

EFECTOS DEL CAMBIO CLIMÁTICO SOBRE LA GORGONIA *PARAMURICEA CLAVATA* Y EL CORALÍGENO ASOCIADO EN EL PARQUE NACIONAL MARÍTIMO-TERRESTRE DEL ARCHIPIÉLAGO DE CABRERA

CRISTINA LINARES¹, ENRIC BALLESTEROS², JANA VERDURA³, ENEKO ASPILLAGA⁴,
POL CAPDEVILA⁵, RAFAEL COMA⁶, DAVID DÍAZ⁷, JOAQUIM GARRABOU⁸, BERNAT HEREU⁹,
JEAN-BAPTISTE LEDOUX¹⁰, FIONA TOMÁS¹¹, MARÍA JESÚS URIZ¹², EMMA CEBRIAN¹³

RESUMEN

El cambio global afecta a la biodiversidad. Conocer las respuestas de los hábitats a este nuevo contexto ambiental es uno de los retos más importantes para la conservación. El coralígeno es un hábitat mediterráneo emblemático caracterizado por albergar una gran biodiversidad y ser muy vulnerable al cambio global. En sectores muy concretos del Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera se desarrolla un extraordinario coralígeno dominado por la gorgonia roja (*Paramuricea clavata*). El objetivo principal de este proyecto ha sido caracterizar el régimen térmico de la zona y estudiar los efectos y las consecuencias del cambio climático sobre *P. clavata* y el coralígeno asociado, así como evaluar su capacidad de recuperación. Dos eventos de mortalidad masiva de la gorgonia roja afectaron gravemente al coralígeno dominado por esta especie. Estas mortalidades están relacionadas con fuertes anomalías térmicas positivas (2007 y 2011). El seguimiento realizado muestra claramente la pérdida casi total de las gorgonias en el rango más somero de su distribución inicial (entre 35 y 45 m de pro-

¹ Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals, Universitat de Barcelona, Avda. Diagonal 643, 08028 Barcelona.

² Centre d'Estudis Avançats de Blanes (CEAB-CSIC), Acc. Cala Sant Francesc 14, 17300 Blanes, Girona.

³ Centre d'Estudis Avançats de Blanes (CEAB-CSIC), Acc. Cala Sant Francesc 14, 17300 Blanes, Girona. Departament de Ciències Ambientals, Facultat de Ciències, Campus Montilivi, Universitat de Girona, Girona.

⁴ Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals, Universitat de Barcelona, Avda. Diagonal 643, 08028 Barcelona.

⁵ Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals, Universitat de Barcelona, Avda. Diagonal 643, 08028 Barcelona.

⁶ Centre d'Estudis Avançats de Blanes (CEAB-CSIC), Acc. Cala Sant Francesc 14, 17300 Blanes, Girona.

⁷ Centre Oceanogràfic de les Balears, Instituto Español de Oceanografía, Palma de Mallorca.

⁸ Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC), Passeig Marítim de la Barceloneta 37-49, 08003 Barcelona.

⁹ Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals, Universitat de Barcelona, Avda. Diagonal 643, 08028 Barcelona.

¹⁰ Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC), Passeig Marítim de la Barceloneta 37-49, 08003 Barcelona.

¹¹ Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados (IMEDEA, UIB-CSIC). Illes Balears. Department of Fisheries and Wildlife, Oregon State University, Oregon, USA.

¹² Centre d'Estudis Avançats de Blanes (CEAB-CSIC), Acc. Cala Sant Francesc 14, 17300 Blanes, Girona.

¹³ Centre d'Estudis Avançats de Blanes (CEAB-CSIC), Acc. Cala Sant Francesc 14, 17300 Blanes, Girona. Departament de Ciències Ambientals, Facultat de Ciències, Campus Montilivi, Universitat de Girona, Girona.

fundidad) mientras que las colonias más profundas (por debajo de los 45 metros) han resultado menos afectadas. Dichas anomalías térmicas también han tenido efectos significativos en el resto de la comunidad del coralígeno, viéndose muy afectadas algunas especies de tunicados y cnidarios. Experimentos realizados en acuarios con las especies más representativas del coralígeno han mostrado diferentes umbrales de termotolerancia, lo que ayuda a explicar los cambios a nivel de comunidad observados en el campo. Experimentos in situ también demuestran el rol estructural de la gorgonia *P. clavata*, aunque ésta no contribuye de forma significativa a la resistencia del resto de especies del coralígeno frente a los efectos del cambio climático y a la invasión del coralígeno por algas exóticas.

Palabras clave: Cambio climático, Biodiversidad marina, Coralígeno, *Paramuricea clavata*, Anomalías térmicas, Mortalidades masivas

EFFECTS OF CLIMATE CHANGE ON THE RED GORGONIAN *PARAMURICEA CLAVATA* AND THE ASSOCIATED CORALIGEN IN THE NATIONAL MARITIME-TERRESTRIAL PARK OF THE ARCHIPELAGO DE CABRERA

ABSTRACT

Climate change is impairing ecosystems around the world. The assessment of the ecological responses of marine ecosystems within the ongoing environmental change is pivotal for conservation of our natural heritage and for a proper management of marine protected areas. Among marine Mediterranean habitats, coralligenous assemblages are highly diverse and exhibit a great structural complexity. In some sectors of the Archipelago of Cabrera National Park, there is an exceptional coralligenous habitat dominated by the red gorgonian *Paramuricea clavata*. The main goal of the project was to describe the thermal regime of this environment and to study the effects and consequences of thermal anomalies related to climate change over *P. clavata* and the associated coralligenous assemblages as well as to evaluate the recover capacity of the gorgonian populations. Two positive thermal anomalies detected in 2007 and 2011 sharply affected the studied coralligenous habitat, and specially the red gorgonians. Our monitoring shows a generalized loss of gorgonians at the shallowest depth range of distribution of the species (between 35 and 45 depth), while the colonies living at deeper waters were hardly affected. These thermal anomalies also affected other species associated to the coralligenous habitat, being tunicates and cnidarians the most affected. Experiments performed in aquaria showed contrasting thermal tolerance thresholds among the most representative coralligenous species, which helps to explain the changes observed at the community level in the field. Field experiments demonstrate that *P. clavata* has an important structural role in coralligenous outcrops, although its presence does not mitigate neither the impact of thermal anomalies on the species present in the understory assemblage nor the invasion of the coralligenous habitat by alien algae. This study shows important changes in the structure of benthic habitats associated to climate change, with loss of habitat complexity and negative effects on the associated biodiversity.

Keywords: Climate change, Marine Biodiversity, Coralligenous, *Paramuricea clavata*, Heat waves, Mass mortalities

INTRODUCCIÓN

Como ocurre en los sistemas terrestres, los impactos derivados de las actividades humanas como la sobreexplotación, la alteración y fragmentación de los hábitats, la contaminación y el cambio climático están alterando significativamente la estructura y composición de la mayor parte de ecosistemas marinos (HALPERN *et al.* 2008). En consecuencia, la resistencia de estos ecosistemas está siendo erosionada hasta el límite de poner en peligro su capacidad de recuperación frente a perturbaciones de gran escala como el cambio global.

