de un volcán*, pp. 55-82. Actas VIII Semana Científica Telesforo Bravo. Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias. Puerto de la Cruz. 179 pp. ISBN 978-84-616-5651-6

2. Cambios en la biodiversidad vegetal submarina del Mar de Las Calmas tras la erupción volcánica de La Restinga: una oportunidad para profundizar en el conocimiento de los ecosistemas marinos de Canarias

Carlos Sangil

*Departamento de Biología Vegetal (Botánica),
Universidad de La Laguna
casangil@ull.es*

En la biodiversidad y organización de las comunidades marinas del Mar de Las Calmas se produjeron profundos cambios a raíz de la erupción volcánica de La Restinga. Esta erupción volcánica liberó una importante cantidad de CO₂ el cual modificó la química del agua y originó un ambiente de acidez extrema. Todas las poblaciones de organismos presentes en la zona, en mayor o en menor medida, sufrieron los efectos del agua ácida. En el presente trabajo se evalúa una pequeña parte de ellos, en concreto, los cambios que se produjeron en las poblaciones de macroalgas de los fondos rocosos. Para este fin, los datos previos a la erupción volcánica de abundancia de las diferentes especies de macroalgas (porcentaje de cobertura) fueron comparados con datos posteriores a la misma. El alga parda Lobophora variegata, especie predominante en la zona con porcentajes de cobertura media superiores al 85%, resultó especialmente afectada. La cobertura de esta especie se redujo significativamente entre un 80 y 50%. Las localidades de la Reserva Marina más próximas a la erupción resultaron ser las más afectadas. Además de Lobophora variegata, otras macroalgas como las que acumulan carbonato cálcico en sus estructuras (p.ej. Corallinales), también resultaron fuertemente perjudicadas. Las nuevas condiciones ambientales creadas durante e inmediatamente después de la erupción, así como la disponibilidad de sustrato, fueron aprovechadas por

especies alternativas a las predominantes. Entre estas especies destacaron sobre todo organismos efímeros, de ciclos de vida corto, como las algas verdes Cladophora liebetruithii y Pseudochlorodesmis furcellata, el alga parda Padina pavonica, y algas rojas del orden Ceramiales (Ceramium spp., Polysiphonia spp.). El desarrollo de estas nuevas comunidades fue corto puesto que pocos meses después de sufrir el impacto del agua ácida, las poblaciones de Lobophora variagata comenzaron a recuperarse y a recolonizar el nuevamente los sustratos rocosos.

Introducción

La erupción submarina de La Restinga (octubre 2011 – marzo de 2012), está siendo uno de los eventos volcánicos más y mejor estudiados de Canarias, despertando el interés no solo de los geólogos, sino también de los biólogos marinos y oceanógrafos, debido al fuerte cambio que indujo sobre las comunidades marinas del Mar de Las Calmas. A diferencia de las erupciones que se producen en tierra, las erupciones submarinas, como la de La Restinga, tienen como particularidad que muchos de los materiales y gases emitidos alteran en gran medida las propiedades oceanográficas de la columna de agua. En el caso particular de esta erupción la fuerte liberación de gases, entre ellos el CO₂, como se discutirá más adelante, generó un ambiente de acidez extrema que alteró de manera muy significativa a toda la biodiversidad del entorno del Mar de Las Calmas. Esta erupción, dramática en sus consecuencias ambientales, es sin embargo una extraordinaria oportunidad para estudiar la respuesta de nuestros ecosistemas al incremento de la acidez de los océanos, y quizás nos pueda ayudar a comprender mejor los procesos que lamentablemente parece que se van a desencadenar en un futuro próximo.

El Mar de Las Calmas debido sus singularidades florísticas y faunísticas, y a que alberga una reserva marina (Reserva Marina Punta Restinga – Mar de Las Calmas), ha sido una zona muy estudiada en las últimas décadas. Entre los diferentes estudios realizados en esta zona destacan los seguimientos científicos de la Reserva Marina llevados a cabo por investigadores de los Departamentos de Biología Animal y Biología Vegetal de la Universidad de La Laguna. En ellos, además de demostrar el denominado “efecto reserva” (recuperación de las comunidades de organismos por la limitación de las actividades pesqueras) se ha generado una importante cantidad de información sobre las diferentes poblaciones de organismos y comunidades residentes en la zona. Esta circunstancia nos ha permitido valorar de forma muy precisa el impacto sufrido en la zona. Múltiples aspectos, y desde diferentes perspectivas, pueden ser abordados

para analizar los efectos de la erupción volcánica; uno de ellos, los cambios en las comunidades de macroalgas, se presenta en este manuscrito.

Este trabajo se extrae, tanto de los seguimientos de la Reserva Marina, como de dos campañas de investigación que el grupo de investigación de la Universidad de La Laguna, Biodiversidad, Ecología Marina y Conservación, realizó dentro del marco del proyecto “*Evolución del impacto del volcán de El Hierro en la Biodiversidad y los recursos marinos y costeros*” (Brito *et al.*, 2012a,b). El impacto sobre otros grupos de organismos puede ser consultado en estos informes así como en otro de los capítulos de este libro (Hernández, 2013). Las macroalgas, objeto de este estudio, además de ser los organismos bentónicos que dominan y caracterizan el paisaje submarino de las islas, son excelentes indicadores del estado de los ecosistemas, ya que la organización y estructura de sus comunidades es sensible a los cambios e impactos en el medio ambiente (Sangil *et al.*, 2012a,b). Cambios en la abundancia (cobertura) de algunas especies así como otros parámetros descriptores de las comunidades (riqueza y diversidad) han sido aquí utilizados para evaluar el impacto de la erupción submarina de La Restinga.

En la primera parte de este trabajo se expone cual era la situación de la vegetación submarina del Mar de Las Calmas antes de la erupción. Seguidamente se describe el proceso eruptivo y los cambios en la columna de agua. Se plantean los posibles efectos de estos cambios, y finalmente se exponen y discuten los principales cambios que sufrieron las comunidades.

Características de la vegetación submarina del Mar de Las Calmas previas a la erupción volcánica

Los fondos submarinos de la isla de El Hierro presentan una serie de singularidades remarcables respecto al resto de las islas Canarias. La primera de ellas es que al tratarse de una isla tan joven (<1 millón de años) la costa, así como los primeros metros de la zona submareal, están escasamente remodelados y por tanto los fondos rocosos predominan sobre los arenosos. Las fuertes pendientes dificultan los procesos de sedimentación y los lechos de arena a poca profundidad son limitados. Por otro lado, la inestabilidad de estos últimos evita el desarrollo de amplias poblaciones de macrófitos, los cuales en una gran proporción quedan circunscritos a los fondos rocosos. Además, los fondos de la isla en general destacan por su buen estado de conservación. Gracias a una menor densidad de población, al menor número de actividades nocivas en el mar, así como al empleo de artes de pesca selectivas (donde no está permitido el uso para peces de nasas, tambores o trasmallos), los fondos se encuentran bien estructurados y con elevada funcionalidad. En ellos a diferencia de lo que sucede en el resto de las islas existen poblaciones de predadores de peces

(gallos, pejeperros, tamboriles espinosos o sargos) con densidades suficientes para mantener controladas las poblaciones del erizo *Diadema africana*, herbívoro que en otras islas debido a sus elevadas densidades ha ocasionado la deforestación de los fondos de rocosos convirtiendo los valiosos fondos de macroalgas en los conocidos blanquizales (Hernández *et al.*, 2008; Clemente *et al.*, 2010). Y por último, dada su posición hacia el centro del océano, y alejada respecto al afloramiento de aguas frías de la costa africana, las condiciones oceanográficas de las aguas de El Hierro son significativamente diferentes al resto de las islas, con baja concentración de nutrientes y temperatura más cálida. La mayor temperatura de las aguas tiene importantes implicaciones biogeográficas, tal es así que las especies de afinidad tropical y subtropical, tanto de macroalgas, invertebrados como peces, son más abundantes en El Hierro (Brito *et al.*, 2001; Sangil *et al.*, 2007, 2011b).

En sus primeros metros de profundidad (0-40 m) la vegetación de los fondos rocosos de la isla se caracteriza por estar dominada por el alga parda *Lobophora variegata* (Fig. 1). Esta alga parda (Phaeophyceae) del orden Dictyotales y familia Dictyotaceae, es una especie ampliamente extendida en las zonas tropicales, subtropicales y templado cálidas del océano Atlántico, aunque el máximo desarrollo de sus poblaciones lo alcanza en las zonas tropicales y subtropicales (Guiry & Guiry, 2013). Es un alga modesta en cuanto a sus dimensiones (10-15 cm), y está constituida por una serie de láminas ovaladas que se van renovando periódicamente. Tiene un ciclo de vida diplo-haplonte de alternancia de generaciones isomórficas, con gametófitos y esporofitos indistinguibles salvo cuando presentan sus estructuras reproductoras. Lo más destacable de este alga es sin duda su competitividad ecológica, que le permite colonizar diferentes hábitats desde el intermareal hasta el submareal más allá de los 120 m de profundidad. En El Hierro, y entre 5 y 20 m de profundidad, *Lobophora variegata*, alcanza una cobertura media cercana al 70%, constituyendo comunidades casi monoespecíficas, y donde otras especies como coralinales costrosas, *Canistrocarpus cervicornis*, cianofitas y *Pseudotetraspora marina* apenas intervienen significativamente (cobertura > 1%) (Fig. 2).

En algunas zonas, como sucede en el Mar de Las Calmas la cobertura media de *Lobophora variegata* es aún mayor y supera el 90% (Sangil *et al.*, 2011a). En esta isla, únicamente la sedimentación y el oleaje previene de la monopolización de *Lobophora variegata* (Sangil *et al.*, 2011a,b). En los ambientes con sedimentación, la heterogeneidad, riqueza y diversidad de las comunidades se incrementa. Estas comunidades alternativas están constituidas principalmente por coralinales costrosas, *Canistrocarpus cervicornis*, *Pseudotetraspora marina*, *Jania adhaerens*, *Amphiroa* spp., filamentosas (pequeñas Ceramiales), *Halopteris scoparia*, *Gelidiopsis intricata* y *Padina pavonica*. *Lobophora variegata* está presente pero su

cobertura es muy baja y no supera el 1%. Por otro lado, en lugares expuestos al oleaje domina *Lobophora variegata* pero su cobertura es muy inferior sobre el 40-50%, junto a ésta son comunes *Cystoseira abies-marina*, *Cystoseira compressa*, *Stypopodium zonale*, *Asparagopsis taxiformis* y *Pseudochlorodesmis furcellata*.

