

LAS ALGAS CORALINAS (RHODOPHYTA) ANTE LA ACIDIFICACIÓN DEL OCÉANO CON ESPECIAL REFERENCIA A LAS ISLAS CANARIAS

Julio Afonso-Carrillo*
Universidad de La Laguna

RESUMEN

La futura acidificación de los océanos tendrá un impacto generalizado en las especies marinas y los ecosistemas. Las algas coralinas (Corallinophycidae, Rhodophyta) son elementos conspicuos de las comunidades litorales en todas las latitudes. En la pared celular de las algas coralinas interviene la forma más soluble de calcita, lo que las hace particularmente vulnerables a variaciones en el pH del mar. En esta síntesis discutimos el actual conocimiento sobre las algas coralinas de Canarias en el contexto de los avances producidos en las últimas décadas tanto en la taxonomía (aplicación de diferentes criterios taxonómicos) como en la ecología (un grupo de organismos que prestan unos servicios ecosistémicos muy valiosos). En Canarias las algas coralinas están actualmente representadas por 56 especies, pero existen fundadas razones para creer que es una subestimación del número real de especies. Participan en la mayoría de las comunidades litorales y su abundancia permite considerarlas como elementos característicos de numerosos hábitats, algunos de ellos escasamente investigados.

PALABRAS CLAVE: Acidificación oceánica, algas coralinas, algas coralinas costrosas, islas Canarias, servicios ecosistémicos.

THE CORALLINE ALGAE (RHODOPHYTA) FACED TO THE OCEAN ACIDIFICATION WITH SPECIAL REFERENCE TO THE CANARY ISLANDS

ABSTRACT

Future ocean acidification will have a widespread impact on marine species and ecosystems. Coralline algae (Corallinophycidae, Rhodophyta) are conspicuous elements of littoral communities at all latitudes. The more soluble form of calcite intervenes in the cell wall of coralline algae, making them particularly vulnerable to variations in the pH of the sea. In this review the current knowledge about the coralline algae of the Canary Islands is discussed in the context of the advances produced in recent decades both in the taxonomy (application of different taxonomic criteria) as in the ecology (a group of organisms that provide very valuable ecosystem services). In the Canary Islands, coralline algae are currently represented by 56 species, but there are good reasons to believe that this is an underestimation of the real number of species. They participate in most coastal communities and their abundance allows them to be considered characteristic elements of numerous habitats, some of them poorly investigated.

KEYWORDS: Canary Islands, coralline algae, crustose coralline algae, ecosystem services, ocean acidification.

DOI: <https://doi.org/10.25145/j.SI.2021.04.08>

REVISTA SCIENTIA INSULARUM, 4; diciembre 2021, pp. 145-204; ISSN: e-2659-6644



INTRODUCCIÓN

El incremento de las emisiones de CO₂ de origen antropogénico está alterando la química del océano con una disminución en el pH del agua de mar (acidificación del océano) de 0,1 unidades de promedio desde el pasado siglo y con una caída proyectada de otras 0,3-0,4 unidades para el final del presente siglo (Feely *et al.* 2004; Solomon *et al.* 2007; Bates *et al.* 2014). Los cambios en la química del agua de mar pueden aumentar los costos energéticos de la construcción y el mantenimiento de las estructuras en las que interviene el carbonato cálcico, puesto que la acidificación del océano conduce a una disminución del estado de saturación del CaCO₃ del agua de mar, comprometiendo la capacidad de muchos organismos marinos calcificantes para elaborar sus conchas o esqueletos (Raven *et al.* 2005; Orr *et al.* 2005; Atkinson y Cuet 2008; Hall-Spencer *et al.* 2008; Doney *et al.* 2009; Gao *et al.* 2019).

Con el descenso del pH las estructuras elaboradas con CaCO₃ se vuelven vulnerables, tanto por la reducción del proceso de calcificación como por la disolución de carbonatos. El carbonato de calcio forma parte de conchas, esqueletos y placas de muchos invertebrados, así como de los talos de algunas algas, por lo que resultarán implicados desde diminutos organismos del plancton hasta importantes bioconstructores, como erizos, moluscos, corales o algas (Ordóñez *et al.* 2017; Byrne y Fitzner 2019; Viotti *et al.* 2019). El carbonato cálcico de los organismos vivos se presenta bajo dos polimorfos: la calcita (cristaliza en sistema romboédrico) o el aragonito (cristaliza en sistema ortorrómbico). El magnesio (Mg²⁺) puede reemplazar parte del calcio (Ca²⁺) en la calcita y la calcita que contiene > 4% de MgCO₃ se define convencionalmente como calcita alta en Mg o Mg-calcita (Tucker y Wright 1990; Ries *et al.* 2009; Basso 2012). De estas dos formas biológicas de CaCO₃, el aragonito presenta el doble de solubilidad que la calcita pura, sin embargo, la calcita alta en magnesio es más soluble que el aragonito, por lo que es la forma más sensible a la acidificación (Andersson *et al.* 2008). Por lo tanto, en un futuro próximo la acidificación de los océanos tendrá un impacto generalizado tanto en las especies marinas como en los ecosistemas (Fabry *et al.* 2008; Guinotte y Fabry 2008; Hoegh-Guldberg *et al.* 2008; Hendriks *et al.* 2010; Porzio *et al.* 2011; Ragazzola *et al.* 2012; Mostofa *et al.* 2016) con graves consecuencias para los millones de personas que dependen de los ecosistemas costeros, la pesca y la acuicultura (Hall-Spencer y Harvey 2019).

Los tres principales grupos de macroalgas marinas (algas pardas: *Phaeophyceae*, algas rojas: Rhodophyta y algas verdes: *Chlorophyta*) incluyen formas calcificadas, pero son indiscutiblemente las algas rojas las que cuentan con una más amplia representación de organismos con depósitos de carbonato cálcico, entre las que destacan las algas coralinas (Johansen, 1981; Borowitzka y Larkum 2008). Entre las

* Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal. Universidad de La Laguna, Tenerife, Canary Islands, Spain (ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9455-6904>). E-mail: julio-afonsocarrillo@gmail.com.

algas pardas solo Dictyotales cuenta con una minúscula representación de formas calcificadas, que con unas 50 especies representa algo más del 2% de las algas pardas (Silberfeld *et al.* 2014). Hasta hace poco tiempo se tenía a *Padina*, un género ampliamente representado por costas templado-cálidas a tropicales y fácilmente reconocible por sus formas flabeladas y sus depósitos extracelulares de aragonito, como el único género calcificado entre las feofíceas (Ni-Ni-Win *et al.* 2011). Pero el descubrimiento de *Newhousia*, un género de formas costrosas con depósitos de aragonito tanto extracelulares como en la pared celular, acabó con la exclusividad de *Padina* (Kraft *et al.* 2004; Vieira *et al.* 2016).

En las algas verdes hay aproximadamente un millar de especies marinas actualmente aceptadas, y de ellas algo más de 200 especies ($\pm 20\%$) presentan depósitos extracelulares de aragonito (Leliaert *et al.* 2012). Las algas verdes calcificadas están especialmente bien representadas en regiones tropicales y subtropicales con géneros muy diversificados como *Acetabularia*, *Cymopolia*, *Halimeda*, *Parvocaulis*, *Penicillus* o *Udotea* (Hillis-Colinvaux 1980; Littler y Littler 1990; Kooistra 2002).

Por último, en unas 1200 (16,6%) de las más de 7200 especies de algas rojas actualmente conocidas, el carbonato cálcico interviene en su morfología (Johansen 1981). Ciertas algas rojas bastante habituales desde las costas tropicales a las templado-cálidas, como algunas Nemaliales (*Galaxaura*, *Ganonema*, *Liagora*, *Tricleocarpa*) y Peyssonneliales (*Peyssonnelia*) presentan carbonato cálcico como depósitos de aragonito extracelular (Kjellman 1900; Denizot 1968; Huisman y Lin 2018). Sin embargo, el grupo más numeroso de algas rojas calcificadas es el de las algas coralinas que agrupa en el presente cerca de 800 especies (Woelkerling 1988; Guiry y Guiry, 2020). En las algas coralinas el carbonato cálcico ocurre bajo la forma de Mg-calcita como constituyente de la pared celular, lo que les permite construir estructuras sólidas y duraderas sustentando formaciones como los arrecifes tropicales o los lechos de rodolitos (Littler y Littler 2013).

Los estudios sobre el proceso de calcificación en las algas coralinas son limitados y todavía no se conoce bien en comparación con la abundancia de estudios sobre otros calcificadores como los corales o los moluscos (Adey y Macintyre 1973; Borowitzka *et al.* 1974; Borowitzka 1984; Lewis *et al.* 2017). Junto con la influencia del estado de saturación del agua de mar, el pH interno o el papel de la fotosíntesis sobre la calcificación, se discute acerca del control que las algas coralinas ejercen sobre los procesos de calcificación, es decir, si es un proceso inducido como en las algas verdes (Borowitzka y Larkum 2008; Hofmann *et al.* 2016). Hay dos tipos de pared celular calcificada en las algas coralinas: la primaria, muy delgada, y la secundaria, en la que los cristales de Mg-calcita se disponen radialmente perpendiculares a la pared celular (Borowitzka *et al.* 1974; Nash y Adey 2017). La calcificación ocurre en varias etapas sucesivas desde la pared celular primaria, que se llena con fluido mineralizante de compuestos orgánicos y agua de mar, en el que los gránulos de Mg-calcita precipitan sobre microfibrillas de celulosa perpendiculares a la pared y se calcifican construyendo los cristales radiales de Mg-calcita (Nash *et al.* 2019). El análisis de características a escala nanométrica de las paredes celulares calcificadas ha mostrado la existencia de ocho morfotipos distintos de cristalitas primarios que parecen concordar con los principales grupos de algas coralinas (Auer y Piller 2020).



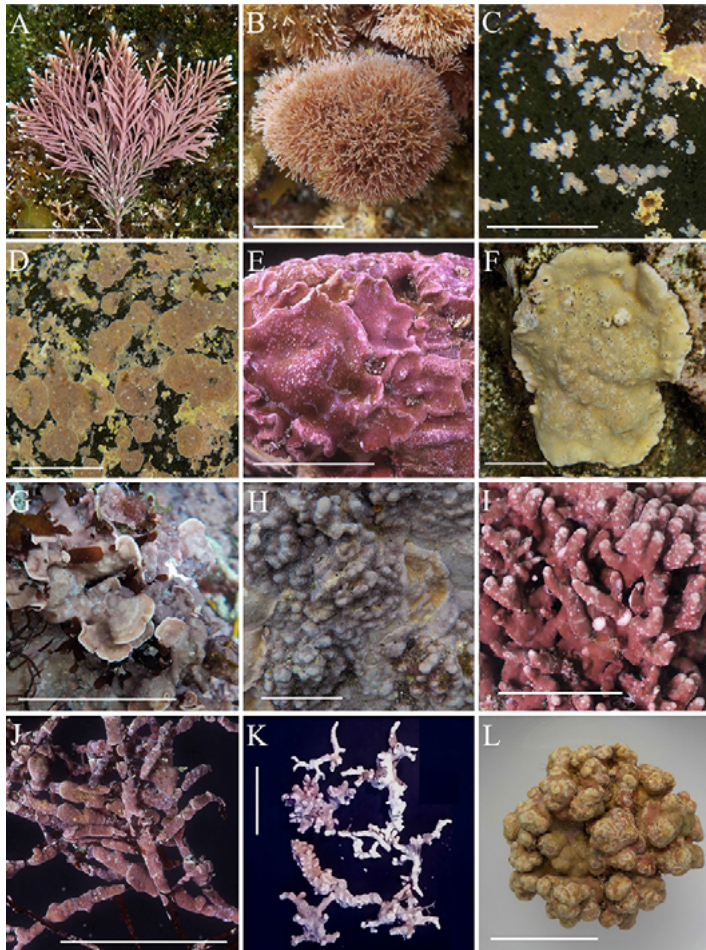


Figura 1. Ejemplos de la morfología externa de algunas algas coralinas de las islas Canarias. A. *Corallina* sp. B. *Jania rubens*. C. *Hydrolithon* sp. D. *Harveyolithon samoënsis*. E. *Lithophyllum vickersiae*. F. *Porolithon oligocarpum*. G. *Mesophyllum expansum*. H. *Titanoderma polycephalum*. I. *Melyvonnea canariensis*. J. *Titanoderma pustulatum* epífita en *Pterocladia capillacea*. K. *Lithothamnion corallioides*. L. Rodolito no identificado. Barra de escala = 20 mm.

Las algas coralinas (figura 1) han conseguido un incuestionable éxito evolutivo y en todas las regiones son elementos conspicuos de las comunidades bentónicas desde los polos al ecuador (Johansen 1981). En las islas Canarias están ampliamente representadas con más de 50 especies (Afonso-Carrillo y Sansón 1999; Gallardo *et al.* 2016), son participantes habituales en la mayor parte de las comunidades del fitobentos con rangos de abundancia que permite considerarlos como los elementos más característicos de numerosos hábitats bentónicos (Afonso-Carrillo *et al.* 1985a;

Templado *et al.* 2012), y las gentes de la mar se refieren a ellas como «caliches», «confites» o «anises» (Viera y Clavijo 1868; Afonso-Carrillo 1997; Machado y Morera 2005). La acidificación del océano tendrá un impacto sobre todas estas especies y, consecuentemente, sobre los ecosistemas marinos canarios.

Este trabajo ha sido diseñado con el propósito de revisar el actual conocimiento sobre las algas coralinas de las islas Canarias, en el contexto de los avances producidos en las últimas décadas tanto en la taxonomía como en la ecología de este grupo de organismos, que prestan unos muy valiosos servicios ecosistémicos en todas las latitudes. La calcificación de las paredes celulares de estas algas, con la forma más soluble de calcita, las hace particularmente vulnerables en el previsto escenario de acidificación de los océanos.

DIVERSIFICACIÓN DE LAS ALGAS CORALINAS

Por sus talos íntegramente calcificados las algas coralinas presentan un elevado potencial de conservación y han dejado un excelente y continuo legado fósil desde principios del Cretácico, hace 136 Ma, con plantas portadoras de estructuras reproductoras (Aguirre *et al.* 2000; Peña *et al.* 2020), un legado que también incluye algas coralinas de las islas Canarias (Rothpletz y Simonelli 1890; Meco 2008). Pero este grupo es mucho más antiguo, puesto que un fósil datado en 600 Ma es asignado a un ancestro de las algas coralinas (Xiao *et al.* 1998). Este grupo de algas ha sido un componente constante de las comunidades marinas a lo largo del tiempo, lo que no solo permite seguir la historia de este grupo, sino que, además, son buenos referentes sobre los que establecer las condiciones ambientales del pasado (Rösler *et al.* 2017). Su protagonismo ha sido tan elevado que, por ejemplo, los hábitats costeros carbonatados del Mioceno presentan una facies de depósitos de algas coralinas que reemplazaron temporalmente a los corales como productores dominantes de carbonatos en trópicos y subtrópicos (Littler y Littler 2013). Su distribución, mantenida en el tiempo y a escala global, ha permitido detectar en el pasado tanto picos de diversidad como periodos de extinción (Aguirre *et al.* 2000). Son indicadores paleoambientales de alta precisión que proporcionan una herramienta valiosa para contextualizar los recientes cambios oceánicos (Halfar *et al.* 2008; Williams *et al.* 2011), al tiempo que permiten reconstruir la historia evolutiva de estas algas mediante el calibrado de los análisis filogenéticos y la valoración de las tendencias evolutivas de los caracteres morfológicos (Peña *et al.* 2020).

Plinio, en el siglo primero, ya reconocía a *Corallina* como un organismo vivo, un nombre diminutivo que procede del latín *Corallo* (= coral) (Irvine y Chamberlain 1994), y que Linnaeus (1758) ya incluyó en su *Sistema Natura*. Por el siglo XVIII las algas coralinas se incluían junto a corales, hidroideos, esponjas, briozoos y otras algas calcificadas en el reino animal (Ellis 1775). Ese criterio fue seguido por Lamouroux (1812, 1816) y Lamarck (1815), que las trataron como «polypiers coralligènes flexibles». Fueron Philippi (1837) y Decaisne (1842) los que establecieron de forma inequívoca la naturaleza vegetal de estos organismos. Las formas geniculadas comenzaron a ser estudiadas por los ficólogos e incluidas en sus listados de especies,



sin embargo, las formas costrosas mucho más complejas de estudiar quedaron en manos de un número muy reducido de especialistas a los que se remitían las muestras para su identificación. Cuando se inició el siglo xx, Heydrich (1897a, b) y Foslie (1898a, b) rivalizaban en la configuración del grupo de las coralinas no geniculadas con la caracterización y descripción de nuevos taxones. Foslie fue particularmente prolífico (entre 1887 y 1909 describió 10 géneros, 240 especies y 235 taxones infra-específicos) y en la actualidad sus publicaciones y su herbario siguen constituyendo un recurso fundamental para investigar las coralinas no geniculadas (Printz 1929; Adey 1970; Woelkerling 1984).

A Heydrich y Foslie les sucedió Lemoine (1911, 1929a, b) como investigadora de referencia en el estudio de las algas coralinas, siendo durante la primera mitad del siglo xx muy limitados los avances en este grupo (*e.g.*, Suneson 1937, 1943; Manza 1940; Hamel y Lemoine 1953; Mason 1953). Fue a partir de los años sesenta cuando se recuperó el interés científico por estas algas (*e.g.*, Adey 1964; Cabioch 1966, 1971, 1972, 1988; Masaki 1968; Johansen 1969, 1976; Littler 1972, 1973; Adey y Adey 1973; Adey y MacIntyre 1973). En este periodo primaron estudios en los que se enfatizó la importancia de la estructura vegetativa y reproductora como características primordiales para el reconocimiento de las especies. Johansen (1981) resumió el estado de conocimientos al iniciarse la década de los ochenta, momento en que todas las algas coralinas se mantenían agrupadas en la gran familia Corallinaceae dentro del orden Cryptonemiales. Unos pocos años después sería establecido el orden Corallinales (Silva y Johansen 1986).

Las algas coralinas presentan un amplio rango de variabilidad morfológica en una misma especie, por lo que el aspecto externo no suele ser suficiente para distinguirlas. Por eso los caracteres relacionados con la anatomía se fueron generalizando como características diagnósticas (Cabioch 1972, 1988). En consecuencia, llevar a cabo identificaciones constituía un procedimiento metodológico largo y laborioso, por requerir, además de eliminar el CaCO_3 de las paredes celulares (descalcificación), la aplicación de técnicas histológicas (figura 2) para obtener secciones delgadas en planos convenientemente orientados (Afonso-Carrillo *et al.* 1984). Pero debido a la escasa información publicada sobre la mayor parte de las especies, disponer de secciones histológicas adecuadas no siempre aseguraba una identificación con garantías sin contar con la colaboración de uno de los escasos expertos en el grupo (Johansen 1981; Woelkerling 1988). Este conjunto de dificultades ha propiciado que en muchos estudios, tanto florísticos como ecológicos, las algas coralinas costrosas hayan sido pasadas por alto o simplemente tratadas colectivamente como «lithothamnia», «CCA» (acrónimo de Crustose Coralline Algae) o por «coralinas no geniculadas» (*e.g.*, Lawson y Norton 1971; Adey y Macintyre 1973; Ballesteros 1993; Sangil *et al.* 2011, 2016).

A partir de los años ochenta se generalizó la utilización de la microscopía electrónica de barrido (MEB), lo que permitió el estudio de los especímenes sin necesidad de eliminar el CaCO_3 (figura 3), reduciendo parcialmente el esfuerzo necesario para la caracterización morfoanatómica de estas algas (Afonso-Carrillo *et al.* 1985b). También comenzaron a aplicarse nuevos criterios diagnósticos sustentados en la morfología vegetativa y reproductora de los especímenes tipo, lo que



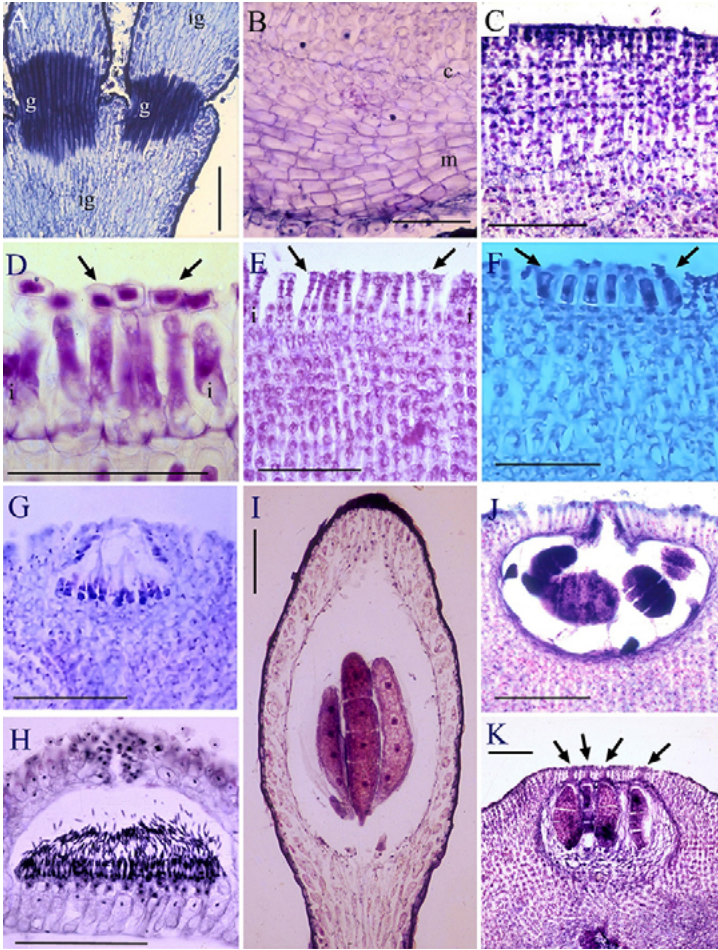


Figura 2. Ejemplos de morfología vegetativa y reproductora de algas coralinas de las islas Canarias empleando las técnicas histológicas tradicionales. Secciones longitudinales radiales de fragmentos descalcificados y tinción hematoxilina de Ehrlich-eosina (ver Afonso-Carrillo *et al.* 1984).

- A. Detalle de dos genículos (g) entre intergenículos (ig) en *Jania purpurata*. B. Detalle de filamentos medulares (m) de los que se originan filamentos corticales (c) en *Neogoniolithon hirtum*. C. Detalle de los filamentos corticales en *N. hirtum*. D. Detalle del estrato de células iniciales del córtex cubiertas por un estrato de células epiteliales (flechas) en *Titanoderma polycephalum*. E. Detalle del córtex mostrando varios estratos de pequeñas células epiteliales (flechas) sobre las células iniciales en *Lithophyllum incrustans*. F. Detalle de un campo de tricocitos (flechas) en *Porolithon oligocarpum*. G. Conceptáculo femenino con ramas carpogoniales en *Harveyolithon samoëense*. H. Conceptáculo masculino con espermatangios y espermacios en *Titanoderma pustulatum*. I. Conceptáculo con esporangios en *Jania purpurata*. J. Conceptáculo uniporado con esporangios en *Harveyolithon samoëense*. K. Conceptáculo multiporado, con cada esporangio con un tapón en cada poro (flechas) en *Phymatolithon lenormandii*. Barra de escala = 50 μm .

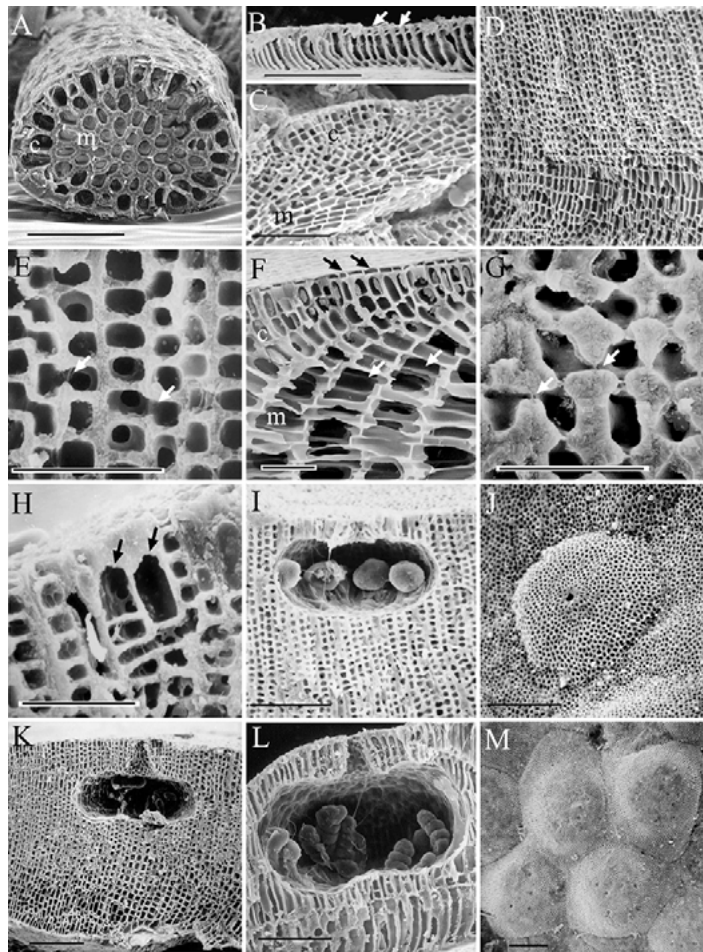


Figura 3. Ejemplos de morfología vegetativa y reproductora de algas coralinas de las islas Canarias en microscopía electrónica de barrido (MEB) (ver Afonso-Carrillo *et al.* 1985b). Secciones longitudinales radiales excepto las especificadas. A. Sección transversal de un intergenículo mostrando la médula (m) central y el córtex (c) en *Jania purpurata*. B. Margen del talo en *Titanoderma pustulatum*, donde cada célula basal porta una pequeña célula epitelial (flechas). C. Médula (m) y córtex (c) en el margen del talo en *Neogoniolithon hirtum*. D. Filamentos corticales en *Lithophyllum lobatum*. E. Detalle de filamentos corticales interconectados lateralmente por fusiones celulares (flechas) en *Harveyolithon samoëense*. F. Detalle de médula (m), córtex (c) y células epiteliales (flechas negras) en *Mesophyllum expansum*; células medulares con amplias fusiones (flechas blancas). G. Detalle de filamentos corticales con células interconectadas lateralmente por sinapsis secundarias (flechas) en *Lithophyllum* sp. H. Detalle de dos tricocitos (flechas) en *Harveyolithon samoëense*. I. Conceptáculo uniporado con carposporangios en *Harveyolithon samoëense*. J. Visión superficial de un conceptáculo uniporado en *H. samoëense*. K. Conceptáculo uniporado vacío en *Lithophyllum lobatum*. L. Conceptáculo uniporado con tetrasporangios en *Titanoderma pustulatum*. M. Visión superficial de varios conceptáculos multiporados en *Melyvonnea canariensis*. Barra de escala A-D, I-M = 50 μm ; E-H = 20 μm .

encadenó una significativa redefinición de géneros y de especies, y considerables cambios nomenclaturales (*e.g.*, Chamberlain 1983; Woelkerling, 1983a, 1983b, 1985, 1988; Woelkerling *et al.* 1985, 1993; Irvine y Chamberlain 1994; Penrose y Woelkerling 1988). Se aceptó de manera generalizada la necesidad de utilizar la información obtenida a partir de los ejemplares tipo para establecer los caracteres diagnósticos de los diferentes taxones, potenciando de este modo la revisión crítica de las colecciones de herbario de los investigadores clásicos (*e.g.*, Verheij y Woelkerling 1992; Woelkerling 1993; Woelkerling y Verheij 1995; Woelkerling y Lamy 1998; Woelkerling *et al.* 2005).