El cambio climático es uno de los principales impactos que reciben los ecosistemas marinos (HOEGH-GULDBERG & BRUNO 2010) y por tanto, representa un importante reto para la conservación del patrimonio natural y la gestión de las áreas protegidas. Las series de temperatura disponibles para el Mediterráneo Noroccidental indican una tendencia significativa al calentamiento global de esta región (IPCC 2014). El calentamiento de las aguas litorales del Mediterráneo Noroccidental durante el siglo XX es un hecho demostrado científicamente (VARGAS-YAÑEZ *et al.* 2008, MACÍAS *et al.* 2013). Los registros de temperatura del agua muestran como este calentamiento se ha acelerado durante los últimos 30 años, observándose un aumento medio de alrededor de 0.3°C / década frente a los 0.1°C / década observados durante la primera parte de siglo XX (SALAT & PASCUAL 2002). Desafortunadamente, las proyecciones de los modelos climáticos no muestran un futuro muy prometedor. Las predicciones indican que a finales del siglo actual la temperatura aumentará unos 4°C en verano siendo el Mediterráneo Noroccidental una de las zonas más afectadas por el calentamiento a nivel mundial (SOMOT *et al.* 2008). Una de las respuestas a este calentamiento es un aumento de los eventos de mortalidad masiva de invertebrados marinos debidas a anomalías térmicas posi-

vas (CERRANO *et al.* 2001; GARRABOU *et al.* 2009; COMA *et al.* 2009; CEBRIAN *et al.* 2011). Conocer cómo los ecosistemas mediterráneos se ven afectados por este nuevo contexto ambiental es una de las principales inquietudes para la conservación de biodiversidad.

Las comunidades bentónicas que se desarrollan en fondos rocosos como el coralígeno son uno de los hábitats con mayor diversidad y complejidad estructural (BALLESTEROS 2006) y, asimismo, se encuentran cada vez más amenazados por actividades humanas. Las algas calcáreas y los invertebrados sésiles como gorgonias, esponjas y briozoos son los grupos más abundantes y representativos del coralígeno, contribuyendo significativamente a generar estructuras perdurables. La importancia biológica del coralígeno, hábitat emblemático y exclusivo del Mediterráneo, radica en que alberga un gran número de especies amenazadas y organismos longevos de dinámica poblacional muy lenta, características que lo convierten en un hábitat especialmente sensible a las perturbaciones y, *a priori*, poco adaptado a resistir grandes perturbaciones (BALLESTEROS 2006, TEIXIDÓ *et al.* 2011).

Desafortunadamente, el incremento en la frecuencia y en la magnitud de las perturbaciones está poniendo en peligro esta comunidad dominada por especies estructurales, las cuales han mostrado una gran fragilidad a los impactos debido a su longevidad y lento crecimiento. Durante los últimos años diversos eventos de mortalidad masiva de invertebrados (algunos de ellos muy abundantes en el coralígeno) han afectado muy gravemente las comunidades mediterráneas sumergidas (GARRABOU *et al.* 2009), muy especialmente las poblaciones de gorgonias (CERRANO *et al.* 2001, PEREZ *et al.* 2000, LINARES *et al.* 2005, COMA *et al.* 2006, GARRABOU *et al.* 2009), las cuales contribuyen en gran medida a la biomasa y estructura de la comunidad. En este sentido, las gorgonias, en tanto que organismos longevos y de baja di-

námica (COMA et al. 1998, 2004, LINARES et al. 2007) que representan una gran parte de la biomasa y estructura del coralígeno, pueden ser consideradas como organismos clave de la comunidad.

En unos cuantos puntos del Archipiélago de Cabrera se desarrolla un extraordinario coralígeno dominado por gorgonias (*Paramuricea clavata*) (BALLESTEROS et al. 1993) que lamentablemente ha sufrido los efectos de anomalías térmicas positivas (COMA et al. 2011). Investigaciones preliminares muestran como estas anomalías han incidido gravemente sobre la población de gorgonias del archipiélago, afectando de forma muy severa a más del 50% de las colonias situadas entre 35 y 45 m (las colonias afectadas presentaban de media más del 70% de necrosis) (COMA et al. 2011). Estos resultados coinciden con los efectos que anomalías térmicas similares tienen sobre las poblaciones de gorgonias de otras regiones con condiciones hidrográficas similares a las de las islas Baleares (GARRABOU et al. 2009). A pesar de estos y otros resultados sobre eventos de mortalidad masiva, quedan muchas cuestiones por resolver que son de especial interés para poder entender la evolución futura del coralígeno en el nuevo contexto ambiental.

Por un lado se desconocen los efectos que la exposición a altas temperaturas puede tener de forma directa sobre otras especies integrantes del coralígeno. Hasta ahora, la mayor parte de estudios observacionales y experimentales en acuarios se han centrado en entender los efectos de estas mortalidades masivas así como evaluar la termotolerancia de las diferentes especies de gorgonias. Sin embargo, se desconoce el efecto directo de las anomalías térmicas sobre otras especies integrantes del coralígeno como esponjas, cnidarios o briozoos, así como los efectos indirectos de la mortalidad de *P. clavata* en el resto de la comunidad. Es importante tener en cuenta que en estos eventos pueden

darse pérdidas de densidad de más del 50% de la población (LINARES et al. 2005, COMA et al. 2006), por lo que no sería extraño esperar un efecto sobre la comunidad asociada.

Por otro lado, se desconoce la capacidad de recuperación de la especie estructural *Paramuricea clavata*, cuyo único mecanismo posible es mediante reclutamiento de nuevos individuos. Estudios previos sobre la biología larvaria han mostrado una limitada dispersión larvaria (LINARES et al. 2008) que han sido validados con el análisis genético de esta especie (MOKHTAR-JAMAL et al. 2011; ARIZMENDI-MEJÍA et al. 2015a). Puesto que en el archipiélago de Cabrera, el coralígeno con *P. clavata* se desarrolla en escasos lugares, entre ellos la pared sur del islote de la Imperial, su recuperación (mediante reclutamiento) únicamente puede efectuarse a partir de la aportación de larvas de colonias levemente afectadas por la mortalidad así como de poblaciones muy cercanas que no hayan sido afectadas. En este sentido, es vital evaluar la evolución de las colonias adultas y reproductoras después de los dos eventos de mortalidad masiva que puedan favorecer la entrada de nuevas colonias a la población mediante el reclutamiento así como analizar la conectividad entre las colonias más superficiales y las más profundas para predecir la capacidad de recuperación de esta extraordinaria comunidad. Los resultados obtenidos podrán ser extrapolados a otras especies representativas del coralígeno que muestran también una limitada dispersión larvaria así como a otras áreas protegidas que alberguen este tipo de comunidades.

Los principales objetivos de este estudio han sido, pues: I) caracterizar el régimen térmico a diferentes profundidades de la pared sur del islote de la Imperial; II) evaluar el impacto directo de las anomalías térmicas sobre la comunidad del coralígeno dominado por *Paramuricea clavata*; III) evaluar el impacto indirecto de las anomalías térmicas sobre la comunidad del coralígeno

debido a la pérdida de la especie estructural *P. clavata*; IV) estudiar los rangos de termotolerancia de las especies más características del coralígeno; V) realizar un seguimiento de la población de *P. clavata* después de las mortalidades de 2007 y 2011 a diferentes profundidades y VI) evaluar la capacidad de recuperación de la especie estructural *P. clavata* mediante el estudio de la conectividad genética entre las poblaciones más someras y más profundas de la pared sur del islote de la Imperial.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se ha realizado en el Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera, concretamente en la pared sur del islote de la Imperial (39° 07'34"N; 2°57'29"E) donde se desarrolla un excepcional coralígeno entre 35 y 67 metros de profundidad dominado por la gorgonia roja *Paramuricea clavata* (BALLESTEROS *et al.* 1993).

Las aguas marinas del archipiélago de Cabrera son un lugar idóneo para el estudio y la conservación del medio marino dado que se caracteriza por su buen estado de conservación y por la ausencia de algunos efectos antrópicos (polución, pesca intensiva, destrucción del hábitat) que pueden afectar la interpretación de resultados observacionales y experimentales.