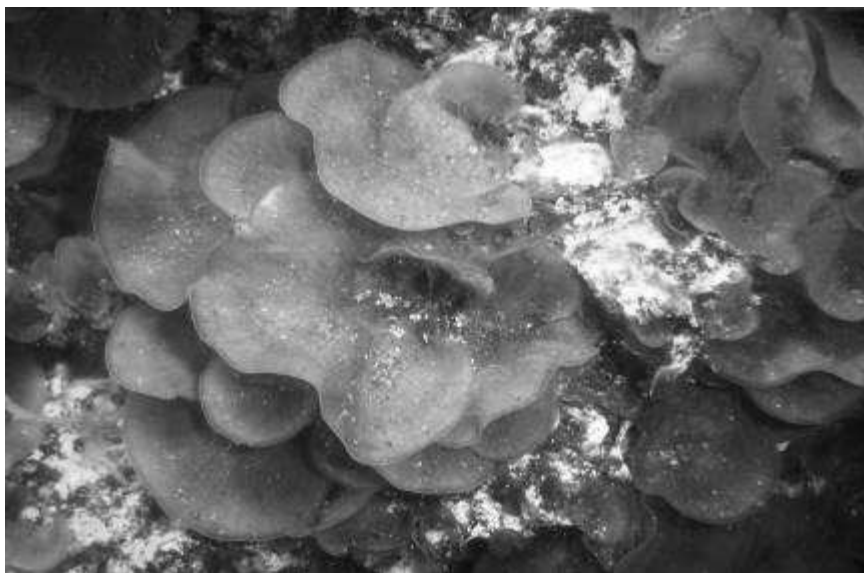


Fig. 1. Detalle del alga parda *Lobophora variegata*, especie dominante en los fondos rocosos submarinos de la isla de El Hierro.

Las comunidades de macroalgas del sublitoral somero de El Hierro difieren significativamente de las de las otras islas del archipiélago canario (Sangil *et al.*, 2011b; Sangil, 2012). Estas diferencias están basadas fundamentalmente en que la mayor cobertura de *Lobophora variegata* y en la menor cobertura de coralinales costrosas. Estas diferencias según Sangil *et al.* (2011b) están basadas fundamentalmente en que las densidades de *Diadema africana* en El Hierro son bajas y no generan cambios significativos en las comunidades como suceden en otras islas. En este trabajo también se señala que la mayor temperatura de las aguas que rodean a El Hierro pueden estimular el mayor desarrollo de *Lobophora variegata* al tratarse esta última de una especie de afinidad tropical. Recientemente Sangil *et al.* (en revisión) comparan comunidades de macroalgas a lo largo del archipiélago en fondos rocosos con bajas densidades de *Diadema africana*, confirmando que las diferencias de las comunidades del El Hierro se deben a la mayor cobertura de *Lobophora variegata* pero también a la menor cobertura de algas del orden Fucales (*Cystoseira abies-marina* y *Sargassum* spp.). Al margen de estas diferencias en la composición de las

comunidades, en este trabajo se demuestra que tanto la riqueza como la diversidad de las comunidades de macroalgas de El Hierro son significativamente inferiores al resto de otras islas. *Lobophora variegata* limita el crecimiento de otros macrófitos, su talo folioso se extiende sobre el sustrato evitando el establecimiento de otras especies, y además posee también potentes defensas químicas que inhiben el asentamiento de esporas o propágulos de otras especies.



Fig. 2. Vista de las comunidades de *Lobophora variegata* en el Mar de Las Calmas.

El evento eruptivo y los cambios en la columna de agua en el Mar de Las Calmas

El 12 de octubre de 2011, después de un intenso periodo sísmico en el que se registraron más de 10.000 terremotos, se constató el comienzo de una erupción submarina en la isla de El Hierro (ING, 2013). Esta erupción de carácter fisural se localizó aproximadamente a 1,8 km del extremo sur de El Hierro. La principal boca por la cual fueron emitidos los diferentes materiales volcánicos se situó en un valle submarino a 363 m metros de profundidad. Al finalizar la erupción y tras casi cinco meses de erupción (la erupción se dio por concluida el 5 de marzo de 2012) la cantidad de materiales emitidos fue tan importante que rellenó el valle submarino y originó un cono volcánico que alcanzó la cota de 89 m de profundidad (Rivera *et al.*, 2013). Al margen de este cono principal, también se constató la presencia de otros conos secundarios. Por el volumen de materiales

emitidos, no solo por la formación de los conos volcánicos, sino también porque los piroclastos y lavas fluyeron por las pendientes submarinas de la isla alcanzando profundidades superiores a 1.000 m, esta erupción ha sido reconocida como una de las erupciones históricas más importantes de las islas Canarias (Pérez-Torrado *et al.*, 2012; Rivera *et al.*, 2013). Junto con materiales sólidos (lavas y piroclastos), esta erupción volcánica se caracterizó por la emisión de una gran cantidad de cenizas, así como dióxido de carbono (CO_2), compuestos del azufre (H_2S , SO_3^{2-} , $\text{S}_4\text{O}_6^{2-}$) y metales (Cu, Cd, Pb, Al), los cuales entre otros efectos tiñeron de un color verde turquesa las aguas en torno a la erupción volcánica (Fraile-Nuez *et al.*, 2012; IEO, 2013; Santana-Casiano *et al.*, 2013).

Tanto lavas como piroclastos y cenizas, provocaron un impacto directo sobre todas aquellas comunidades situadas en la proximidad de los conos de emisión, ya que éstas quedaron total o parcialmente sepultadas. Hablamos de comunidades de corales como *Antipathella wollastoni*, *Stichopathes* spp., y *Dendrophyllia cornigera* entre otras (Brito & Ocaña, 2004). Estos impactos, sin embargo, se pueden considerar menores si los comparamos con todos los cambios que ocurrieron a lo largo del Mar de Las Calmas. Tal es así que los mayores impactos sobre las poblaciones y comunidades de organismos no sucedieron por contacto directo con los materiales sólidos emitidos sino por los cambios en las propiedades físico-químicas del agua.

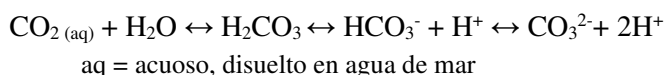
La temperatura del agua y su salinidad variaron en el entorno, aunque los cambios más significativos se registraron en zonas más próximas a la emisión. En la superficie del mar y sobre el cono principal se constató un incremento de más de 15°C respecto a la temperatura de aguas no afectadas por la erupción, y pudieron ser medidos valores anómalos a una distancia de 2 km. La salinidad, por el contrario decreció, y aunque ligeramente, se registraron valores anómalos a casi 6 km de distancia (Fraile-Nuez *et al.*, 2012; IEO, 2013). Por el contrario, el equilibrio ácido-base del agua a lo largo de todo el Mar de Las Calmas se desmoronó literalmente. La fuerte inyección de gases que aportó la erupción, fundamentalmente CO_2 y algunos compuestos reducidos del azufre, generó un desmesurado incremento de la concentración de iones del hidrógeno (H^+) causando un fuerte descenso del pH (escala que mide la concentración de iones de H^+ , expresada en una escala logarítmica inversa, $\text{pH} = -\log_{10} [\text{H}^+]$), y originando un ambiente ácido, e incluso corrosivo en algunas zonas. La liberación de CO_2 fue tan intensa que la pCO_2 (presión parcial de CO_2) disuelto en agua de mar alcanzó valores entre 12.000 y 150.000 μatm , es decir valores entre 30 y 400 veces superior a la pCO_2 en condiciones normales. El pH por su parte llegó a descender hasta 2,8 puntos, pasando de 8,1 a 5,3 unidades. En adición, los compuestos reducidos del azufre contribuyeron a la disminución del oxígeno disuelto en el agua, llegando al punto de que se detectaron masas de agua anóxicas (Fraile-Nuez *et al.*, 2012). Debido a las corrientes

predominantes (Corriente de Canarias) y a los fenómenos mesoescalares que ocurren al suroeste de las islas (Barton *et al.*, 1994; Arístegui *et al.*, 1997), el agua ácida se dirigió hacia el oeste afectando a todo el Mar de Las Calmas (ver NASA, 2013). El impacto no afectó por igual a la zona, en este sentido se creó un gradiente de acidez desde la zona más próxima (Punta Restinga, en el extremo este de la isla; pH = 6,71), a la zona más alejada (Punta de Orchilla, en el extremo oeste; pH = 7,76) donde el agua ácida ya se había diluido considerablemente (IEO, 2013).

Efecto de la acidez sobre el crecimiento de las macroalgas

Para comprender cuales son los efectos de la acidez del agua sobre el desarrollo de las plantas marinas es necesario hacer una pequeña introducción de los procesos involucrados en el equilibrio del pH. En el agua de mar el pH es un parámetro muy estable que se mueve entre unos límites estrechos. En aguas abiertas el pH es de aproximadamente $8,15 \pm 0,1$ unidades, aunque en el litoral donde la actividad fotosintética es mayor por la presencia de los macrófitos (macroalgas y fanerógamas) su rango de variación es más amplio. Durante el día el pH es ligeramente más alto debido a que las plantas (fitoplancton, fitobentos) “secuestran” CO_2 del medio, reduciendo así la concentración de H^+ , mientras que es ligeramente menor durante la noche debido a que las plantas cesan de captar CO_2 (Hofmann *et al.*, 2011).