Ya en este siglo, la eclosión de los estudios moleculares desencadenó una revolución en la sistemática y la taxonomía de las algas coralinas que continúa en la actualidad (*e.g.*, Harvey *et al.* 2003; Broom *et al.* 2008; Hind y Saunders 2013; Peña *et al.* 2015a, b; Melbourne *et al.* 2017; Caragnano *et al.* 2018). La secuenciación de ADN y los análisis filogenéticos están permitiendo una nueva evaluación de estas algas y el establecimiento de sus relaciones. Los nuevos órdenes Sporolithales (Le Gall *et al.* 2010), Hapalidiales (Nelson *et al.* 2015) y Corallinapetrales (Jeong *et al.* 2020) se han disgregado de Corallinales, para agrupar a los 59 géneros de algas coralinas actualmente aceptados, 19 de los cuales han sido descritos en las dos últimas décadas (*e.g.*, Hind y Saunders 2013; Adey *et al.* 2015; Hind *et al.* 2016; Rösler *et al.* 2016; Caragnano *et al.* 2018; Liu *et al.* 2018; Townsend y Huisman 2018; Peña *et al.* 2019; Jesionek *et al.* 2020) (tabla 1). Además, de acuerdo con evidencias morfológicas se han propuesto hasta seis familias para Corallinales (Townsend y Huisman 2018), y dos para Hapalidiales (Athanasiadis 2016; Schneider y Wynne 2019) (tabla 1). Sin embargo, no hay consenso sobre esta materia y una reciente filogenia calibrada en el tiempo (Peña *et al.* 2020) solo respalda con claridad tres linajes en Corallinales, y ninguna de las propuestas define el conjunto de atributos morfoanatómicos para cada una de estas familias (Puckree-Padua *et al.* 2020).

El conjunto de caracteres morfológicos y anatómicos no siempre resulta suficiente para discriminar especies, por lo que se ha enfatizado sobre la importancia de secuenciar los especímenes tipo para asegurar la asignación inequívoca de los nombres (Hind *et al.* 2014; Peña *et al.* 2018). Los códigos de barras de ADN obtenidos al secuenciar el extremo 5' del gen mitocondrial citocromo oxidasa I (COI-5P) han demostrado ser muy efectivos para una identificación precisa de especies conocidas y para detectar nuevas especies (especies crípticas) que hasta entonces habían pasado desapercibidas por presentar diferencias morfológicas muy sutiles o atribuidas al propio rango de variación de la especie (Pardo *et al.* 2014). Para asegurar las identificaciones se plantea como línea de trabajo imprescindible la secuenciación de los especímenes tipo de las especies aceptadas, así como de todos aquellos taxones hoy tratados como sinónimos taxonómicos de acuerdo con los tradicionales criterios morfoanatómicos. Los recientes estudios genéticos están siendo muy clarificadores, no solo sustentando la descripción de nuevos géneros y la caracterización de las especies (*e.g.*, Peña *et al.* 2011, 2015a, b; Hernández-Kantún *et al.* 2015; Hind *et al.* 2016; Richards *et al.* 2017, 2019; Carragnano *et al.* 2018), sino que, además, están aportando inequívocas evidencias de la existencia de una elevada diversidad críptica. Pero hay dificultad para establecer caracteres morfoanatómicos suficien-



TABLA 1. ÓRDENES, FAMILIAS Y GÉNEROS ACTUALES EN LAS ALGAS CORALINAS (*CORALLINOPHYCIDAE*). EXISTEN EVIDENCIAS MOLECULARES PARA RECONOCER CUATRO ÓRDENES*, NO ASÍ PARA LA DISTINCIÓN DE FAMILIAS, DONDE HAY CONTROVERSIAS. EN CORALLINALES SE INDICAN LAS SEIS FAMILIAS PROPUESTAS POR TOWNSEND Y HUISMAN (2018), AUNQUE PEÑA *ET AL.* (2020) SOLO RECONOCIERON TRES LINAJES SUPRAGENÉRICOS. EN *HAPALIDIALES* NO SE HAN APORTADO PRUEBAS GENÉTICAS PARA DISTINGUIR MÁS DE UNA FAMILIA

CORALLINALES	
Corallinaceae (14)	<i>Mastophora</i> Decaisne, 1842
<i>Alatocladia</i> (Yendo) Johansen, 1969	<i>Metamastophora</i> Setchell, 1943
<i>Arthrocardia</i> Decaisne, 1842	
<i>Bossiella</i> Silva, 1957	Porolithaceae (5)
<i>Calliarthron</i> Manza, 1937	<i>Dawsoniolithon</i> Caragnano, Foetisch, Maneveldt & Payri, 2018
<i>Chamberlainium</i> Caragnano, Foetisch, Maneveldt & Payri, 2018	<i>Floiophycus</i> Townsend & Huisman, 2018
<i>Chiharaea</i> Johansen, 1966	<i>Harveyolithon</i> Rösler, Perfectti, Peña & Braga, 2016
<i>Corallina</i> Linnaeus, 1758	<i>Metagoniolithon</i> Weber van Bosse, 1904
<i>Crusticorallina</i> Hind & Gabrielson, 2016	<i>Porolithon</i> Foslie, 1909
<i>Ellisolandia</i> Hind & Saunders, 2013	
<i>Jania</i> Lamouroux, 1812	Spongitaceae (3)
<i>Johansenia</i> Hind & Saunders, 2013	<i>Neogonolothon</i> Setchell & Mason, 1943
<i>Masakiella</i> Guiry & Selivanova, 2007	<i>Rhizolamiella</i> Shevejko, 1982
<i>Parvicellularium</i> Caragnano, Foetisch, Maneveldt & Payri, 2018	<i>Spongites</i> Kützing, 1841
<i>Pneophyllum</i> Kützing, 1843	
CORALLINAPETRALES	
Hydrolithaceae (2)	Corallinapetraceae (1)
<i>Adeyolithon</i> Peña, Le Gall & Braga, 2018	<i>Corallinapetra</i> Farr, Nelson & Sutherland, 2015
<i>Hydrolithon</i> (Foslie) Foslie, 1909	
HAPALIDIALES	
Lithophyllaceae (6)	Hapalidiaceae (14)
<i>Amphiroa</i> Lamouroux, 1812	<i>Austrolithon</i> Harvey & Woelkerling, 1995
<i>Ezo</i> Adey, Masaki & Akioka, 1974	<i>Boreolithon</i> Harvey & Woelkerling, 1995
<i>Lithophyllum</i> Philippi, 1837	<i>Callilithophytum</i> Gabrielson, Adey, Johnson & Hdez.-Kantún, 2015
<i>Lithothrix</i> Gray, 1867	<i>Choreonema</i> Schmitz, 1889
<i>Tenarea</i> Bory, 1832	<i>Crustaphytum</i> Liu & Lin, 2018
<i>Titanoderma</i> Nägeli, 1858	<i>Epulo</i> Townsend & Huisman, 2004
	<i>Exilicrusta</i> Chamberlain, 1992
Mastophoraceae (4)	<i>Lithothamnion</i> Heydrich, 1897
<i>Lesueuria</i> Woelkerling & Ducker, 1987	<i>Mastophoropsis</i> Woelkerling, 1978
<i>Lithoporella</i> (Foslie) Foslie, 1909	<i>Melobesia</i> Lamouroux, 1812



Hapalidiaceae (cont.)	
<i>Neopolyporolithon</i> Adey & Johansen, 1972	<i>Clathromorphum</i> Foslie, 1898
<i>Synarthrophyton</i> Townsend, 1979	<i>Kvaleya</i> Adey & Sperapani, 1971
<i>Phymatolithon</i> Foslie, 1898	<i>Melyvonnea</i> Athanasiadis & Ballantine, 2014
<i>Tectolithon</i> Bahia, Jesionek & Amado-Filho, 2020	<i>Mesophyllum</i> Lemoine, 1928
	<i>Phragmope</i> Athanasiadis, 2020
Mesophyllumaceae (8)	
<i>Amphithallia</i> Athanasiadis, 2019	SPOROLITHALES
<i>Capensia</i> Athanasiadis, 2017	Sporolithaceae (2)
<i>Carlskottsbergia</i> Athanasiadis, 2018	<i>Heydrichia</i> Townsend, Chamberlain & Keats, 1994
<i>Neopolyporolithon</i> Adey & Johansen, 1972	<i>Sporolithon</i> Heydrich, 1897

* Los órdenes pueden ser distinguidos por caracteres reproductivos: *Corallinales* (tetrasporangios zonados sin tapón apical, dispuestos en conceptáculos uniporados), *Hapalidiales* (tetrasporangios zonados con tapón apical, dispuestos en conceptáculos multiporados), *Sporolithales* (tetrasporangios cruciados con tapón apical, dispuestos de forma aislada o en soros) y *Corallinapetrales* (tetrasporangios zonados con tapón apical, separados por filamentos calcificados en el interior de conceptáculos multiporados).

tes para distinguir especies, cuando se conoce tan mal la variación infraespecífica por el reducido número de individuos estudiados de cada especie (Richards *et al.* 2018). En algunas especies ampliamente distribuidas tradicionalmente consideradas «bien conocidas», como las pantropicales *Melyvonnea erubescens* o *Porolithon onkodes* (Sissini *et al.* 2014; Gabrielson *et al.* 2018), se ha comprobado que representan realmente complejos en los que se incluyen un elevado número de especies genéticamente distintas. Algo similar se ha demostrado en la especie mediterránea *Lithophyllum stictiforme* (Pezzolesi *et al.* 2019).

Las filogenias también han evidenciado la artificial separación entre formas geniculadas y no geniculadas, demostrando que la pérdida y adquisición de genículos ocurrió varias veces a lo largo de la evolución de las algas coralinas (Hind y Saunders 2013), algo ya defendido por Cabioch (1972) con soporte morfoanatómico. Evidencias moleculares han demostrado diversidad críptica en el género *Corallina* del Atlántico Nororiental (Walker *et al.* 2009; Pardo *et al.* 2015). Así, *Corallina elongata* fue transferida al nuevo género *Ellisolandia* (Hind y Saunders 2013), y una nueva especie, *Corallina caespitosa* (Walker *et al.* 2009), que exhibe una amplia distribución global genéticamente confirmada que incluye Canarias (Brodie *et al.* 2013), ha resultado, de acuerdo con los análisis genéticos de los especímenes tipo, conespecífica con *C. ferreyrae* descrita para Perú (Bustamante *et al.* 2019). Análisis moleculares y morfológicos también determinaron que *Cheilosporum*, *Haliptilon* y *Jania* debían fusionarse en un solo género, teniendo *Jania* prioridad nomenclatural (Kim *et al.* 2007). La variación morfológica en *Jania* parece estar relacionada, al menos en parte, con las condiciones ambientales (Lugilde *et al.* 2019), por lo que solo con evidencias moleculares será posible esclarecer de manera concluyente la taxonomía tanto de *Jania* como de *Amphiroa*, que incluyen especies con amplias distribuciones. Dos espléndidas monografías recientes sobre *Amphiroa* (Harvey *et al.* 2013) y *Jania* (Harvey *et al.* 2020) de las costas de Australia, sustentadas en conceptos



morfoanatómicos y en los exámenes de material tipo de diferentes regiones (aunque en *Jania* la localización de los tipos ha fracasado en muchas especies), proporcionan una muy valiosa base para futuros estudios de sistemática molecular. Sin embargo, aquí mantendremos una postura conservadora antes de aceptar la propuesta de Harvey *et al.* (2020) de tratar a la ampliamente distribuida *Jania adhaerens* como una variedad de la australiana *J. pedunculata*, sin contar con evidencias moleculares.

La alfa-taxonomía asistida molecularmente se está convirtiendo en rutina en la identificación de las algas coralinas no geniculadas (Hind *et al.* 2014). La elevada diversidad críptica detectada supone que el uso únicamente de criterios morfoanatómicos puede propiciar resultados engañosos, con elevado riesgo de subestimar el número de especies o de realizar identificaciones erróneas (Rindi *et al.* 2019). Se ha estimado que la diversidad de especies en cada región geográfica probablemente es de dos a cuatro veces superior a la actualmente conocida (Richards *et al.* 2018). La solución parece estar en la aplicación de un enfoque integrador que incluya la secuenciación de especímenes contemporáneos para evaluar la diversidad, la secuenciación de los especímenes tipo (si no es posible, topotipos) para aplicar correctamente los nombres, y realizar estudios morfoanatómicos de las muestras secuenciadas para detectar y establecer nuevos caracteres diagnósticos que permitan realizar identificaciones con garantías (Hernández-Kantún *et al.* 2016).

CARACTERÍSTICAS DE LAS ALGAS CORALINAS

Las algas coralinas están casi enteramente calcificadas y tradicionalmente se han separado en dos grandes grupos, las formas geniculadas, que son erectas con sucesivas articulaciones no calcificadas (genículos) separando segmentos calcificados (intergenículos), y las formas no geniculadas, mayoritariamente costrosas (Johansen 1981; Afonso-Carrillo 1982a; Woelkerling 1988). Se trata de una segregación artificial, puesto que hay géneros como *Bossiaella* que incluye especies de ambos tipos (Hind *et al.* 2018), pero de utilidad puesto que las metodologías de estudio son diferentes (Johansen 1981). Las formas geniculadas constan de un sistema de ramas erectas constituido por la sucesión regular de genículos e intergenículos (figuras 1A y 1B), que están firmemente adheridas al sustrato por un sistema basal de fijación, que puede consistir en una extensa costra (*Corallina*), o por estolones (ramas modificadas) originados desde los intergenículos basales y que reemplazan a la pequeña fijación inicial (*Jania*). Muchas formas geniculadas suelen ser caracterizadas e identificadas atendiendo a varios caracteres estables del hábito (forma de intergenículos, tipo de ramificación, posición y forma de conceptáculos) (Afonso-Carrillo y Sansón 1999).

El hábito de las formas costrosas (no geniculadas) incluye principalmente formas epilíticas que configuran sobre rocas y callaos sólidos recubrimientos, con márgenes regulares o no, planos y lisos, o que desarrollan en su superficie diferentes excrecencias o protuberancias (rugosidades, verrugas, crestas, ramas erectas simples o ramificadas) (figuras 1C-I). Algunas costras son laminares, discoides o foliosas y están parcialmente fijas al sustrato. Estas formas de crecimiento se pueden combinar entre sí, lo que reduce su valor para las identificaciones, por lo que no es posible



utilizar solo el aspecto externo del talo para identificarlas (Afonso-Carrillo 1982a). Algo similar sucede con el color, que puede variar en relación con la exposición a la luz. Aunque los tonos más comunes están en la gama del rojo, entre el rosado y el violeta, también se pueden encontrar talos de color gris, *beige*, pardusco, salmón o anaranjado (figura 1). Muchas formas costrosas de reducido tamaño crecen como epifitos sobre otras algas (figura 1J) y fanerógamas marinas, epizoicas sobre conchas o hidroideos, o incluso semiendófitos sobre otras algas coralinas (Afonso-Carrillo *et al.* 1985a). Por último, algunas formas viven libres, no adheridas a ningún sustrato, denominadas «rodolitos» o «maerl» según las regiones («confites» o «anises», en Canarias), y exhiben una gran variabilidad morfológica, desde pequeños y delicados talos arborescentes a sistemas complejos aplanados o subglobosos, alcanzando el aspecto de grandes bolas con ramas cortas radialmente dispuestas (figuras 1K y 1L). Estas formas de vida libre se acumulan formando lechos y se acepta que muchos rodolitos se originan a partir de ramas o fragmentos desprendidos de formas costrosas epilíticas, que una vez libres continúan creciendo y fragmentándose, manteniendo las poblaciones por multiplicación vegetativa (Irvine y Chamberlain 1994; Pardo *et al.* 2019). Recientemente se han documentado en Brasil lechos de formas geniculadas de vida libre (*Amphiroa*, *Jania*) similares a los de rodolitos (Tàmega *et al.* 2017).

Como en la mayor parte de las algas rojas, las algas coralinas están constituidas por filamentos. Salvo en unas pocas excepciones en las que los filamentos no están consolidados, la estructura consiste en un pseudoparénquima multiaxial reconocible en secciones longitudinales perpendiculares al margen o al ápice de los talos (Afonso-Carrillo *et al.* 1984). Las ramas de las formas geniculadas constan de una médula central de filamentos con crecimiento apical sincronizado de manera que todas las células tienen una longitud similar y quedan dispuestas en estratos superpuestos en los intergenículos. Regularmente, la no deposición de carbonato cálcico en uno (o varios) estratos origina un genículo (figura 2A). Desde los filamentos periféricos de la médula de los intergenículos se desarrolla el córtex de pequeñas células que crecen hacia la superficie a partir de células iniciales intercalares (subepiteliales) (figura 3A). En los talos costrosos el pseudoparénquima multiaxial se dispone dorsiventralmente con los filamentos de la médula dispuestos paralelos al sustrato en uno o varios estratos superpuestos (figuras 2B, 3B y 3C). Los filamentos medulares tienen crecimiento terminal y son responsables de incrementar la superficie del talo. Las formas más simples constan de un solo estrato de células medulares y sobre cada una de ellas se dispone dorsalmente una pequeña célula epitelial no calcificada (figura 3B), pero lo más habitual es que a partir de los filamentos medulares se formen verticalmente filamentos corticales a partir de células iniciales subepiteliales que contribuyen a incrementar el grosor del talo (figuras 2C y 3D). Esta posición intercalar de las células iniciales (figuras 2D y 2E) es única entre las algas rojas donde es dominante el crecimiento apical de los filamentos, y de su actividad se originan células corticales hacia el interior y una o varias células epiteliales hacia afuera (figuras 2D y 2E) (Cabioch 1972; Johansen 1981; Irvine y Chamberlain 1994). Tradicionalmente, al conjunto de filamentos medulares horizontales de las formas costrosas se les ha denominado «hipotalo» y a los filamentos



corticales erectos «peritalo», pero el uso de esos términos transmite la falsa idea de que la estructura de las algas coralinas difiere de la del resto de las algas rojas (Irvine y Chamberlain 1994).

La deposición de cristales de calcita en las paredes celulares se inicia durante el proceso de división de las células iniciales, y afecta a todas las células vegetativas del talo salvo a las de los genículos y las epiteliales. La calcificación de las paredes determina una cubierta rígida que envuelve a cada célula (figura 3E), pero cada célula se mantiene interconectada con las células de su filamento por tapones sinápticos (sinapsis primarias). Además, las células adyacentes de filamentos vecinos se pueden interconectar mediante fusiones celulares (figuras 3E y 3D) o sinapsis secundarias (figura 3G). Las fusiones pueden afectar a dos células o a grupos más numerosos (figuras 3E y 3D). Estas interconexiones celulares permiten la circulación de metabolitos y un cierto grado de especialización, con las células corticales próximas a la superficie dedicadas a la actividad fotosintética, mientras que las células corticales profundas y las medulares almacenando gránulos de almidón de florideas (Cabioch 1971; Afonso-Carrillo 1982a). Células portadoras de pelos (tricocitos) son muy comunes en muchas especies y se pueden originar aisladamente, en pequeños grupos (figura 3H) o en densos grupos circulares, conocidos como campos de tricocitos (figura 2F) (Cabioch 1971; Reyes y Afonso-Carrillo 1995). Los pelos son efímeros y caducos, pero una vez caídos, los tricocitos se reconocen por el mayor tamaño de estas células (figuras 2F y 3H).

Las algas coralinas tienen un ciclo de vida tipo-*Polysiphonia* con alternancia de generaciones isomórfica, con gametófitos haploides (monoicos o dioicos) y esporófitos diploides (Johansen 1981; Woelkerling 1988; Irvine y Chamberlain 1994). Las estructuras reproductoras no están calcificadas, y se encuentran dentro de cavidades (conceptáculos) rodeadas de paredes y techo, originadas en la superficie del talo (figuras 2G-2K, 3I-3M). Los conceptáculos que contienen los gametangios, tanto los femeninos o carpogonios (figura 2G) como los masculinos o espermatangios (figura 2H), tienen un solo poro (conceptáculos uniporados). Después de la fecundación el conceptáculo femenino se agranda para acoger al carposporófito que se desarrolla en su interior y que originará los carposporangios (figura 3I). Cada carpospora da lugar a un esporófito en el que habitualmente se desarrollan conceptáculos uniporados que contienen esporangios (tetrasporangios zonados rara vez cruciados o bisporangios) (figuras 2I, 2J, 3J-L) o conceptáculos multiporados con un poro formado en el extremo de cada tetrasporangio ocupado por un tapón (figuras 2K y 3M). Más raros son los soros difusos con un solo esporangio por cavidad que caracterizan a Sporolithales (Afonso-Carrillo 1982a; Irvine y Chamberlain 1994). La multiplicación vegetativa ocurre por fragmentación de ramas en las formas de vida libre (Pardo *et al.* 2019), o raramente mediante propágulos especializados (Afonso-Carrillo 1989).



ALGAS CORALINAS DE LAS ISLAS CANARIAS

Las primeras citas de algas coralinas para las islas Canarias fueron publicadas a lo largo del siglo XIX. A Lamarck (1815), Lamouroux (1816) y Montagne (1846) se deben las primeras citas y las descripciones de nuevas especies de formas geniculadas, mientras que las primeras formas costrosas fueron citadas por Piccone (1884, 1886) y Vickers (1896). A comienzos del pasado siglo, C. Sauvageau recolectó algas coralinas costrosas en Puerto Orotava (ahora Puerto de la Cruz, Tenerife) en el invierno de 1905 (Afonso-Carrillo 2003), que envió a M. Foslie para su estudio, quien describió varias especies nuevas (Foslie 1905, 1906) además de identificar un pequeño grupo de especies previamente conocidas (Sauvageau 1912). En ese mismo año apareció una pequeña lista de algas coralinas de La Gomera identificadas por F. Heydrich (May 1912). Años más tarde, las coralinas que recolectó F. Børgesen en Tenerife y Gran Canaria fueron estudiadas por M. Lemoine, que además revisó las colecciones de Vickers y Sauvageau, y documentó 29 especies costrosas, entre ellas 8 especies nuevas (Lemoine 1929a). Este grupo de formas costrosas junto con las especies geniculadas tratadas por Børgesen (1929) situó en 35 especies la flora de algas coralinas de Canarias, cuyas afinidades biogeográficas discutió Lemoine (1929b).

Después de varias décadas sin aportaciones noticiables, a principios de los años ochenta se iniciaron los estudios sobre este grupo de algas en la Universidad de La Laguna, con el propósito de aplicar los criterios taxonómicos del momento (Afonso-Carrillo 1980, 1982a, b, 1984; Afonso-Carrillo y Gil-Rodríguez 1982; Afonso-Carrillo *et al.* 1984). Por primera vez un mismo investigador realizó los trabajos de campo y de laboratorio, lo que permitió obtener una información directa sobre diversidad, hábitats y distribución de especies (Afonso-Carrillo *et al.* 1985a). Además, la aplicación de la microscopía electrónica de barrido (MEB) permitió reconocer nuevos caracteres distintivos para algunas especies (Afonso-Carrillo *et al.* 1985b; Afonso-Carrillo 1986; Afonso-Carrillo *et al.* 1986; Reyes *et al.* 1990; Sansón *et al.* 1991), profundizar en algunos aspectos de la morfología vegetativa y reproductora (Afonso-Carrillo 1985, 1988, 1989; Villena-Balsa *et al.* 1987; Reyes y Afonso-Carrillo 1993) y caracterizar la comunidad de coralinas costrosas epífitas en las hojas de *Cymodocea nodosa* (Reyes y Afonso-Carrillo 1993; Reyes *et al.* 1998).

Más recientemente se han realizado avances en la morfología vegetativa y reproductora de algunas especies (Athanasiadis y Neto 2010; Athanasiadis y Ballantine 2014), se ha sintetizado la información relativa a las algas coralinas geniculadas de la Macaronesia (Rosas-Alquicira *et al.* 2011), y secuenciado algunos de los especímenes tipo de algas coralinas costrosas descritas a partir de especímenes de Canarias (Rösler *et al.* 2016; Gabrielson *et al.* 2018; Pezolesi *et al.* 2019). De acuerdo con estos estudios las islas Canarias cuentan en la actualidad con un catálogo que reúne 56 especies de algas coralinas (tabla 2), pero probablemente se trata de una diversidad subestimada de acuerdo con las evidencias obtenidas en otras regiones tras aplicar estudios moleculares (Hernández-Kantún *et al.* 2016). Muchos hábitats de las costas canarias, como los fondos rocosos del sublitoral profundo y el circalitoral, o los lechos de rodolitos, han recibido muy escasa atención. Se trata de hábitats en los que en otras zonas del Atlántico Nororiental se ha constatado una elevada diversi-



TABLA 2. RELACIÓN DE LAS ALGAS CORALINAS (*CORALLINALES*, *HAPALIDIALES* Y *SPOROLITHALES*) CUYA PRESENCIA EN LAS ISLAS CANARIAS ES ACEPTADA EN LA ACTUALIDAD. EN NEGRITA LAS ESPECIES CONFIRMADAS POR EVIDENCIAS MOLECULARES

CORALLINALES	
<i>Amphiroa beauvoisii</i> Lamouroux	<i>Lithophyllum vickersiae</i> Lemoine
<i>Amphiroa fragilissima</i> (Linnaeus) Lamouroux	<i>Lithoporella sauvageaui</i> (Foslie) Adey
<i>Amphiroa rigida</i> Lamouroux	<i>Neogoniolithon accretum</i> (Foslie & Howe) Setchell & Mason
<i>Corallina ferreyrae</i> Dawson, Acleto & Foldvic	<i>Neogoniolithon caribaeum</i> (Foslie) Adey
<i>Corallina microptera</i> Montagne	<i>Neogoniolithon hirtum</i> (Lemoine) Afonso-Carrillo
<i>Corallina millegrana</i> Lamarck	<i>Neogoniolithon orotavicum</i> (Foslie) Lemoine
<i>Corallina officinalis</i> Linnaeus	<i>Pneophyllum confervicola</i> (Kützting) Chamberlain
<i>Ellisolandia elongata</i> (Ellis & Solander) Hind & Saunders	<i>Pneophyllum fragile</i> Kützting
<i>Fosliella paschalis</i> (Lemoine) Setchell & Gardner	<i>Porolithon oligocarpum</i> (Foslie) Foslie
<i>Hydrolithon boreale</i> (Foslie) Chamberlain	<i>Titanoderma corallinae</i> (Crouan & Crouan) Woelkerling, Chamberlain & Silva
<i>Hydrolithon cruciatum</i> (Bressan) Chamberlain	<i>Titanoderma cystoseirae</i> (Hauck) Woelkerling, Chamberlain & Silva
<i>Hydrolithon farinosum</i> (Lamouroux) Penrose & Chamberlain	<i>Titanoderma polycephalum</i> (Foslie) Woelkerling, Chamberlain & Silva
<i>Harveyolithon canariense</i> (Foslie) Rösler, Perfectti, Peña & Braga	<i>Titanoderma pustulatum</i> (Lamouroux) Nägeli
<i>Harveyolithon samoënsis</i> (Foslie) Rösler, Perfectti, Peña & Braga	HAPALIDIALES
<i>Jania adhaerens</i> Lamouroux	<i>Choreonema thuretii</i> (Bornet) Schmitz
<i>Jania capillacea</i> Harvey	<i>Lithothamnion corallioides</i> (Crouan & Crouan) Crouan & Crouan
<i>Jania longifurca</i> Zanardini	<i>Lithothamnion sonderi</i> Hauck
<i>Jania micrarthrodia</i> Lamouroux	<i>Melobesia membranacea</i> (Esper) Lamouroux
<i>Jania pumila</i> Lamouroux	<i>Melyvonnea canariense</i> (Foslie) Athanasiadis & Ballantine
<i>Jania purpurata</i> (Lamarck) Blainville	<i>Melyvonnea erubescens</i> (Foslie) Athanasiadis & Ballantine
<i>Jania rubens</i> (Linnaeus) Lamouroux	<i>Mesophyllum ectocarpon</i> (Foslie) Adey
<i>Jania squamata</i> (Linnaeus) Kim, Guiry & Choi	<i>Mesophyllum expansum</i> (Philippi) Cabioch & Mendoza
<i>Jania virgata</i> (Zanardini) Montagne	<i>Mesophyllum lichenoides</i> (Ellis) Lemoine
<i>Lithophyllum crouaniorum</i> Foslie	<i>Phymatolithon bisporum</i> (Foslie) Afonso-Carrillo
<i>Lithophyllum esperi</i> (Lemoine) South & Tittley	<i>Phymatolithon calcareum</i> (Pallas) Adey & Mckibbin
<i>Lithophyllum geometricum</i> Lemoine	<i>Phymatolithon lenormandii</i> (Areschoug) Adey
<i>Lithophyllum incrustans</i> Philippi	<i>Phymatolithon tenuissimum</i> (Foslie) Adey
<i>Lithophyllum irregulare</i> (Foslie) Huvé ex Steentoft	SPOROLITHALES
<i>Lithophyllum lobatum</i> Lemoine	<i>Sporolithon africanum</i> (Foslie) Afonso-Carrillo



ficación pasada por alto (Pardo *et al.* 2017, 2019). Por otra parte, son numerosas las muestras estudiadas sin una identificación definitiva (*e.g.*, Afonso-Carrillo 1982a; Reyes y Afonso-Carrillo 1995). La secuenciación de especímenes actuales, junto con la secuenciación de los tipos de las especies canarias, es un requisito ineludible para actualizar y avanzar en el conocimiento de las algas coralinas de esta región. Hasta el presente, de las 20 especies descritas con localidad tipo en Canarias (tabla 3), solo se ha secuenciado el material tipo de tres, que han confirmado su validez como buenas especies (Rösler *et al.* 2016; Gabrielson *et al.* 2018; Pezzolesi *et al.* 2019). De estas tres especies solo *Lithophyllum lobatum* había mantenido en el tiempo su nomenclatura original (Pezzolesi *et al.* 2019), sin embargo, *Harveyolithon canariense* se consideraba una variedad de *Neogoniolithon accretum* (Rösler *et al.* 2016) y *Porolithon oligocarpum* venía siendo tratado como un sinónimo de *P. onkodes* (Gabrielson *et al.* 2018). Además, evidencias moleculares han confirmado la presencia de *Mesophyllum expasum* (Peña *et al.* 2015a) y *Corallina ferreyrae* (como *C. caespitosa*, Brodie *et al.* 2013). El actual conocimiento sobre las algas coralinas canarias está principalmente sustentado en evidencias morfoanatómicas, que en otras regiones fueron insuficientes para detectar la considerable diversidad críptica destapada por los estudios moleculares (Hind *et al.* 2014; Hernández-Kantún *et al.* 2016; Peña *et al.* 2018; Gabrielson *et al.* 2018; De Jode *et al.* 2019; Pezzolesi *et al.* 2019).