Seguimiento de la temperatura

Para la caracterización del régimen térmico al que están sometidas las comunidades bentónicas en la zona de estudio se instalaron sensores de temperatura (Tidbit Onset) cada cinco metros de profundidad (desde los 5 a los 67 metros de profundidad) en la pared sur del islote de la Imperial, en las mismas localizaciones

que se habían instalado en un proyecto previo financiado por la Fundación Biodiversidad. Los sensores fueron instalados inicialmente en mayo de 2012, recuperándose e instalándose de nuevo durante las campañas realizadas entre septiembre y octubre de 2012, 2013, 2014 y 2015. Anteriormente al proyecto, se tenían registros desde el año 2007 que habían permitido detectar dos anomalías térmicas positivas tras los veranos del 2007 y del 2011. Dichas anomalías se caracterizaron por mostrar temperaturas muy elevadas entre octubre y noviembre a más de 40 metros de profundidad justo en el momento en que habitualmente se revierten las temperaturas cálidas del verano y donde la presencia de la termoclina hace que las temperaturas sean habitualmente más frías. Concretamente el objetivo de este estudio ha sido analizar la serie de temperaturas obtenidas entre 2007 y 2015 e investigar si las anomalías se repetían de nuevo entre el 2012 y el 2015 en la zona de estudio.

Evaluación del impacto directo de las anomalías térmicas sobre la comunidad del coralígeno

Se ha realizado un seguimiento fotográfico con el fin de determinar el estado de conservación y la diversidad del coralígeno en la pared sur del islote de la Imperial. Estas fotografías se realizaron a finales de verano en 2009, 2012 y 2014. Para ello se realizaron 3 transectos fotográficos al azar de 10 fotografías contiguas de 20 x 20 cm (superficie muestreada superior al área mínima de muestreo; KIPSON *et al.* 2010) a 45 m de profundidad. Las series fotográficas se han realizado mediante una cámara NIKON-D7000, una caja estanca y dos flashes Sea & Sea. A partir de las fotografías se han identificado las especies hasta el máximo nivel taxonómico posible y se estimaron sus abundancias con el programa de análisis de imagen SEASCAPE © (TEIXIDÓ *et al.* 2011).

Evaluación del impacto indirecto de las anomalías térmicas sobre la comunidad del coralígeno mediante la pérdida de la especie estructural *Paramuricea clavata*

Con el fin de estudiar el efecto que podía tener la pérdida masiva de individuos de *P. clavata* sobre el resto de la comunidad del coralígeno (algas e invertebrados), se realizó un experimento de manipulación de la densidad de gorgonias *in situ* que se inició en el 2009 y fue revisitado en 2012 y 2014. En el experimento se consideraron tres tratamientos distintos. Para cada tratamiento se utilizaron 6 cuadrados de 50 x 50 cm dispuestos al azar a una profundidad comprendida entre 40 m y 45 m. La población de gorgonias presenta una distribución a manchas lo que nos permitió localizar los diferentes tratamientos en la misma zona, evitando así las posibles diferencias debidas a otros cambios ambientales.

El primer tratamiento consistió en cuadrados donde los especímenes de gorgonias estaban ausentes (ABS); el segundo tratamiento (GORG) consistía en cuadrados con una densidad normal de gorgonias (alrededor de 15-20 colonias/m²) y finalmente un tercer tratamiento donde se eliminaron manualmente las gorgonias (REM). En este último caso el tratamiento se realizó en zonas donde las gorgonias presentaban un 100% de necrosis (100% de tejido muerto debido al evento de mortalidad masiva relacionado con altas temperaturas), con el objetivo de perturbar lo menos posible a la comunidad. Aunque el esqueleto pueda mantenerse en pie durante un par de años, se ha demostrado que el esqueleto de estas gorgonias no tiene ninguna capacidad de regeneración ni de recuperación (LINARES et al. 2005), lo que nos ha permitido manipular la densidad sin dañar a la población.

El análisis fotográfico sigue el mismo proceso que el detallado en el apartado anterior. Para cada uno de los tratamientos se han analiza-

do los datos de presencia y ausencia (P/A) así como de abundancias (% recubrimiento) de las distintas especies que forman la comunidad del coralígeno. La composición y estructura de la comunidad se analizaron mediante un análisis PERMANOVA multivariante de dos vías con tratamiento (3 niveles «GOR, ABS y REM») y tiempo (3 niveles 2009, 2012 y 2014) como factores fijos. Con el fin de obtener una visualización de la evolución de los distintos tratamientos a lo largo del tiempo se ha realizado un análisis de componentes principales con la P/A y otro con las abundancias de las distintas especies en los tratamientos.

Evaluación experimental de los umbrales de termotolerancia en las principales especies que componen el coralígeno en el PN de Cabrera

Para llevar a cabo este objetivo, durante el año 2013 se pusieron a punto los acuarios en la Zona de Acuarios Experimentales del Instituto de Ciencias del Mar de Barcelona. En 2013 se llevaron a cabo los experimentos con la gorgonia *P. clavata* y durante el año 2014 se llevaron a cabo los experimentos con otras especies representativas del coralígeno para determinar su rango de termotolerancia y, por lo tanto, su vulnerabilidad a los eventos de anomalías térmicas positivas. Las especies seleccionadas para los experimentos del año 2014 fueron dos especies de cnidarios: *Leptopsammia pruvoti* (Lacaze Duthiers, 1897) y *Alcyonium acaule* (Marrion, 1878) y tres especies de esponjas: *Petrosia ficiformis* (Poiret, 1879), *Dysidea avara* (Schmidt, 1862) y *Crambe crambe* (Schmidt, 1862). Estas especies son abundantes y representativas de las comunidades coralígenas del archipiélago de Cabrera.

El primer experimento de termotolerancia con la gorgonia roja *P. clavata* consistió en comparar la respuesta de dos tipos de colonias al estrés

térmico: juveniles (<10 cm altura) versus colonias reproductoras (>10 cm altura) y dentro de éstas, colonias femeninas versus colonias masculinas. El experimento consistió en dos tratamientos (control 18°C y estrés térmico 25°C) con tres acuarios como réplicas dentro de cada uno de los tratamientos.

Respecto al experimento con las diferentes especies representativas del coralígeno que se realizó durante el año 2014, se recogieron unos 30 especímenes por especie, que estuvieron aclimatándose durante una semana en los acuarios a temperatura control (18°). Una vez aclimatados, se repartieron en dos tratamientos de temperatura: control y estrés térmico. Para cada uno de los tratamientos, había tres acuarios de réplica, y en cada uno de los acuarios, se repartieron cinco especímenes de cada una de las especies estudiadas. Mientras que los acuarios en el tratamiento control, permanecieron siempre a 18°C, en los acuarios del tratamiento de estrés la temperatura se incrementó poco a poco durante diez días hasta llegar a las temperaturas de estrés seleccionadas que fueron 26, 27, 28 y 29°C. El experimento se prolongó durante tres semanas. Las variables que se midieron fueron: 1) porcentaje de necrosis (tejido muerto) en cada individuo y 2) esfuerzo reproductor. Mientras que el primer parámetro mide el efecto letal de la temperatura, el segundo parámetro estima los efectos subletales del estrés térmico en los especímenes supervivientes.

Evolución de la población de la gorgonia roja *Paramuricea clavata* tras las mortalidades de 2007 y 2011

En octubre de 2007 tras el primer evento de mortalidad masivo observado en la pared sur del islote de la Imperial, se evaluó in situ la estructura y estado de conservación de la gorgonia roja *Paramuricea clavata*. Para ello se realizaron diferentes contajes mediante cuadrados de

50 x 50 cm repartidos al azar en los siguientes rangos de profundidad: 37, 45, 55 y 65 metros. El número de cuadrados varió entre 20 y 30 dependiendo de la profundidad. En cada uno de los cuadrados se estimó la densidad, la altura máxima de cada una de las colonias dentro del cuadrado y el grado de afectación de las colonias (% superficie muerta de la colonia). Este muestreo se repitió siguiendo la misma metodología, siempre tras la temporada de verano entre los años 2008 y 2015.