En el mar el CO_2 se equilibra con diferentes compuestos en lo que se denomina química del carbono inorgánico en agua de mar. La relación entre los diferentes compuestos está a su vez gobernada por reacciones químicas, dependientes del pH, que se encuentran en equilibrio, tal que:



En condiciones normales (pH $8,15 \pm 0,1$), la proporción de los diferentes compuestos es aproximadamente la siguiente: el 91% del total del carbono inorgánico disuelto en el agua corresponde a HCO_3^- , el 8% a CO_3^{2-} , y únicamente un 1% a CO_2 . El H_2CO_3 es un compuesto inestable que se disocia rápidamente en el agua y por tanto no es contabilizado respecto al resto de compuestos. Pero cuando la pCO_2 se incrementa se produce un reequilibrio de cada uno de los compuestos de carbono inorgánico. Parte del CO_2 reacciona con el agua provocando que el equilibrio se desplace hacia el incremento de la concentración de HCO_3^- (bicarbonato) y H_2CO_3 (ácido carbónico), por el contrario, la concentración de CO_3^{2-} (ión bicarbonato) desciende. Al tiempo que estas reacciones de equilibrio se desplazan hacia

el H_2CO_3 y HCO_3^- se produce un incremento de H^+ (iones hidrógeno) y por tanto un descenso del pH. Como ejemplo de cómo cambian las concentraciones de estos compuestos inorgánicos del carbono podemos tomar las predicciones que el IPCC (2007) realiza para el año 2100. Una de las predicciones de este trabajo señala que el pH descenderá 0,5 unidades hasta valores de 7,6. Esto implica que la concentración de CO_2 sufrirá un incremento de unas 250 veces respecto a la concentración a un pH de 8,1; el HCO_3^- también sufrirá un incremento, aunque más moderado y en torno al 24%; mientras que la concentración de CO_3^{2-} se reducirá en un 50% (Roleda & Hurd, 2012; Koch *et al.*, 2013).

Pero llegado este punto, ¿qué supone para el desarrollo de las macroalgas que se produzca un cambio en la concentración y proporción de las diferentes formas de carbono inorgánico, y un descenso del pH?

En cuanto al incremento del carbono inorgánico, la respuesta en teoría y a priori es sencilla. En condiciones normales el carbono inorgánico se encuentra en bajas concentraciones, y podría considerarse un factor limitante, por tanto, un incremento del mismo podría suponer un fuerte estímulo para la fotosíntesis de las macroalgas y consecuentemente para su crecimiento y desarrollo. Sin embargo, la realidad es un poco más compleja ya que dentro del grupo de las macroalgas existen diferencias importantes en la asimilación y captación de las diferentes formas de carbono inorgánico. A grandes rasgos, las macroalgas pueden separarse en tres grandes grupos: algas rojas, pardas y verdes, los cuales a su vez están constituidos por diferentes líneas filogenéticas más o menos separadas entre sí. En general entre estos grupos existen importantes diferencias en la morfología y estructura de las algas, en los pigmentos fotosintéticos, como en la reproducción, pero también en los mecanismos enzimáticos de su metabolismo fotosintético. Muchas de las macroalgas verdes y pardas pueden adquirir indistintamente HCO_3^- y/o CO_2 del medio y por transporte activo a través de sus membranas desde el exterior (columna de agua) al interior intracelular por los denominados mecanismos de concentración de carbono (por sus siglas en inglés conocidos como CCM). Ya en el interior celular, estas algas utilizan el HCO_3^- directa o indirectamente como sustrato para la fotosíntesis. En el caso de las algas que adquieren conjuntamente o como única fuente de carbono el CO_2 existe una enzima, la anhidrasa carbónica, que cataliza el CO_2 en HCO_3^- . Por el contrario, en la mayoría de las algas rojas, la adquisición de carbono inorgánico y en la forma de CO_2 se realiza por difusión pasiva desde el exterior al interior intracelular donde es finalmente utilizado en la fotosíntesis (Hurd *et al.*, 2009).

Teniendo estas consideraciones previas podemos llegar a intuir que no todas las macroalgas se ven beneficiadas por igual con los cambios en las proporciones de los compuestos inorgánicos del carbono. Como ya hemos visto, el compuesto de carbono que más incrementa su concentración es el

CO₂, por tanto las algas que lo utilizan como sustrato serán las principales beneficiadas. Las plantas CCM que utilizan como sustrato el HCO₃⁻ también podrían verse estimuladas pero en la misma magnitud ya que el incremento de la concentración de HCO₃⁻ con el descenso del pH es bastante inferior al CO₂. Estas premisas afortunadamente ya han sido testadas para posibles escenarios de cambio climático, y diferentes experimentos utilizando diferentes presiones parciales de CO₂ (750-1700 μ atm) han llegado a la conclusión que los cambios en el pH y la proporción de las formas de carbono inorgánico estimulan significativamente el crecimiento de muchas algas rojas sin el CCM. Sin embargo, en los estudios que se han realizado con las macroalgas con el CCM no se advierte un incremento generalizado y significativo del crecimiento en la mayoría de las especies estudiadas; y por tanto, las plantas con estos mecanismos pueden ser indiferentes a los cambios en la concentración y proporción de los compuestos del carbono inorgánico. La explicación parece estar en que el CCM en condiciones normales es bastante eficiente para las plantas que lo poseen, y el carbono inorgánico aun siendo escaso no es un verdadero limitante de su crecimiento. De alguna forma se podría decir que en condiciones normales las algas con CCM se encuentran “saturadas” de carbono inorgánico y que un incremento significativo de la disponibilidad del mismo no afecta a su crecimiento (Roleda & Hurd, 2012).

Hasta ahora hemos considerado únicamente los efectos del pH sobre la asimilación del carbono inorgánico y hemos mostrado sus posibles efectos sobre el crecimiento de las macroalgas únicamente a unos ciertos niveles y no extremadamente bajos. Pero como sabemos y podemos intuir, los cambios en el pH tienen implicaciones sobre el desarrollo de los organismos mucho más amplias y decisivas, sobre todo en su metabolismo celular y en la estructura de las proteínas. El pH es crucial para los sistemas biológicos por sus efectos sobre las velocidades de las reacciones enzimáticas y la estructura de las proteínas. Por tanto si desciende excesivamente puede tener efectos tóxicos y nocivos para los organismos.

Las enzimas tienen un rango de pH óptimo de “funcionamiento”, ello es debido a que al estar constituidas por proteínas tienen numerosos residuos aminoácidos superficiales e ionizables (Fersht, 1980). Muchos de estos residuos son centros reactivos por los cuales las enzimas se unen a sus sustratos, y por tanto en la medida que estos se modifican con el pH la afinidad enzima-sustrato va descendiendo, y con ella la velocidad a la que las enzimas realizan la catálisis. Puede llegar el punto en que se producen cambios en la forma tridimensional de las enzimas (desnaturalización) y que éstas sean incapaces de reaccionar e incluso de reconocer sus propios sustratos. Llegado este punto todos los mecanismos que impliquen la intervención de enzimas (fotosíntesis, respiración, homeostasis, etc.) fallan, y por tanto, la vida del organismo expuesto a este pH es inviable.

Otro aspecto a tener en cuenta son los procesos de calcificación. Algunas macroalgas, así como muchos otros organismos marinos, dependen del CO_3^{2-} , para conjuntamente con el Ca^{2+} , formar sus estructuras y esqueletos de carbonato cálcico. En condiciones normales, ambos compuestos se encuentran saturados en el agua marina, de este modo la precipitación y construcción de estructuras biogénicas por parte de las plantas está, por decirlo de alguna manera, favorecida. Sin embargo, como ya hemos visto con anterioridad, en la medida que el pH desciende, lo hace también la concentración de CO_3^{2-} . Los niveles de saturación de este ion bajan y las plantas encuentran dificultades o son incapaces de calcificar sus estructuras. Experimentalmente y con especies de algas rojas del género *Corallina* se ha observado un significativo descenso en la calcificación en la medida que el pH baja, y un completo cese a partir de un pH por debajo de 7,6 unidades (Gao *et al.*, 1993; Hofmann, 2012).

Como sucede con la asimilación del carbono inorgánico el proceso de calcificación y los niveles de saturación de carbonato cálcico que necesitan las macroalgas para formar sus estructuras calcificadas son muy variables, es decir, la sensibilidad al pH es nuevamente variable según cada especie (Martin *et al.*, 2013). Las macroalgas son capaces depositar diferentes poliformas de carbonato cálcico: calcita (con alta o baja proporción de magnesio, denominadas por lo acrónimos anglosajones HMC o LMC) y aragonito. Cada una de estas formas tiene una diferente solubilidad, siendo la calcita con alta proporción de magnesio (HMC) sintetizada por las algas rojas coralinales la más soluble, y por lo tanto, la forma más difícil de depositar y retener en condiciones acidez. Por otro lado, el lugar donde se deposita el carbonato cálcico también resulta determinante. En este sentido la mayor dificultad para depositar y retener el carbonato se encuentra en aquellas macroalgas que lo exponen al medio, como *Padina pavonica* que lo deposita sobre las células de la superficie de sus talos, o como las coralinales que lo hacen en las paredes celulares. Por el contrario, las especies que acumulan el carbonato cálcico en sus interiores, como es el caso del género *Halimeda* con el aragonito, no tienen tantas dificultades para retenerlo por lo menos a niveles de pH no excesivamente bajos (7,8 unidades) (Roleda & Hurd, 2012).

Estudio de las comunidades vegetales

Para evaluar los cambios en las comunidades de macroalgas se presentan datos previos a la erupción (años 2005 y 2008), con datos obtenidos justo en el momento en el que concluyó la erupción (abril de 2012), y seis meses después (octubre de 2012). Las doce localidades de estudio (Fig. 3) han sido agrupadas a su vez en tres zonas: la primera de ellas la “zona de pH extremo”, coincidiendo con la Reserva Marina y en la

que se realizaron nuestros en ocho localidades (localidades 1 a 8), fue la zona más impactada por el volcán. En ella se registraron valores de pH que oscilaron de 6,71 unidades para las localidades más cercanas al volcán, y 7,34 para las localidades más alejadas. La segunda zona en la que se incluyen las localidades 10 y 11, “zona de bajo pH”, recibió un impacto parcial, ya que las aguas ácidas llegaron parcialmente diluidas. El pH registrado osciló entre 7,65 y 7,76 unidades. Finalmente, la tercera zona en la que se consideraron las localidades 11 y 12, “zona control”, no recibió el impacto de las aguas ácidas, y por tanto sus valores de pH fueron normales.