IMPORTANCIA ECOLÓGICA DE LAS ALGAS CORALINAS

Por su distribución e importancia, las algas coralinas prestan unos reconocidos servicios ecosistémicos en todas las latitudes (McCoy y Kamenos 2015). Estas algas han tenido un indudable éxito evolutivo y su diversificación revela la capacidad de este grupo para colonizar hábitats en un amplio rango de temperatura, luz y perturbaciones. Están presentes desde las regiones polares hasta las tropicales, alcanzando su mayor diversidad en los arrecifes, donde proporcionan cementación a los corales y pueden ser productores de arrecifes primarios (Littler 1972; Adey y Macintyre 1973; Adey 1998; Nelson 2009; Littler y Littler 2013). Considerado como un grupo exclusivamente marino muy escasamente representado en los hábitats salobres (Irvine y Chamberlain 1994), recientemente se han descubierto poblaciones estrictamente dulciacuícolas de un río de Croacia (Žuljević *et al.* 2016). Las algas coralinas colonizan todos los niveles de la zona fótica desde el intermareal alto hasta el circalitoral, donde marcan el límite de distribución en profundidad de los organismos fotosintéticos pluricelulares (Littler *et al.* 1985; Nelson 2009). Las formas fijas (coralinas geniculadas y coralinas costrosas) están principalmente bien representadas en las costas rocosas abiertas (figura 4A), en las que el movimiento del agua puede desalojar a las algas frondosas generando espacios por los que compiten principalmente algas coralinas e invertebrados, además de algas especialistas (Steneck 1983, 1985; Irvine y Chamberlain 1994). Pero además dominan en ambientes con alto potencial de estrés y perturbación como las áreas con alta presión de herbívoros (figura 4B) o de muy violento oleaje (figura 4C); o de baja productividad como los ambientes sombríos de los bosques de macrófitos, oquedades (figura 4D) o la zona



TABLA 3. ESPECIES DE ALGAS CORALINAS CON LOCALIDAD TIPO EN LAS ISLAS CANARIAS. SE INDICA EL NOMBRE UTILIZADO POR PRIMERA VEZ AL DESCRIBIR LA ESPECIE (BASIÓNIMO), EL NOMBRE ACTUALMENTE ACEPTADO, LA LOCALIDAD TIPO Y LAS REFERENCIAS DE LOS CAMBIOS NOMENCLATURALES

BASIÓNIMO	NOMBRE ACTUALMENTE ACEPTADO	LOCALIDAD TIPO	REFERENCIAS
<i>Archaeolithothamnion africanum</i> Foslie	<i>Sporolithon africanum</i> (Foslie) Afonso-Carrillo	Puerto Orotava (Puerto de la Cruz) Tenerife	Foslie (1906), Afonso-Carrillo (1984)
<i>Corallina lobata</i> Lamouroux	<i>Jania purpurata</i> (Lamarck) Blainville	Islas Canarias	Lamouroux (1816), Blainville (1834), Afonso-Carrillo y Sansón (1999)
<i>Corallina microptera</i> Montagne	<i>Corallina microptera</i> Montagne	Puerto Orotava (Puerto de la Cruz) Tenerife	Montagne (1846)
<i>Corallina millegrana</i> Lamarck	<i>Corallina millegrana</i> Lamarck	Tenerife	Lamarck (1815)
<i>Corallina purpurata</i> Lamarck	<i>Jania purpurata</i> (Lamarck) Blainville	Islas Canarias	Lamarck (1815), Blainville (1834)
<i>Goniolithon accretum</i> f. <i>canariense</i> Foslie	<i>Harveyolithon canariense</i> (Foslie) Rösler, Perfectti, Peña & Braga	Puerto Orotava (Puerto de la Cruz) Tenerife	Foslie (1906), Rösler <i>et al.</i> (2016)
<i>Goniolithon orotavicum</i> Foslie	<i>Neogoniolithon orotavicum</i> (Foslie) Lemoine	Puerto Orotava (Puerto de la Cruz) Tenerife	Foslie (1906), Lemoine (1966)
<i>Litholepis sauvageaui</i> Foslie	<i>Lithoporella sauvageaui</i> (Foslie) Adey	Puerto Orotava (Puerto de la Cruz) Tenerife	Foslie (1905), Adey (1970)
<i>Lithophyllum applicatum</i> Lemoine	<i>Neogoniolithon hirtum</i> (Lemoine) Afonso-Carrillo	Puerto Orotava (Puerto de la Cruz) Tenerife / Bahía Confital, Gran Canaria	Lemoine (1929a), Afonso-Carrillo (1984)
<i>Lithophyllum geometricum</i> Lemoine	<i>Lithophyllum geometricum</i> Lemoine	Puerto Orotava (Puerto de la Cruz) Tenerife	Lemoine (1929a)
<i>Lithophyllum hirtum</i> Lemoine	<i>Neogoniolithon hirtum</i> (Lemoine) Afonso-Carrillo	Puerto Orotava (Puerto de la Cruz) Tenerife / Bahía Confital, Gran Canaria	Lemoine (1929a), Afonso-Carrillo (1984)
<i>Lithophyllum illitum</i> Lemoine	<i>Harveyolithon samoëense</i> (Foslie) Rösler, Perfectti, Peña & Braga	Puerto Orotava (Puerto de la Cruz) Tenerife / Las Palmas, Gran Canaria	Lemoine (1929a), Keats y Chamberlain (1994), Rösler <i>et al.</i> (2016)
<i>Lithophyllum lobatum</i> Lemoine	<i>Lithophyllum lobatum</i> Lemoine	Puerto Orotava (Puerto de la Cruz) Tenerife	Lemoine (1929a)
<i>Lithophyllum oligocarpum</i> Foslie	<i>Porolithon oligocarpum</i> (Foslie) Foslie	Puerto Orotava (Puerto de la Cruz) Tenerife	Foslie (1906, 1909)
<i>Lithophyllum vickersiae</i> Lemoine	<i>Lithophyllum vickersiae</i> Lemoine	Puerto Orotava (Puerto de la Cruz) Tenerife	Lemoine (1929a)
<i>Lithothamnion bisporum</i> Foslie	<i>Phymatolithon bisporum</i> (Foslie) Afonso-Carrillo	Puerto Orotava (Puerto de la Cruz) Tenerife	Foslie (1906), Afonso-Carrillo (1984)
<i>Lithothamnion canariense</i> Foslie	<i>Melyvonnea canariensis</i> (Foslie) Athanasiadis & Ballantine	Puerto Orotava (Puerto de la Cruz) Tenerife	Foslie (1906), Athanasiadis y Ballantine (2014)



<i>Pseudolithophyllum esperi</i> Lemoine	<i>Lithophyllum esperi</i> (Lemoine) South & Tittley	Puerto Orotava (Puerto de la Cruz) Tenerife	Lemoine (1929a), South y Tittley (1986)
<i>Spongites wildpretii</i> Afonso-Carrillo	<i>Harveyolithon samoëense</i> (Foslie) Rösler, Perfectti, Peña & Braga	Las Caletillas, Tenerife	Afonso-Carrillo (1988), Keats y Chamberlain (1994), Rösler <i>et al.</i> (2016)
<i>Tenarea adhaerens</i> Lemoine	<i>Neogoniolithon hirtum</i> (Lemoine) Afonso-Ca- rriilo	Puerto Orotava (Puerto de la Cruz) Tenerife	Lemoine (1929a), Afon- so-Carrillo (1984)

fótica profunda (Dethier 1994, Steneck y Dethier 1994; Dethier y Steneck 2001). Las formas de vida libre (rodolitos) constituyen extensos lechos submarinos que además juegan un papel fundamental en el ciclo global del carbono a través de la producción de sedimentos de CaCO_3 , constituyendo uno de los principales sumideros naturales de carbono (McCoy y Kamenos 2015; van der Heijden y Kamenos 2015).

FORMAS DE VIDA E INTERACCIONES BIÓTICAS

Las algas coralinas tienen un crecimiento lento que no suele superar los 10 mm al año en las formas costrosas (Adey y Vassar 1975; McCoy y Pfister 2014). Las formas costrosas ramificadas y las geniculadas, con una mayor capacidad fotosintética derivada del aumento de superficie, pueden crecer algo más rápido, hasta 30 mm al año (Steneck y Adey 1976). Sin embargo, las algas coralinas de latitudes altas y de aguas profundas pueden tener tasas de crecimiento muy bajas del orden de 200-300 μm al año debido a la más baja irradiación y temperatura (Littler *et al.* 1991; McCoy y Kamenos 2015). El éxito en las aguas profundas escasamente iluminadas se alcanza por la combinación del crecimiento lento (que minimiza los gastos respiratorios), una significativa acumulación de sustancias de reserva y la capacidad para resistir la presión de los herbívoros que posibilita la persistencia de talos muy longevos (Lüning 1990).

Entre las algas coralinas hay formas anuales que se comportan como especies oportunistas caracterizadas por un crecimiento rápido para formar un talo poco diferenciado en el que todas sus partes son fotosintéticas, una biomasa final baja y un potencial reproductivo alto. Algunos *Hydrolithon* (figura 4E) de las costas canarias reúnen todas estas características, muy evidentes cuando crecen como epifitos sobre las hojas de fanerógamas marinas, que colonizan y recubren alcanzando la madurez reproductora en 8-12 semanas, antes de que las hojas senescentes se desprendan (Reyes y Afonso-Carrillo 1995; Reyes *et al.* 1998). Son especies primocolonizadoras que cuando se establecen sobre sustratos estables y duraderos son recubiertas por otras especies anuales algo más gruesas, como *Neogoniolithon orotavicum* o *Harveyolithon samoëense* (figura 4E), las cuales pueden ser a su vez recubiertas por especies con costros más gruesas y perennes. Los sustratos inestables como los callaos, que sue-



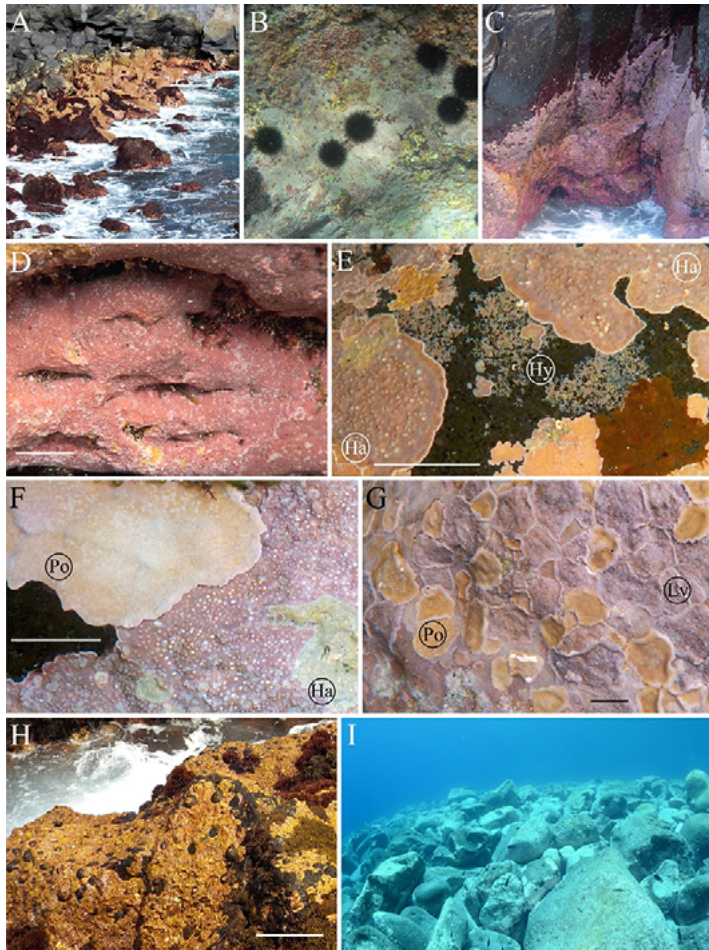


Figura 4. Ejemplos de distribución, formas de vida y relaciones bióticas de algas coralinas canarias. A. Son organismos muy abundantes en las costas abiertas y expuestas. B. Dominantes en áreas con alta presión de herbívoros. C. Los únicos organismos macroscópicos evidentes en puntos con un muy elevado estrés mecánico. D. Prosperan en hábitats escasamente iluminados y con muy baja productividad como las oquedades. E. Especies anuales muy delgadas y primocolonizadoras como *Hydrolithon* spp. (Hy) comienzan a ser recubiertas por *Harveyolithon samoëense* (Ha), también anual, pero con talos más gruesos. F. El talo perenne de *Porolithon oligocarpum* (Po) comienza a recubrir al de *Harveyolithon samoëense* (Ha). G. *Porolithon oligocarpum* (Po) y *Lithophyllum vickersiae* (Lv) cubren toda la roca inhibiendo el reclutamiento de otros organismos. H. Poblaciones de coralinas costrosas resultan beneficiadas por el ramoneo de las lapas que eliminan el reclutamiento que puede asentarse sobre sus superficies. I. Las rocas blanquecinas por restos carbonatados caracterizan al blanquizal, donde las coralinas costrosas sobreviven al erizo *Diadema africanum* en las rugosidades inaccesibles del sustrato (Foto Carlos Sangil). Barra de escala D-F = 5 mm; G = 3 cm; H = 20 cm.

len ser removidos por el movimiento del agua, están colonizados principalmente por estas algas coralinas anuales. Las formas perennes, por el contrario, se establecen sobre sustratos estables recubriendo a las formas anuales primocolonizadoras (figura 4F), y se caracterizan por un crecimiento más lento, generando una biomasa final elevada, estructuralmente diferenciada en estratos celulares basales donde se almacenan sustancias de reserva y estratos superficiales fotosintéticos. El potencial reproductivo es reducido y los conceptáculos se forman habitualmente de manera estacional (Afonso-Carrillo 1982a). *Lithophyllum vickersiae*, *Melyvonnea canariensis*, *Porolithon oligocarpum* o *Titanoderma polycephalum* son especies canarias perennes que reúnen estas características (figura 4G).

Por su morfología aplanada, las algas coralinas costrosas son potentes competidores por el espacio, entre sí y con otras algas erectas no calcificadas. Son evidentes las interferencias por recubrimiento de las delgadas costras anuales por las costras perennes más gruesas. Especies perennes como *Lithophyllum vickersiae* y *Porolithon oligocarpum* compiten por el espacio en las rocas del eulitoral inferior, y cuando sus márgenes entran en contacto suelen elevarse ligeramente en forma de cresta para evitar el recubrimiento (figura 4G). Las costras más gruesas y longevas de *P. oligocarpum* terminan habitualmente dominando sobre las de *L. vickersiae*, pero bajo una intensa presión de herbívoros (erizos) es *Titanoderma polycephalum* (figura 5H) con sus prominentes protuberancias la que domina en estos ambientes.

La morfología de estas algas, que recuerda a una roca caliza, puede aparentar la oferta de una nueva superficie potencialmente colonizable por otros organismos, pero a menudo costras perennes cubren una amplia proporción del sustrato y sus superficies se mantienen limpias (Steneck 1986). La superficie de las coralinas costrosas se consigue mantener relativamente libre de epífitos por diferentes mecanismos: el desprendimiento de la capa superficial de células epiteliales, el persistente ramoneo de algunos herbívoros y por la liberación de aleloquímicos (Steneck 1983, 1985, 1986; Keats *et al.* 1993, 1994, 1997; Figueiredo *et al.* 1996, 1997, 2000).

El desprendimiento de la capa superficial de células epiteliales que protege a las células iniciales es un efectivo mecanismo «antifouling», que es también común en las coralinas geniculadas (Fujita y Masaki 1986). La descamación del estrato superficial de células epiteliales se puede producir simultáneamente en forma de largas laminillas que afectan a amplias áreas o por degradación individual de células epiteliales (Keats *et al.* 1994, 1997). En cualquier caso, supone la pérdida del sustrato sobre el que se adhieren esporas y jóvenes reclutas (Keats *et al.* 1993). A veces la descamación es más profunda implicando también a zonas dañadas por herbívoros o viejos conceptáculos vacíos (Keats *et al.* 1994, 1997). Este sistema consigue que una densa cobertura de algas coralinas pueda inhibir el reclutamiento de otras algas e invertebrados (figura 4G).

Con niveles moderados de presión de herbívoros, como la ejercida por moluscos tipo lapa y chitón, las coralinas costrosas resultan beneficiadas, puesto que estos herbívoros presentan adaptaciones convergentes para ramonear sobre sustratos duros (figura 4H). Incluso pueden soportar una presión algo mayor, como la ejercida por erizos de mar o por peces, puesto que los duros talos calcificados están particularmente bien adaptados para resistir el ramoneo (Steneck 1983, 1985,



1986). La actividad de los herbívoros modifica los patrones de competición al favorecer a las especies más resistentes frente a las formas anuales de crecimiento rápido, retrasando así la exclusión competitiva de una especie por otra (Steneck *et al.* 1991; Dethier y Steneck 2001). Las costras con superficie muy accidentada, que forman crestas prominentes o ramas erectas muy próximas (*e.g.*, *Melyvonnea canariensis* o *Titanoderma polycephalum*) oponen más resistencia al ramoneo, protegen las estructuras reproductoras al formarlas en lugares inaccesibles y se tornan dominantes al incrementarse los herbívoros (Steneck 1986). Las algas coralinas costrosas longevas pueden albergar una gran variedad de infauna que ramonea o cava hacia el interior de las costras. Intervienen animales calcificantes y no calcificantes, cuya presencia debilita estructuralmente el talo de las algas (Steneck y Paine 1986).

También, las algas coralinas emplean una serie de compuestos químicos (metabolitos secundarios) para disuadir a los epifitos, tales como los ácidos grasos que actúan como agentes líticos de esporas de algas (Figueiredo *et al.* 1996, 1997, 2000; Luyen *et al.* 2009), un proceso en el que también se ha comprobado que participa la flora microbiana superficial (Gomez-Lemos y Díaz-Pulido 2017). El dimetilsulfonatopropionato (DMSP), un posible compuesto de defensa frente a los herbívoros, también se ha detectado en altas concentraciones en lechos de rodolitos (Kamenos *et al.* 2008). Como colonizadores primarios, las algas coralinas pueden inhibir (alelopatía negativa) el reclutamiento de otros individuos para la comunidad, pero también pueden mejorar o estimular (alelopatía positiva) el reclutamiento, como sucede en las interacciones con las metamorfosis de estadios larvarios de invertebrados clave (Morse y Morse 1984; Daume *et al.* 1999; O'Leary y McClanahan 2010), un proceso que también puede estar vinculado a las comunidades microbianas que viven sobre las costras (Johnson *et al.* 1991; Johnson y Sutton 1994). El éxito del reclutamiento a menudo implica señales específicas que conectan las larvas de invertebrados planctónicos con una particular alga coralina costrosa, relaciones que son cruciales para la diversidad de las comunidades de invertebrados tropicales y templados y pueden estar sujetas a cambios a medida que se modifica el ambiente oceánico (Doropoulos *et al.* 2012; McCoy y Kamenos 2015).

Las algas coralinas, debido al elevado contenido en carbonato cálcico, tienen poca palatabilidad y por su dureza no facilitan el consumo por herbívoros, ocupando los niveles más altos entre las algas en lo que respecta a la oposición que ofrecen a ser consumidas (Steneck y Dethier 1994). En Canarias, cuando las poblaciones del erizo de mar *Diadema africanum* alcanzaron densidades críticas condicionadas por la sobrepesca de sus predadores, el ramoneo de estos voraces herbívoros eliminó en amplias superficies de los fondos rocosos someros casi la totalidad de la cobertura de algas erectas (Hernández *et al.* 2008; Sangil *et al.* 2014a, b). Estos fondos rocosos quedan cubiertos principalmente por algas coralinas costrosas que evitan a los herbívoros creciendo en los pliegues inaccesibles del sustrato, y por los restos carbonatados blanquecinos que rellenan las microrrugosidades de la roca (Afonso-Carrillo 1982a). Estos fondos blanquecinos, conocidos como «blanquizales» (figura 4I), se han documentado entre 2 y 40 m de profundidad en todas las islas del archipiélago canario (Bacallado *et al.* 1989; Ballesteros 1993; Reyes *et al.* 2000), con poblaciones de erizos de mar sostenidas por el aporte continuo pero limitado de alimento



proporcionado por el propio reclutamiento y crecimiento de las algas coralinas y, sobre todo, por la llegada de diásporas de otras algas desde comunidades donantes cercanas, habitualmente consumidas en los estadios postfijación. En los fondos no influenciados por los herbívoros las coralinas costrosas suelen ocupar alrededor del 10% de las superficies, mientras que con alta presencia de erizos esos valores superan el 40% (Sangil *et al.* 2011, 2014a). Una combinación de coralinas costrosas anuales y perennes (*Harveylithon samoëense*, *Hydrolithon farinosum*, *Neogoniolithon hirtum* N. *orotavicum*, *Porolithon oligocarpum* y *Titanoderma polycephalum*) es la más frecuente en los blanquiales, configurando comunidades con una alta variabilidad espacial condicionada principalmente por la exposición al oleaje, la densidad del erizo y la rugosidad del sustrato (Sangil *et al.* 2014b). Las recientes mortalidades masivas de *Diadema africanum* que han provocado la pérdida de más del 90% de las poblaciones de estos erizos (Clemente *et al.* 2014; Hernández *et al.* 2020) suponen la reducción de un potente herbívoro que, al menos durante las últimas décadas, ha condicionado con su ramoneo las comunidades de algas coralinas costrosas en los fondos rocosos de las islas Canarias.

LECHOS DE RODOLITOS

Todas las algas coralinas proporcionan sustratos heterogéneos, por lo que desempeñan un importante papel desde el punto de vista estructural y funcional en los ecosistemas costeros. Este rol resulta particularmente evidente en los lechos de rodolitos, donde aportan sustrato duro para la colonización de otras algas o invertebrados y albergan comunidades muy diversas de organismos asociados (Peña *et al.* 2014a). A diferencia de las algas coralinas de los arrecifes, cuya relevancia ha sido ampliamente documentada (*e.g.*, Littler 1972, 1973; Adey y Vassar 1975; Steneck 1986; Macintyre 1997; Adey 1998; McClanahan *et al.* 2001; Vroom *et al.* 2005; Tâmega *et al.* 2014; Tâmega y Figueiredo 2019), los fondos de rodolitos representan un componente muy importante y poco estudiado de la diversidad marina que contribuye a las principales funciones del ecosistema (Basso *et al.* 2016; Fredericq *et al.* 2019). Los rodolitos, término utilizado por primera vez por Bosselini y Ginsberg (1971), son coralinas no geniculadas vivas no adheridas al sustrato (Foster 2001), para los que en el Atlántico Nororiental se ha utilizado el término bretón «maerl». De acuerdo con Fredericq *et al.* (2019), en los lechos de rodolitos se pueden distinguir «rodolitos biogénicos», formados exclusivamente por algas coralinas, y los «rodolitos autogénicos», derivados de restos principalmente carbonatados que secundariamente son recubiertos por una o varias especies costrosas. Sin embargo, la terminología empleada en la bibliografía para referir estas formas de vida libre es bastante inconsistente y, aunque «rodolitos» se tiende a emplear como término general, también es habitual reservar «maerl» para las formas libres ramificadas y «rodolito» para los nódulos subglobosos con o sin un núcleo central (Steneck 1986; Irvine y Chamberlain 1994; Riosmena-Rodríguez *et al.* 2017). Aquí emplearemos rodolito en su acepción general.

En estas agregaciones, los rodolitos vivos se disponen en varios centímetros de profundidad sobre capas de rodolitos muertos y estos sobre fragmentos que pro-





gresivamente se convierten en sedimentos. Son formaciones comunes en los ambientes actuales, y también bien representadas en el registro fósil de todo el mundo, que se extienden desde las regiones polares a las tropicales, y desde el eulitoral hasta 150 m de profundidad (Littler *et al.* 1991; Foster 2001; Teichert *et al.* 2012; Amado-Filho *et al.* 2012; Basso *et al.* 2016; Harvey *et al.* 2017; Rendina *et al.* 2020). Las especies formadoras de rodolitos son organismos parcialmente asexuales que combinan el complejo ciclo de vida característico de las algas rojas con la fragmentación vegetativa. La importancia de la reproducción (sexual versus asexual) varía entre las especies, pero se suele asumir que la fragmentación es el principal mecanismo de renovación y mantenimiento de los lechos de rodolitos (Irvine y Chamberlain 1994; Peña *et al.* 2014b; Pardo *et al.* 2019). La vida estimada de algunos rodolitos puede superar los centenares de años (hasta los mil), por lo que estas grandes poblaciones longevas y clónicas podrían exhibir una baja resiliencia a las perturbaciones (Littler *et al.* 1991; Foster 2001; Goldberg 2006; McConnico *et al.* 2014; Pardo *et al.* 2019).

El movimiento del agua es un factor crítico para que los rodolitos crezcan y no sean enterrados por los sedimentos, supone aportes de nutrientes y al mismo tiempo limita el epifitismo al consentir una rotación periódica que asegura la exposición a la luz en todos los planos del rodolito (Hinojosa-Arango *et al.* 2009). Muchos invertebrados viven en los espacios intersticiales y muchas algas diminutas crecen directamente sobre los rodolitos (Cabioch 1969, 1974; Kamenos *et al.* 2004a, b; Peña y Bárbara 2008a, b; Berlandi *et al.* 2012; Foster *et al.* 2013). Los lechos de rodolitos se postulan como puntos calientes de biodiversidad marina que pueden funcionar como bancos de diásporas, es decir, depósitos temporales para etapas de los ciclos de vida de microalgas y macroalgas eucariotas ecológicamente claves, o como refugios para la resiliencia del ecosistema tras un estrés ambiental (Krayesky-Self *et al.* 2017; Fredericq *et al.* 2019).

En Canarias los primeros lechos de rodolitos fueron localizados en aguas profundas (60-100 m de profundidad) de Gran Canaria y Fuerteventura y atribuidos principalmente a *Neogoniolithon accretum* (McMaster y Conover 1966). En estos rodolitos se estimó la edad de la parte superficial viva (40 años) y las partes centrales, antiguas y degradadas (400 años), indicadoras de importantes discontinuidades en el crecimiento (Littler *et al.* 1991). *Lithothamnion corallioides* fue identificada como componente de lechos de rodolitos (a 20-60 m de profundidad) en las costas del valle de Güímar, Tenerife (Afonso-Carrillo y Gil-Rodríguez 1982), y entre 50-60 m de profundidad en Morrojaible, Fuerteventura, (Ballesteros 1993). A pesar de que los rodolitos parecen ser bastante comunes en los fondos de las islas Canarias no se han identificado otras especies de algas coralinas, pero es incuestionable la participación de más especies dada la abundancia de variadas formas subglobosas no identificadas, muy diferentes de las delicadas formas arborescentes de *L. corallioides*, que los temporales suelen depositar en los charcos de marea de muchas localidades (Afonso-Carrillo 1982a).