Análisis de la conectividad genética entre las colonias más someras (afectadas) y más profundas (no afectadas)

Para este objetivo se analizaron un total de 124 colonias, 58 colonias de la población somera (37 m de profundidad) y 66 colonias de la población profunda (65 m de profundidad). El genotipado de las muestras se realizó con siete microsatélites (Pcla9, Pcla10, Pcla12, Pcla14, Pcla17, Pcla81 y Pcla-a) siguiendo la misma metodología y los análisis de datos que ARIZMENDI-MEJÍA *et al.* (2015a). Hemos calculado la heterocigosidad observada (H_o) y la heterocigosidad no sesgada (H_e) (NEI 1973) para cada muestra en FSTAT v.2.9.3 (GOUDET 2001). La desviación de panmixia se puso a prueba en cada muestra mediante la prueba de puntuación por deficiencia de heterocigotos con parámetros por defecto en GENEPOP 4.0 (ROUSSET 2008). Hemos calculado el estimador f del FIS (WEIR & COCKERHAM 1984) en GENEPOP. La riqueza de alelos (A_{rg}) se estimó mediante un método de rarefacción con G (el número mínimo de genes observados en un locus en una de la muestra) igual a 114. También se realizó el método de rarefacción con G igual a 18 con el fin de permitir la comparación con el estudio de MOKTHAR-JAMAÍ *et al.* (2011). La diferenciación genética por parejas entre las dos muestras se estimó con θ , el estimador de FST (WEIR & COCKERHAM 1984) en GENEPOP. Para

estimar la conectividad contemporánea entre las dos muestras, se realizó un primer análisis de generación de inmigrantes en GENECLASS 2 (PIRY *et al.* 2004). Hemos calculado el criterio bayesiano de RANNALA & MOUNTAIN (1997) y la prueba de razón de verosimilitud comparando la probabilidad de asignación a su sitio de muestreo con la probabilidad máxima de asignación (L_{home} / L_{max}).

RESULTADOS

Seguimiento de la temperatura en la pared sur del islote de la Imperial

En la figura 1 se muestran los datos de temperatura registrados a las diferentes profundidades entre los años 2007 y 2015. Durante el período del proyecto no se han detectado eventos de mortalidades masivas como los que se observaron en los años 2007 y 2011. Las

temperaturas superficiales más elevadas se detectaron en 2012 y en 2015 (Figura 1), siendo también en estos dos años (Figura 2), cuando se han registrado un mayor número de días con temperaturas iguales o superiores a 27°C. En cambio, a profundidades mayores de 30 m no se han detectado importantes anomalías que pudieran afectar al coralígeno dominado por gorgonias. No obstante, queda por ver como la anomalía térmica observada durante el año 2015 —cuando las temperaturas se mantuvieron extremadamente cálidas por encima de los 30 metros de profundidad— han afectado al resto de organismos y hábitats que se encuentran por encima de esta profundidad. De momento, durante la última campaña realizada en el marco del proyecto no se observó ningún evento de mortalidad importante aunque se deberá comprobar que no existan efectos retardados pues los primeros indicios de estas mortalidades suelen aparecer a finales del mes de octubre.

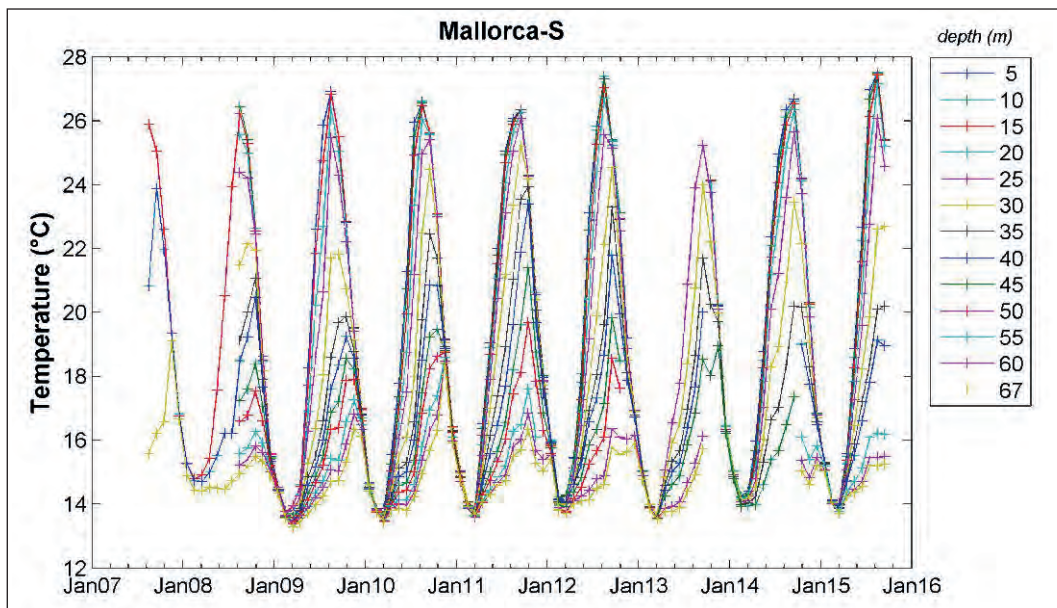


Fig. 1. Evolución temporal de las temperaturas medias mensuales alcanzadas entre 2007 y 2015 en las diferentes profundidades donde hay registros de temperatura en la pared sur del islote de la Imperial.

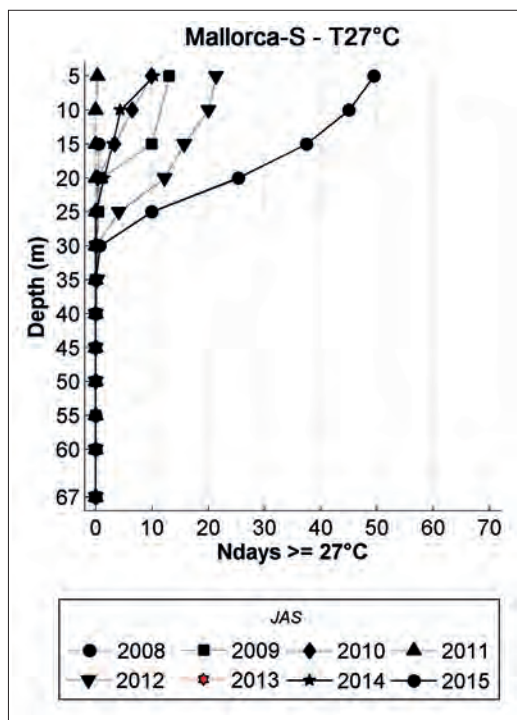


Fig. 2. Número de días en los que se superan o igualan los 27°C a las diferentes profundidades donde hay registros de temperatura en la pared sur del islote de la Imperial entre 2009 y 2015.

Evaluación del impacto directo de las anomalías térmicas sobre la comunidad del coralígeno

Se han identificado un total de 71 especies en el coralígeno de la pared sur del islote de la Imperial: 17 macroalgas, 9 antozoos, 2 hidrozooos, 14 briozoos, 1 poliqueto, 1 foraminífero, 21 esponjas y 7 tunicados. El número de especies identificadas desciende con el tiempo: 58 especies en el año 2009, 52 especies en el año 2012 y 30 en el año 2014 (Tabla 1).

Tabla 1. Lista de los distintos taxones identificados en los diferentes años.