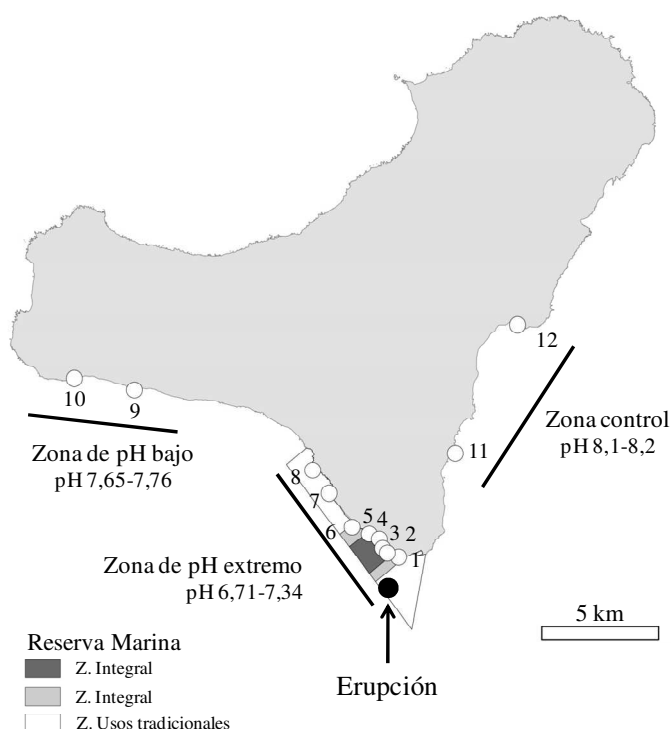


Fig. 3. Diferentes zonas consideradas en este estudio, zona de pH extremo (pH 6,71-7,34), zona de bajo pH (pH 7,65-7,76) y zona control (pH 8,1-8,2); y distribución de las localidades muestreadas. pH: fuente (IEO, 2013).

Del año 2008, solo se pudo disponer de datos de seis localidades (localidades 1, 5, 6, 8, 9 y 10). La toma de datos se realizó en fondos rocosos entre 5 y 20 m de profundidad, repartiendo equitativamente el número de muestras en tres niveles de profundidad 5-10, 10-15 y 15-20 m.

Para la estima de la abundancia de cada una de las especies de macroalgas se empleó una cuadrícula de 25x25 cm (subdividida en subcuadrículas de 5x5 cm) (Fig. 4). La abundancia de cada especie fue expresada como porcentaje de cobertura referida al total de la superficie de la cuadrícula. En cada uno de los niveles de profundidad se establecieron seis cuadrículas, dieciocho por localidad, 756 muestras en total. Al margen de la cobertura se consideraron dos parámetros más descriptores de las comunidades: riqueza y diversidad. La riqueza fue expresada como el número de especies por muestra, mientras que para la diversidad de cada muestra se consideró el índice de Shannon-Wiener [$H' = - \sum (ni / N) \log_2 (ni / N)$], donde N es la cobertura total de la muestra y ni es la cobertura de cada una de las especies que componen la muestra (Shannon & Weaver, 1949).



Fig. 4. Investigador estimando el porcentaje de cobertura de las diferentes especies de macroalgas mediante el método de cuadrícula.

Cambios en las comunidades vegetales

La erupción volcánica submarina provocó importantes cambios en la vegetación submarina de El Hierro, aunque esos cambios no fueron generalizados para las diferentes zonas estudiadas. En este sentido la zona más próxima a la erupción, la denominada zona de pH extremo fue la zona que más cambios sufrió. En la zona de bajo pH se detectaron cambios pero estos fueron ligeros, mientras que en la zona control no se observaron variaciones (Tabla 1 y Fig. 5A).

Especies	Zona de pH extremo				Zona de pH bajo				Zona control		
	2005	2008	Abr 2012	Oct 2012	2005	2008	Abr 2012	Oct 2012	2005	Abr 2012	Oct 2012
<i>Lobophora variegata</i>	87,26	94,95	27,38	63,38	51,95	64,58	54,35	68,88	51,43	57,15	57,58
<i>Coralinales costrosas</i>	2,74	1,29	0,007	4,72	9,23	12,06	5,64	5,84	18,76	12,95	12,63
<i>Filamentosas</i>	0,16	0,19	16,02	1,83	0,28	0,77	3,21	0,96	0,55	1,01	0,46
<i>Pseudotetraspora marina</i>	1,30	0,008	0,031	3,41	2,51	2,74	0,02	29,16	1,06	0,02	1,41
<i>Lophocladia trichoclados</i>	0,12	2,40	0,79	3,80		0,64	1,206	5,01		5,51	6,07
<i>Canistrocarpus cervicornis</i>	0,76	0,77	1,79	1,54	5,30	6,25	0,991	1,34	3,26	0,41	2,81
<i>Cianofitas</i>	2,21	9,15	0,01	0,01	0,40	0,33	0,029	0,69	0,61	0,02	0,15
<i>Cladophora liebetruithii</i>			4,89				0,243		0,01	1,05	0,03
<i>Jania adhaerens</i>	0,60	0,47		0,002	0,59	2,27	0,065	0,10	1,42	2,56	3,80
<i>Cystoseira compressa</i>	0,01		1,55	1,23			0,250	0,29	0,13	2,05	0,90
<i>Padina pavonica</i>	0,002		2,82	0,49		0,03	0,551	0,17	0,01	0,23	0,59
<i>Pseudochlorodesmis</i>	0,003		2,58	0,57	0,008		0,051	0,04	0,05	0,17	0,08
<i>Sargassum sp2</i>		0,25	1,96	0,25		0,09	0,735	0,02	0,003	0,95	0,22
<i>Sargassum sp1</i>	0,05		1,23	0,04	0,41	0,06	0,265	0,20	0,34	2,10	0,49
<i>Colpomenia sinuosa</i>	0,001		0,48	0,007			0,444			3,72	
<i>Asparagopsis taxiformis</i>	0,14	2,08			0,25	0,41	0,029		0,52	0,18	0,02
<i>Dictyota dichotoma</i>	0,003		0,09	0,18	0,02			0,27	0,008	0,56	0,64
<i>Styopodium zonale</i>		0,04	0,10						0,83	0,04	0,26
<i>Cystoseira abies-marina</i>			0,06	0,02			0,029		0,10	0,45	0,65
<i>Cottoniella filamentosa</i>	0,60		0,02	0,01	0,11	0,03			0,03	0,004	
<i>Amphiroa spp.</i>	0,07			0,001	0,76	0,17		0,02	0,54		0,01
<i>Dictyota paffii</i>	0,01	0,008	0,03		0,30	0,25			0,49	0,05	0,06
<i>Corallina elongata</i>	0,01				0,01	0,03	1,125			0,16	0,06
<i>Dictyota crenulata</i>	0,007		0,04			0,45			0,13		0,34
<i>Hidroclathrus clathratus</i>	0,003		0,04	0,23			0,029	0,02	0,03	0,03	0,02
<i>Anadyomene stellata</i>			0,05	0,07			0,390	0,04		0,05	0,04
<i>Dictyota sp.</i>		0,07	0,01	0,07				0,06	0,02		0,22
<i>Dasya baillouviana</i>	0,02	0,06			0,25	0,51			0,02		
<i>Gelidiopsis intricata</i>	0,09						0,015		0,003	0,004	
<i>Jania pumila</i>									0,17		0,007
<i>Dictyota pulchella</i>											0,16
<i>Thurella schousboei</i>			0,05								
<i>Peyssonnelia sp.</i>										0,11	
<i>Wrangelia penicillata</i>	0,009								0,04		
<i>Mesophyllum canariense</i>	0,007										0,02
<i>Halopteris scoparia</i>	0,007								0,007	0,01	
<i>Hypnea spinella</i>			0,007				0,044		0,001		
<i>Taenomia atomaria</i>			0,01							0,01	
<i>Sporochnus bolleanus</i>			0,01								
<i>Liagora tetrasporifera</i>	0,010										0,007
<i>Caulerpa racemosa</i>									0,007		0,01
<i>Laurencia sp.</i>	0,001		0,001							0,01	
<i>Scinaia complanata</i>			0,007								
<i>Sebdenia rodrigueziana</i>			0,006								
<i>Acrosymphyton purpur.</i>	0,007										
<i>Codium vermilara</i>				0,007							
<i>Ernodesmis verticillata</i>									0,008		
<i>Champia parvula</i>			0,005								
<i>Rosenvingea intricata</i>			0,003								
<i>Liagora ceranoides</i>	0,003										
<i>Arthrocladia villosa</i>			0,002								

<i>Wrangelia argus</i>		0,015	
<i>Chondria</i> sp.		0,01	
<i>Meristoteca decumbens</i>	0,002		
<i>Microdyction calodyction</i>			0,003
<i>Caulerpa mexicana</i>	0,002		
<i>Caulerpa webbiana</i>	0,002		
<i>Hypnea musciformis</i>			0,002

Tabla 1. Cobertura media de cada una de las especies registradas en las tres diferentes zonas de estudio (zona de pH extremo, zona de pH bajo, zona control) de la isla de El Hierro (ver fig. 3); en dos periodos previos a la erupción (2005 y 2008), y dos periodos posteriores (abril de 2012 y octubre de 2012).

Como podemos ver en los datos de cobertura media recogidos en la Tabla 1 y en la figura 5A, y para la zona de pH extremo, *Lobophora variegata* sufrió una fuerte reducción en su abundancia. Previamente a la erupción, en 2005 y 2008, los valores de cobertura media de esta especie fueron respectivamente 87,26 y 94,95%. En abril de 2012 se había reducido a un 27,38%. Sin embargo, seis meses después, en octubre de 2012, se observó una rápida recuperación de la especie, la cual alcanzó una cobertura del 68,38%.

Por otro lado, los cambios a lo largo de las localidades en la zona de pH extremo siguieron un claro gradiente. En este sentido las localidades más cercanas a la erupción fueron las que sufrieron mayor reducción en la cobertura de *Lobophora variegata* (Fig. 5B). Por ejemplo, en las localidades 1, 2 y 5 descendió más de un 75%, mientras que en las más alejadas como la localidad 8 fue de aproximadamente del 50% (Fig. 6). Examinando la cobertura de *Lobophora variegata* en los diferentes niveles de profundidad en los que se tomaron los datos (5-10, 10-15, 15-20 m) para la zona de pH extremo (Fig. 7), observamos que la reducción en la cobertura de esta especie tras la erupción fue similar en las tres profundidades estudiadas. Sin embargo, el proceso de recuperación fue diferente, si bien para las profundidades de 5-10 y 10-15 m la cobertura en octubre de 2012 alcanzó valores del 78,23 y 71,92%, respectivamente, en el nivel de profundidad 15-20 m solo registró un 40%.