Las superficies que ocupan estos lechos han sido cartografiadas entre 20 y 50 m de profundidad en algunas zonas de Tenerife y Gran Canaria, donde se asientan sobre sustratos blandos (arenas o cascajos) en los que las corrientes son relativamente intensas, desde fondos llanos hasta con inclinaciones de 40° (Barquín-Díez

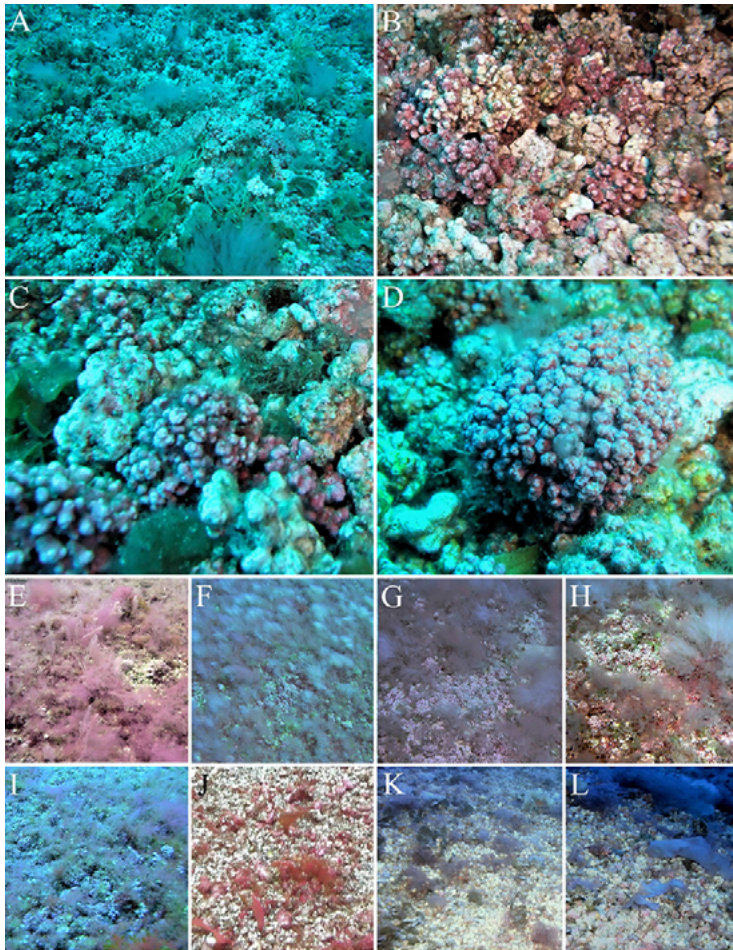


Figura 5. Lechos de rodolitos de la Reserva Marina Punta de La Restinga-Mar de Las Calmas.

A-D. Detalles de fondos con escasa presencia de algas erectas (Fotos @Tamia Brito-Reserva Marina Punta de La Restinga-Mar de Las Calmas). E-L. Imágenes capturadas a partir de las grabaciones llevadas a cabo para levantar la cartografía de la Reserva Marina (ver Martín-García *et al.* 2016). En los lechos más someros, entre 20-30 m de profundidad (E-I) dominan las algas rojas filamentosas, que son sustituidas por algas rojas laminares entre 40-50 m de profundidad (J-L). © Reserva Marina Punta de La Restinga-Mar de Las Calmas.

et al. 2005; Monterroso *et al.* 2012a; Cosme *et al.* 2018). Los resultados del proyecto SIGMACAN han sido solo parcialmente publicados (Barquín-Díez *et al.* 2011), pero contienen más información todavía inédita sobre lechos de rodolitos de Tenerife (Jacinto Barquín-Díez *com. pers.*). Están presentes también en dos de las reservas marinas canarias. Se han cartografiado 42 Ha en la R.M. Punta de La Restinga-Mar de Las Calmas (figuras 5A-L) y 169 Ha en R.M. Isla Graciosa e Islotes



del Norte de Lanzarote; mientras que están ausentes en la R.M. Isla de La Palma (Martín-García *et al.* 2016). En Lanzarote y Fuerteventura a partir de 25 m de profundidad es común encontrar rodolitos en los fondos detríticos (Ballesteros 1993), y en los fondos entre Fuerteventura, Lanzarote y Lobos hay importantes lechos de rodolitos a partir de unos 2 m de profundidad, donde los nódulos pueden alcanzar hasta 15-20 cm de diámetro, y otros rodolitos más pequeños suelen ser depositados por los temporales en el nivel de mareas en el norte de Fuerteventura (Reyes *et al.* 2005). En estas playas hay extensos depósitos de rodolitos de 1-3 cm de diámetro en los que se han estimado densidades de unos 5000 rodolitos/m², aparentemente uniespecíficos y referidos como *Lithothamnion* sp. (Johnson *et al.* 2012, 2017). La presencia de restos de algas pardas adheridos a los rodolitos acumulados en charcos indica su procedencia de fondos bien iluminados y que las grandes algas facilitaron que los temporales los arrojaran a la orilla (Johnson *et al.* 2012). El transporte por tormentas parece ser un factor importante para la distribución de algunos rodolitos alrededor de islas volcánicas oceánicas sometidas a una hidrodinamia marina elevada (Rebelo *et al.* 2018). En algunos lechos de rodolitos de Canarias se ha analizado la comunidad de macrofauna invertebrada (Monterroso *et al.* 2012b; Riera *et al.* 2012) y en Gran Canaria la variación de la estructura del lecho en función de la profundidad (Otero-Ferrer *et al.* 2018a) y la fauna primocolonizadora (Otero-Ferrer *et al.* 2018b, 2019), pero en ningún caso se han identificado las especies formadoras de rodolitos.

Con respecto a la flora asociada a los lechos de rodolitos, Ballesteros (1993) destacó la dominancia vegetal en los fondos de Morrojable (Fuerteventura) e identificó y dio abundancias para una veintena de especies erectas. La presencia de una serie de especies de aguas cálidas permitió establecer cierta semejanza de estos fondos de rodolitos con los de zonas cálidas del Mediterráneo (Ballesteros 1993). Aunque se han identificado algunas algas raras en estos ambientes (Ballesteros *et al.* 1992; Afonso-Carrillo y Rojas-González 2004), no se ha publicado ningún estudio florístico posterior. Sin embargo, las imágenes de vídeo utilizadas en la realización de estudios cartográficos demuestran la existencia de una importante, densa y variada flora asociada que necesita ser estudiada (Laura Martín-García *com. pers.*). Imágenes capturadas a partir de las grabaciones llevadas a cabo para cartografiar la R.M. Punta de La Restinga-Mar de Las Calmas (Martín-García *et al.* 2016) muestran densas poblaciones de algas erectas, principalmente de crecimiento estacional, cuya composición cambia con la profundidad (figuras 5E-L).

Lithothamnion corallioides y *Phymatolithon calcareum* han sido consideradas las especies más importantes formadoras de lechos de rodolitos en el Atlántico Nororiental (Cabiocch 1966, 1969; Adey y McKibbin 1970; Irvine y Chamberlain 1994). La inclusión de *P. calcareum* entre las algas coralinas de las islas Canarias se debe a las citas de Vickers (1896) y Lemoine (1929a), que examinaron rodolitos de hasta 3 cm de diámetro depositados en charcos de marea, pero esta especie no ha sido identificada con posterioridad (Afonso-Carrillo 1982a). Los rodolitos que hemos examinado con esos atributos morfológicos, aunque no han sido identificados, no pertenecen a esta especie. Evaluaciones recientes de las especies formadoras de rodolitos en el Atlántico Nororiental integrando técnicas moleculares y morfoló-



gicas han demostrado una alta diversidad oculta (Peña *et al.* 2011, 2015a, b; Pardo *et al.* 2014; Melbourne *et al.* 2017). Se ha identificado más de una decena de especies, entre ellas *Lithothamnion corallioides* y *Phymatolithon calcareum*, que son dominantes en las costas europeas pero que hacia el sur son paulatinamente reemplazadas por *Phymatolithon lusitanicum*, que predomina en España y Portugal (Pardo *et al.* 2014; Peña *et al.* 2015b). Se estudiaron algunas muestras de la Macaronesia, y aunque los datos son insuficientes y preliminares, un *Phymatolithon* de Madeira y un *Mesophyllum* de Canarias son distintos de las especies formadoras de rodolitos de las costas europeas (Pardo *et al.* 2014).

AFINIDADES BIOGEOGRÁFICAS DE LAS ALGAS CORALINAS DE CANARIAS

Las áreas de distribución de las especies y sus tamaños son el resultado de una compleja interacción de factores ecológicos e históricos. La distribución alcanzada por una especie está influida en gran medida por su propia capacidad de dispersión y por el efecto de las barreras a la dispersión (Palumbi 1994). Las macroalgas tienen una baja capacidad de dispersión si se compara con invertebrados y peces marinos, y aunque existen obvias evidencias de dispersión a larga distancia, estos eventos son probablemente relativamente poco frecuentes (Hoek 1987; Santelices 1990; Norton 1992). En las algas coralinas, con diásporas grandes y pesadas, y con escasas posibilidades de que los pesados talos perennes puedan sobrevivir a la deriva, esta capacidad de dispersión parece estar aún más restringida. Los recientes datos moleculares parecen ser congruentes con estas limitadas capacidades de dispersión, al reconocer numerosas especies crípticas restringidas geográficamente, en algas coralinas que aparentemente parecían exhibir distribuciones muy amplias (Sissini *et al.* 2014; Hernández-Kantún *et al.* 2016; Gabrielson *et al.* 2018). Para las algas tropicales y subtropicales la principal barrera para la dispersión en el Atlántico es el gradiente de temperatura de la superficie del mar desde el ecuador a los polos junto con la orientación norte-sur de los continentes africano y americano. La temperatura desempeña un papel fundamental en la determinación de las áreas de distribución, y los límites de temperatura para la supervivencia, el crecimiento y la reproducción se correlacionan bien con los rangos geográficos de las algas marinas (Hoek 1982). La mayoría de las especies muestran un rango de tolerancia térmica bastante estrecho que se refleja en distribuciones latitudinales restringidas.

Las islas se han ido originando sucesivamente durante los últimos 20 Ma, cuando el océano Atlántico tenía ya unas dimensiones similares a las actuales, y surgieron a decenas de kilómetros de las costas continentales más próximas (Carracedo 2011), fueron colonizadas por algas ya establecidas en las regiones adyacentes, mediante procesos de dispersión a media distancia todavía poco conocidos. Las iniciales islas Canarias contaron durante un extenso periodo, desde finales del Mioceno hasta mediados del Plioceno, con unas condiciones ecuatoriales estables (similares a las actuales del golfo de Guinea o el Caribe), y se mantenían conectadas a través de la corriente circumtropical con el Mediterráneo, el Caribe y el océano Pacífico por el espacio abierto de Panamá (Meco 2008; Meco *et al.* 2015). Alrededor de hace



3-4 Ma, el aislamiento del Atlántico al cerrarse la vía marítima panameña, la aparición de hielos permanentes en las regiones boreales y la definición de la Corriente Fría de Canarias supusieron un profundo cambio climático que se ha continuado por las glaciaciones del Pleistoceno (Meco *et al.* 2015), con sucesivas y alternativas variaciones en la temperatura superficial del agua del mar que provocaron los consiguientes desplazamientos latitudinales en las especies marinas.

Las islas Canarias ocupan en la actualidad el límite meridional de la región templado-cálida del Atlántico nororiental, región biogeográfica que cuenta con la mayor riqueza de algas marinas en este lado del océano Atlántico (Hoek 1984; Lüning 1990). La flora marina canaria está integrada por especies con diferentes afinidades siendo mayoritarios los endemismos de esta región biogeográfica y los elementos tropicales y subtropicales (Sansón *et al.* 2001). El actual conocimiento sobre la distribución de las algas coralinas canarias se fundamenta en gran medida en registros derivados de identificaciones morfoanatómicas (Lemoine 1929b; Afonso-Carrillo *et al.* 1985a). En las costas canarias participan principalmente algas coralinas endémicas de esta región noratlántica que exhiben diferentes rangos de distribución. Algunas especies con afinidades subtropicales tienen aquí sus localidades más septentrionales (*e.g.*, *Melyvonnea canariensis*, *Porolithon oligocarpum*, *Titanoderma polycephalum*), y otras, con afinidades boreales alcanzan aquí sus límites sur de distribución (*e.g.*, *Mesophyllum expansum*, *Lithothamnion sonderi*, *Lithophyllum lobatum*, *Phymatolithon lenormandii*). Las especies tradicionalmente reconocidas como anfiatlánticas, comunes con las costas tropicales y subtropicales de América, como *Melyvonnea erubescens*, es probable que correspondan a taxones crípticos con distribuciones más restringidas (Sissini *et al.* 2014). Algunas formas anuales primocolonizadoras, como *Hydrolithon boreale*, *H. farinosum*, *Melobesia membranacea* o *Harveyolithon samoëense*, han sido ampliamente reportadas para muchas regiones, y si las evidencias genéticas lo confirman, podrían tener distribuciones circunglobales.

Las condiciones ambientales relacionadas con la posición geográfica de Canarias en una zona de transición entre la región templado-cálida y la tropical, y con un gradiente de temperatura creciente a lo largo de las islas, hacen de este archipiélago un laboratorio natural para estudiar los efectos del calentamiento global sobre la distribución de las especies (Sangil *et al.* 2011). El papel de las algas coralinas cuyas poblaciones están reemplazando en amplias superficies a los bosquetes de algas erectas (Sansón *et al.* 2014, 2017; Martínez *et al.* 2015) parece que será relevante en el futuro. Además, el descubrimiento reciente en estas islas volcánicas de áreas costeras con sistemas de ventilación de CO₂ donde ya se producen las futuras condiciones de pH esperadas (Hernández *et al.* 2016; González-Delgado y Hernández 2018), potencia las posibilidades de estudiar *in situ* los efectos de la acidificación de los océanos sobre las algas coralinas de diferentes afinidades biogeográficas.



En todas las costas rocosas, desde las regiones polares hasta el ecuador, las algas coralinas son elementos característicos de los patrones de zonación de los ambientes expuestos al oleaje, tanto en el eulitoral como en el sublitoral somero (Lüning 1990), y cuando la luz se convierte en limitante, son las algas características de los hábitats esciáfilos y del circalitoral (Vadas y Steneck 1988; Lüning 1990; Rodríguez-Prieto *et al.* 2013). La distribución vertical de las principales especies de algas coralinas en las costas rocosas expuestas de Canarias ha sido examinada en pocos estudios (Afonso-Carrillo *et al.* 1985a; Pinedo y Afonso-Carrillo 1994). *Phymatolithon lenormandii* es la especie que primero aparece en los niveles altos del eulitoral con poblaciones continuas en el interior de grietas sombrías (figura 6A), mientras que en los niveles medios *Neogoniolithon orotavicum* y *N. hirtum* son las especies más comunes (figuras 6B y 6C). Es en el nivel inferior del eulitoral donde ocurre una mayor diversidad, tanto de formas geniculadas como de formas costrosas. Las formas geniculadas (*e.g.*, *Amphiroa fragilissima*, *Corallina ferreyrae*, *Jania adhaerens*) forman amplios céspedes en superficies verticales y charcos (figuras 6D-6G), mientras que las formas costrosas (*e.g.*, *Harveyolithon samoëense*, *Lithophyllum incrustans*, *L. vickersiae*, *Porolithon oligocarpum*) cubren las rocas expuestas (figuras 4G y 4H) (Afonso-Carrillo *et al.* 1985a).

En las rocas bien iluminadas del sublitoral somero son habituales *Porolithon oligocarpum* y *Titanoderma polycephalum* principalmente en fondos donde el erizo de mar *Arbaxia lixula* ha eliminado la vegetación erecta (figura 6H); mientras que en las paredes sombrías es común *Mesophyllum expansum* (figura 6I). Las pequeñas piedras y callaos de los charcos de marea y del sublitoral somero que pueden ser desplazados por el oleaje están ocupados por primocolonizadores (*Hydrolithon* spp.) e incluso por *Harveyolithon samoëense* o *Neogoniolithon orotavicum* si se dan condiciones de hidrodinamia de intensidad media. Algunas especies perennes pueden crecer en las depresiones superficiales a salvo del efecto abrasivo provocado por el choque de los callaos entre sí.

En las costas norte de las islas centrales, las algas coralinas es probable que faciliten en este nivel el asentamiento de algas erectas. Como muchas gelidiales de otras regiones (Santelices y Varela 1994), las especies canarias (*e.g.*, *Gelidium arbuscula*, *G. canariense*, *Pterocliadiella capillacea*), reclutan y crecen exclusivamente sobre sustratos primarios previamente ocupados por coralinas costrosas perennes, una relación que necesita ser investigada. *Lithophyllum lobatum*, un elemento habitual en los fondos rocosos del sublitoral somero en los ambientes protegidos de la luz de los bosquetes de *Gongolaria abies-marina* (Elejabeitia *et al.* 1992), ha perdido hábitat por la significativa reducción de poblaciones de este macrófito en las últimas décadas en todo el archipiélago canario (Sansón *et al.* 2017; Valdazo *et al.* 2017). Del mismo modo, la reducción de las poblaciones de gelidiáceas en el norte de las islas centrales (Sansón *et al.* 2013; Martínez *et al.* 2015) supone una pérdida importante de hábitat para su comunidad de epífitos en la que dominan *Melobesia membranacea* y *Titanoderma pustulatum* (figura 6J) (Afonso-Carrillo 1982a). En los fondos rocosos del sublitoral, al menos entre 5-20 m de profundidad, alternan poblaciones



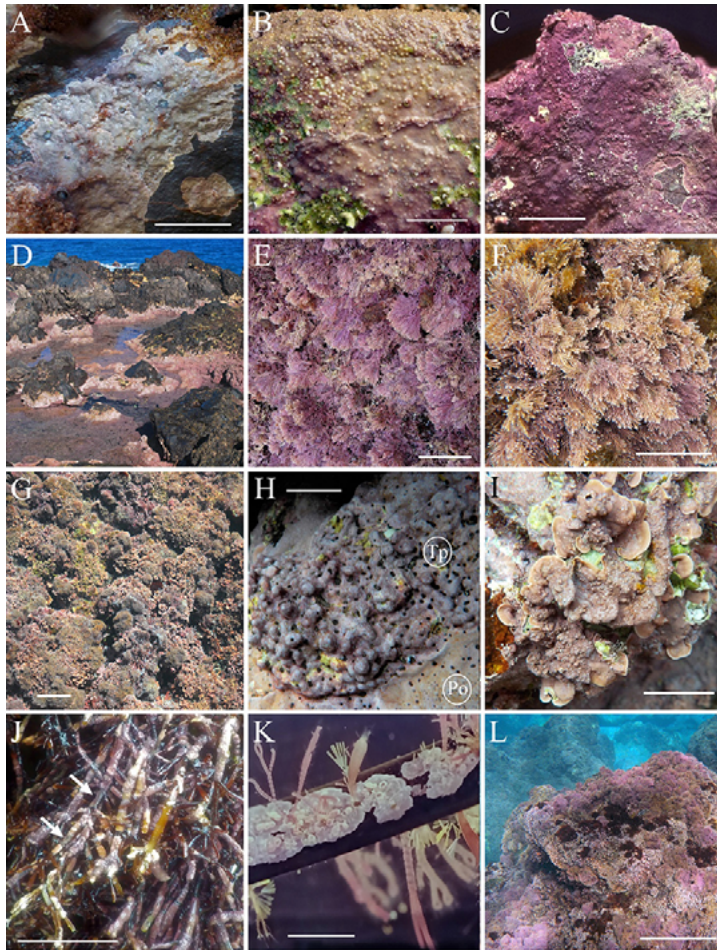


Figura 6. Algunas especies de algas coralinas características de la zonación en las costas rocosas expuestas de Canarias. A. *Phymatolithon lenormandii* en grietas sombrías del eulitoral superior. B. *Neogoniolithon orotavicum* común sobre la roca y charcos bien iluminados del eulitoral medio y superior. C. *Neogoniolithon hirtum* en rocas y charcos del eulitoral medio. D-G. Céspedes de coralinas geniculadas del eulitoral inferior. D. Céspedes mixtos tapizando charcos. E. Detalle de población de *Jania purpurata*. F. Detalle de población de *Corallina ferreyrae*. G. Detalle de población mixta de *Amphiroa* spp., *Corallina* spp. y *Jania* spp. H. *Titanoderma polycephalum* (Tp) rodeada por *Porolithon oligocarpum* (Po) en el sublitoral somero. I. *Mesophyllum expansum* recubre caras verticales sombrías y extraplomos de rocas del sublitoral somero. J. Algas coralinas epifitas en *Gelidium canariense*: las delgadas y translúcidas costras de la pionera *Melobesia membranacea* (flechas) son recubiertas por costras más grandes de *Titanoderma pustulatum*. K. Detalle de hoja de *Cymodocea nodosa* con *Hydrolithon* spp. epifitos (Foto Javier Reyes). L. Céspedes de coralinas geniculadas (principalmente *Corallina* spp.) reemplazan a los bosquetes de algas erectas en los litorales parcialmente degradados por contaminación urbana. Barra de escala A-C = 5 mm; E-G = 5 cm; H-J = 2 cm; K = 2 mm; L = 20 cm.

donde son dominantes las algas erectas con blanquizales de algas coralinas costrosas (figura 4I), dependiendo de las densidades del erizo *Diadema africanum* (Sangil *et al.* 2011, 2014a, b).

En los fondos arenosos del sublitoral, las coralinas costrosas están exclusivamente presentes en las hojas de *Cymodocea nodosa*, que establece poblaciones (sebadales) hasta 35 m de profundidad en ambientes relativamente protegidos (Reyes *et al.* 1995a). Las hojas de *C. nodosa* tienen una vida media que varía a lo largo del año entre 2-3 meses (Reyes *et al.* 1995b) y durante ese tiempo son colonizadas por diminutas coralinas costrosas de los géneros *Hydrolithon* y *Pneophyllum* (Reyes y Afonso-Carrillo 1995) que actúan como colonizadores primarios recubriendo prácticamente toda la superficie foliar para reproducirse antes de ser cubiertas a su vez por una densa población de pequeñas algas erectas (figura 6K) (Reyes *et al.* 1998).

De las especies que habitan el sublitoral profundo y el circalitoral no hay más información que las identificaciones de *Lithothamnion corallioides* en los lechos de rodolitos (Afonso-Carrillo y Gil-Rodríguez 1982; Ballesteros 1993). Estas formaciones parecen ocupar amplias extensiones sobre fondos de arena o de cascajo y en ellas intervienen algas coralinas aún no identificadas (Barquín-Díez *et al.* 2005; Monterroso *et al.* 2012b; Martín-García *et al.* 2016). Los lechos de rodolitos se extienden a mayor profundidad (McMaster y Conover 1966; Littler *et al.* 1991) aunque la intervención de *Neogoniolithon accretum*, una especie típica del nivel de mareas, necesita confirmación. La presencia de algas coralinas costrosas es significativa tanto en los blanquizales como en los fondos rocosos profundos con *Antipathes wollastoni*, en aquellos con denso recubrimiento algal o en las paredes verticales o extraplomos (Ballesteros 1993). Indudablemente, los poblamientos de algas coralinas del sublitoral profundo y del circalitoral canario necesitan ser investigados.

La alteración de las comunidades costeras principalmente relacionada con los vertidos de aguas residuales urbanas está permitiendo establecer el comportamiento de las diferentes especies frente a estas perturbaciones a lo largo de un gradiente (Arévalo *et al.* 2007). En general, los densos céspedes de *Corallina* reemplazan a los bosquetes de algas erectas cuando la perturbación no es excesiva (figura 6L), lo que permite utilizar estos agrupamientos como bioindicadores de ambientes parcialmente degradados (Rodríguez-Prieto *et al.* 2013). No obstante, en Canarias la relación directa entre las comunidades y la contaminación/eutrofización de las costas no ha sido estudiada en detalle hasta el momento.

VULNERABILIDAD FRENTE A LA ACIDIFICACIÓN DE LOS OCÉANOS

Los efectos de la acidificación de los océanos (AO) sobre los organismos calcáreos (entre ellos las algas coralinas) los ha erigido como materia preferente de investigación para conocer y predecir los cambios que van a tener lugar en las especies, las comunidades y los ecosistemas marinos (Hendriks *et al.* 2010; Porzio *et al.* 2011; Ragazzola *et al.* 2012; Mostofa *et al.* 2016; Simon-Nutbrown *et al.* 2020). Entre los ambientes marinos dominados por las macroalgas, los constituidos por



las algas coralinas no solo son los más comunes y más extendidos por todas las latitudes, sino que son soporte de importantes ecosistemas marinos como los arrecifes o los lechos de rodolitos (Foster 2001). En Canarias, la masiva entrada de CO₂ a lo largo de cinco meses entre 2011 y 2012 durante la erupción submarina de El Hierro provocó una significativa reducción de algas coralinas, tanto costrosas como geniculadas, incluso en zonas con solo un ligero descenso del pH (Sangil *et al.* 2016). El interés por conocer el impacto de la AO sobre las algas coralinas y sus ecosistemas está generando, sobre todo en la última década, un notable progreso en los conocimientos sobre esta materia, que está siendo abordada desde diferentes perspectivas (*e.g.*, Hall-Spencer *et al.* 2008; McCoy y Kamenos 2015; Kamenos *et al.* 2016; Cornwall *et al.* 2018, 2020; Gao *et al.* 2019; Rindi *et al.* 2019). Los estudios sobre los efectos de la AO sobre las algas coralinas de Canarias son aún escasos (Sangil *et al.* 2016; González-Delgado *et al.* 2017; Hernández *et al.* 2018; Rodríguez *et al.* 2018), pero las investigaciones realizadas en otras regiones ya están aportando una valiosa información.

Para evaluar el impacto de la AO sobre las algas coralinas se han diseñado muchos protocolos experimentales en los que se analizan sus efectos sobre diferentes aspectos de la biología de estas algas en condiciones controladas de laboratorio (Hendriks *et al.* 2010; Porzio *et al.* 2011; Ragazzola *et al.* 2012; McCoy y Kamenos 2015; Kamenos *et al.* 2016; Cornwall *et al.* 2018). Entre los efectos negativos descritos de la AO sobre las algas coralinas se incluyen reducción de la tasa de crecimiento (Ragazzola *et al.* 2012; Hofmann *et al.* 2012), reducción de la calcificación (Gao y Zheng 2010), modificaciones en las células epiteliales (Burdett *et al.* 2012) y cambios en abundancia y distribución (Kuffner *et al.* 2008; Hall-Spencer *et al.* 2008; Porzio *et al.* 2011; Donnarumma *et al.* 2014). Aunque la mayoría de los estudios han resaltado el impacto negativo de la AO, en unos pocos se ha destacado la ausencia de cambios o incrementos en el crecimiento neto o la calcificación estimulada por la deposición rápida de CaCO₃ (hipercalcificación) diurna (Ries 2011; Burdett *et al.* 2012; Kamenos *et al.* 2013; Martin *et al.* 2013).