Species	2009	2012	2014
<i>Bryopsis plumosa</i>	+	-	-
<i>Carpomitra costata</i>	-	-	+
<i>Caulerpa cylindracea</i>	+	+	+
<i>Corallina elongata</i>	+	-	-
<i>Dictyopterus</i> sp.	+	+	+
<i>Dictyota</i> sp.	+	+	+
<i>Flabellia petiolata</i>	+	-	-
<i>Halimeda tuna</i>	+	+	+
<i>Halopteris filicina</i>	+	+	+
<i>Kallymenia</i> sp.	+	-	-
<i>Mesophyllum alternans</i>	+	+	+
<i>Palmophyllum crassum</i>	+	+	+
<i>Peyssonelia</i> spp.	+	+	+
<i>Rhodymenia</i> sp.	+	+	+
<i>Valonia</i> sp.	+	-	-
<i>Phyllariopsis brevipes</i>	-	-	+
<i>Zanardinia typus</i>	+	+	+
<i>Axinella damicornis</i>	+	+	+
<i>Chondrilla nucula</i>	-	+	-
<i>Chondrosia reniformis</i>	+	-	-
<i>Clathrina</i> sp.	-	+	-
<i>Cliona viridis</i>	+	+	+
<i>Corticium</i> sp.	+	-	-
<i>Crambe crambe</i>	+	+	+
<i>Crella pulvinar</i>	+	+	+
<i>Dendroxea lenis</i>	-	+	+
<i>Dictyonella</i> sp.	-	+	+
<i>Haliclona mucosa</i>	+	+	-
<i>Haliclona mediterranea</i>	+	-	-
<i>Hemimyscale columella</i>	-	+	-
<i>Phorbas tenacior</i>	+	+	+
<i>Phorbas topsenti</i>	+	+	+
<i>Pleraplysilla spinifera/Dysidea avara</i>	+	+	-
<i>Spirastrella cunctatrix/Diplastrella/ other</i>	+	+	+

Species	2009	2012	2014
Orange Sponge	+	-	-
Yellow - orange Sponge	+	+	-
White sponge	+	-	+
<i>Terpios fugax</i>	+	-	-
<i>Aglaophenia</i> sp.	-	+	-
<i>Eudendrium</i> sp.	+	+	+
<i>Alcyonium acaule</i>	+	+	-
<i>Caryophyllia inornata</i>	+	+	-
<i>Cerianthus membranaceus</i>	+	-	-
<i>Hoplangia durotrix</i>	-	+	-
<i>Leptopsammia pruvoti</i>	+	+	+
<i>Paramuricea clavata</i>	+	+	+
<i>Parazoanthus axinellae</i>	+	+	-
<i>Alcyonium coralloides</i>	+	-	-
<i>Polycyathus muellerae</i>	-	+	-
<i>Adeonella calveti</i>	+	+	-
<i>Beania</i> sp.	+	+	-
<i>Caberea boryi</i>	+	+	-
<i>Cellaria salicornioides</i>	+	+	-
<i>Crisia</i> spp.	+	+	-
<i>Myriapora truncata</i>	+	+	+
<i>Pentapora fascialis</i>	+	+	-
<i>Reteporella</i> sp.	+	+	-
<i>Savigniella lafontii</i>	-	+	+
<i>Schizomavella mamillata</i>	+	+	+
<i>Schizomavella linearis</i>	+	+	-
<i>Parasmittina</i> sp.	-	+	+
<i>Rhynchozoon</i> spp.	+	+	-
<i>Scrupocellaria</i> spp.	+	+	+
<i>Aplidium</i> sp.	+	-	-
<i>Halocynthia papillosa</i>	+	-	-
<i>Didemnum</i> sp. 1	-	+	-
<i>Didemnum</i> sp. 2	+	+	-
<i>Didemnum</i> sp. 3	+	-	-
<i>Pycnoclavella communis</i>	+	+	-
<i>Pseudodistoma cyrnusense</i>	+	+	-
<i>Miniacinia miniacea</i>	+	-	-
<i>Salmacina dysteri</i>	+	+	+

Tabla 2. PERMANOVA basado en la similaridad de Bray-Curtis para las distintas especies de coralígeno a lo largo del tiempo (Año como factor fijo con tres niveles)

Groups	T	P value	Unique perms
2009, 2012	3,329	0,001	999
2009, 2014	3,9826	0,001	998
2012, 2014	3,1647	0,001	999

Tabla 3. Análisis SIMPER que identifica las especies que presentan mayor contribución para los años 2009 y 2014. Las distintas tonalidades de verde representan diferente porcentaje de contribución de las especies.

Species	2009 Contrib%	2014 Contrib%
<i>Mesophyllum alternans</i>	15,36	13,18
<i>Turf invertebrates</i>	13,66	18,74
<i>Turf algae</i>	9,25	14,35
<i>Peyssonnelia</i> sp.	4,12	8,66
<i>Phorbis topsenti</i>	10,43	4,32
<i>Scrupocellaria</i> sp.	9	4,83
<i>Detritus</i>		7,56
<i>Schizomavella mamillata</i>	8,41	
<i>Pseudodistoma cyrnusense</i>	5,21	
<i>Schizomavella linearis</i>	4,51	
<i>Dictyopteris</i> sp.		6,18
<i>Savigniella lafontii</i>		5,46
<i>Axinella damicornis</i>	2,84	2,73
<i>Carpomitra costata</i>		4,2
<i>Crambe crambe</i>	3,06	
<i>Alcyonium acaule</i>	1,51	
<i>Aplidium</i> sp.	1,24	
<i>Palmophyllum crassum</i>	1,84	
Until 8.5 % approx of contribution		
Until 4 % approx of contribution		
Until 1.2 % approx of contribution		

Durante los años estudiados se observaron cambios significativos a nivel de comunidad (Tabla 2). Los análisis SIMPER muestran que las especies que más contribuyen a la similitud entre los distintos años son las algas incrustantes como *Mesophyllum alternans* y *Peyssonnelia rosa-marina*, esponjas (i.e. *Phorbos topsenti*) y «turf» (céspedes indefinidos de pequeños invertebrados y algas) (Tabla 3). Entre las algas incrustantes *M. alternans* disminuyó en el año 2014, mien-

tras que *P. rosa-marina* aumentó en los últimos años. Entre las esponjas, las especies más representativas (*P. topsenti* y *C. crambe*) disminuyeron después de la anomalía térmica, así como tunicados (*Pseudodistoma cyrnusense*) y briozoos (*Schizomavella mamillata*), mientras que las especies cespitosas aumentaron en los últimos años del seguimiento. Finalmente las algas erectas como *Dictyopterus sp.* y *Carpomitra costata*, poco comunes en el 2009, fueron muy abundantes en el 2014 (Figura 3).