En contraposición a la disminución de *Lobophora variegata* encontramos que otras especies incrementaron significativamente en su abundancia (Tabla 1). Entre ellas destacaron las algas rojas filamentosas del orden Ceramiales (especies de los géneros *Ceramium* y *Polysiphonia*), las algas verdes también filamentosas, *Cladophora liebetruithii* y *Pseudochlorodesmis furcellata* y el alga parda *Padina pavonica* (Fig. 8).

También, hay que señalar que tras la erupción se registró por primera vez en la zona la presencia de algunas especies, como *Sporochnus bolleanus* y *Athrocladia villosa*, que tampoco eran conocidas en el resto de

la isla. Por otro lado, algunas especies como *Anadyomene stellata* y *Rosenvingeia intricata* (Figs 9 y 10), además de ser más frecuentes en abril de 2012 presentaron en este periodo unas dimensiones de talos significativamente superiores a las normales.

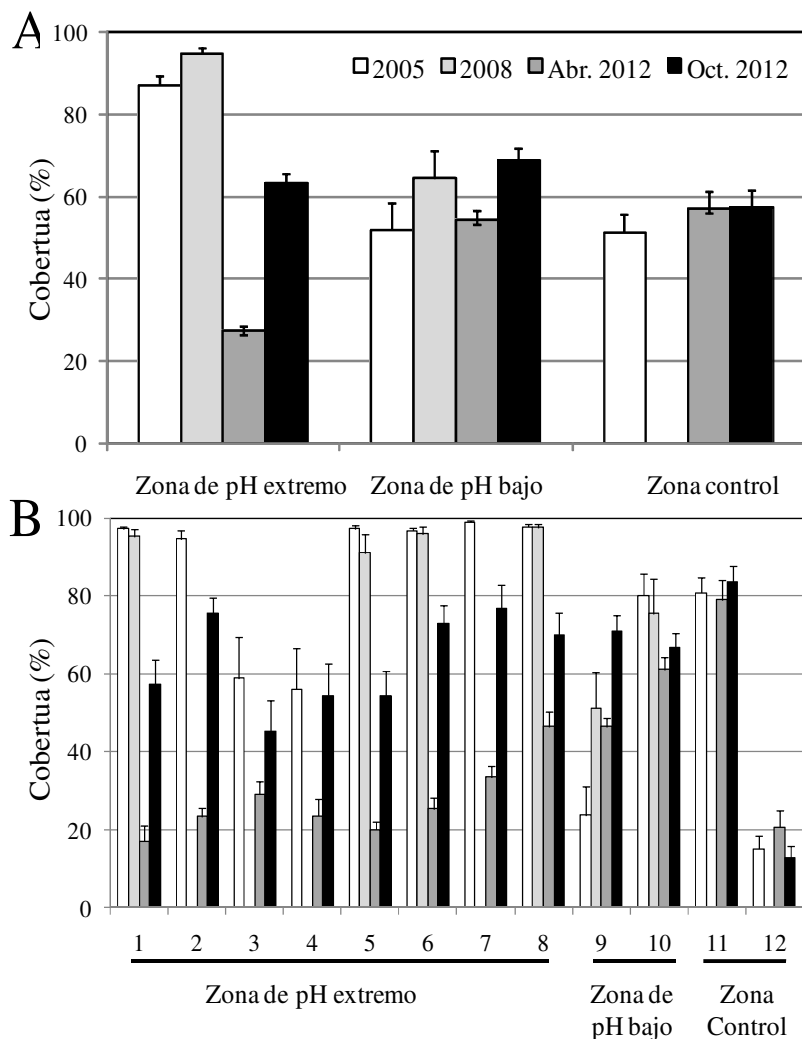


Fig. 5. Variación de la cobertura media de *Lobophora variegata* antes y después de la erupción submarina: (A) en las diferentes zonas estudiadas, y (B) en cada una de las localidades de estudio. Se observa como después de iniciada la erupción se produce una caída significativa de la cobertura en las localidades de pH extremo, con evidente recuperación en octubre de 2012.

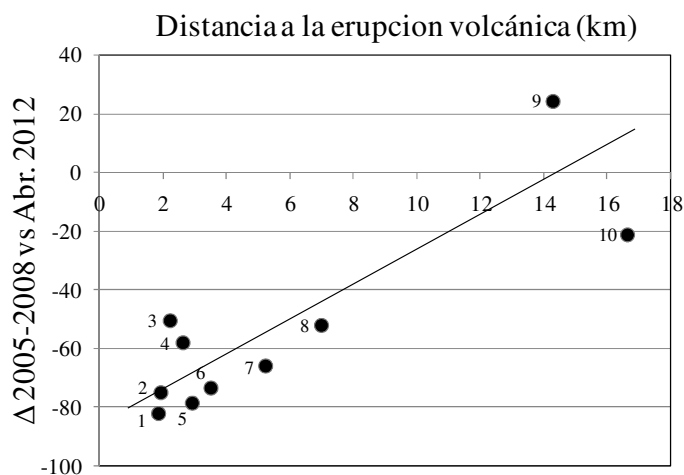


Fig. 6. Cambios en la cobertura de *Lobophora variegata* (2005-2008 frente a abril de 2012) en relación con la distancia a la erupción volcánica. Se observa que la reducción en la cobertura de *Lobophora variegata* sucedió en las localidades más próximas a la erupción (localidades 1 a 8), en ellas la reducción en la cobertura de la especie fue de entre el 80 y 50%.

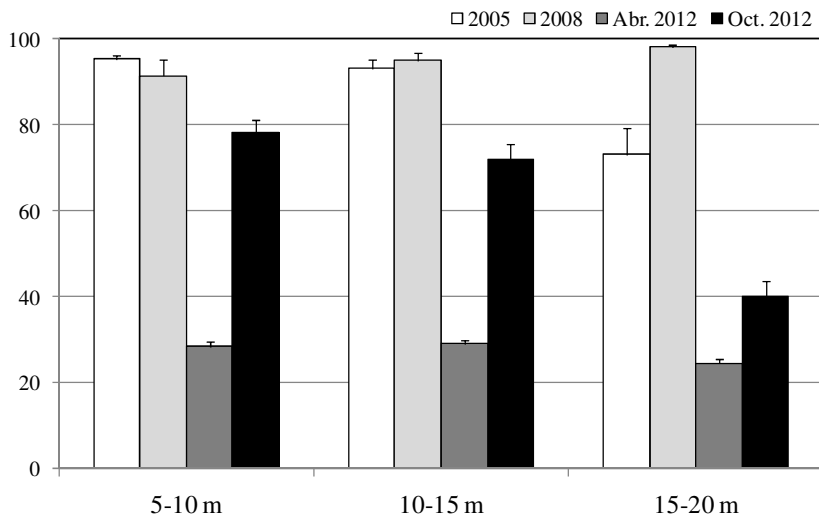


Fig. 7. Valores de cobertura media de *Lobophora variegata* en la zona de pH extremo y en los tres niveles de profundidad estudiados. Obsérvese que la cobertura de *Lobophora* cayó de forma similar en las tres profundidades, pero la recuperación de la cobertura en octubre de 2012 es inferior en el nivel de 15-20 m de profundidad.

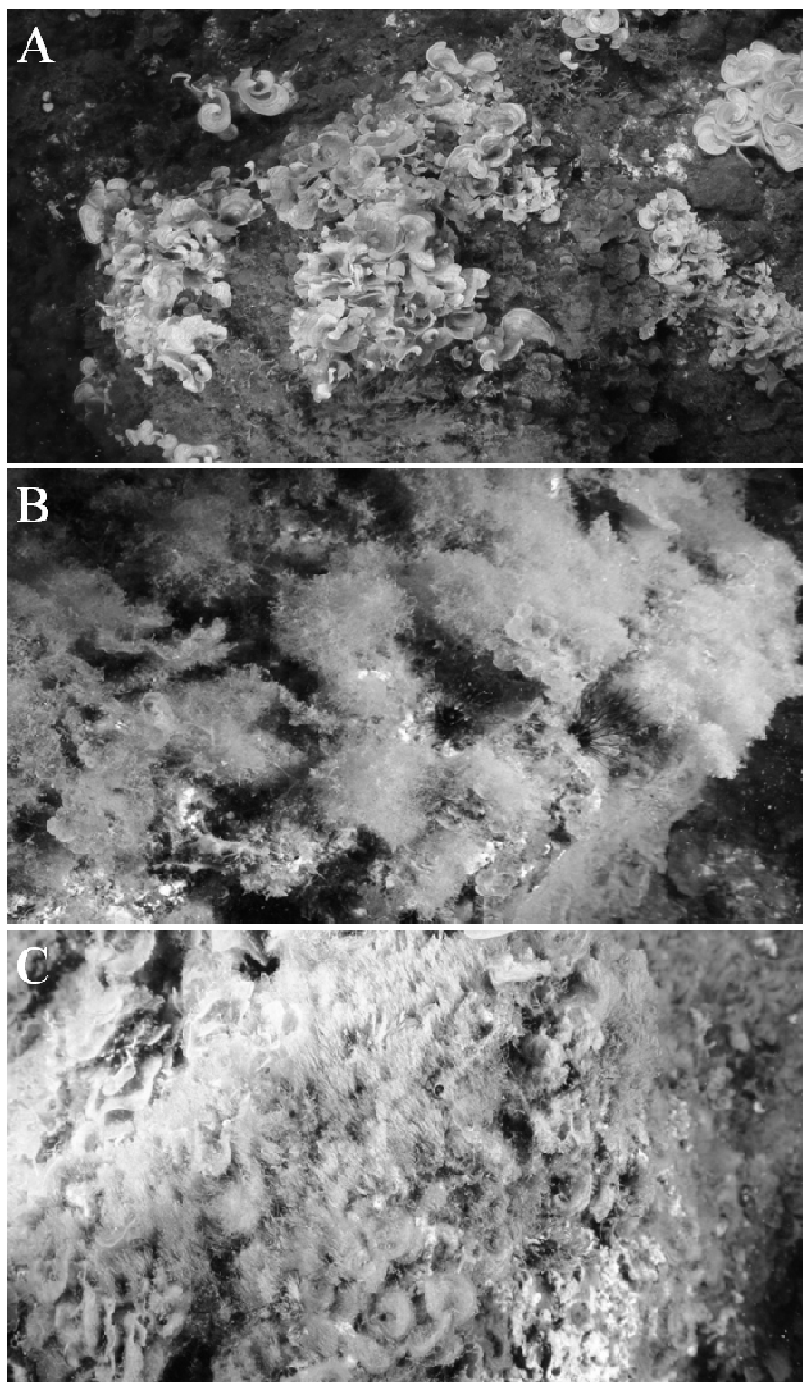


Fig. 8. Especies que remplazaron a *Lobophora variegata* en la zona de pH extremo: (A) *Padina pavonica*, (B) *Cladophora liebetuthii*, (C) *Pseudochlorodesmis furcellata*.