Muchos estudios han examinado los efectos de la AO en organismos aislados, incluyendo solo ocasionalmente las interacciones a nivel de comunidad o ecosistema, por lo que resulta difícil determinar la aplicación de los resultados a los ecosistemas naturales (Gaylord *et al.* 2015; Sunday *et al.* 2017). Sin embargo, las filtraciones volcánicas de CO₂ proporcionan una simulación natural de los efectos de la AO en la estructura de los ecosistemas marinos porque exponen a las comunidades completas a vivir con niveles elevados de CO₂. El descubrimiento de zonas con filtraciones de CO₂ y su utilización en la investigación de la AO se ha incrementado durante la última década, disponiéndose en la actualidad de lugares adecuados localizados en ecosistemas templados (Hall-Spencer *et al.* 2008; Boatta *et al.* 2013; Brinkman y Smith 2015; Foo *et al.* 2018), subtropicales (Inoue *et al.* 2013; Hernández *et al.* 2016; González-Delgado y Hernández 2018) y tropicales (Fabricius *et al.* 2011; Enochs *et al.* 2015). En estos lugares es posible realizar estudios de campo con gradientes naturales en condiciones que permiten examinar los efectos de los factores ambientales en especies y ecosistemas. Estos gradientes incorporan la variabilidad ambiental y las interacciones de especies que pueden mediar los efectos de los estresores



(Hall-Spencer *et al.* 2008; Foo *et al.* 2018; González-Delgado y Hernández 2018). Estudios de campo en estos entornos han encontrado que algunas especies de algas coralinas crecen con tasas similares en las condiciones ambientales y en las de AO, y que las reducciones en la abundancia de algas coralinas en estas condiciones más ácidas pueden estar impulsadas por interacciones con otras especies que han resultado alteradas (McCoy y Pfister 2014; McCoy *et al.* 2016).

La mayoría de los estudios se han centrado en la etapa adulta de algas coralinas, en la que las partes duras calcificadas ya están establecidas y la calcificación/disolución funciona en las estructuras existentes. Existen evidencias de que las algas coralinas pueden continuar calcificándose bajo condiciones de AO, aunque mediante compensaciones que generan otros efectos subletales, como formar estructuras calcificadas menos coherentes (Kamenos *et al.* 2016). La acreción continuada de material calcificado en condiciones de acidez puede realizarse a expensas del propio carbonato del talo (McCoy y Ragazzola 2014). Sin embargo, compensar la estructura esquelética para mantener el crecimiento o la calcificación tiene efectos indirectos sobre la estructura y abundancia en ambientes con bajo pH, con carbonatos más pobres y paredes celulares menos estables (Kamenos *et al.* 2013). En estas condiciones podría aumentar la susceptibilidad al daño estructural por los herbívoros o provocar una reducción del grosor del talo que alteraría la jerarquía competitiva (McCoy y Ragazzola 2014). Las algas debilitadas por un ambiente con pH bajo han resultado ser más accesibles incrementando las tasas de herbivoría de fases juveniles de erizos de mar (Rodríguez *et al.* 2018).

También se ha mostrado que las algas coralinas costrosas de las surgencias de CO₂ pueden mantener las tasas de crecimiento en condiciones de pH bajo, conservando los talos costrosos más gruesos de especies perennes sus tamaños, sin modificar el contenido de carbonato; mientras que las costras delicadas de especies anuales sí resultan claramente perjudicadas con talos significativamente más pequeños y con una mineralogía alterada (Kamenos *et al.* 2016). Esta sensibilidad de las formas anuales primocolonizadoras se había comprobado previamente en las hojas de fanerógamas marinas que carecían de su característica comunidad de coralinas epifitas en las áreas con surgencias volcánicas de CO₂ (Martin *et al.* 2008). La AO puede tener efectos dramáticos en la diversidad de los ecosistemas costeros dominados por praderas de hierbas marinas.

La AO afecta negativamente al reclutamiento de las algas coralinas (a la formación del disco germinativo, al crecimiento inicial y a la supervivencia de las germinaciones), efectos que además pueden ser potenciados por la temperatura y la iluminación (Ordóñez *et al.* 2017). Después de la maduración dentro de los conceptáculos, las esporas son liberadas al ambiente externo, donde sedimentan para fijarse al sustrato y germinar. Inmediatamente se inician las divisiones celulares, siguiendo un patrón regular y formando un disco germinativo que mantiene el tamaño de la espora (Cambioch 1972; Villena-Balsa *et al.* 1987; Woelkerling 1988). Las esporas carecen de calcificación, de manera que con las primeras divisiones celulares se inicia la deposición de carbonato en las paredes celulares, cementando el pequeño disco al sustrato y completando el proceso de asentamiento (Walker y Moss 1984; Irvine y Chamberlain 1994). La calcificación de las paredes celulares se continúa





con el desarrollo de los primeros filamentos que discurren paralelos al sustrato, y se mantendrá durante todas las etapas de crecimiento (Cabioch 1971, 1972). Por lo tanto, la reducción de la calcificación en estas fases tempranas podría tener graves consecuencias para la supervivencia, puesto que las primeras etapas postfijación ya soportan una alta tasa de mortalidad y son sin duda el periodo más crítico en la historia de vida de las algas coralinas (Vadas *et al.* 1992). La germinación de las esporas es un proceso clave altamente sensible a la AO (Ordóñez *et al.* 2017; Page y Díaz-Pulido 2020), con capacidad para crear cuellos de botella para las poblaciones marinas (Kendrick 1991). Aunque las respuestas de algas coralinas a la AO parecen variar entre especies (Noisette *et al.* 2013; Ordóñez *et al.* 2014; McCoy y Ragazzola 2014), la mayoría de los estudios muestran impactos negativos en procesos biológicos y fisiológicos de los individuos (crecimiento, fotosíntesis y calcificación neta) (Semesi *et al.* 2009), que se trasladan a la composición de las comunidades (Kuffner *et al.* 2008; Kroeker *et al.* 2010; Porzio *et al.* 2011; Martin *et al.* 2013; Ordóñez *et al.* 2014). Los experimentos de laboratorio y de campo señalan una reducción en el reclutamiento de algas coralinas en respuesta al CO₂ elevado, y se ha propuesto que la competencia espacial con algas carnosas es un factor importante para explicar la falta de reclutamiento (Kuffner *et al.* 2008; Kroeker *et al.* 2010, 2013; Fabricius *et al.* 2015). También se ha descrito una mayor mortalidad y una mayor tasa de anomalías en las primeras etapas postfijación (Bradassi *et al.* 2013). La AO reduce directamente las tasas de germinación de las algas coralinas, lo que tiene una implicación negativa para el éxito del reclutamiento, pudiendo afectar tanto directamente al propio proceso de germinación como a etapas posteriores al asentamiento, como es la competencia por el espacio (Ordóñez *et al.* 2017).

Los experimentos de laboratorio se suelen realizar bajo condiciones estáticas de pH, aunque en la naturaleza no ocurre así, ya que el metabolismo (fotosíntesis y respiración) y las propiedades físicas de la columna de agua pueden hacer que el pH fluctúe en un ciclo diario, en el que durante el día el pH aumenta por el descenso de CO₂ por la fotosíntesis, mientras que por la noche disminuye por el aporte de CO₂ de la respiración (Kleypas *et al.* 2011). La magnitud de este ciclo lo determinan la biomasa de la comunidad y el tiempo de residencia del agua (Duarte *et al.* 2013). Así, en ecosistemas dominados por organismos fotosintéticos (*e.g.*, arrecifes de coral o praderas de fanerógamas marinas), el rango de cambios diarios en el pH puede exceder la diferencia entre las condiciones actuales y las proyecciones de AO de fin de siglo (Hofmann *et al.* 2011; Duarte *et al.* 2013). Se pensó que la exposición a esta variación diaria podría favorecer la aclimatación de las coralinas costrosas a la acidificación (Johnson *et al.* 2014; Padilla-Gamiño *et al.* 2016), pero otros datos experimentales han mostrado que los organismos de estos hábitats podrían responder incluso más severamente a los rápidos cambios en el pH asociados con la AO que lo predicho por los experimentos realizados en condiciones estáticas (Johnson *et al.* 2019).

Otra perspectiva que se ha abordado es el papel que juega la cubierta microbiana de las algas coralinas. Los microorganismos asociados con las algas coralinas se componen de un conjunto diverso de bacterias, pequeños eucariotas y virus, y colectivamente, el alga y la microbiota asociada funciona como una unidad ecológica

denominada holobionte (Egan *et al.* 2013). Los rodolitos, por ejemplo, tienen un microbioma estable de composición extremadamente homogénea incluso en individuos de poblaciones separadas por 100 km (Calvacanti *et al.* 2014). Los estudios que evalúan la respuesta de las comunidades microbianas asociadas a las algas coralinas son todavía incipientes a pesar del papel reconocido de las comunidades bacterianas en la biología de las algas. La comprensión de las interacciones entre algas y bacterias se postula como clave para dilucidar procesos importantes para la aclimatación del holobionte a los cambios ambientales. Por ejemplo, se ha documentado una reducción en el asentamiento de larvas de coral en condiciones de AO relacionados con cambios en la comunidad microbiana asociada a las algas coralinas (Webster *et al.* 2013). En algas coralinas de arrecife el microbioma permaneció estable bajo exposición experimental a agua de mar con pH reducido, pero resultaron sensibles a los efectos combinados del calentamiento y la acidificación (Webster *et al.* 2016). La comunidad microbiana parece que es un elemento importante para la resistencia de las algas coralinas al estrés ambiental (Calvacanti *et al.* 2018).

A nivel del ecosistema, se predice que la AO aumentará la susceptibilidad de las algas frente a los herbívoros y la erosión (Andersson y Gledhill 2012; Andersson y Mackenzie 2012; Johnson *et al.* 2012; Ragazzola *et al.* 2012), y potencialmente puede conducir a un cambio hacia un ecosistema dominado por especies no calcificantes (Hall-Spencer *et al.* 2008; Kuffner *et al.* 2008). Además, se pronostica una notable fragmentación y reducción de los lechos de rodolitos con importantes consecuencias para la enorme cantidad de organismos implicados en estos ambientes (Simon-Nutbrown *et al.* 2020). También se han mostrado evidencias de tasas más elevadas de calcificación en presencia de herbívoros (Legrand *et al.* 2019). Estudios realizados en un litoral con filtraciones volcánicas de CO₂ en la costa del Pacífico de Japón, una zona de transición entre comunidades templadas y subtropicales, permitieron evaluar los efectos de la AO en un límite biogeográfico (Agostini *et al.* 2018). Se describieron cambios marcados en la comunidad de algas bentónicas con una disminución importante en la biodiversidad, en la que se incluía la pérdida de especies clave formadoras de hábitats. Se trata de evidencias empíricas que apuntan a que en un futuro cercano los ecosistemas subtropicales dominados por especies con carbonato cambiarán a otros dominados por algas carnosas, con pérdida de biodiversidad y mayor simplificación, lo que puede ser interpretado como un avance de lo que podría ocurrir en Canarias. Además, la degradación del hábitat y la pérdida de biodiversidad en las áreas acidificadas reducirá la resiliencia de los hábitats costeros a otros factores asociados con el cambio climático (calentamiento global, aumento del nivel del mar, incremento de temporales), lo que acrecentará el riesgo de cambios en el régimen marino y la pérdida de funciones y servicios críticos del ecosistema (Hall-Spencer y Harvey 2019). Las reflexiones de Rindi *et al.* (2019) sobre la situación de las algas coralinas mediterráneas son aplicables a Canarias: no es posible predecir el futuro de las algas coralinas canarias sin conocer su presente.

Los grupos que ocupan amplios rangos geográficos, como sucede con las algas coralinas, demuestran que la diversificación les ha permitido ocupar una gran variedad de hábitats a través de respuestas morfológicas y funcionales. Experimentos de trasplante han demostrado la plasticidad fenotípica que exhiben algunas algas



coralinas con cambios morfológicos en respuesta al oleaje y las corrientes (Tyrrel y Johansen 1995; Enríquez *et al.* 2009). La plasticidad fenotípica puede representar una gran ventaja selectiva en entornos biológicamente heterogéneos que permite persistir frente a fluctuaciones espaciales o temporales del clima. Las algas coralinas muestran un alto grado de plasticidad que puede aumentar su capacidad para sobrevivir en un mundo con alto contenido de CO₂ (Ragazzola *et al.* 2013). Así, aunque en las etapas más jóvenes de las algas coralinas se ha comprobado que la calcificación inicial es muy sensible a la AO, evidencias experimentales recientes han mostrado la adquisición de tolerancia a pH bajo después de seis generaciones de exposición a condiciones de AO (Cornwall *et al.* 2020). El indudable éxito evolutivo de las algas coralinas les ha permitido ser componentes importantes de las comunidades marinas bentónicas desde al menos 136 Ma, ocupando rangos muy amplios de temperatura, luz y perturbaciones. Futuras investigaciones irán descubriendo cómo se adaptarán a este nuevo reto evolutivo. El potencial de adaptación que exhiben algunas poblaciones con diferencias en plasticidad fisiológica podría tener importantes implicaciones para las respuestas ecológicas y evolutivas de las algas coralinas a futuros cambios ambientales (Johnson *et al.* 2014; Padilla-Gamiño *et al.* 2016).

CONCLUSIONES Y ORIENTACIONES PARA FUTUROS ESTUDIOS

Esta síntesis evidencia que existen importantes lagunas en el conocimiento de las algas coralinas canarias. Dada la importancia ecológica de estas algas y su vulnerabilidad frente a la acidificación de los océanos, resulta imprescindible completar y ampliar la información sobre este grupo. Si en un futuro cercano, tal como parecen indicar las evidencias experimentales, los ecosistemas subtropicales como el canario con alta presencia de especies calcificadas irán transformándose en otros más simples y menos diversos con predominio de algas carnosas, es preciso disponer de una minuciosa información acerca de los organismos que se van a ver principalmente implicados. Desde el punto de vista taxonómico se requiere llevar a cabo una reevaluación basada en una combinación de datos moleculares, morfoanatómicos y ecológicos. Es precisamente la escasez de información molecular la que genera en la actualidad cierta incertidumbre acerca de la flora de algas coralinas de las islas Canarias. Se proponen algunas de las líneas prioritarias en las que se debería avanzar:

- Completar la secuenciación de los especímenes tipo de las 20 especies descritas en material de Canarias por Lamouroux, Lamarck, Montagne, Foslie y Lemoine. Ahora hay disponibles secuencias solo de *Harveyolithon canariense*, *Lithophyllum lobatum* y *Porolithon oligocarpum*. Dada la elevada proporción de especies con reducidas áreas de distribución que se han ido reconociendo en los últimos años, requerirían una verificación molecular aquellos taxones con localidad tipo en Canarias que en la actualidad son considerados sinónimos taxonómicos de otras especies de acuerdo con criterios exclusi-



vamente morfoanatómicos (e.g., *Corallina lobata*, *Lithophyllum applicatum*, *Lithophyllum illitus*, *Spongites wildpretii*, *Tenarea tortuosa*).

- Evaluar la diversidad a lo largo del gradiente térmico de las aguas marinas canarias mediante la secuenciación de especímenes actuales procedentes de diferentes localidades repartidas por todo el archipiélago y de diferentes hábitats. La caracterización morfoanatómica de cada uno de ellos, y su posterior depósito en herbarios reconocidos, posibilitaría la verificación de las identificaciones, requisito ineludible para comparar resultados de diferentes estudios. Resolver el problema de la diversidad críptica de este grupo es una cuestión crítica, un problema general que afecta a todas las regiones y que conduce a interpretaciones erróneas de resultados.
- Estudiar y evaluar el papel dinámico de los lechos de rodolitos en Canarias como puntos calientes de biodiversidad y bancos de diásporas de microalgas y macroalgas, y hábitat de numerosos invertebrados y vertebrados. Los rodolitos representan un componente importante y poco estudiado de la diversidad marina que contribuye a las principales funciones del ecosistema. Aunque únicamente *Lithothamnion corallioides* ha sido confirmada en estos lechos, es indudable que el número de especies de algas coralinas que intervienen en estas formaciones es elevado, tal como se está comprobando en otras regiones.
- Estudiar *in situ* los efectos de la acidificación de los océanos sobre las algas coralinas de Canarias es posible gracias al reciente descubrimiento de áreas costeras con surgencias de CO₂ donde ya se producen las futuras condiciones de pH esperadas. La experimentación en estos laboratorios naturales permitirá evaluar la respuesta de las algas coralinas a distintos rangos de pH, en una zona de transición entre la región templado-cálida y la región tropical, donde conviven especies con diferentes afinidades biogeográficas.

AGRADECIMIENTOS

Algunas de las imágenes de este artículo fueron cedidas desinteresadamente por Tamia Brito (figuras 5A-D), Javier Reyes (figura 6K) y Carlos Sangil (figura 4I). Laura Martín-García y Jacinto Barquín-Díez me cedieron y me permitieron utilizar las imágenes capturadas de los vídeos empleados en la cartografía de los lechos de rodolitos de la Reserva Marina Punta de La Restinga-Mar de Las Calmas. Los comentarios de dos revisores anónimos mejoraron la versión final del manuscrito. La elaboración de esta síntesis supuso una inestimable distracción que ayudó a superar la desazón durante las semanas de confinamiento por la COVID-19 en la primavera de 2020.

RECIBIDO: abril de 2020, ACEPTADO: agosto de 2020



REFERENCIAS

- ADEY, W.H. 1964. The genus *Phymatolithon* in the Gulf of Maine. *Hydrobiologia* 24: 377-420.
- ADEY, W.H. 1970. A revision of the Foslie crustose coralline herbarium. *Det Kong. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 1: 1-46.
- ADEY, W.H. 1998. Review-coral reefs: Algal structured and mediated ecosystems in shallow, turbulent, alkaline waters. *J. Phycol.* 34: 393-406.
- ADEY, W.H. y ADEY, P.J. 1973. Studies of the biosystematics and ecology of the epilithic crustose Corallinaceae of the British Isles. *Br. Phycol. J.* 8: 343-407.
- ADEY, W.H., HERNÁNDEZ-KANTÚN, J.J., JOHNSON, G. y GABRIELSON, P.W. 2015. DNA sequencing, anatomy, and calcification patterns support a monophyletic, subarctic, carbonate reef-forming *Clathromorphum* (Hapalidiaceae, Corallinales, Rhodophyta). *J. Phycol.* 51: 189-203.
- ADEY, W.H. y JOHANSEN, H.W. 1972. Morphology and taxonomy of Corallinaceae with special reference to *Clathromorphum*, *Mesophyllum*, and *Neopolyporolithon* gen. nov. (Rhodophyceae, Cryptonemiales). *Phycologia* 11: 159-180.
- ADEY, W.H. y MACINTYRE, I.G. 1973. Crustose Coralline Algae: A re-evaluation in the Geological Sciences. *Geol. Soc. Am. Bull.* 84: 883-904.
- ADEY, W.H., MASAKI, T. y AKIOKA, H. 1974. *Ezo epiyessoense*, a new parasitic genus and species of Corallinaceae (Rhodophyta, Cryptonemiales). *Phycologia* 13: 329-344.
- ADEY, W.H. y MCKIBBIN, D.L. 1970. Studies on the maërl species *Phymatolithon calcareum* (Pallas) nov. comb. and *Lithothamnium corallioides* Crouan in the Ría de Vigo. *Bot. Mar.* 13: 100-106.
- ADEY, W.H. y SPERAPANI, C.P. 1971. The biology of *Kvaleya epilaeve*, a new parasitic genus and species of Corallinaceae. *Phycologia* 10: 29-42.
- ADEY, W.H. y VASSAR, M.J. 1975. Colonization, succession and growth rates of tropical crustose coralline algae (Rhodophyta, Cryptonemiales). *Phycologia* 14: 55-69.
- AFONSO-CARRILLO, J. 1980. Nota sobre algunas Corallinaceae (Rhodophyta) nuevas para la flora ficológica de las Islas Canarias. *Vieraea* 10: 53-58.
- AFONSO-CARRILLO, J. 1982a. *Revisión de las especies de la familia Corallinaceae en las islas Canarias*. [Tesis Doctoral] Universidad de La Laguna. 269 pp + 101 lám.
- AFONSO-CARRILLO, J. 1982b. Sobre el modo de formación de los conceptáculos asexuales en *Porolithon* Foslie (Corallinaceae, Rhodophyta). *Inv. Pesq.* 46: 255-262.
- AFONSO-CARRILLO, J. 1984. Estudios en las algas Corallinaceae (Rhodophyta) de las Islas Canarias. II. Notas taxonómicas. *Vieraea* 13: 127-144.
- AFONSO-CARRILLO, J. 1985. Conexiones intercelulares entre diferentes talos de *Neogoniolithon absmile* (Foslie et Howe) Cabioch (Corallinaceae, Rhodophyta). *Vieraea* 15: 139-142.
- AFONSO-CARRILLO, J. 1986. Observaciones en *Amphiroa fragilissima* (L.) Lamouroux (Corallinaceae, Rhodophyta) con el microscopio electrónico de barrido. *Vieraea* 16: 189-192.
- AFONSO-CARRILLO, J. 1988. Structure and reproduction of *Spongites wildpretii* sp. nov. (Corallinaceae, Rhodophyta) from the Canary Islands, with observations and comments on *S. absmile* comb. nov. *Br. Phycol. J.* 23: 89-102.
- AFONSO-CARRILLO, J. 1989. Morphology, anatomy and vegetative reproduction of *Fosliella paschalis* (Corallinaceae, Rhodophyta). *Phycologia* 28: 331-341.





- AFONSO-CARRILLO, J. 1997. «Confites», en Macías Hernández, A.M (ed.): *Gran Enciclopedia Canaria* Tomo V. Ediciones Canarias. La Laguna. Islas Canarias. p. 1109.
- AFONSO-CARRILLO, J. 2003. Bajíos y algas marinas de Puerto de la Cruz: una historia de la botánica marina en Canarias *Catharum* 4: 14-27.
- AFONSO-CARRILLO, J. y GIL-RODRÍGUEZ, M.C. 1982. Sobre la presencia de un fondo de «maerl» en las Islas Canarias. *Collect. Bot.* 13: 703-708.
- AFONSO-CARRILLO, J., GIL-RODRÍGUEZ, M.C., HAROUN-TABRAUE, R. y WILDPRET, W. 1985b. Algunos aspectos de la aplicación de la microscopía electrónica de barrido al estudio de las algas Corallinaceae (Rhodophyta). *Cab. Biol. Mar.* 25: 427-433.
- AFONSO-CARRILLO, J., GIL-RODRÍGUEZ, M.C. y WILDPRET, W. 1984. Estudios en las algas Corallinaceae (Rhodophyta) de las Islas Canarias. I. Aspectos metodológicos. *Vieraea* 13: 113-125.
- AFONSO-CARRILLO, J., GIL-RODRÍGUEZ, M.C. y WILDPRET, W. 1985a. Algunas consideraciones florísticas, corológicas y ecológicas sobre las algas Corallinaceae (Rhodophyta) de las Islas Canarias. *Anal. Biol. Murcia (S.E.)* 2: 23-37.
- AFONSO-CARRILLO, J., LOSADA-LIMA, A. y LEÓN-ARENCEBIA, M.C. 1986. Sobre la posición sistemática de *Choreonema* Schmitz (Corallinaceae, Rhodophyta). *Vieraea* 16: 207-210.
- AFONSO-CARRILLO, J. y ROJAS-GONZÁLEZ, B. 2004. Observations on reproductive morphology and new records of Rhodomelaceae (Rhodophyta) from the Canary Islands, including *Veleroa complanata* sp. nov. *Phycologia* 43: 79-90.
- AFONSO-CARRILLO, J. y SANSÓN, M. 1999. *Algas, hongos y fanerógamas marinas de las Islas Canarias. Clave Analítica*. Materiales didácticos universitarios. Serie Biología 2. Servicio de Publicaciones de la Universidad de La Laguna. Santa Cruz de Tenerife. 254 pp.
- AGOSTINI, S., HARVEY, B.P., WADA, S., KON, K., MILAZZO, M., INABA, K. y HALL-SPENCER, J.M. 2018. Ocean acidification drives community shifts towards simplified non-calcified habitats in a subtropical-temperate transition zone. *Sci. Rep.* 8:11354.
- AGUIRRE, J., RIDING, R. y BRAGA, J.C. 2000. Diversity of coralline red algae: Origination and extinction patterns from the early Cretaceous to the Pleistocene. *Paleobiology* 26: 651-667.
- AMADO-FILHO, G.M., MOURA, R.L., BASTOS, A.C., SALGADO, L.T., SUMIDA, P.Y., GUTH, A.Z. *et al.* 2012. Rhodolith beds are major CaCO₃ bio-factories in the tropical South West Atlantic. *PLoS One* 7: e35171.
- ANDERSSON, A.J. y GLEDHILL, D. 2012. Ocean acidification and coral reefs: effects on breakdown, dissolution, and net ecosystem calcification. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 5: 321-348.
- ANDERSSON, A.J. y MACKENZIE, F.T. 2012. Revisiting four scientific debates in ocean acidification research. *Biogeosciences* 9: 893-905.
- ANDERSSON, A.J., MACKENZIE, F.T. y BATES, N.R. 2008. Life on the margin: implications on Mg-calcite, high latitude and cool-water marine calcifiers. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 373: 265-273.
- ARÉVALO, R., PINEDO, S. y BALLESTEROS, E. 2007. Changes in the composition and structure of Mediterranean rocky-shore communities following a gradient of nutrient enrichment: descriptive study and test of proposed methods to assess water quality regarding macroalgae. *Mar. Poll. Bull.* 55: 104-113.
- ATHANASIADIS, A. 2016. *Phycologia Europaea* Rhodophyta, vol. I. pp. [i]-xxxxviii, 1-762. Thessaloniki: Published and distributed by the author.

- ATHANASIADIS, A. 2017. *Capensia fucorum* (Esper) gen. et comb. nov. (Mesophyllaceae, Corallinales, Rhodophyta), a hemiparasite on *Gelidium* from South Africa. *Bot. Mar.* 60: 555-565.
- ATHANASIADIS, A. 2018. *Carlskottsbergia antarctica* (Hooker fil. & Harv.) gen. & comb.nov., with a re-assessment of *Synarthrophyton* (Mesophyllaceae, Corallinales, Rhodophyta). *Nov Hedw.* 108 [2019]: 291-320.
- ATHANASIADIS, A. 2019. *Amphithallia*, a genus with four-celled carpogonial branches and connecting filaments in the Corallinales (Rhodophyta). *Mar. Biol. Res.* 15: 13-25.
- ATHANASIADIS, A. 2020. *Phragmope discrepans*, gen. & comb. nov. (Mesophyllaceae, Corallinales, Rhodophyta), the species known as '*Mesophyllum engelhartii*' from South Africa. *Mar. Biol. Res.* 16: 000-000, doi.org/10.1080/17451000.2020.1831543.
- ATHANASIADIS, A. y BALLANTINE, D.L. 2014. The genera *Melyvonnea* gen. nov. and *Mesophyllum* s.s. (Melobesioideae, Corallinales, Rhodophyta) particularly from the central Atlantic Ocean. *Nord. J. Bot.* 35: 385-436.
- ATHANASIADIS, A. y NETO, A.I. 2010. On the occurrence of *Mesophyllum expansum* (Philippi) Cabioch & Mendoza (Melobesioideae, Corallinales (Rhodophyta) in the Mediterranean Sea, the Canary Isles and the Azores. *Bot. Mar.* 53: 333-341.
- ATKINSON, M.J. y CUET, P. 2008. Possible effects of ocean acidification on coral reef biogeochemistry: topics for research. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 373: 249-256.
- AUER, G. y PILLER, W.E. 2020. Nanocrystals as phenotypic expression of genotypes - An example in coralline red algae. *Sci. Adv.* 6, eaay2126.
- BACALLADO, J.J., CRUZ, T., BRITO, A., BARQUÍN, J. y CARRILLO, M. 1989. *Reservas marinas de Canarias*. Consejería de Agricultura y Pesca. Gobierno de Canarias. 200 pp.
- BALLESTEROS, E. 1993. Algunas observaciones sobre comunidades de algas profundas en Lanzarote y Fuerteventura (Islas Canarias). *Vieraea* 22: 17-27.
- BALLESTEROS, E., SANSÓN, M., REYES, J., AFONSO-CARRILLO, J. y GIL-RODRÍGUEZ, M.C. 1992. New records of benthic marine algae from the Canary Islands. *Bot. Mar.* 35: 513-522.
- BARQUÍN-DÍEZ, J., GARCÍA-MARTÍN, L., GIL-RODRÍGUEZ, M. C., BRITO-HERNÁNDEZ, A., GONZÁLEZ-LORENZO, G., FERNÁNDEZ DE LEÓN, R., SANGIL, C. y CONCEPCIÓN FRANCISCO, L. 2011. Atlas bionómico de las islas Canarias. Resultados del proyecto SIGMACAN. «Creación de un sistema de información geográfica (SIG) de los fondos marinos someros del archipiélago canario».
- BARQUÍN-DÍEZ, J., GONZÁLEZ-LORENZO, G., GARCÍA-MARTÍN, L., GIL-RODRÍGUEZ, M.C. y BRITO-HERNÁNDEZ, A. 2005. Distribución espacial de las comunidades bentónicas submareales de los fondos someros de Canarias. I: Las comunidades de sustrato blando de las costas de Tenerife. *Vieraea* 33: 435-448.
- BASSO, D. 2012. Carbonate production by calcareous red algae and global change. *Geodiversitas* 34: 13-33.
- BASSO, D., BABBINI, L. KALEB, S., BRACCHI, V. y FALACE, A. 2016. Monitoring deep Mediterranean rhodolith beds. *Aquat. Conserv.* 26: 549-561.
- BATES, N.R., ASTOR, Y.M., CHURCH, M.J. et al. 2014. Time-series view of changing surface ocean chemistry due to ocean uptake of anthropogenic CO₂ and ocean acidification. *Oceanography* 27: 126-141.
- BERLANDI, R., FIGUEIREDO, M.A. DE O. y PAIVA, P.C. 2012. Rhodolith morphology and the diversity of polychaetes off the southeastern Brazilian coast. *J. Coastal Res.* 28: 280-287.