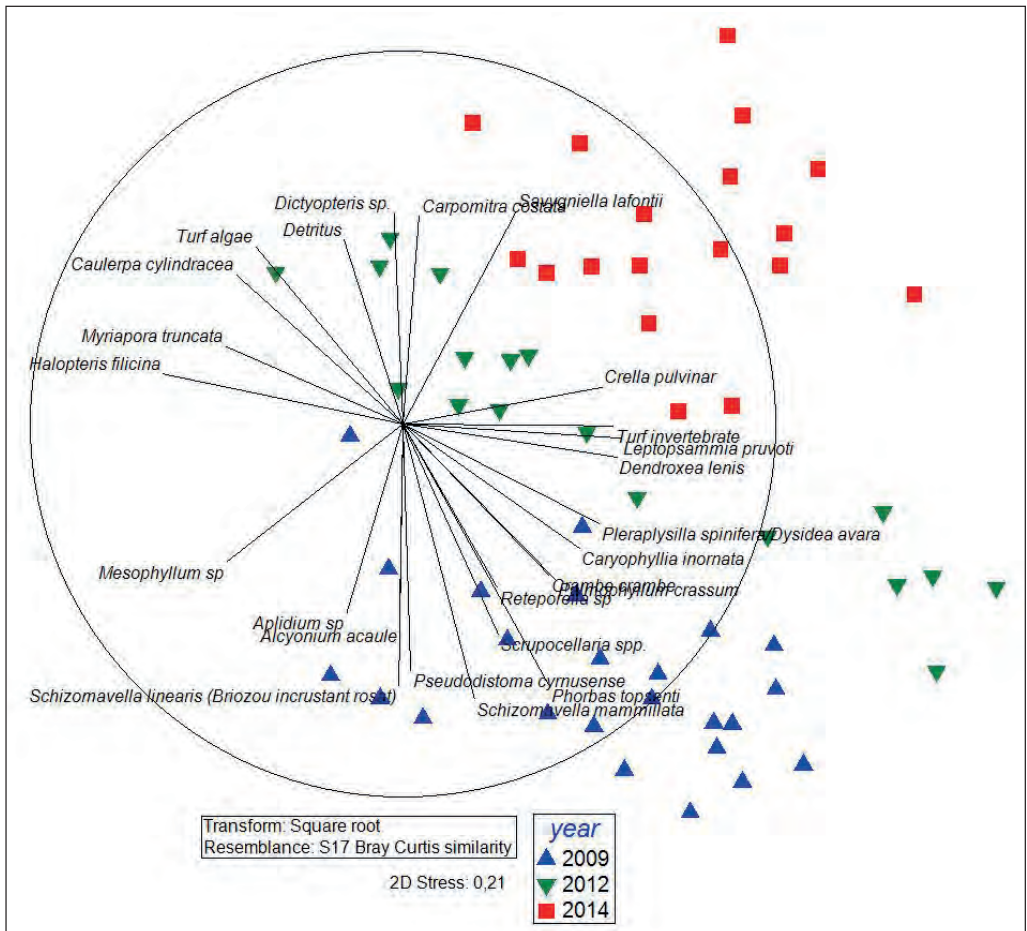


Fig. 3. Análisis de ordenación multidimensional con la composición de especies del coralígeno durante el 2009, 2012 y 2014. Los análisis se han realizado mediante similitudes de Bray-Curtis con datos de cobertura. Las distancias en la ordenación espacial representan diferencias en la composición específica.

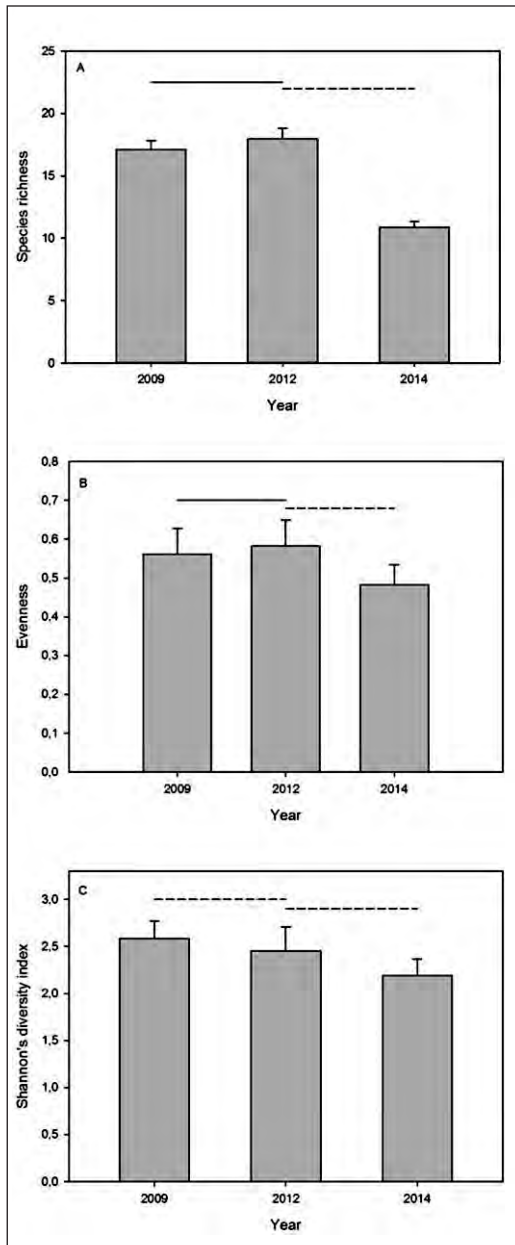


Fig. 4. Variación temporal de A) número de especies (media \pm SE), B) equitatividad (media \pm SE) y C) índice de Shannon (media \pm SE). P- valores del test de Tukey entre los valores de los distintos años, están indicados en la parte superior con líneas horizontales (las líneas contiguas corresponden a $p > 0.005$ y las discontinuas a $P < 0.001$).

En términos de biodiversidad, la riqueza de especies y la equitatividad se mantuvieron estables entre 2009 y 2012, pero disminuyeron de forma significativa en el año 2014 ($p < 0,005$; Fig. 4a,b). De forma similar el índice de Shannon disminuyó de forma significativa al final del experimento (ANOVA; $p < 0,005$; Fig. 4c).

Evaluación del impacto indirecto de las anomalías térmicas sobre la comunidad del coralígeno mediante la pérdida de la especie estructural *Paramuricea clavata*

Los análisis efectuados muestran que tanto la composición como la estructura de la comunidad cambian de forma significativa en función del tratamiento (presencia de la gorgonia) como del tiempo (desde 2009 a 2014). En cambio no existe una interacción significativa entre los dos factores (Tabla 4).

Las comparaciones dos a dos, muestran que al inicio del experimento tanto la estructura como la composición del coralígeno son similares en los cuadrados con *Paramuricea clavata* (GOR) y donde se han eliminado (REM), y ambos tratamientos presentan comunidades diferentes a las que se observan en los cuadrados sin gorgonias (ABS). Sin embargo, en el transcurso del experimento observamos como la comunidad donde se han eliminado gorgonias evoluciona de forma diferente a la de los cuadrados con gorgonias, hasta presentar una comunidad similar a la de los cuadrados donde no había gorgonias (Tabla 5) (Figura 5).

Así pues parece ser que la gorgonia juega un papel estructural puesto que las comunidades son distintas en función de su presencia. Los análisis SIMPER muestran que en el año 2009 los cuadrados donde había gorgonias «GOR y REM» se caracterizan por una mayor contribución de *Palmophyllum crassum*, esponjas *Crambe crambe* y *Pleraplysilla spinifera*, los tunicados *Pseudodistoma cyrnusense*, los antozoos *Leptopsammia pruvoti*

y *Alcyonium acaule* y los briozoos *Shizomavella linearis* y *Reteporella* sp.; en cambio las algas *Peyssonnelia* sp., *Halopteris filicina* y *Dictyopteris* sp., la

esponja *Axinella damicornis*, y el material detrítico contribuían en mayor medida en los cuadros donde no habían gorgonias, «ABS».

Tabla 4. PERMANOVA (con Año y Tratamiento como factores fijos y tres niveles cada uno) basada en la tabla de similitud (Bray-Curtis) de la composición y abundancia de especies del coralígeno.

	Source of variation	Degrees of freedom	Sum of squares	Mean square	Pseudo F	P Value	Unique perms
Abundance	Treatment	2	13204	6602,2	9,1156	0,001	999
	Year	2	22506	11253	15,537	0,001	998
	TRxYR	4	2972,5	743,11	1,026	0,428	996
	Residual	180	1,30E+05	724,28			
	Total	188	1,68E+05				
Presence/Ab-sence	Treatment	2	13262	6630,9	8,2114	0,001	999
	Year	2	27309	13655	16,909	0,001	999
	TRxYR	4	3051,5	762,88	0,94473	0,565	999
	Residual	180	1,45E+05	807,52			
	Total	188	1,88E+05				