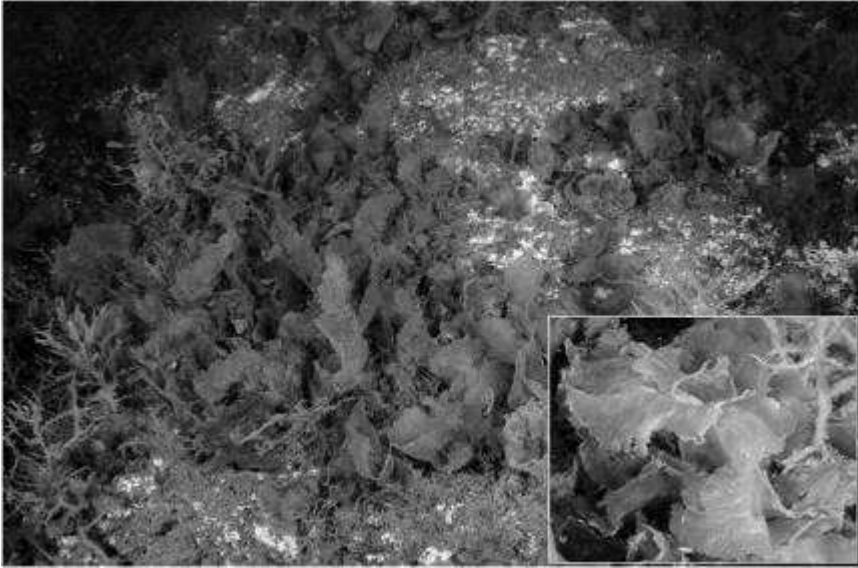


Fig. 9. Aspectos de poblaciones del alga verde *Anadyomene stellata* en el Mar de Las Calmas.

Otro grupo que sufrió especialmente el impacto del agua ácida fue el de las algas rojas incrustantes del orden Corallinales. Tal como recoge la Tabla 1, así como la figura 11A, estas especies no fueron registradas en la zona de pH extremo en abril de 2012. Como podemos observar en la figura 9, las costras resultaron muy afectadas por el agua ácida, la cual literalmente disolvió sus estructuras de carbonato cálcico. Durante el muestreo de abril de 2012 se dedujo que estas costras estaban muertas (Fig. 12). En la zona de pH bajo también se detectó una caída en la cobertura de estas especies, pero estas no llegaron a desaparecer como en la zona de pH extremo. Aunque si atendemos a las localidades (Fig. 11B), podemos observar que los cambios solo fueron significativos en la localidad 9 y no en la 10. Seis meses después, la recuperación de las coralinales costrosas en la zona de pH extremo fue notable, sin embargo no sucedió lo mismo en la zona de bajo pH.

En cuanto a la riqueza (número de especies muestra), y en la zona de pH extremo (Fig. 13A) se observó un ligero incremento. Sin embargo, este no fue generalizado dentro de todo el área ya que como muestra la figura 13B la riqueza en algunas localidades (localidades 3 y 4) era más elevada antes de la erupción volcánica. En la zona de pH bajo la riqueza fue similar en los diferentes periodos estudiados. Por el contrario, en la zona control se observó un descenso de la riqueza.

Finalmente, la diversidad en la zona de pH extremo sufrió un incremento muy significativo en abril de 2012 con valores superiores al

doble de los previamente registrados (Fig. 14A). En octubre de 2012 la diversidad descendió respecto a abril. Este patrón fue similar en todas las localidades de esta zona (Fig. 14B). En la zona de pH bajo como en la zona control, este parámetro presentó valores similares en los periodos estudiados.



Fig. 10. Aspecto de un ejemplar del alga parda *Rosenvingea intricata* en el Mar de Las Calmas.

Conclusiones

El proceso eruptivo produjo cambios en la organización y estructura de la vegetación submarina del Mar de Las Calmas. Estos cambios describieron un gradiente desde las zonas más cercanas a las más alejadas de la erupción. En este sentido, resultaron muy significativos en la reserva marina, la zona que recibió el impacto de la mayor acidez del agua; ligeros en el resto del Mar de Las Calmas, zona que recibió parcialmente el impacto; y nulos en la zona control, zona no afectada por el descenso del pH.

En la Reserva Marina, zona de pH extremo, el fuerte impacto de las aguas ácidas redujo de forma importante la cobertura de la especie dominante en sus fondos, *Lobophora variegata* y eliminó a las algas rojas Corallinales. El pH extremo (valores de 6,71-7,34 unidades) al que estuvo sometida esta zona, al menos durante parte del tiempo que duro la erupción, fue incompatible con el normal desarrollo de la mayoría de las macroalgas.

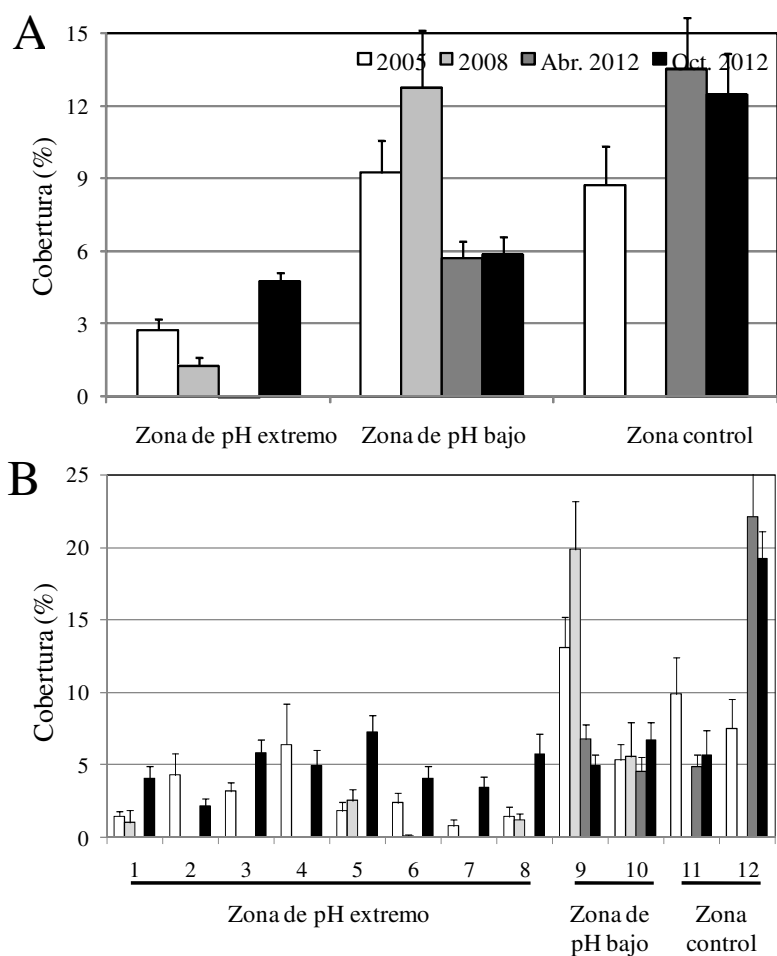


Fig. 11. Variación de la cobertura media de las algas rojas incrustantes del orden Corallinales antes y después de la erupción submarina: (A) en las diferentes zonas estudiadas, y (B) en cada una de las localidades de estudio.

Las nuevas condiciones ambientales, así como los sustratos rocosos dejados libre por *Lobophora variegata* y por las Corallinales sirvieron de catapulta para el desarrollo y predominio de otras especies. Las nuevas comunidades que surgieron en la Reserva Marina se caracterizaron por estar constituidas por especies efímeras, organismos cuyas generaciones completan su ciclo de vida en un corto periodo de tiempo. Especies, por decirlo de alguna manera, “plásticas” y adaptables a los cambios en el medio ambiente, a diferencia de *Lobophora variagata*, especie de crecimiento más lento, con generaciones que perduran varios años y con

requerimientos ambientales estables. Experimentalmente se ha demostrado que *Lobophora variegata* es capaz de tolerar y crecer con normalidad a bajo pH ($\approx 7,6$ unidades) (Roleda & Hurd, 2012). Sin embargo, tal como se desprende de los resultados de este trabajo, *Lobophora variegata* resultó muy afectada cuando fue expuesta a valores de pH inferiores.



Fig. 12. Poblaciones de Corallinales costrosas en la zona de pH extremo en las que el carbonato cálcico de las paredes de sus células resultó disuelto por el agua ácida.

En el resto del Mar de Las Calmas, zona de bajo pH, con valores de pH $\approx 7,65 - 7,76$ unidades, las comunidades sólo resultaron afectadas a nivel del grupo de las Corallinales, no detectándose cambios en la cobertura de *Lobophora variegata* o en las especies efímeras.