- BLAINVILLE, H.M.D. DE 1834. *Manuel d'actinologie ou de zoophytologie*. F.G. Levrault. Paris & Strasbourg. 695 pp.
- BOATTA, F., D'ALESSANDRO, W., GAGLIANO, A.L., LIOTTA, M., MILAZZO, M., RODOLFO-METALPA, R., HALL-SPENCER, J.M. y PARELLO, F. 2013. Geochemical survey of Levante Bay, Vulcano Island (Italy), a natural laboratory for the study of ocean acidification. *Mar. Pollut. Bull.* 73: 485-494.
- BØRGESEN, F. 1929. Marine algae from the Canary Islands especially from Teneriffe and Gran Canaria II. Rhodophyceae. Part. II. Cryptonemiales, Gigartinales and Rhodynemiales. *Kong. Dansk. Vidensk. Selsk. Biol. Medd.* 8(1): 1-97.
- BOROWITZKA, M.A. 1984. Calcification in aquatic plants. *Plant Cell Environ.* 7: 457-466.
- BOROWITZKA, M.A. y LARKUM, A.W.D. 2008. Calcification in algae: Mechanisms and the role of metabolism. *Crit. Rev. Plant Sci.* 6: 1-45.
- BOROWITZKA, M.A., LARKUM, A.W.D. y NOCKOLDS, C.E. 1974. A scanning electron microscope study of the structure and organization of the calcium carbonate deposits of algae. *Phycologia* 13: 195-203.
- BORY DE SAINT-VINCENT, J.B.G.M. 1832. *Notice sur les polypiers de la Grèce*. In: *Expédition Scientifique de Morée (Section des Sciences Physiques)*. Tome III [1.re Partie, 1.re Section]. Zoologie. pp. 204-209, [pl. LIV - Atlas]. Paris & Strasbourg.
- BOSSELINI, A. y GINSBERG, R.N. 1971. Form and intertidal structure of recent algal nodules (rhodolites) from Bermuda. *J. Geol.* 79: 669-682.
- BRADASSI, F., CUMANI, F., BRESSAN, G. y DUPONT, S. 2013. Early reproductive stages in the crustose coralline alga *Phymatolithon lenormandii* are strongly affected by mild ocean acidification. *Mar. Biol.* 160: 2261-2269.
- BRINKMAN, T.J. y SMITH, A.M. 2015. Effect of climate change on crustose coralline algae at a temperate vent site, White Island, New Zealand. *Mar. Freshwater Res.* 66: 360-370.
- BRODIE, J., WALKER, R.H., WILLIAMSON, C. e IRVINE, L.M. 2013. Epitypification and redescription of *Corallina officinalis* L., the type of the genus, and *C. elongata* Ellis et Solander (Corallinales, Rhodophyta). *Crypt. Algal.* 34: 49-56.
- BROOM, J., HART, D.R., FARR, T., NELSON, W., NEILL, K., HARVEY, A. y WOELKERLING, W. 2008. Utility of psbA and nSSU for phylogenetic reconstruction in the Corallinales based on New Zealand taxa. *Mol. Phylog. Evol.* 46: 958-973.
- BURDETT, H.L., ALOISIO, E., CALOSI, P., FINDLAY, H.S., WIDDICOMBE, S., HATTON, A. y KAMENOS, N.A. 2012. The effect of chronic and acute low pH on the intracellular DMSP production and epithelia cell morphology of red coralline algae. *Mar. Biol. Res.* 8: 756-763.
- BUSTAMANTE, D.E., CALDERON, M.S. y HUGHEY, J.R. 2019. Conspecificity of the Peruvian *Corallina ferreyrae* with *C. caespitosa* (Corallinaceae, Rhodophyta) inferred from genomic analysis of the type specimen. *Mitochondrial DNA Part B Res.* 4: 1285-1286.
- BYRNE, M. y FITZER, S. 2019. The impact of environmental acidification on the microstructure and mechanical integrity of marine invertebrate skeletons. *Conserv. Physiol.* 7(1): coz062.
- CABIOCH, J. 1966. Contribution à l'étude morphologique, anatomique et systématique de deux mélobésiées: *Lithothamnium calcareum* (Pallas) Areschoug et *Lithothamnium corallioides* Crouan. *Bot. Mar.* 9: 33-53.
- CABIOCH, J. 1969. Les fonds de maerl de la baie de Morlaix et leur peuplement végétal. *Cab. Biol. Mar.* 10: 139-161.



- CABIOCH, J. 1971. Étude sur les Corallinacées. I. Caractères généraux de la cytologie. *Cab. Biol. Mar.* 12: 121-186.
- CABIOCH, J. 1972. Étude sur les Corallinacées. II. La morphogenèse: conséquences systématiques et phylogénétiques. *Cab. Biol. Mar.* 13: 137-288.
- CABIOCH, J. 1974. Un fond de maerl de l'Archipel de Madère et son peuplement végétal. *Bull. Soc. Phycol. France* 19: 74-82.
- CABIOCH, J. 1988. Morphogenesis and generic concepts in coralline algae –a reappraisal. *Helgol. Meeres.* 42(3-4): 493-509.
- CARAGNANO, A., FOETISCH, A., MANEVELDT, G., MILLET, L., LIU, L.C., LIN, S.M., RODONDI, G. y PAYRI, C.E. 2018. Revision of Corallinaceae (Corallinales, Rhodophyta): recognizing *Dausoniolithon*, gen. nov., *Parvicellularium* gen. nov. and Chamberlainioideae subfam. nov. containing *Chamberlainium* gen. nov. and *Pneophyllum*. *J. Phycol.* 54: 39-409.
- CARRACEDO, J.C. 2011. *Geología de Canarias: Origen, evolución, edad y volcanismo*. I. Madrid: Ed. Rueda. 398 p.
- CAVALCANTI, G.S., GREGORACCI, G.B., DOS SANTOS, E.O., SILVEIRA, C.B., MEIRELLES, P.M., LONGO, L. *et al.* 2014. Physiologic and metagenomic attributes of the rhodoliths forming the largest CaCO₃ bed in the South Atlantic Ocean. *ISME J.* 8: 52-62.
- CAVALCANTI, G.S., SHUKLA, P., MORRIS, M., RIBEIRO, B., FOLEY, M., DOANE, M.P., THOMPSON, C.C., EDWARDS, M.S., DINSDALE, E.A. y THOMPSON, F.L. 2018. Rhodoliths holobionts in a changing ocean: host-microbes interactions mediate coralline algae resilience under ocean acidification. *BMC Genomics* 19:701.
- CHAMBERLAIN, Y.M. 1983. Studies in the Corallinaceae with special reference to *Fosliella* and *Pneophyllum* in the British Isles. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Bot.* 11: 291-463.
- CHAMBERLAIN, Y.M. 1992. Observations on two melobesoid crustose coralline red algal species from the British Isles –*Exilicrusta parva*, a new genus and species, and *Lithothamnion sonderi* Hauck. *Br. Phycol. J.* 27: 185-201.
- CLEMENTE, S., LORENZO-MORALES, J., MENDOZA, J.C., LOPEZ, C., SANGIL, C., ÁLVES, F., KAUFFMAN, M. y HERNÁNDEZ, J.C. 2014. Sea urchin *Diadema africanum* mass mortality in the subtropical eastern Atlantic: role of waterborne bacteria in a warming ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 506: 1-14.
- CORNWALL, C.E., COMEAU, S., DECARLO, T.M., LARCOMBE, E., MOORE, B., GILTROW, K. *et al.* 2020. A coralline alga gains tolerance to ocean acidification over multiple generations of exposure. *Nat. Clim. Change* 10: 143-146.
- CORNWALL, C.E., COMEAU, S., DECARLO, T.M., MOORE, B., D'ALEXIS, Q. y MCCULLOCH, M.T. 2018. Resistance of corals and coralline algae to ocean acidification: Physiological control of calcification under natural pH variability. *Proc. R. Soc. B* 285: 20181168.
- COSME, M., OTERO-FERRER, F., TUYA, F., ESPINO, F., ABREU, A.D. y HAROUN, R. 2018. Mapping subtropical and tropical rhodolith seabeds using Side Scan Sonar technology. Abstract book. *VI International Rhodolith Workshop*. Roscoff, p. 64.
- DAUME, S., BRAND-GARDNER, S. y WOELKERLING, W.J. 1999. Settlement of abalone larvae (*Haliotis laevigata* Donovan) in response to non-geniculate coralline red algae (Corallinales, Rhodophyta). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 234: 125-143.
- DE JODE, A., DAVID, R., HAGUENAUER, A., CAHILL, A., ERGA, Z., GUILLEMAIN, D. *et al.* 2019. From seascape ecology to population genomics and back. Spatial and ecological differentiation



among cryptic species of the red algae *Lithophyllum stictiforme* L. *cabiocbiae*, main bioconstructors of coralligenous habitats. *Mol. Phylogen. Evol.* 137: 104-113.

- DECAISNE, J. 1842. *Essais sur une classification des algues et des polypiers calcifères. Mémoire sur les Corallines* Thèses présentées et soutenues à la Fac. Sciences de Paris. Le 19 Décembre 1842. Paris: imprimé chez Paul Renouard. [I-IV], [1]-120 p., 4 pls.
- DENIZOT, M. 1968. *Les algues floridées encroustantes (à l'exclusion des Corallinacées)*. Paris: Laboratoire de Cryptogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle. [1]-310 p., 227 figs.
- DETHIER, M.N. 1994. The ecology of intertidal algal crusts: variation within a functional group. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 177: 37-71.
- DETHIER, M.N. y STENECK, R.S. 2001. Growth and persistence of diverse intertidal crusts: survival of the slow in a fast-paced world. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 223: 89-100.
- DONEY, S.C., FABRY, V.J., FEELY, R.A. y KLEYPAS, J.A. 2009. Ocean acidification: The other CO₂ problem. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 1: 169-192.
- DONNARUMMA, L., LOMBARDI, C., COCITO, S. y GAMBI, M.C. 2014. Settlement pattern of *Posidonia oceanica* epibionts along a gradient of ocean acidification: an approach with mimics. *Medit. Mar. Sci.* 15: 498-509.
- DOROPOULOS, C., WARD, S., DIAZ-PULIDO, G., HOEGH-GULDBERG, O. y MUMBY, P.J. 2012. Ocean acidification reduces coral recruitment by disrupting intimate larval-algal settlement interactions. *Ecol. Lett.* 15: 338-346.
- DUARTE, C.M., HENDRIKS, I.E., MOORE, T.S., OLSEN, Y.S., STECKBAUER, A., RAMAJO, L. *et al.* 2013. Is ocean acidification an open-ocean syndrome? Understanding anthropogenic impacts on seawater pH. *Estuar. Coasts* 36: 221-236.
- EGAN, S., HARDER, T., BURKE, C., STEINBERG, P., KJELLEBERG, S. y THOMAS, T. 2013. The seaweed holobiont: understanding seaweed-bacteria interactions. *FEMS Microbiol. Rev.* 37: 462-476.
- ELEJABEITIA, Y., REYES, J. y AFONSO-CARRILLO, J. 1992. Algas marinas bentónicas de Punta del Hidalgo, Tenerife (Islas Canarias). *Vieraea* 21: 1-28.
- ELLIS, J. 1755. *An Essay towards a Natural History of the Corallines*. London: Privately published. xxviii + 103 p.
- ENOCHS, I.C., MANZELLO, D.P., DONHAM, E.M., KOLODZIEJ, G., OKANO, R., JOHNSTON, L. *et al.* 2015. Shift from coral to macroalgae dominance on a volcanically acidified reef. *Nat. Clim. Change* 5: 1083-1088.
- ENRÍQUEZ, S., AVILA, E. y CARBALLO, J.L. 2009. Phenotypic plasticity induced in transplant experiments in a mutualistic association between the red algae *Jania adhaerens* (Rhodophyta, Corallinales) and the sponge *Haliclona caerulea* (Porifera: Haplosclerida): morphological responses of the alga. *J. Phycol.* 45: 81-89.
- FABRICIUS, K.E., KLUIBENSCHDL, A., HARRINGTON, L., NOONAN, S. y DE'ATH, G. 2015. In situ changes of tropical crustose coralline algae along carbon dioxide gradients. *Sci. Rep.* 5: 9537.
- FABRICIUS, K.E., LANGDON, C., UTHICKE, S., HUMPHREY, C., NOONAN, S., DE'ATH, G. *et al.* 2011. Losers and winners in coral reefs acclimatized to elevated carbon dioxide concentrations. *Nat. Clim. Change* 1: 165-169.
- FABRY, V.J., SEIBEL, B.A., FEELY, R.A. y ORR, J.C. 2008. Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes. *ICES J. Mar. Sci.* 65: 414-432.



- FEELY, R.A., SABINE, C.L., LEE, K., BERELSON, W., KLEYPAS, J., FABRY, V.J. *et al.* 2004. Impact of anthropogenic CO₂ on the CaCO₃ system in the oceans. *Science* 305: 362-366.
- FIGUEIREDO, M.A. DE O., KAIN JONES, J.M. y NORTON, T.A. 1996. Biotic interactions in the colonization of crustose coralline algae by epiphytes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 199: 303-318.
- FIGUEIREDO, M.A. DE O., KAIN JONES, J.M. y NORTON, T.A. 2000. Responses of crustose corallines to epiphyte and canopy cover. *J. Phycol.* 36: 17-24.
- FIGUEIREDO, M.A. DE O., NORTON, T.A. y KAIN JONES, J.M. 1997. Settlement and survival of epiphytes on two intertidal crustose coralline algae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 213: 247-260.
- FOO, S.A., BYRNE, M., RICEVUTO, E. y GAMBÌ, M.C. 2018. The carbon dioxide vents of Ischia, Italy, a natural system to assess impacts of ocean acidification on marine ecosystems: an overview of research and comparisons with other vent systems. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 56: 237-310.
- FOSLIE, M. 1898a. Systematical survey of the Lithothamnia. *Det. Kong. Norske. Vidensk. Selsk. Skr.* 1898(2): 1-7.
- FOSLIE, M. 1898b. List of species of the Lithothamnia. *Det. Kong. Norske. Vidensk. Selsk. Skr.* 1898(3): 1-11.
- FOSLIE, M. 1905. New lithothamnia and systematical remarks. *Det Kong. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 1905(5): 1-9.
- FOSLIE, M. 1906. Den botaniske samling [The botanical collection]. *Det Kong. Norske Vidensk. Selsk. Skr. Aarsb.* 1905: 17-24.
- FOSLIE, M. 1909. Algologiske notiser vi. *Det Kong. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 1909(2): 1-63.
- FOSTER, M.S. 2001. Rhodoliths: between rocks and soft places. *J. Phycol.* 37: 659-667.
- FOSTER, M.S., AMADO FILHO, G.M., KAMENOS, N.A., RIOSMENA-RODRÍGUEZ, R. y STELLER, D.L. 2013. Rhodoliths and rhodolith beds. *Smith. Contr. Mar. Sci.* 39: 143-155.
- FREDERICQ, S., KRAYESKY-SELF, S., SAUVAGE, T., RICHARDS, J., KITTLE, R., ARAKAKI, N. *et al.* 2019. The critical importance of rhodoliths in the life cycle completion of both macro- and microalgae, and as holobionts for the establishment and maintenance of marine biodiversity. *Front. Mar. Sci.* 5: 502.
- FUJITA, D. y MASAKI, T. 1986. The antifouling by shedding of epithallium in articulated coralline algae. *Mar. Foul. (Japan)* 6: 1-5.
- GABRIELSON, P.W., HUGHEY, J.R. y DIAZ-PULIDO, G. 2018. Genomics reveals abundant speciation in the coral reef building alga *Porolithon onkodes* (Corallinales, Rhodophyta) (Letter). *J. Phycol.* 54: 429-434.
- GALLARDO, T., BÁRBARA, I., AFONSO-CARRILLO, J., BERMEJO, R., ALTAMIRANO, M., GÓMEZ GARRETA, A. *et al.* 2016. Nueva lista crítica de las algas bentónicas marinas de España. A new checklist of benthic marine algae of Spain. *Algas. Bol. Inf. Soc. Esp. Ficol.* 51: 7-52.
- GAO, K., BEARDALL, J., HÄDER, D.-P., HALL-SPENCER, J.M., GAO, G. y HUTCHINS, D.A. 2019. Effects of ocean acidification on marine photosynthetic organisms under the concurrent influences of warming, UV radiation, and deoxygenation. *Front. Mar. Sci.* 6: 322.
- GAO, K.S. y ZHENG, Y.Q. 2010. Combined effects of ocean acidification and solar UV radiation on photosynthesis, growth, pigmentation and calcification of the coralline alga *Corallina sesilis* (Rhodophyta). *Glob. Change Biol.* 16: 2388-2398.



- GAYLORD, B., KROEKER, K.J., SUNDAY, J.M., ANDERSON, K.M., BARRY, J.P., BROWN, N.E. *et al.* 2015. Ocean acidification through the lens of ecological theory. *Ecology* 96: 3-15.
- GOLDBERG, N. 2006. Age estimates and description of rhodoliths from Esperance Bay, Western Australia. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 86: 1291-1296.
- GOMEZ-LEMONS, L.A. y DÍAZ-PULIDO, G. 2017. Crustose coralline algae and associated microbial biofilms deter seaweed settlement on coral reefs. *Coral Reefs* 36: 453-462.
- GONZÁLEZ-DELGADO, S. y HERNÁNDEZ, J.C. 2018. The importance of natural acidified systems in the study of ocean acidification: What have we learned? *Adv. Mar. Biol.* 80: 57-99.
- GONZÁLEZ-DELGADO, S., HERNÁNDEZ, J.C., WANGENSTEEN, O., ALFONSO, B., SOTO, A. y SANGIL, C. 2017. Changes in macroalgae communities due to natural CO₂ gradients. *Phycologia* 56(4 suppl): 65.
- GRAY, J.E. 1867. *Lithothrix*, a new genus of Corallinae. *J. Bot. Br. Foreign* 5: 33.
- GUINOTTE, J.M. y FABRY, V.J. 2008. Ocean acidification and its potential effects on marine ecosystems. *Ann. New York Acad. Sci.* 1134: 320-342.
- GUIRY, M.D. y GUIRY, G.M. 2020. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on 11 April 2020.
- GUIRY, M.D. y SELIVANOVA, O.N. 2007. *Masakiella*, nom. nov. pro *Masakia* N.G. Klochkova (Corallinaceae, Rhodophyta), non *Masakia* (Nakai) Nakai (Celastraceae, Tracheophyta). *Phycologia* 46: 235-236.
- HALFAR, J., STENECK, R.S., JOACHIMSKI, M., KRONZ, A. y WANAMAKER, A.D. JR 2008. Coralline red algae as high-resolution climate recorders. *Geology* 36: 463-466.
- HALL-SPENCER, J.M. y HARVEY, B.P. 2019. Ocean acidification impacts on coastal ecosystem services due to habitat degradation. *Emerg. Top. Life Sci.* 3: 197-206.
- HALL-SPENCER, J.M., RODOLFO-METALPA, R., MARTIN, S., RANSOME, E., FINE, M., TURNER *et al.* 2008. Volcanic carbon dioxide vents show ecosystem effects of ocean acidification. *Nature* 454: 96-99.
- HAMEL, G. y LEMOINE, M. [MME P.] 1953. Corallinacées de France et d'Afrique du Nord. *Arch. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris, série 7*, 1: 15-136.
- HARVEY, A.S., BROADWATER, S., WOELKERLING, W.J. y MITROVSKI, P.J. 2003. *Choreonema* (Corallinales, Rhodophyta): 18S rRNA phylogeny and resurrection of the Hapalidiaceae for the subfamilies Choreonematoideae, Austrolithoideae and Melobesioideae. *J. Phycol.* 39: 988-998.
- HARVEY, A.S., HARVEY, R.M. y MERTON, E. 2017. The distribution, significance and vulnerability of Australian rhodolith beds: a review. *Mar. Freshw. Res.* 68: 411-428.
- HARVEY, A.S. y WOELKERLING, W.J. 1995. An account of *Austrolithon intumescens* gen. et. sp. nov. and *Boreolithon van-heurckii* (Heydrich) gen. et. comb. nov. (Austrolithoideae subfam. nov., Corallinaceae, Rhodophyta). *Phycologia* 34: 362-382.
- HARVEY, A.S., WOELKERLING, W.J. y DE REVIERS, B. 2020. A taxonomic analysis of *Jania* (Corallinaceae, Rhodophyta) in south-eastern Australia. *Australian Syst. Bot.* 33: 221-277.
- HARVEY, A.S., WOELKERLING, W.J., HUISMAN, J.M. y GURGEL, C.F.D. 2013. A monographic account of Australian species of *Amphiroa* (Corallinaceae, Rhodophyta). *Australian Syst. Bot.* 26: 81-144.
- HENDRIKS, I.E., DUARTE, C.M. y ALVAREZ, M. 2010. Vulnerability of marine biodiversity to ocean acidification: a meta-analysis. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 86: 157-164.



- HERNÁNDEZ, C.A., SANGIL, C., FANAI, A. y HERNÁNDEZ, J.C. 2018. Macroalgal response to a warmer ocean with higher CO₂ concentration. *Mar. Environ. Res.* 136: 99-105.
- HERNÁNDEZ, C.A., SANGIL, C. y HERNÁNDEZ, J.C. 2016. A new CO₂ vent for the study of ocean acidification in the Atlantic. *Mar. Poll. Bull.* 109: 419-426.
- HERNÁNDEZ, J.C., CLEMENTE, S., SANGIL, C. y BRITO, A. 2008. The key role of sea urchin *Diadema aff. antillarum* in controlling macroalgae assemblages throughout the Canary Islands (eastern subtropical Atlantic): a spatio-temporal approach. *Mar. Environ. Res.* 66: 259-270.
- HERNÁNDEZ, J.C., SANGIL, C. y LORENZO-MORALES, J. 2020. Uncommon southwest swells trigger sea urchin disease outbreaks in Eastern Atlantic archipelagos. *Ecol. Evol.* doi.org/10.22541/au.158456455.51.
- HERNÁNDEZ-KANTÚN, J.J., GABRIELSON, P.W., HUGHEY, J.R., PEZZOLESI, L., RINDI, F., ROBINSON, N.M. *et al.* 2016. Reassessment of branched *Lithophyllum* spp. (Corallinales, Rhodophyta) in the Caribbean Sea with global implications. *Phycologia* 55: 609-635.
- HERNÁNDEZ-KANTÚN, J.J., RINDI, F., ADEY, W.A., HEESCH S., PEÑA V., LE GALL, L. y GABRIELSON, P.W. 2015. Sequencing type material resolves the identity and distribution of the generitype *Lithophyllum incrustans*, and related European species *L. hibernicum* and *L. bathyporum* (Corallinales, Rhodophyta). *J. Phycol.* 51: 791-807.
- HEYDRICH, F. 1897a. Corallinaceae, insbesondere Melobesiae. *Ber. Deutsche. Bot. Gesells.* 15: 34-70.
- HEYDRICH, F. 1897b. Melobesiae. *Ber. Deutsche. Bot. Gesells.* 15: 403-420.
- HILLIS-COLINVAUX, L. 1980. Ecology and taxonomy of *Halimeda*: primary producer of coral reefs. *Adv. Mar. Biol.* 17: 1-327.
- HIND, K.R., GABRIELSON, P.W., JENSEN, C. y MARTONE, P.T. 2016. *Crusticorallina* gen. nov., a nongeniculate genus in the subfamily Corallinoideae (Corallinales, Rhodophyta). *J. Phycol.* 52: 929-941.
- HIND, K.R., GABRIELSON, P.W., JENSEN, C. y MARTONE, P.T. 2018. Evolutionary reversals in *Bossiella* (Corallinales, Rhodophyta): first report of a coralline genus with both geniculate and nongeniculate species. *J. Phycol.* 54: 788-798.
- HIND, K.R., GABRIELSON, P.W., LINDSTROM, S.C. y MARTONE, P.T. 2014. Misleading morphologies and the importance of sequencing type specimens for resolving coralline taxonomy (Corallinales, Rhodophyta): *Pachyarthron cretaceum* is *Corallina officinalis*. *J. Phycol.* 50: 760-764.
- HIND, K.R. y SAUNDERS, G.W. 2013. A molecular phylogenetic study of the tribe Corallineae (Corallinales, Rhodophyta) with an assessment of genus-level taxonomic features and descriptions of novel genera. *J. Phycol.* 49: 103-114.
- HINOJOSA-ARANGO, G., MAGGS, C.A. y JOHNSON, M.P. 2009. Like a rolling stone: the mobility of maerl (Corallinaceae) and the neutrality of the associated assemblages. *Ecology* 90: 517-528.
- HOEGH-GULDBERG, O., MUMBY, P., HOOTEN, A., STENECK, R., GREENFIELD, P.F., GOMEZ, E. *et al.* 2008. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science* 318(5857): 1737-1742.
- HOEK, C. VAN DEN 1982. The distribution of benthic marine algae in relation to the temperature regulation of their life histories. *Biol. J. Linn. Soc.* 18: 81-144.
- HOEK, C. VAN DEN 1984. Word-wide longitudinal seaweed distribution patterns and their possible causes, as illustrated by the distribution of Rhodophytan genera. *Helgol. Meeres.* 38: 227-257.