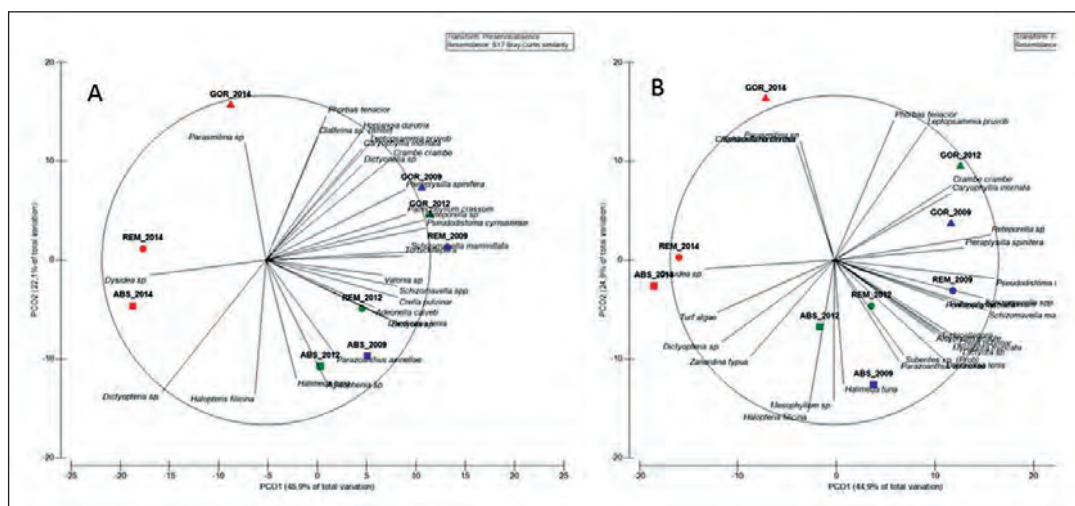


Fig. 5. PCO realizados con P/A (A) y abundancia (B) de las especies en la comunidad del coralígeno para los distintos tratamientos en los años 2009, 2012 y 2014.

A lo largo del tiempo y en particular antes y después de la anomalía térmica del año 2011, las comunidades sufrieron cambios significativos independientemente de la presencia de gorgonias. El análisis SIMPER muestra que estos cambios son básicamente debido a un declive de los invertebrados erectos como los tunicados *Pseu-*

dodistoma cyrnusense y *Aplydium* sp., cnidarios *Alcyonium acaule* y *Alcyonium coralloides* y algunas esponjas incrustantes (como *Pleraplysilla spinifera*) en todos los tratamientos. *Mesophyllum alternans*, aunque presente durante todo el experimento, disminuyó la cobertura (de talo vivo) después de la anomalía térmica.

Tabla 5. PERMANOVA de dos vías (con Año y Tratamiento como factores fijos y tres niveles cada uno) basada en la similitud de Bray-Curtis sobre la abundancia y composición de las especies del coralígeno entre tratamientos para cada año de estudio.

Year	Treatment	Abundance		Presence / Absence		Unique perms
		T	P value	T	P value	
2009	GOR,ABS	2,386	0,001	2,2336	0,001	996
	GOR,REM	1,1829	0,167	1,0777	0,311	998
	ABS,REM	1,9405	0,001	1,9873	0,001	998
2012	GOR,ABS	2,3199	0,001	2,0493	0,001	998
	GOR,REM	2,167	0,002	2,0043	0,001	998
	ABS,REM	1,46	0,032	1,5268	0,025	998
2014	GOR,ABS	2,2959	0,001	2,3335	0,001	997
	GOR,REM	2,0145	0,006	1,952	0,01	999
	ABS,REM	1,225	0,155	0,95626	0,497	999

En el año 2012 la composición y estructura de la comunidad era distinta en todos los tratamientos (Tabla 5) pero en el año 2014, la composición y estructura de la comunidad fueron similares en «REM y ABS» pero distintos en «GOR» (Tabla 5). En 2014 todos los tratamientos se caracterizaron por una gran abundancia de algas y invertebrados cespitosos, *M. alternans* y *Phorbastopsenti*. De todos modos, los cuadrados REM y ABS, a diferencia de los GOR, presentaron una menor abundancia de *Shizomavella mamillata*, *L. pruvoti* y *C. crambe* y una mayor abundancia de *Peyssonnelia rosa-marina*, *A. damicornis*, *Dictyopteris* sp. y *H. filicina*.

Los análisis de componentes principales (PCO) muestran que la composición y estructura de las especies cambia durante el experimento. El

primer eje explica un 45% de la variabilidad y se asocia al factor tiempo (Fig. 5 a, b). Antes de la anomalía térmica la composición y la estructura de la comunidad se asocian a la presencia de invertebrados masivos, tunicados erectos y antozoos. Después, en cambio, la comunidad cambia bruscamente debido a la ausencia de estos grupos. El segundo eje (el cual explica aproximadamente el 23-24 % de la variabilidad) está relacionado con el factor tratamiento (Fig. 5 a, b) y muestra que la composición y estructura de la comunidad depende de la presencia de gorgonias bien sea antes o después de la anomalía térmica.

Durante el análisis fotográfico hemos detectado que el alga invasora *Caulerpa cylindracea* invade paulatinamente los distintos tratamientos. En

el experimento hemos comprobado que esta especie aumenta significativamente durante el experimento (two-way PERMANOVA $P < 0.001$), siguiendo un patrón inverso al de las colonias de *P. clavata* (Fig. 6). Contrariamente a lo esperado, no existen diferencias significativas en la expansión de *C. cylindracea* en función del tratamiento (Fig. 6; Tabla 6).

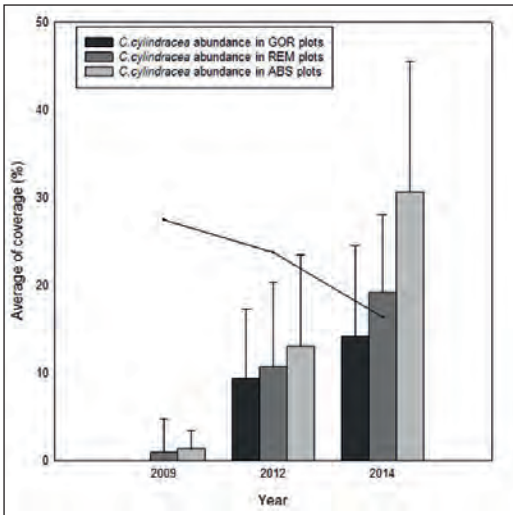


Fig. 6. Representación de los valores medios del porcentaje de *Caulerpa cylindracea* para cada tratamiento y año (media y error estándar), así como la evolución de la cobertura de *Paramuricea clavata*, como suma de las colonias vivas y muertas.

Evaluación experimental de los umbrales de termotolerancia en las principales especies que componen el coralígeno en el archipiélago de Cabrera

El primer experimento de termotolerancia con la gorgonia roja *P. clavata* mostró que las gorgonias sometidas a estrés térmico sufrieron rápidamente los efectos de las altas temperaturas mostrando signos de necrosis después del primer día del experimento. En cambio, las gorgonias sometidas a temperatura control no mostraron ningún signo de necrosis. La comparación entre los dos tipos de colonias (juveniles versus reproductoras) no mostró diferencias significativas a nivel de porcentaje de colonias afectadas pero sí a nivel promedio de tejido afectado, siendo las colonias adultas las que mostraron una mayor afectación. En cambio, no hubo diferencias significativas entre las colonias de distinto sexo para ninguno de los dos parámetros evaluados (ARIZMENDI *et al.* 2015b). No obstante, el análisis del esfuerzo reproductor entre colonias en las colonias sometidas a estrés térmico mostró un porcentaje menor de pólipos fértiles y de número de gónadas en las colonias femeninas (ARIZMENDI *et al.* 2015b).

Respecto al experimento realizado con las especies más representativas observamos una to-

Tabla 6. PERMANOVA (con Año y Tratamiento como factores fijos y tres niveles cada uno) basada en la similitud de Bray-Curtis del recubrimiento de la especie invasora *Caulerpa cylindracea*.

	Source of variation	Degrees of freedom	Sum of squares	Mean square	Pseudo F	P Value	Unique perms
Abundance	ye	2	70566	35283	19,973	0,001	999
	tr	2	8030,1	4015,1	2,2728	0,092	998
	yextr	4	8026,6	2006,6	1,1359	0,328	997
	Res	195	3,44E+05	1766,6			
	Total	203	4,31E+05				

lerancia variable al estrés térmico en función de la especie. La especie más sensible es la esponja *Crambe crambe* que muestra importantes signos de necrosis a partir de 26°C, aunque a partir de 27°C *Alcyonium acaule* es la especie más vulnerable. *Petrosia ficiformis* no exhibe unas tasas de necrosis elevadas hasta temperaturas de 29°C (Figura 7). La mayoría de especies tiene una respuesta muy similar entre 28 y 29°C. La especie que parece más resistente en todos los tratamientos de estrés es el cnidario *Leptosammia pruvoti*.