El incremento de la acidez de los océanos, consecuencia del aumento de la concentración de CO_2 en la atmósfera por causas antropogénicas, está siendo en estos momentos un tema candente y objeto de numerosas investigaciones. Muchas de las conclusiones a las que ha llegado la comunidad científica pueden ser contrastadas y extrapoladas con los cambios sucedidos en el Mar de Las Calmas, aunque con reservas puesto que el incremento en la acidez en la zona más impactada por la erupción supera con mucho la acidez sufrida actualmente por los océanos, así como las previsiones más severas para final de este siglo (ver IPCC, 2007). Algunos de estos trabajos han predicho que la disminución del pH puede inducir cambios en fisionomía de algunas comunidades con sustitución de

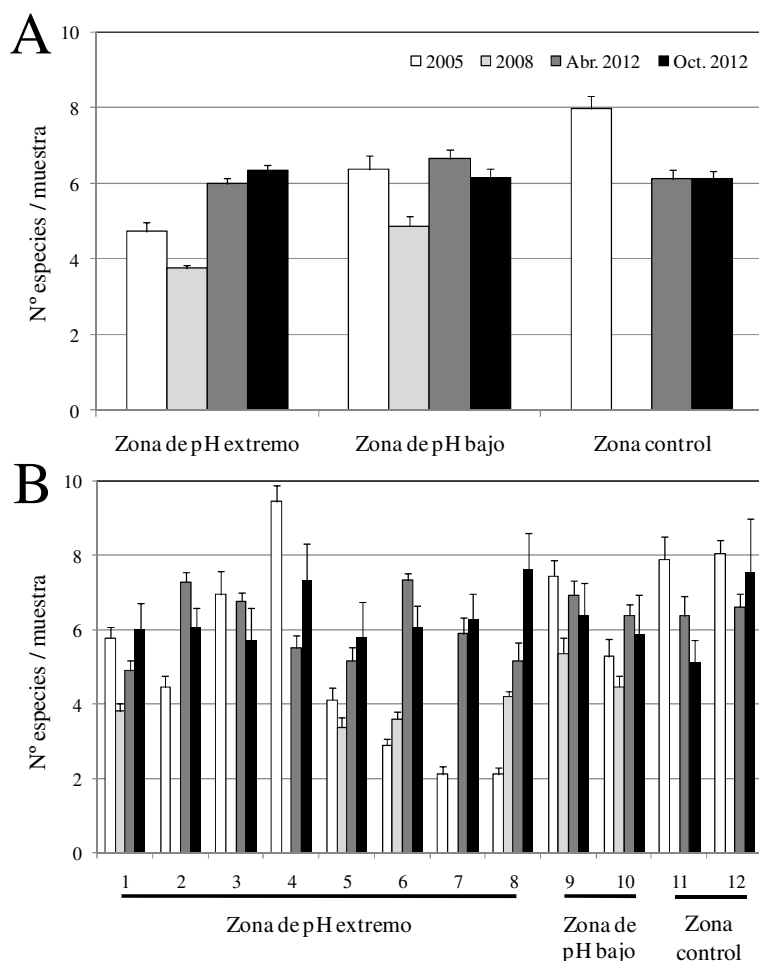


Fig. 13. Variación del número medio de especies por muestra antes y después de la erupción submarina: (A) en las diferentes zonas estudiadas, y (B) en las localidades de estudio.

los elementos perennes dominantes por especies efímeras y cespitosas (Connell & Russell, 2010; Porzio *et al.*, 2011; Roleda & Hurd, 2012). Cambios similares en las comunidades sucedieron en el Mar de Las Calmas. En común con estos estudios encontramos la proliferación de especies similares como *Padina* spp. y *Cladophora* spp. (Hall-Spencer *et al.*, 2008; Johnson *et al.*, 2012). Por otro lado, también incrementaron su abundancia diferentes algas rojas (Ceramiales como *Ceramium* spp. y

Polysiphonia spp.) plantas que como recordaremos carecen de mecanismos CCM y tienen

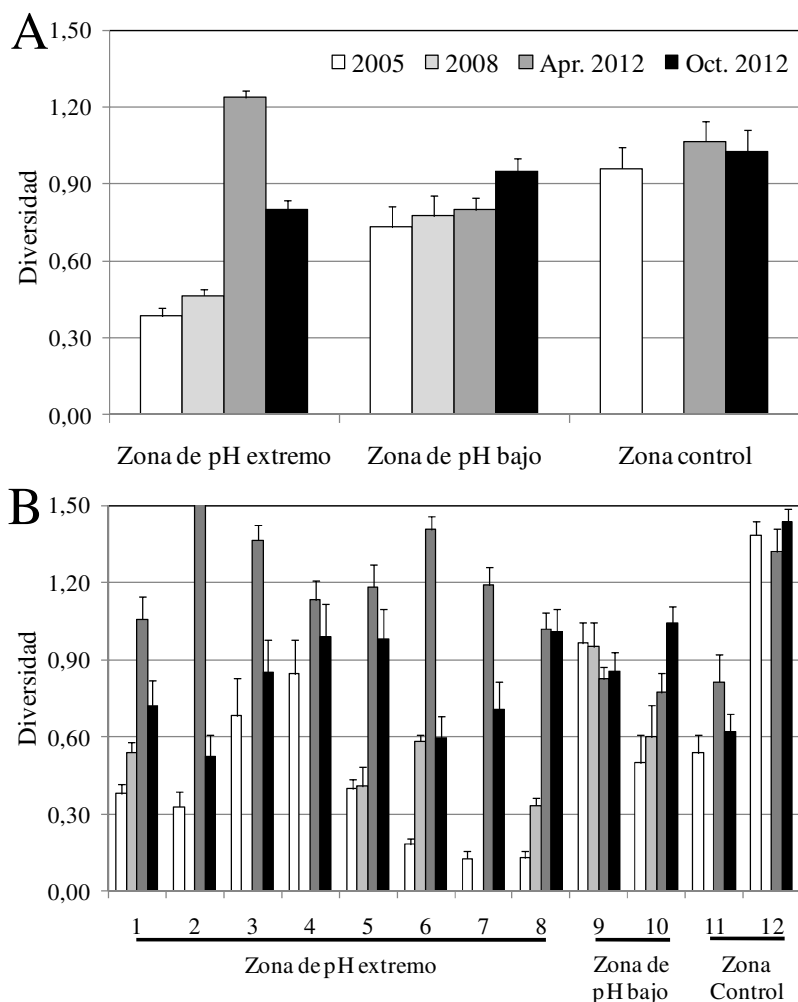


Fig. 14. Variación de la diversidad media por muestra antes y después de la erupción submarina: (A) en las diferentes zonas estudiadas, y (B) en las localidades de estudio.

limitaciones para captar CO₂ en condiciones normales, y que por tanto se pudieron ver beneficiadas durante la erupción (Roleda & Hurd, 2012). Sin embargo, los cambios en el Mar de Las Calmas solo ocurrieron en la zona de mayor descenso de pH. En la zona donde el pH alcanzó valores similares a los que se alcanzarán a final de siglo, las comunidades de *Lobophora*

variegata no fueron alteradas sustancialmente. En esta zona únicamente se constató con claridad la reducción en la cobertura de las algas Corallinales.

Algunos trabajos también sugieren (Hall-Spencer *et al.*, 2008; Porzio *et al.*, 2011) que en la medida que disminuye el pH lo hace también la riqueza y diversidad de las comunidades, pero en la zona más afectada del Mar de Las Calmas se observó, al menos en la diversidad, un patrón inverso, puesto que ésta se incrementó significativamente. Todo ello no fue debido a que se incorporaran nuevas especies, puesto que en su gran mayoría las especies que proliferaron tras la erupción ya estaban presentes en la zona, sino a que se produjo una disminución de la monopolización de *Lobophora variegata*.

Finalmente, una de las principales conclusiones que se extrae de los resultados de este trabajo es la rapidez con la que la vegetación del Mar de Las Calmas se está recuperando. Tan sólo seis meses después de la erupción volcánica la recuperación de la vegetación es notable. Tal es así, que la cobertura media de *Lobophora variegata* duplica a la obtenida inmediatamente después de la finalización de la erupción. Se puede afirmar por tanto que en un corto periodo de tiempo las comunidades de macroalgas del Mar de Las Calmas volverán a presentar un estado similar al que tenían antes de la erupción.

Agradecimientos

Quiero expresar mi agradecimiento a los compañeros Sabrina Clemente, Adriana Rodríguez, José Carlos Hernández, David Pérez, Marc Balsalobre, José Carlos Mendoza, Alejandro Escánez y Patricia Arranz por su contribución a la obtención de los datos que se ilustran en este trabajo. Nuestro trabajo contó también con la colaboración desinteresada del Cabildo Insular de El Hierro, del servicio de vigilancia de la reserva marina La Restinga - Mar de Las Calmas, y de Juan Piloto del Servicio de Inspección Pesquera de El Hierro. Los resultados aquí expuestos forman parte del proyecto “Evolución del impacto del volcán de El Hierro en la biodiversidad y los recursos marinos y costeros”, dirigido por Alberto Brito y financiado por la Viceconsejería de Pesca del Gobierno de Canarias. Finalmente agradezco al Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias, y en especial a Julio Afonso Carrillo, la invitación a participar en la VIII Semana Científica Telesforo Bravo.

Bibliografía

- ARISTEGUI, J., P. TETT, A. HERNÁNDEZ-GUERRA, G. BASTERRETXEA, M.F. MONTERO, K. WILD, P. SANDRÁ, S. HERNÁNDEZ-LEÓN, M. CANTÓN, J.A. GARCÍA-BRAUN & M. PACHECO (1997). The influence of island-generated eddies on chlorophyll distribution: a study of mesoscale variation around Gran Canaria. *Deep Sea Research* 44: 71-95.