- HOEK, C. VAN DEN 1987. The possible significance of long-range dispersal for the biogeography of seaweeds. *Helgol. Meeres.* 41: 261-272.
- HOFMANN, G.E., SMITH, J.E., JOHNSON, K.S., SEND, U., LEVIN, L.A., MICHELI, F. *et al.* 2011. High-frequency dynamics of ocean pH: a multi-ecosystem comparison. *PLoS One* 6: e28983.
- HOFMANN, L.C., KOCH, M. y BEER, D. DE. 2016. Biotic control of surface pH and evidence of light-induced H⁺ pumping and Ca²⁺-H⁺ exchange in a tropical crustose coralline alga. *PLoS One* 11: e0159057.
- HOFMANN, L.C., YILDIZ, G., HANELT, D. y BISCHOF, K. 2012. Physiological responses of the calcifying rhodophyte, *Corallina officinalis* (L.), to future CO₂ levels. *Mar. Biol.* 159: 783-792.
- HUISMAN, J.M. y LIN, S.-M. 2018. Liagoraceae. In: *Algae of Australia. Marine benthic algae of north-western Australia. 2. Red algae.* (Huisman, J.M. ed.), pp. 49-76. Canberra & Melbourne: ABRS & CSIRO Publishing.
- INOUE, S., KAYANNE, H., YAMAMOTO, S. y KURIHARA, H. 2013. Spatial community shift from hard to soft corals in acidified water. *Nat. Clim. Change* 3: 683-687.
- IRVINE, L.M. y CHAMBERLAIN, Y.M. 1994. *Seaweeds of the British Isles, 1 (2B). Corallinales, Hildenbrandiales.* pp. vii + 276. London: HMSO.
- JEONG, S.Y., W.A. NELSON, J.E. SUTHERLAND, PEÑA, V., LE GALL, L., DÍAZ-PULIDO, G. *et al.* 2020. Corallinapetrales and Corallinapetraceae: A new order and family of coralline red algae including *Corallinapetra gabrielii* comb. nov. *J. Phycol.* DOI: 10.1111/jpy.13115.
- JESIONEK, M.B., BAHIA, R.G., LYRA, M.B., LEÃO, L.A.B., OLIVEIRA, M.C. y AMADO-FILHO, G.M. 2020. Newly discovered coralline algae in Southeast Brazil: *Tectolithon fluminense* gen. et sp. nov. and *Crustaphytum atlanticum* sp. nov. (Hapalidiales, Rhodophyta). *Phycologia* 59: 101-115.
- JOHANSEN, H.W. 1966. A new member of the Corallinaceae: *Chiharaea bodegensis* gen. et sp. nov. *Phycologia* 6: 51-61.
- JOHANSEN, H.W. 1969. Morphology and systematics of coralline algae with special reference to *Calliarthron*. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 49: 1-98.
- JOHANSEN, H.W. 1976. *Phycological Reviews* 4: Current status of generic concepts in coralline algae (Rhodophyta). *Phycologia* 15: 221-244.
- JOHANSEN, H.W. 1981. *Coralline Algae, A First Synthesis.* Boca Raton, Florida: CRC Press. 239 p.
- JOHNSON, C.R., MUIR, D.G. y REYSENBACH, A.L. 1991. Characteristic bacteria associated with surfaces of coralline algae: a hypothesis for bacterial induction of marine invertebrate larvae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 74: 281-294.
- JOHNSON, C.R. y SUTTON, D.C. 1994. Bacteria on the surface of crustose coralline algae induce metamorphosis of the crown-of-thorns starfish *Acanthaster planci*. *Mar. Biol.* 120: 305-310.
- JOHNSON, M.D., MORIARTY, V.W. y CARPENTER, R.C. 2014. Acclimatization of the crustose coralline alga *Porolithon onkodes* to variable pCO₂. *PLoS One* 9: e87678.
- JOHNSON, M.D., RODRIGUEZ BRAVO, L.M., O'CONNOR, S.E., VARLEY, N.F. y ALTIERI, A.H. 2019. pH variability exacerbates effects of ocean acidification on a Caribbean crustose coralline alga. *Front. Mar. Sci.* 6: 150.
- JOHNSON, M.E., BAARLI, B.G., CACHÁO, M., DA SILVA, C.M., LEDESMA-VÁZQUEZ, J., MAYORAL, E. *et al.* 2012. Rhodoliths, uniformitarianism, and Darwin: Pleistocene and recent carbo-



nate deposits in the Cape Verde and Canary archipelagos. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 329-330: 83-100.

- JOHNSON, M.E., LEDESMA-VÁZQUEZ, J., RAMALHO, R.S., DA SILVA, C.M., REBELO, C., SANTOS, A. *et al.* 2017. Taphonomic range and sedimentary dynamics of modern and fossil rhodolith beds: Macaronesian Realm (Nord Atlantic Ocean). en Riosmena-Rodríguez *et al.* (ed.), *Rhodoliths/Maërl beds: a global perspective*. Springer Inter. Publ. pp. 221-261.
- JOHNSON, V.R., RUSSEL, B.D., FABRICIUS, K.E., BROWNLEE, C. y HALL-SPENCER, J.M. 2012. Temperate and tropical brown macroalgae thrive, despite decalcification, along natural CO₂ gradients. *Glob. Change Biol.* 18: 2792-2803.
- KAMENOS, N.A., BURDETT, H.L., ALOISIO, E., FINDLAY, H.S., MARTIN, S., LONGBONE, C. *et al.* 2013. Coralline algal structure is more sensitive to rate, rather than the magnitude, of ocean acidification. *Glob. Change Biol.* 19: 3621-3628.
- KAMENOS, N.A., MOORE, P.G. y HALL-SPENCER, J.M. 2004a. Small scale distribution of juvenile gadoids in shallow inshore waters; what role does maerl play? *ICES J. Mar. Sci.* 61: 422-429.
- KAMENOS, N.A., MOORE, P.G. y HALL-SPENCER, J.M. 2004b. Nursery-area function of maerl grounds for juvenile queen scallops *Aequipecten opercularis* and other invertebrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 274: 183-189.
- KAMENOS, N.A., PERNA, G., GAMBI, M.C., MICHELI, F. y KROEKER, K.J. 2016. Coralline algae in a naturally acidified ecosystem persist by maintaining control of skeletal mineralogy and size. *Proc. R. Soc. B* 283: 20161159.
- KAMENOS, N.A., STRONG, S.C., SHENOY, D.M., WILSON, S.T., HATTON, A.D. y MOORE, P.G. 2008. Red coralline algae as a source of marine biogenic dimethylsulphoniopropionate. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 372: 61-66.
- KEATS, D.W. y CHAMBERLAIN, Y.M. 1994. Three species of *Hydrolithon* (Rhodophyta, Corallinales): *Hydrolithon onkodes* (Heydrich) Penrose and Woelkerling, *Hydrolithon superficiale* sp. nov., and *H. samoëense* (Foslie) comb. nov. from South Africa. *South Afr. J. Bot.* 60: 8-21.
- KEATS, D.W., GROENER, A. y CHAMBERLAIN, Y.M. 1993. Cell sloughing in the littoral zone coralline alga, *Spongites yendoii* (Foslie) Chamberlain (Corallinales, Rhodophyta). *Phycologia* 32:143-150.
- KEATS, D.W., KNIGHT, M.A. y PUESCHEL, C.M. 1997. Antifouling effects of epithallial shedding in three crustose coralline algae (Rhodophyta, Corallinales) on a coral reef. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 213: 281-293.
- KEATS, D.W., WILTON, P. y MANEVELDT, G. 1994. Ecological significance of deep-layer sloughing in the eulittoral zone coralline alga, *Spongites yendoii* (Foslie) Chamberlain (Corallinales, Rhodophyta) in South Africa. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 175: 145-154.
- KENDRICK, G.A. 1991. Recruitment of coralline crusts and filamentous turf algae in the Galapagos archipelago: effect of simulated scour, erosion and accretion. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 147: 47-63.
- KIM, J.H., GUIRY, M.D., OAK, J.H., CHOI, D.S., KANG, S.H., CHUNG, H. y CHOI, H.G. 2007. Phylogenetic relationships within the tribe Janieae (Corallinales, Rhodophyta) based on molecular and morphological data: a reappraisal of *Jania*. *J. Phycol.* 43: 1310-1319.
- KJELLMAN, F.R. 1900. Om Floridé-slåget *Galaxaura*, dess organografi och systematik. *Kongl. Vetensk.-Adadem. Förhandl. Stockholm* 33(1): 1-109.



- KLEYPAS, J.A., ANTHONY, K.R.N. y GATTUSO, J.P. 2011. Coral reefs modify their seawater carbon chemistry - case study from a barrier reef (Moorea, French Polynesia). *Glob. Chang. Biol.* 17: 3667-3678.
- KOOISTRA, W.H.C.F. 2002. Molecular phylogenies of Udoteaceae (Bryopsidales, Chlorophyta) reveal nonmonophyly for *Udotea*, *Penicillus* and *Chlorodesmis*. *Phycologia* 41: 453-462.
- KRAFT, G.T., SAUNDERS, G.W., ABBOTT, I.A. y HAROUN, R.J. 2004. A uniquely calcified brown alga from Hawaii: *Newhousia imbricata* gen. et sp. nov. (Dictyotales, Phaeophyceae). *J. Phycol.* 40: 383-394.
- KRAYESKY-SELF, S., SCHMIDT, W.E., PHUNG, D., HENRY, C., SAUVAGE, T., CAMACHO, O. et al. 2017. Eukaryotic life inhabits rhodolith-forming coralline algae (Hapalidiales, Rhodophyta), remarkable marine benthic microhabitats. *Sci. Rep.* 7: 45850.
- KROEKER, K.J., KORDAS, R.L., CRIM, R.N. y SINGH, G.G. 2010. Meta-analysis reveals negative yet variable effects of ocean acidification on marine organisms. *Ecol. Lett.* 13: 1419-1434.
- KROEKER, K.J., MICHELI, F. y GAMBI, M.C. 2013. Ocean acidification causes ecosystem shifts via altered competitive interactions. *Nat. Clim. Change* 3: 156-159.
- KUFFNER, I.B., ANDERSSON, A.J., JOKIEL, P.L., RODGERS, K.S. y MACKENZIE, F.T. 2008. Decreased abundance of crustose coralline algae due to ocean acidification. *Nat. Geosc.* 1: 114-117.
- KÜTZING, F.T. 1841. Über die "Polypieres calcifères" des Lamouroux. In: *Zu der öffentlichen Prüfung sämtlicher Classen der Realschule zu Nordhausen...1841.* (Kützing, F.T. Ed.), Nordhausen: Realschule. pp. 3-34.
- KÜTZING, F.T. 1843. *Phycologia generalis* oder Anatomie, Physiologie und Systemkunde der Tange. Leipzig: F.A. Brockhaus. [part 1]: [i]-xxxii, [1]-142, [part 2:] 143-458 p., pls. 1-80.
- LAMARCK, J.B. DE 1815. Suite et fin des polypiers corticifères. *Mém. Mus. Hist. Nat. Paris* 2: 227-240.
- LAMOUREUX, J.V.F. 1812. Sur la classification des Polypiers coralligènes non entièrement pierreux. *Nouv. Bul. Sci. Soc. Philom. Paris* 3: 181-188.
- LAMOUREUX, J.V.F. 1816. *Histoire des polypiers coralligènes flexibles, vulgairement nommés zoophytes.* Caen: F. Poisson. [i]-LXXXIV, [1]-560 p.
- LAWSON, G.W. y NORTON, T.A. 1971. Some observations on littoral and sublittoral zonation at Tenerife (Canary Islands). *Bot. Mar.* 14: 116-120.
- LE GALL, L., PAYRI, C., BITTNER, L. y SAUNDERS, G.W. 2010. Multigene phylogenetic analyses support recognition of the Sporolithales ord. nov. *Mol. Phylog. Evol.* 54: 302-305.
- LEGRAND, E., RIERA, P., LUTIER, M., COUDRET, J., GRALL, J. y MARTIN, S. 2019. Grazers increase the sensitivity of coralline algae to ocean acidification and warming. *J. Sea Res.* 148-149: 1-7.
- LELLAERT, F., SMITH, D.R., MOREAU, H., HERRON, M.D., VERBRUGGEN, H., DELWICHE, C.F. y DE CLERCK, O. 2012. Phylogeny and molecular evolution of the green algae. *Crit. Rev. Plant Sci.* 31: 1-46.
- LEMOINE, M. [MME P.] 1911. Structure anatomique des Mélobésiées. Application à la classification. *Ann. Inst. Océanogr. Monaco* 2(2): 1-213.
- LEMOINE, M. [MME P.] 1928. Un nouveau genre de Mélobésiées: *Mesophyllum*. *Bull. Soc. Bot. France* 75: 251-254.
- LEMOINE, M. [MME P.] 1929a. Melobesieae. *Det Kong. Norske Vidensk. Selsk. Biol. Medd.* 8(1): 19-68.
- LEMOINE, M. [MME P.] 1929b. Les algues calcaires (Mélobésiées) des Canaries, leurs affinités. *Ass. Fr. Av. Ser. Congrès de la Rochelle*: 658-662.



- LEMOINE, M. 1966. Algues calcaires recueillies dans la Mer Rouge, en particulier dans le Golfe d'Éilat. *Bull. Sea Fish. Res. Stat. Haifa* 42: 1-28.
- LEWIS, B., KENNEDY, E.V. y DIAZ-PULIDO, G. 2017. Seasonal growth and calcification of a reef-building crustose coralline alga on the Great Barrier Reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 568: 73-86.
- LINNAEUS, C. 1758. *Systema naturae* per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio decima revisa, vol. 1 pp. [I-IV], [1]-823. Holmiae [Stockholm].
- LITTLER, D.S. y LITTLER, M.M. 1990. Systematics of *Udotea* species (Bryopsidales, Chlorophyta) in the tropical western Atlantic. *Phycologia* 29: 206-252.
- LITTLER, M.M. 1972. The crustose Corallinaceae. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 10: 311-347.
- LITTLER, M.M. 1973. The population and community structure of Hawaiian fringing-reef crustose corallinaceae (Rhodophyta, Cryptonemiales). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 11: 103-120.
- LITTLER, M.M. y LITTLER, D.S. 2013. The nature of crustose coralline algae and their interactions on reefs. *Smith. Contr. Mar. Sci.* 39: 199-212.
- LITTLER, M.M., LITTLER, D.S., BLAIR, S.M. y NORRIS, J.N. 1985. Deepest known plant life is discovered on an uncharted seamount. *Science* 227: 57-59.
- LITTLER, M.M., LITTLER, D.S. y HANISAK, M.D. 1991. Deep-water rhodolith distribution, productivity, and growth history at sites of formation and subsequent degradation. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 150: 163-182.
- LIU, L.-C., LIN, S.-M., CARAGNANO, A. y PAYRI, C. 2018. Species diversity and molecular phylogeny of non-geniculate coralline algae (Corallinophycidae, Rhodophyta) from Taoyuan algal reefs in northern Taiwan, including *Crustaphytum* gen. nov. and three new species. *J. Appl. Phycol.* 30: 3455-3469.
- LUGILDE, J., BÁRBARA, I. y PEÑA, V. 2019. Variabilidad morfológica de *Jania longifurca* (Corallinales, Rhodophyta) en Galicia (noroeste de España). *An. Jard. Bot. Madrid* 76 (1): e079.
- LÜNING, K. 1990. *Seaweeds. Their environment, biogeography and ecophysiology*. New York: John Wiley & Sons Inc., 527 p.
- LUYEN, Q.H., CHO, J.Y., CHOI, J.S., KANG, J.Y., PARK, N.G. y HONG, Y.K. 2009. Isolation of algal spore lytic C17 fatty acid from the crustose coralline seaweed *Lithophyllum yessoense*. *J. Appl. Phycol.* 21: 423-427.
- MACHADO, M. y MORERA, M. 2005. *Nombres comunes de las plantas y los animales de Canarias*. Academia Canaria de la Lengua. 280 p.
- MACINTYRE, I.G. 1997. Reevaluating the role of crustose coralline algae in the construction of the coral reefs. In: *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium* (Lessios H.A. y Macintyre I.G., eds). Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panama. pp. 725-730.
- MANZA, A.V. 1937. The genera of the articulated corallines. *Proc. Nat. Acad. Sc. USA* 23: 44-48.
- MANZA, A.V. 1940. A revision of the genera of articulated corallines. *Philipp. J. Sci.* 71: 239-316.
- MARTIN, S., COHU, S., VIGNOT, C., ZIMMERMAN, G. y GATTUSO, J.P. 2013. One-year experiment on the physiological response of the Mediterranean crustose coralline alga, *Lithophyllum cabiochae*, to elevated pCO₂ and temperature. *Ecol. Evol.* 3: 676-693.
- MARTIN, S., RODOLFO-METALPA, R., RANSOME, E., ROWLEY, S.J., BUIA, M., GATTUSO, J. y HALL-SPENCER, J. 2008. Effects of naturally acidified seawater on seagrass calcareous epibionts. *Biol. Lett.* 4: 689-692.



- MARTÍN-GARCÍA, L., BARQUÍN-DÍEZ, J. y BRITO-IZQUIERDO, I.T. 2016. *Bionomía bentónica de las Reservas Marinas de Canarias (España). Comunidades y hábitats bentónicos del infralitoral*. Ministerio de Agricultura y Pesca, Alimentación y Medio Ambiente. 181 p.
- MARTÍNEZ, B., AFONSO-CARRILLO, J., ANADÓN, R., ARAÚJO, R., ARENAS, F., ARRONTES, J. *et al.* 2015. Regresión de las algas marinas en las islas Canarias y en la costa atlántica de la Península Ibérica por efecto del cambio climático. *Algas. Bol. Soc. Esp. Ficol.* 49: 5-12.
- MASAKI, T. 1968. Studies on the Melobesioidea of Japan. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 16: 1-80.
- MASON, L.R. 1953. The crustacean coralline algae of the Pacific coast of the United States, Canada and Alaska. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 26: 313-389.
- MAY, W. 1912. Verzeichnis der von mir auf Gomera gesammelten Pflanzen. Gomera die Waldinsel der Kanaren. *G. Braunsche Hofbuchdruckerei und Verlag. Karlsruhe.*
- MCMASTER, R.L. y CONOVER, J.T. 1966. Recent algal stromatolites from the Canary Islands. *J. Geol.* 74: 647-652.
- MCCLANAHAN, T.R., MCFIELD, M., HUITRIC, M., BERGMAN, K., SALA, E., NYSTRÖM, M. *et al.* 2001. Responses of algae, corals and fish to the reduction of macroalgae in fished and unfished patch reefs of Glovers Reef Atoll, Belize. *Coral Reefs* 19: 367-379.
- MCCONNICO, L.A., FOSTER, M.S., STELLER, D.L. y RIOSMENA-RODRÍGUEZ, R. 2014. Population biology of a long-lived rhodolith: the consequences of becoming old and large. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 504: 109-118.
- MCCOY, S.J., ALLESINA, S. y PFISTER, C.A. 2016. Ocean acidification affects competition for space: projections of community structure using cellular automata. *Proc. R. Soc. B* 283: 20152561.
- MCCOY, S.J. y KAMENOS, N.A. 2015. Coralline algae (Rhodophyta) in a changing world: integrating ecological, physiological, and geochemical responses to global change. *J. Phycol.* 51: 6-24.
- MCCOY, S.J. y PFISTER, C.A. 2014. Historical comparisons reveal altered competitive interactions in a guild of crustose coralline algae. *Ecol. Lett.* 17: 475-483.
- MCCOY, S.J. y RAGAZZOLA, F. 2014. Skeletal trade-offs in coralline algae in response to ocean acidification. *Nat. Clim. Change* 4: 719-723.
- MECO, J. (Ed.) 2008. *Historia geológica del clima en Canarias*. Las Palmas de Gran Canaria: Ed. J. Meco. 296 p.
- MECO, J., KOPPERS, A.A.P., MIGGINS, D.P., LOMOSCHITZ, A. y BETANCORT, J.F. 2015. The Canary record of the evolution of the North Atlantic Pliocene: New 40 Ar/39Ar ages and some notable palaeontological evidence. *Palaeoogeogr. Palaeoecol. Palaeoecol* 435: 53-69.
- MELBOURNE, L.A., HERNÁNDEZ-KANTÚN, J.J., RUSSELL, S. y BRODIE, J. 2017. There is more to maerl than meets the eye: DNA barcoding reveals a new species in Britain, *Lithothamnion erinaceum* sp. nov. (Hapalidiales, Rhodophyta). *Eur. J. Phycol.* 52: 166-178.
- MONTAGNE, J.F.C. 1846. Flore d'Algérie. Ordo I. Phyceae Fries. In: *Exploration scientifique de l'Algérie pendant les années 1840, 1841, 1842... Sciences physiques. Botanique. Cryptogamie*, vol. 1. Paris: Durieu De Maisonneuve, M.C. Eds., 197 p.
- MONTERROSO, O., RIERA, R. y NÚÑEZ, J. 2012a. Subtidal soft-bottom macroinvertebrate communities of the Canary Islands. An ecological approach. *Braz. J. Oceanogr.* 60: 1-9.
- MONTERROSO, O., RODRÍGUEZ, M., RIERA, R., RAMOS, E., PÉREZ, O. y COSTA, J.Z. 2012b. Estudio de las comunidades de maerl entre la Punta de las Bicudas y la Laja de Tabaibarril (Arico-Tenerife). Marzo 2012. CIMA –Informe Técnico (85): 12 p.



- MORSE, A.N.C. y MORSE, D.E. 1984. Recruitment and metamorphosis of *Haliotis* larvae induced by molecules uniquely available at the surfaces of crustose red algae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 75: 191-215.
- MOSTOFA, K.M.G., LIU, C.-Q., ZHAI, W., MINELLA, M., VIONE, D., GAO, K. *et al.* 2016. Reviews and syntheses: Ocean acidification and its potential impacts on marine ecosystems. *Bio-geosciences* 13: 1767-1786.
- NÄGELI, C. 1858. Die Stärkekörner. In: *Pflanzenphysiologische Untersuchungen*, vol. 2. Zürich: Nägeli, C. & Cramer, C. eds. 623 p.
- NASH, M.C. y ADEY, W. 2017. Multiple phases of Mg-calcite in crustose coralline algae suggest caution for temperature proxy and ocean acidification assessment: lessons from the ultrastructure and biomineralization in *Phymatolithon* (Rhodophyta, Corallinales). *J. Phycol.* 53: 970-984.
- NASH, M.C., DIAZ-PULIDO, G., HARVEY, A.S. y ADEY, W. 2019. Coralline algal calcification: A morphological and process-based understanding. *PLoS One* 14: e0221396.
- NELSON, W.A. 2009. Calcified macroalgae - critical to coastal ecosystems and vulnerable to change: a review. *Mar. Freshwater Res.* 60: 787-801.
- NELSON, W.A., SUTHERLAND, J.E., FARR, T.J., HART, D.R., NEILL, K.F., KIM, H.J. y YOON, H.S. 2015. Multi-gene phylogenetic analyses of New Zealand coralline algae: *Corallinapetra novaezealandiae* gen. et sp. nov. and recognition of the Hapalidiales ord. nov. *J. Phycol.* 51: 454-468.
- NI-NI-WIN, D., HANYUDA, T., ARAI, S., UCHIMURA, M., PRATHEP, A., DRAISMA, S.G.A. *et al.* 2011. A taxonomic study of the genus *Padina* (Dictyotales, Phaeophyceae) including the description of four new species from Japan, Hawaii, and the Andaman Sea. *J. Phycol.* 47: 1193-1209.
- NOISETTE, F., EGILSDOTTIR, H., DAVOULT, D. y MARTIN, S. 2013. Physiological responses of three temperate coralline algae from contrasting habitats to near-future ocean acidification. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 448: 179-187.
- NORTON, T.A. 1992. Dispersal by macroalgae. *Br. Phycol. J.* 27: 293-301.
- O'LEARY, J.K. y McCLANAHAN, T.R. 2010. Trophic cascades result in large-scale coralline algae loss through differential grazer effects. *Ecology* 91: 3584-3597.
- ORDÓÑEZ, A., DOROPOULOS, C. y DIAZ-PULIDO, G. 2014. Effects of ocean acidification on population dynamics and community structure of crustose coralline algae. *Biol. Bull.* 226: 255-268.
- ORDÓÑEZ, A., KENNEDY, E.V. y DIAZ-PULIDO, G. 2017. Reduced spore germination explains sensitivity of reef-building algae to climate change stressors. *PLoS One* 12: e0189122.
- ORR, J.C., FABRY, V.J., AUMONT, O., BOPP, L., DONEY, S.C., FEELY R.A. *et al.* 2005. Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature* 437: 681-686.
- OTERO-FERRER, F., COSME, M., TUYA, F., ESPINO, F. y HAROUN, R. 2018a. Depth determines structure and functioning of rhodolith habitats in Central-Eastern Atlantic. Abstract book. *VI International Rhodolith Workshop*. Roscoff, p. 50.
- OTERO-FERRER, F., MANNARÀ, E., COSME M., FALACE, A., MONTIEL-NELSON, J.A., ESPINO, F. *et al.* 2018b. Heterogeneity rather than size determines faunal colonization of discrete habitat units: a case study with rhodolith-associated macrofauna. Abstract book. *VI International Rhodolith Workshop*. Roscoff, p. 48.
- OTERO-FERRER, F., MANNARÀ, E., COSME, M., FALACE, A., MONTIEL-NELSON, J.A., ESPINO, F., y TUYA, F. 2019. Early-faunal colonization patterns of discrete habitat units: A case study with rhodolith-associated vagile macrofauna. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 218: 9-22.



- PADILLA-GAMIÑO, J.L., GAITÁN-ESPITIA, J.D., KELLY, M.W. y HOFMANN, G.E. 2016. Physiological plasticity and local adaptation to elevated $p\text{CO}_2$ in calcareous algae: an ontogenetic and geographic approach. *Evol. Applic.* 9: 1043-1053.
- PAGE, T.M. y DIAZ-PULIDO, G. 2020. Plasticity of adult coralline algae to prolonged increased temperature and $p\text{CO}_2$ exposure but reduced survival in their first generation. *PLoS ONE* 15(6): e0235125.
- PALUMBI, S.R. 1994. Genetic-divergence, reproductive isolation, and marine speciation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25: 547-572.
- PARDO, C., BÁRBARA, I., BARREIRO, R. y PEÑA, V. 2017. Insights into species diversity of associated crustose coralline algae (Corallinophycidae, Rhodophyta) with Atlantic European maerl beds using DNA barcoding. *An. Jard. Bot. Madrid* 72: e059.
- PARDO, C., GUILLEMIN, M.L., PEÑA, V., BÁRBARA, I., VALERO, M. y BARREIRO, R. 2019. Local coastal configuration rather than latitudinal gradient shape clonal diversity and genetic structure of *Phymatolithon calcareum* maerl beds in North European Atlantic. *Front. Mar. Sci.* 6: 149.
- PARDO, C., LÓPEZ, L., PEÑA, V., HERNÁNDEZ-KANTÚN, J., LE GALL, L., BÁRBARA, I. y BARREIRO, R. 2014. A multilocus species delimitation reveals a striking number of species of coralline algae forming maerl in the OSPAR maritime area. *PLoS One* 9: e104073.
- PARDO, C., PEÑA, V., BARREIRO, R. y BÁRBARA, I. 2015. A molecular and morphological study of *Corallina s.l.* (Corallinales, Rhodophyta) in the Atlantic Iberian Peninsula. *Crypt. Algol.* 36: 31-54.
- PENROSE, D. y WOELKERLING, W.J. 1988. A taxonomic reassessment of *Hydrolithon* Foslie, *Porolithon* Foslie and *Pseudolithophyllum* Lemoine emend. Adey (Corallinaceae, Rhodophyta) and their relationships to *Spongites* Kützinger. *Phycologia* 27: 159-176.
- PEÑA, V., ADEY, W. H., RIOSMENA-RODRÍGUEZ, R., JUNG, M.-Y., AFONSO CARRILLO, J., CHOI, H.G. y BÁRBARA, I. 2011. *Mesophyllum sphaericum* sp. nov. (Corallinales, Rhodophyta): a new maerl-forming species from the northeast Atlantic. *J. Phycol.* 47: 911-927.
- PEÑA, V. y BÁRBARA, I. 2008a. Maerl community in the north-western Iberian Peninsula: a review of floristic studies and long term changes. *Aquat. Conserv.* 18: 339-366.
- PEÑA, V. y BÁRBARA, I. 2008b. Biological importance of an Atlantic European maerl bed off Benencia Island (northwest Iberian Peninsula). *Bot. Mar.* 51: 493-505.
- PEÑA, V., BARBARA, I., GRALL, J., MAGGS, C.A. y HALL-SPENCER, J. M. 2014a. The diversity of seaweeds on maerl in the NE Atlantic. *Mar. Biodiv.* 44: 533-551.
- PEÑA, V., DE CLERCK, O., AFONSO-CARRILLO, J., BALLESTEROS, E., BÁRBARA, I., BARREIRO, R. y LE GALL, L. 2015a. An integrative systematic approach to species diversity and distribution in the genus *Mesophyllum* (Corallinales, Rhodophyta) in Atlantic and Mediterranean Europe. *Eur. J. Phycol.* 50: 20-36.
- PEÑA, V., HERNÁNDEZ-KANTÚN, J.J., GRALL, J., PARDO, C., LÓPEZ, L., BÁRBARA, I. *et al.* 2014b. Detection of gametophytes in the maerl-forming species *Phymatolithon calcareum* (Melo-besioideae, Corallinales) assessed by DNA barcoding. *Crypt. Algol.* 35: 15-25.
- PEÑA, V., HERNÁNDEZ-KANTÚN, J., ADEY, W.H. y LE GALL, L. 2018. Assessment of coralline species diversity in the European coasts supported by sequencing of type material: the case study of *Lithophyllum nitorum* (Corallinales, Rhodophyta). *Crypt. Algol.* 39: 123-137.



- PEÑA, V., LE GALL, L., RÖSLER, A., PAYRI, C.E. y BRAGA, J.C. 2019. *Adeylithon bosencei* gen. et sp. nov. (Corallinales, Rhodophyta): a new reef-building genus with anatomical affinities with the fossil *Aethesolithon*. *J. Phycol.* 55: 134-145.
- PEÑA, V., PARDO, C., LÓPEZ, L., CARRO, B., HERNÁNDEZ-KANTÚN, J., ADEY, W.H. *et al.* 2015b. *Phymatolithon lusitanicum* sp. nov. (Hapalidiales, Rhodophyta): the third most abundant maerl-forming species in the Atlantic Iberian Peninsula. *Crypt. Algal.* 36: 429-459.
- PEÑA, V., VIEIRA, C., BRAGA, J., AGUIRRE, J., RÖSLER, A., BAELE, G. *et al.* 2020. Radiation of the coralline red algae (Corallinophycidae, Rhodophyta) crown group as inferred from a multilocus time-calibrated phylogeny. *Mol. Phylog. Evol.* 150: 106845.
- PEZZOLESI, L., PEÑA, V., LE GALL, L., GABRIELSON, P.W., KALEB, S., HUGHEY, J.R. *et al.* 2019. Mediterranean *Lithophyllum stictiforme* (Corallinales, Rhodophyta) is a genetically diverse species complex: implications for species circumscription, biogeography and conservation of coralligenous habitats. *J. Phycol.* 55: 473-492.
- PHILIPPI, R.A. 1837. Beweis, dass die Nulliporen Pflanzen sind. *Archiv Für Naturgesch.* 3: 387-393.
- PICCONI, A. 1884. *Crociera del Corsaro alle Isole Madera e Canarie del Capitano Enrico d'Albertis. Alghe.* pp. [3]-60, 1 pl. Genova [Genoa]: Tipografia del r. Istituto Sordo-Muti.
- PICCONI, A. 1886. Pugillo di alghe canariensis. *Nuovo Giorn. Bot. Ital.*, 18(2): 119-121.
- PINEDO, S. y AFONSO-CARRILLO, J. 1994. Distribución y zonación de las algas marinas bentónicas en Puerto de la Cruz, Tenerife (Islas Canarias). *Vieraea* 23: 109-123.
- PORZIO, L., BUIA, M.C. y HALL-SPENCER, J.M. 2011. Effects of ocean acidification on macroalgal communities. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 400: 278-287.
- PRINTZ, H. (ed.) 1929. *M. Foslie – Contributions to a monograph of the Lithothamnium*. Trondheim: K. Norske Vidensk. Selsk. Musett. 60 p.
- PUCKREE-PADUA, C.A., HAYWOOD, A., GABRIELSON, P.W. y MANEVELDT, G.W. 2020. Reassignment of some South African species to *Chamberlainium*, with a comment about the recognition of families of Corallinales (Rhodophyta). *Phycologia* 59: 464-496.
- RAGAZZOLA, F., FOSTER, L.C., FORM, A., BÜSCHER, J., HANSTEEN, T.H. y FIETZKE, J. 2012. Ocean acidification weakens the structural integrity of coralline algae. *Glob. Change Biol.* 18: 2804-2812.
- RAGAZZOLA, F., FOSTER, L.C., FORM, A.U., BÜSCHER, J., HANSTEEN, T.H. y FIETZKE, J. 2013. Phenotypic plasticity of coralline algae in a high CO₂ world. *Ecol. Evol.* 3: 3436-3446.
- RAVEN, J.A., CALDEIRA, K., ELDERFIELD, H., HOEGH-GULDBERG, O., LISS, P., RIEBESELL, U. *et al.* 2005. *Acidification due to increasing carbon dioxide*. Report 12/05. London: Royal Society, 68 p.
- REBELO, A.C., JOHNSON, M.E., QUARTAU, R., RASSER, M.W., MELO, C.S., NETO, A.I. *et al.* 2018. Modern rhodoliths from the insular shelf of Pico in the Azores (Northeast Atlantic Ocean). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 210: 7-17.
- RENDINA, F., KALEB, S., CARAGNANO, A., FERRIGNO, F., APPOLLONI, L., DONNARUMMA, L. *et al.* 2020. Distribution and characterization of deep rhodolith beds off the Campania Coast (SW Italy, Mediterranean Sea). *Plants* 9(8): 985.
- REYES, J. y AFONSO-CARRILLO, J. 1993. Morphology and anatomy of *Mesophyllum canariense* (Corallinaceae, Rhodophyta) from the Canary Islands. *Cour. Forsch. - Ins. Senckenberg.* 159: 127-132.



- REYES, J. y AFONSO-CARRILLO, J. 1995. Morphology and distribution of nongeniculate coralline algae (Corallinaceae, Rhodophyta) on the leaves of the seagrass *Cymodocea nodosa* (Cymodoceaceae). *Phycologia* 34: 179-190.
- REYES, J., AFONSO-CARRILLO, J. y WILDPRET, W. 1990. Structure of male conceptacles of *Lithophyllum lobatum* (Corallinaceae, Rhodophyta). *Act. Simp. Int. Bot. Pius Font i Quer 1988*, vol 1. Criptogamia: 137-141.
- REYES, J., OCAÑA, O., SANSÓN, M. y BRITO, A. 2000. Descripción de las comunidades bentónicas infralitorales de la Reserva Marina de la Graciosa e islotes al norte de Lanzarote (Islas Canarias). *Vieraea* 28: 137-154.
- REYES, J., SANSÓN, M. y AFONSO-CARRILLO, J. 1995a. Distribution and reproductive phenology of the seagrass *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson in the Canary Islands. *Aquat. Bot.* 50: 171-180.
- REYES, J., SANSÓN, M. y AFONSO-CARRILLO, J. 1995b. Leaf phenology, growth and primary production of the seagrass *Cymodocea nodosa* in El Médano (South of Tenerife, Canary Islands). *Bot. Mar.* 38: 457-465.
- REYES, J., SANSÓN, M. y AFONSO-CARRILLO, J. 1998. Distribution of the epiphytes along the leaves of *Cymodocea nodosa* in the Canary Islands. *Bot. Mar.* 41: 543-551.
- REYES, J., SANSÓN, M. y AFONSO-CARRILLO, J. 2005. «Flora y vegetación marina. Algas y sebas», en Rodríguez Delgado O. (coord.). *Patrimonio Natural de la isla de Fuerteventura*, pp. 117-140. Cabildo de Fuerteventura, Gobierno de Canarias y Centro de la Cultura Popular Canaria. Tenerife.
- RICHARDS, J.L., BAHIA, R.G., JESIONEK, M.B. y FREDERICQ, S. 2019. *Sporolithon amadoi* sp. nov. (Sporolithales, Rhodophyta), a new rhodolith-forming non-geniculate coralline alga from offshore the northwestern Gulf of Mexico and Brazil. *Phytotaxa* 423: 49-67.
- RICHARDS, J.L., GABRIELSON, P.W., HUGHEY, J.R. y FRESHWATER, D.W. 2018. A re-evaluation of subtidal *Lithophyllum* species (Corallinales, Rhodophyta) from North Carolina, USA, and the proposal of *L. searlesii* sp. nov. *Phycologia* 57: 318-330.
- RICHARDS, J.L., SAUVAGE, T., SCHMIDT, W.E., FREDERICQ, S., HUGHEY, J.R. y GABRIELSON, P.W. 2017. The coralline genera *Sporolithon* and *Heydrichia* (Sporolithales, Rhodophyta) clarified by sequencing type material of their generic types and other species. *J. Phycol.* 53: 1044-1059.
- RIERA, R., DELGADO, J.D., RODRÍGUEZ, M., MONTERROSO, O. y RAMOS, E. 2012. Macrofaunal communities of threatened subtidal maërl seabeds on Tenerife (Canary Islands, north-east Atlantic Ocean) in summer. *Acta Oceanol. Sin.* 31: 98-105.
- RIES, J.B. 2011. Skeletal mineralogy in a high-CO₂ world. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 403: 54-64.
- RIES, J.B., COHEN, A.L. y McCORK, LE D.C. 2009. Marine calcifiers exhibit mixed responses to CO₂-induced ocean acidification. *Geology* 37: 1057-1152.
- RINDI, F., BRAGA, J.C., MARTIN, S., PEÑA, V., LE GALL, L., CARAGNANO, A. y AGUIRRE, J. 2019. Coralline algae in a changing Mediterranean Sea: How can we predict their future, if we do not know their present? *Front. Mar. Sci.* 6: 723.
- RIOSMENA-RODRÍGUEZ, R., NELSON, W. y AGUIRRE, J. (eds.) 2017. *Rhodolith/maërl beds: A global perspective*. Coastal Research Library. Springer Int. Publ. 368 p.
- RODRÍGUEZ, A., CLEMENTE, S., BRITO, A. y HERNÁNDEZ, J.C. 2018. Effects of ocean acidification on algae growth and feeding rates of juvenile sea urchins. *Mar. Environ. Res.* 140: 382-389.



- RODRÍGUEZ-PRIETO, C., BALLESTEROS, E., BOISSET, F. y AFONSO-CARRILLO, J. 2013. *Guía de las macroalgas y fanerógamas marinas del Mediterráneo occidental*. Barcelona: Ed. Omega S.A. 656 p.
- ROSAS-ALQUICIRA, E.F., RIOSMENA-RODRÍGUEZ, R., AFONSO-CARRILLO, J. y NETO, A.I. 2011. Taxonomic biodiversity of geniculate coralline red algae (Corallinales, Rhodophyta) from the Macaronesian region: summary and analysis. *Helgol. Mar. Res.* 65: 133-153.
- RÖSLER, A., PERFECTTI, F., PEÑA, V. y BRAGA, J.C. 2016. Phylogenetic relationships of Corallinaceae (Corallinales, Rhodophyta): taxonomic implications for reef-building corallines. *J. Phycol.* 52: 412-431.
- RÖSLER, A., PERFECTTI, F., PEÑA, V., AGUIRRE, J. y BRAGA, J.C. 2017. Timing of evolutionary history of Corallinaceae (Corallinales, Rhodophyta). *J. Phycol.* 53: 567-576.
- ROTHPLETZ, A. y SIMONELLI, V. 1890. Die marinen ablagerungen auf Gran Canaria. *Z. Dtsch. Geol. Ges.* 42: 677-736.
- SANGIL, C., CLEMENTE, S., BRITO, A., RODRÍGUEZ, A., BALSALOBRE, M., MENDOZA, J.C. *et al.* 2016. Seaweed community response to a massive CO₂ input. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 178: 48-57.
- SANGIL, C., SANSÓN, M. y AFONSO-CARRILLO, J. 2011. Spatial variation patterns of subtidal seaweed assemblages along a subtropical oceanic archipelago: thermal gradient vs herbivore pressure. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 94: 322-334.
- SANGIL, C., SANSÓN, M., CLEMENTE, S., AFONSO-CARRILLO, J. y HERNÁNDEZ, J.C. 2014a. Contrasting the species abundance, species density and diversity of seaweed assemblages in alternative states: Urchin density as a driver of biotic homogenization. *J. Sea Res.* 85: 92-103.
- SANGIL, C., SANSÓN, M., DÍAZ-VILLA, T., HERNÁNDEZ, J.C., CLEMENTE, S. y AFONSO-CARRILLO, J. 2014b. Spatial variability, structure and composition of crustose algal communities in *Diodema africanum* barrens. *Helgol. Mar. Res.* 68: 451-464.
- SANSÓN, M., MARTÍN-GARCÍA, L., RANCEL, N., SANGIL, C., REYES, J., BRITO, A. *et al.* 2017. Análisis de distribución histórica y distribución actual de las especies *Cystoseira abies-marina*, *Cystoseira tamariscifolia* y *Cystoseira mauritanica* en la provincia occidental canaria para la toma de decisiones en la elaboración de sus planes de recuperación. Universidad de La Laguna. Informe científico-técnico, 118 p.
- SANSÓN, M., REYES, J. y AFONSO-CARRILLO, J. 1991. Contribution to the seaweed flora of the Canary Islands: new records of Florideophyceae. *Bot. Mar.* 34: 527-536.
- SANSÓN, M., REYES, J. y AFONSO-CARRILLO, J. 2001. «Flora marina», en Fernández-Palacios, J.M. y Martín-Esquível J.L. (eds.): *Naturaleza de las Islas Canarias: Ecología y Conservación*. Editorial Turquesa, SC Tenerife, p. 193-198.
- SANSÓN, M., SANGIL, C., ORELLANA, S. y AFONSO-CARRILLO, J. 2013. Do the size shifts of marine macroalgae match the warming trends in the Canary Islands? *Algas, Bol. Soc. Esp. Ficol.* 48: 12-13.
- SANTELICES, B. 1990. Patterns of reproduction, dispersal and recruitment in seaweeds. *Oceanogr. Mar. Biol.* 28: 177-276.
- SANTELICES, B. y VARELA, D. 1994. Abiotic control of reattachment in *Gelidium chilense* (Montagne) Santelices & Montalva (Gelidiales; Rhodophyta). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 177: 145-155.
- SAUVAGEAU, C. 1912. A propos des *Cystoseira* de Banyuls et Guéthary. *Bull. Stat. Biol. Arcachon* 14: 133-556.



- SCHMITZ, F. 1889. Systematische Übersicht der bisher bekannten Gattungen der Florideen. *Flora oder Allgemeine botanische Zeitung* 72: 435-456.
- SCHNEIDER, C.W. y WYNNE, M.J. 2019. Fourth addendum to the synoptic review of red algal genera. *Bot. Mar.* 62: 355-367.
- SEMESI, I.S., KANGWE, J. y BjÖRK, M. 2009. Alterations in seawater pH and CO₂ affect calcification and photosynthesis in the tropical coralline alga, *Hydrolithon* sp. (Rhodophyta). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 84: 337-341.
- SETCHELL, W.A. 1943. *Mastophora* and the Mastophoreae: genus and subfamily of Corallinaceae. *Proc. Nat. Acad. Sc. USA* 29: 127-135.
- SETCHELL, W.A. y MASON, L.R. 1943. *Goniolithon* and *Neogoniolithon*: two genera of crustaceous coralline algae. *Proc. Nat. Acad. Sc. USA* 29: 87-92.
- SHEVEJKO, S.V. 1982. Novaya krasnaya izvestkovaya vodorosl' [A new red calcareous alga]. In: *Biologiya korallovykh rifov. Soobshchestva priavstralijskikh vod. [Biology of coral reefs. Associations in Australian near-shore waters.]* (Eds), pp. 26-28. Vladivostok: Akademioya Nauk SSSR, Dal'nevostochnyj Nauchnyj Tsentr, Institut Biologii Morya.
- SIMON-NUTBROWN, C., HOLLINGSWORTH, P.M., FERNANDES, T.F., KAMPHAUSEN, L., BAXTER, J.M. y BURDETT, H.L. 2020. Species distribution modeling predicts significant declines in coralline algae populations under projected climate change with implications for conservation policy. *Front. Mar. Sci.* 7: 575825.
- SILBERFELD, T., ROUSSEAU, F. y DE REVIERS, B. 2014. An updated classification of brown algae (Ochrophyta, Phaeophyceae). *Crypt. Algal.* 35: 117-156.
- SILVA, P.C. 1957. Notes on Pacific marine algae. *Madroño* 14: 41-51.
- SILVA, P.C. y JOHANSEN, H.W. 1986. A reappraisal of the order Corallinales (Rhodophyceae). *Br. Phycol. J.* 21: 245-254.
- SISSINI, M.N., OLIVEIRA, M.C., GABRIELSON, P.W., ROBINSON, N.M., OKOLODKOV, Y.B., RIOS-MENA-RODRIGUEZ, R. y HORTA, P.A. 2014. *Mesophyllum erubescens* (Corallinales, Rhodophyta) –so many species in one epithet. *Phytotaxa* 190: 299-319.
- SOLOMON, S., QIN, D., MANNING, M., CHEN, Z., MARQUIS, M., AVERYT, K.B. *et al.* 2007. Climate Change 2007: The physical science basis. Contribution of working Group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel of climate change. Fourth assessment report of the IPCC. Cambridge University Press, Cambridge.
- SOUTH, G.R. y TITTLE, I. 1986. *A checklist and distributional index of the benthic marine algae of the North Atlantic Ocean.* pp. 76. London and St. Andrews, New Brunswick, Canada: British Museum (Natural History) and Huntsman Marine Laboratory.
- STENECK, R.S. 1983. Escalating herbivory and resulting adaptative trends in calcareous algal crusts. *Paleobiology* 9: 44-61.
- STENECK, R.S. 1985. «Adaptations of crustose coralline algae to herbivory: Patterns in space and time», en Toomy D. y Nitecki M. (eds): *Paleoalgology*. Berlin: Springer-Verlag, pp. 352-366.
- STENECK, R.S. 1986. The ecology of coralline algal crusts: convergent patterns and adaptive strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 273-303.
- STENECK, R.S. y ADEY, W.H. 1976. The role of environment in control of morphology in *Lithophyllum congestum* a Caribbean algal ridge builder. *Bot. Mar.* 19: 197-215.



- STENECK, R.S. y DETHIER, M.N. 1994. A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos* 69: 476-498.
- STENECK, R.S. y PAINE, R.T. 1986. Ecological and taxonomic studies of shallow-water encrusting Corallinaceae (Rhodophyta) of the boreal northeastern Pacific. *Phycologia* 25: 221-240.
- STENECK, R.S., HACKER, S.D. y DETHIER, M.D. 1991. Mechanisms of competitive dominance between crustose coralline algae: an herbivore-mediated competitive reversal. *Ecology* 72: 938-950.
- SUNDAY, J.M., FABRICIUS, K.E., KROEKER, K.J., ANDERSON, K.M., BROWN, N.E., BARRY, J.P. *et al.* 2017. Ocean acidification can mediate biodiversity shifts by changing biogenic habitat. *Nat. Clim. Change* 7: 8185.
- SUNESON, S. 1937. Studien über die entwicklungsgeschichte der Corallinaceen. *Lunds Univ. Arsskr. N.F. Avd. 2*, 33(2): 1-102.
- SUNESON, S. 1943. The structure, life history and taxonomy of the Swedish Corallinaceae. *Lunds Univ. Arsskr. N.F. Avd. 2*, 39(9): 1-66.
- TÂMÉGA, F.T.S. y FIGUEIREDO, M.A.O. 2019. Colonization, growth and productivity of crustose coralline algae in Sunlit Reefs in the Atlantic southernmost coral reef. *Front. Mar. Sci.* 6: 81.
- TÂMÉGA, F.T.S., RIOSMENA-RODRIGUEZ, R., MARIATH, R. y FIGUEIREDO, M.A.O. 2014. Nongeniculate coralline red algae (Rhodophyta: Corallinales) in coral reefs from Northeastern Brazil and a description of *Neogoniolithon atlanticum* sp. nov. *Phytotaxa* 190: 277-298.
- TÂMÉGA, F., PERNA, G., SPOTORNO-OLIVEIRA, P., RIOSMENA-RODRÍGUEZ, R. y GONÇALVES, J. 2017. A unique free-living geniculate coralline algal bed formation. *Mar. Biodiv.* 47: 373-374.
- TEICHERT, S., WOELKERLING, W., RÜGGBERG, A., WISSHAK, M., PIEPENBURG, D., MEYERHÖFER, M. *et al.* 2012. Rhodolith beds (Corallinales, Rhodophyta) and their physical and biological environment at 80° 31'N in Nordkappbukta (Nordaustlandet, Svalbard Archipelago, Norway). *Phycologia* 51: 371-390.
- TEMPLADO, J., BALLESTEROS, E., GALPARSORO, I., BORJA, A., SERRANO, S., MARTÍN, L. y BRITO, A. 2012. *Guía interpretativa: Inventario español de hábitats marinos*. Inventario español de hábitats y especies marinos. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Gobierno de España. 229 pp.
- TOWNSEND, R.A. 1979. *Synarthrophyton*, a new genus of Corallinaceae (Cryptonemiales, Rhodophyta) from the southern hemisphere. *J. Phycol.* 15: 251-259.
- TOWNSEND, R.A., CHAMBERLAIN, Y.M. y KEATS, D.W. 1994. *Heydrichia woelkerlingii* gen. & sp. nov., a newly discovered non-geniculate red alga (Corallinales, Rhodophyta) from Cape Province, South Africa. *Phycologia* 33: 177-186.
- TOWNSEND, R.A. y HUISMAN, J.M. 2004. *Epulo multipedes* gen. et sp. nov. (Corallinaceae, Rhodophyta), a coralline parasite from Australia. *Phycologia* 43: 288-295.
- TOWNSEND, R.A. y HUISMAN, J.M. 2018. Coralline algae. In: *Algae of Australia. Marine benthic algae of north-western Australia. 2. Red algae*. (Huisman J.M. ed.), Canberra & Melbourne: ABRS & CSIRO Publishing, pp. 86-97, 105-137, 143-146.
- TUCKER, M.E. y WRIGHT, V.P. 1990. *Carbonate sedimentology*. Oxford: Blackwell Scientific, 482 p.
- TYRREL, B. y JOHANSEN, J.W. 1995. Reproductive and regenerative strategies of *Lithothrix aspergillum* (Corallinales, Rhodophyta) in southern California. *Phycologia* 34: 39-44.



- VADAS, R.L., JOHNSON, S. y NORTON, T.A. 1992. Recruitment and mortality of early post-settlement stages of benthic algae. *Br. Phycol. J.* 27: 331-351.
- VADAS, R.L. y STENECK, R.S. 1988. Deep water benthic algal zonation. *NOAA Symp. Ser. Undersea Res.* 6: 27-44.
- VALDADO, J., VIERA-RODRÍGUEZ, M.A., ESPINO, F., HAROUN, R. y TUYA, F. 2017. Massive decline of *Cystoseira abies-marina* forests in Gran Canaria Island (Canary Islands, eastern Atlantic). *Sci. Mar.* 81: 499-507.
- VAN DER HEIJDEN, L.H. y KAMENOS, N.A. 2015. Reviews and syntheses: Calculating the global contribution of coralline algae to total carbon burial. *Biogeosciences* 12: 6429-6441.
- VERHEIJ, E. y WOELKERLING, W.J. 1992. The typification of nongeniculate Corallinales (Rhodophyta) involving Siboga Expedition collections. *Blumea* 36: 273-291.
- VICKERS, A. 1896. Contributions a la flora algologique des Canaries. *Ann. Sci. Nat. Bot.* 4: 293-306.
- VIEIRA, C., DE CLERCK, O. y PAYRI, C.E. 2016. First report of the Hawaiian genus *Newbousia* (Dictyotales, Phaeophyceae) from Madang, Papua New Guinea and description of the new species *N. ybaga* sp. nov. *Bot. Mar.* 59: 31-37.
- VIERA y CLAVIJO, J. 1868. *Diccionario de Historia Natural de las Islas Canarias*. Las Palmas de Gran Canaria.
- VILLENA BALSALBA, M., AFONSO-CARRILLO, J. y WILDPRET, W. 1987. Morfología, estructura y reproducción de una especie epífita del género *Jania* (Corallinaceae, Rhodophyta) de las Islas Canarias. *Vieraea* 17: 19-42.
- VIOTTI, S., SANGIL, C., HERNÁNDEZ, C.A. y HERNÁNDEZ, J.C. 2019. Effects of long-term exposure to reduced pH conditions on the shell and survival of an intertidal gastropod. *Mar. Environ. Res.* 152: 104789.
- VROOM, P.S., PAGE, K.N., PEYTON, K.A. y KUKEA-SHULTZ, J.K. 2005. Spatial heterogeneity of benthic community assemblages with an emphasis on reef algae at French frigate shoals, Northwestern Hawaiian Island. *Coral Reefs* 24: 574-581.
- WALKER, R.H., BRODIE, J., RUSSELL, S., IRVINE, L.M. y ORFANIDIS, S. 2009. Biodiversity of coralline algae in the northeastern Atlantic including *Corallina caespitosa* sp. nov. (Corallinoideae, Rhodophyta). *J. Phycol.* 45: 287-297.
- WALKER, R. y MOSS, B. 1984. Mode of attachment of six epilithic crustose Corallinaceae (Rhodophyta). *Phycologia* 23: 321-329.
- WEBER-VAN BOSSE, A. 1904. Corallinaea verae of the Malay Archipelago. *Siboga-Expeditie Monographie* 61: 78-110.
- WEBSTER, N.S., NEGRI, A.P., BOTTÉ, E.S., LAFFY, P.W., FLORES, F., NOONAN, S. *et al.* 2016. Host associated coral reef microbes respond to the cumulative pressures of ocean warming and ocean acidification. *Sci. Rep.* 6: 19324.
- WEBSTER, N.S., NEGRI, A.P., FLORES, F., HUMPHREY, C., SOO, R., BOTTÉ, E.S. *et al.* 2013. Near-future ocean acidification causes differences in microbial associations within diverse coral reef taxa. *Environ. Microbiol. Rep.* 5: 243-251.
- WILLIAMS, B., HALFAR, J., STENECK, R.S., WORTMANN, U.G., HETZINGER, S., ADEY, W.H. *et al.* 2011. Twentieth century dC13 variability in surface water dissolved inorganic carbon recorded by coralline algae in the northern North Pacific Ocean and the Bering Sea. *Biogeosciences* 8: 165-174.



- WOELKERLING, W.J. 1978. *Mastophoropsis canaliculata* (Harvey in Hooker) gen. et comb. nov. (Corallinaceae, Rhodophyta) in southern Australia. *Br. Phycol. J.* 13: 209-225.
- WOELKERLING, W.J. 1983a. A taxonomic reassessment of *Lithothamnium* (Corallinaceae, Rhodophyta) based on studies of R. A. Philippi's original collections. *Br. Phycol. J.* 18: 165-197.
- WOELKERLING, W.J. 1983b. A taxonomic reassessment of *Lithophyllum* (Corallinaceae, Rhodophyta) based on studies of R.A. Philippi's original collections. *Br. Phycol. J.* 18: 299-328.
- WOELKERLING, W.J. 1984. *M.H. Foslie and the Corallinaceae: an analysis and indexes*. Vaduz: J. Cramer. 142 p.
- WOELKERLING, W.J. 1985. A taxonomic reassessment of *Spongites* (Corallinaceae, Rhodophyta) based on studies of Kützing's original collections. *Br. Phycol. J.* 20: 123-153.
- WOELKERLING, W.J. 1988. *The coralline red algae: an analysis of the genera and subfamilies of nongeniculate Corallinaceae*. London & Oxford: British Museum (Natural History) & Oxford University Press. 268 p.
- WOELKERLING, W.J. 1993. Type collections of Corallinales (Rhodophyta) in the Foslie Herbarium (TRH). *Gunneria* 67: 1-289.
- WOELKERLING, W.J., CHAMBERLAIN, Y.M. y SILVA, P.C. 1985. A taxonomic and nomenclatural reassessment of *Tenarea*, *Titanoderma* and *Dermatolithon* (Corallinaceae, Rhodophyta) based on studies of type and other critical specimens. *Phycologia* 24: 317-337.
- WOELKERLING, W.J. y DUCKER, S.C. 1987. *Lesueuria minderiana* gen. et sp. nov. (Corallinaceae, Rhodophyta) from southern and western Australia. *Phycologia* 26: 192-204
- WOELKERLING, W.J., GUSTAVSEN, G., MYKLEBOST, H.E., PRESTØ, T. y SÅSTAD, S.M. 2005. The coralline red algal herbarium of Mikael Foslie: revised catalogue with analyses. *Gunneria* 77: 1-625.
- WOELKERLING, W.J. y LAMY, D. 1998. *Non-geniculate coralline red algae and the Paris Museum: Systematics and scientific history*. Paris: Publications Scientifiques du Muséum/ADAC. 767 p.
- WOELKERLING, W.J., PENROSE, D. y CHAMBERLAIN, Y.M. 1993. A reassessment of type collections of non-geniculate Corallinaceae (Corallinales, Rhodophyta) described by C. Montagne and L. Dufour, and of *Melobesia brassica-florida* Harvey. *Phycologia* 32: 323-331.
- WOELKERLING, W.J. y VERHEIJ, E. 1995. The type collections of nongeniculate Corallinales (Rhodophyta) in the Rijksherbarium (L), Leiden University, The Netherlands. *Blumea* 40: 33-90.
- XIAO, S., ZHANG, Y. y KNOLL, A.H. 1998. Three-dimensional preservation of algae and animal embryos in a Neoproterozoic phosphorite. *Nature* 391: 553-558.
- ŽULJEVIĆ, A., KALEB, S., PEÑA, V., DESPALATOVIC, I., CVITKOVIC, I., DE CLERCK, O. et al. 2016. First freshwater coralline alga and the role of local features in a major biome transition. *Sci. Rep.* 6(19642): 1-12.