- BARTON, E.D., J. ARÍSTEGUI, P. TETT, M. CANTÓN, J. GARCÍA-BRAUN, S. HERNÁNDEZ-LEÓN, L. NYKJAER, C. ALMEIDA, J. ALMUNIA, S. BALLESTEROS, G. BASTERRETXE, J. ESCÁNEZ, L. GARCÍA-WEILL, A. HERNÁNDEZ-GUERRA, F. LÓPEZ-LAATZEEN, R. MOLINA, M.F. MONTERO, E. NAVARRO-PÉREZ, J.M. RODRÍGUEZ, K. VAN LENNING, H. VÉLEZ & K. WILD (1998). The transition zone of Canary Current upwelling region. *Progress in Oceanography* 41: 455-504.
- BRITO, A., J.M. FALCÓN, N. AGUILAR & P. PASCUAL (2001). Fauna vertebrada marina. In: Fernández Palacios, J.M. & J.L. Martín Esquivel (Coords), *Naturaleza de las Islas Canarias: Ecología y Conservación*. Pp. 219-231. Ed. Turquesa. Santa Cruz de Tenerife.
- BRITO, A., J.C. HERNÁNDEZ, S. CLEMENTE, C. SANGIL, J.M FALCÓN & M. BALSALOBRE (2012a). Evaluación del impacto del volcán de El Hierro en la biodiversidad y los recursos marinos y costeros. Universidad de La Laguna, La Laguna.
- BRITO, A., J.C. HERNÁNDEZ, S. CLEMENTE, C. SANGIL, J.M FALCÓN, M. BALSALOBRE & J.C. MENDOZA (2012b). Evaluación del impacto del volcán de El Hierro en la biodiversidad y los recursos marinos y costeros. Segunda Parte. Universidad de La Laguna, La Laguna.
- BRITO, A. & O. OCAÑA (2004). *Corales de las Islas Canarias*. Francisco Lemus Editor, La Laguna.
- CLEMENTE, S., J.C. HERNÁNDEZ, A. RODRÍGUEZ & A. BRITO (2010). Identifying keystone predators and the importance of preserving functional diversity in sublittoral rocky-bottom areas. *Marine Ecology Progress Series* 413: 55-67.
- CONNELL, S.D. & B.D. RUSSELL (2010). The direct effects of increasing CO₂ and temperature on non-calcifying organisms: increasing the potential for phase shifts in kelp forests. *Proceedings of the Royal Society* 277: 1409-1415.
- FRAILE-NUÉZ, E., M. GONZÁLEZ-DÁVILA, J.M. SANTANA-CASIANO, J. ARÍSTEGUI, I.J. ALONSO-GONZÁLEZ, S. HERNÁNDEZ-LEÓN, M.J. BLANCO, A. RODRÍGUEZ-SANTANA, A. HERNÁNDEZ-GUERRA, M.D. GELADO-CABALLERO, F. EUGENIO, J. MARCELO, D. DE ARMAS, J.F. DOMÍNGUEZ-YANES, M.F. MONTERO, D.R. LAETSCH, P. VÉLEZ-VELCHÍ, A. RAMOS, A.V. ARIZA, I. COMAS-RODRÍGUEZ & V.M. BENÍTEZ-BARRIOS (2012). The submarine volcano eruption at the island of El Hierro: physical-chemical perturbation and biological response. *Scientific Reports* 2: 486. doi: 10.1038/srep00486.
- FERSHT, A. (1980). *Estructura y mecanismos de las enzimas*. Editorial Reverte. Madrid.
- GAO, K., Y. ARUGA, K. ASADA, T. ISHIHARA, T. AKANO & M. KIYOHARA (1993). Calcification in the articulated coralline alga *Corallina pilulifera*, with special reference to the effect of elevated CO₂ concentration. *Marine Biology* 117: 129-132.
- GUIRY, M.D. & G.M. GUIRY (2013). AlgaeBase. World-wide electronic publication. National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org> (Consultado en marzo 2013).

- HALL-SPENCER, J.M., R. RODOLFO-METALPA, S. MARTIN, E. RANSOME, M. FINE, S.M. TURNER, S.J. ROWLEY, D. TEDESCO & M.C. BUIA (2008). Volcanic carbon dioxide vents show ecosystem effects of ocean acidification. *Nature* 454: 96-99.
- HÉRNÁNDEZ, J.C. & S. CLEMENTE (2103). Reservas Marinas, cambio climático y catástrofes naturales: el caso del Mar de Las Calmas en la isla de El Hierro. En: Afonso-Carrillo, J. (ed.), *El Hierro: el nacimiento de un volcán*. Actas VIII Semana Científica Telesforo Bravo, Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias, Puerto de La Cruz, pp. 113-132.
- HERNÁNDEZ, J.C., S. CLEMENTE, C. SANGIL & A. BRITO (2008a). Actual status of the sea urchin *Diadema* aff. *antillarum* populations and macroalgal cover in the Marine Protected Areas comparing to a Highly Fished Area (Canary Islands - Easter Atlantic Ocean). *Aquatic Conservation* 18: 1091-1108.
- HERNÁNDEZ, J.C., S. CLEMENTE, C. SANGIL & A. BRITO (2008b). The key role of *Diadema* aff. *antillarum* (Echinoidea: Diadematidae) throughout the Canary Islands (eastern subtropical Atlantic) in controlling macroalgae assemblages: an spatio-temporal approach. *Marine Environmental Research* 66: 259-270.
- HOFMANN, L.C., G. YILDIZ, D. HANELT & K. BISCHOF (2012). Physiological responses of the calcifying rhodophyte *Corallina officinalis* L. to future CO₂ levels. *Marine Biology* 159: 783-792.
- HOFMANN, G.E., J.E. SMITH, K.S. JOHNSON, U. SEND, L.A. LEVIN, F. MICHELI, A. PAYTAN, N.N. PRICE, B. PETERSON, Y. TAKESHITA, P.G. MATSON, E.D. CROOK, K.J. KROEKER, M.C. GAMBI, E.B. RIVEST, C.A. FRIEDER, P.C. YU & T.R. MARTZ (2011). High-frequency dynamics of ocean pH: a multi-ecosystem comparison. *PlosOne* 6: e28983. doi:10.1371/journal.pone.0028983
- HURD, C.L., C.D. HEPURN, K.I. CURRIE, J.A. RAVEN & K.A. HUNTER (2009). Testing the effects of ocean acidification on algal metabolism: considerations for experimental designs. *Journal of Phycology* 45: 1236-1251.
- IGN (Instituto Geográfico Nacional) (2013). Boletín El Hierro: http://www.ign.es/ign/resources/volcanologia/txt_HIJERRO. (Consultado en marzo 2013).
- IEO (Instituto Español de Oceanografía) (2013). La actividad científica del Instituto Español de Oceanografía en la erupción volcánica de El Hierro: www.ieo.es/hierro.htm (Consultado en marzo de 2013).
- IPCC (2007). Climate Change (2007). The physical science basis. Summary for policymakers. Contribution of working group I to the fourth assessment report. The International Panel on Climate Change. <http://www.ipcc.ch/SPM2feb07.pdf>
- JOHNSON, V., B. RUSSELL, K. FABRICIUS, C. BROWNLEE & J.M. HALL-SPENCER (2012). Temperate and tropical brown macroalgae thrive, despite decalcification, along natural CO₂ gradients. *Global Change Biology* 18: 2792-2803.
- KOCH, M., G. BOWES, C. ROSS & X. ZHANG (2013). Climate change and ocean acidification effects on seagrasses and marine macroalgae. *Global Change Biology* 19: 103-132.
- MARTIN, S., S. COHU, C. VIGNOT, G. ZIMMERMAN & J. GATTUSO (2013). One-year experiment on the physiological response of the Mediterranean crustose coralline alga, *Lithophyllum cabiochae*, to elevated pCO₂ and temperature. *Ecology and Evolution* 3: 676-693.

- NASA (National Aeronautics and Space Administration) (2013). Earth Observatory: <http://earthobservatory.nasa.gov/NaturalHazards> (Consultado en marzo de 2013).
- PÉREZ-TORRADO, F.J., J.C. CARRACEDO, A. RODRÍGUEZ-GONZÁLEZ, V. SOLER, V.R. TROLL & S. WIESMAIER (2012). La erupción submarina de La Restinga en la isla de El Hierro, Canarias: octubre 2011-marzo 2012. *Estudios Geológicos* 68: 5-27.
- PORZIO, L., M.C. BUIA & J.M. HALL-SPENCER (2011). Effects of ocean acidification on macroalgal communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 400: 278-287.
- RIVERA, J., G. LASTRAS, M. CANALS, J. ACOSTA, B. ARRESE, N. HERMIDA, A. MICALLEF, O. TELLO & D. AMBLAS (2013). The construction of an oceanic island: insights from El Hierro 2011-12 submarine eruption. *Geology* 41: 0.1130/G33863.1
- ROLEDA, M.Y. & C.L. HURD (2012). Seaweed responses to ocean acidification. In: Wiencke C. & K. Bischof (eds.), *Seaweed Biology. Ecological Studies*. pp: 407-431. Springer-Verlag, Berlin.
- SANGIL, C. (2012). La vegetación sublitoral de sustratos rocosos de las Islas Canarias: estructura, composición y dinámica de las comunidades de macroalgas. Secretariado de Publicaciones de La Universidad de La Laguna. Universidad de La Laguna. La Laguna.
- SANGIL, C., J. AFONSO-CARRILLO & M. SANSÓN (2007). Biodiversidad y biogeografía de las macroalgas bentónicas de la isla de La Palma. *Revista de Estudios Generales de La Palma* 3: 457-479.
- SANGIL, C., J. AFONSO-CARRILLO & M. SANSÓN (2011a). La vegetación submareal de sustratos rocosos en la isla de El Hierro (islas Canarias): relación entre variables ambientales y estructura de las comunidades de macroalgas. *Vieraea* 39: 167-182.
- SANGIL, C., M. SANSÓN & J. AFONSO-CARRILLO (2011b). Spatial variation patterns of subtidal seaweed assemblages along a subtropical oceanic archipelago: thermal gradient vs herbivore pressure. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 94: 322-334.
- SANGIL, C., M. SANSÓN, S. CLEMENTE, J. AFONSO-CARRILLO & J.C. HERNÁNDEZ (en revisión). Contrasting the richness, diversity and structure of seaweed assemblages in alternate states: urchin density as a driver of biotic homogenization. *Journal of Sea Research*.
- SANTANA-CASIANO, J.M., M. GONZÁLEZ-DÁVILA, E. FRAILE-NUEZ, D. DE ARMAS, A.G. GONZÁLEZ, J.F. DOMÍNGUEZ-YANES & J. ESCÁNEZ (2013). The natural ocean acidification and fertilization event caused by the submarine eruption of El Hierro. *Scientific Reports* 3: 1140. doi: 10.1038/srep01140.
- SHANNON, C.E. & W. WEAVER (1949). *The mathematical theory of communications*. University of Illinois Press, Illinois.