Respecto al esfuerzo reproductor, se observa una disminución significativa en las dos especies de cnidarios (*A. acaule* y *L. pruvoti*) cuando están sometidas a estrés térmico, aunque esta última haya mostrado una resistencia muy elevada a altas temperaturas a nivel de necrosis. En cambio, esta pauta no es constante en las tres especies de esponjas estudiadas. Mientras que el esfuerzo reproductor disminuye en *Dysidea avara*, en *P. ficiformis* y *C. crambe* este parámetro no se ve significativamente afectado por el estrés térmico (Figura 8).

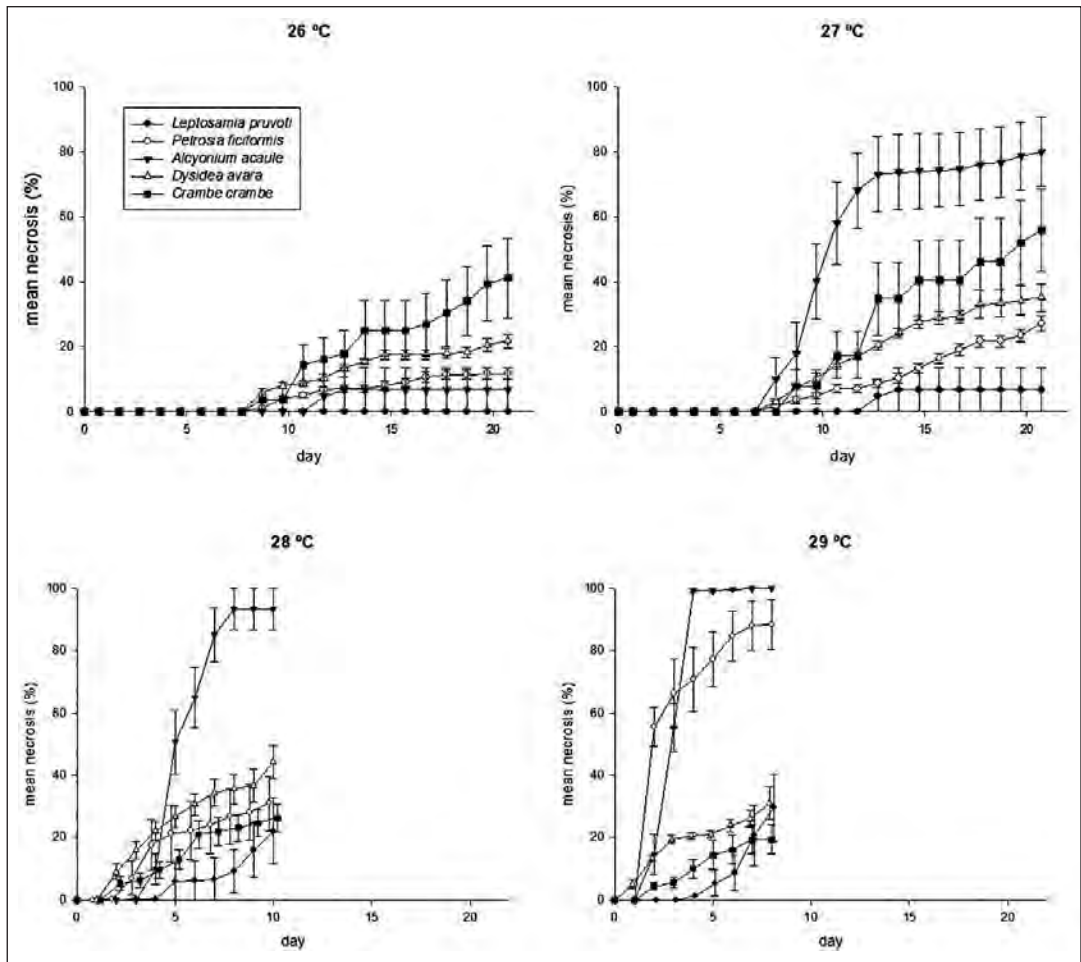


Fig. 7. Evolución del porcentaje de necrosis (media \pm error estándar) de diferentes especies representativas del coralígeno sometidas a diferentes umbrales de temperatura.

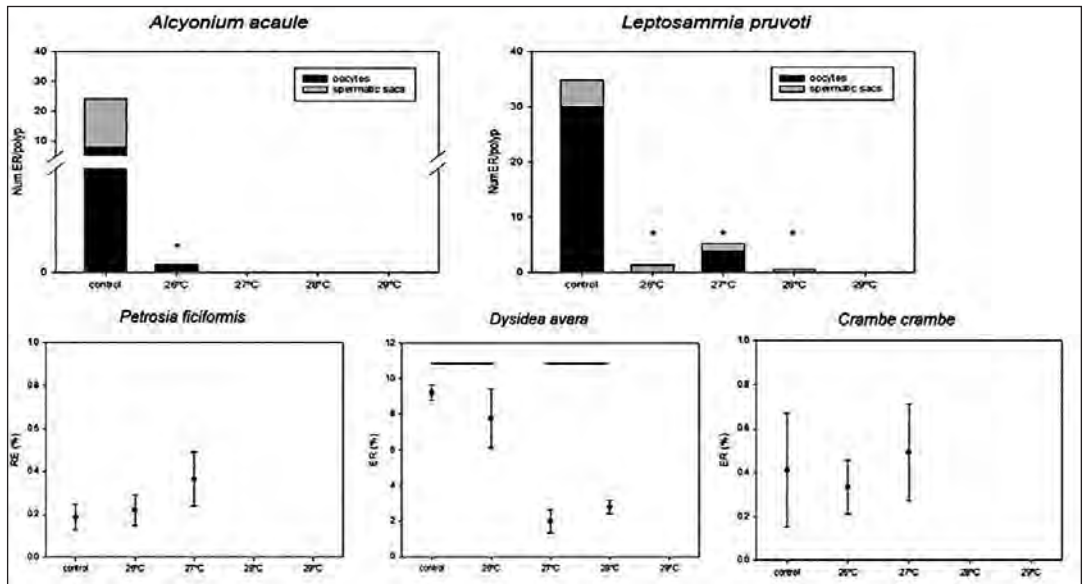


Fig. 8. Esfuerzo reproductor de diferentes especies representativas del coralígeno sometidas a diferentes umbrales de temperatura.

Evolución de la gorgonia roja *Paramuricea clavata* después de las mortalidades de 2007 y 2011

Las poblaciones estudiadas sufrieron los efectos de dos anomalías térmicas recurrentes en los años 2007 y 2011, muriendo muchas de las colonias situadas por encima de los 45 m de profundidad. El seguimiento de la evolución de estas poblaciones a diferentes profundidades muestra que después de la mortalidad del año 2011 no hay evidencias de mortalidades recientes excepto durante el último año del seguimiento (2015) entre 45 y 55 m de profundidad. En cambio sí que se observa que los impactos de la mortalidad antigua atribuida a los eventos de mortalidad anteriores se mantienen durante todo el periodo de estudio, sin llegar a observar ningún patrón de recuperación en ninguna de las profundidades estudiadas (Figura 9).

Actualmente, los datos de densidad muestran un declive generalizado de las gorgonias en la pared sur del islote de la Imperial con ausencia

de eventos de reclutamiento. Durante el seguimiento, no se observa ninguna entrada efectiva de nuevos individuos a la población, individuos que ayudaran a recuperar valores de densidades similares a los observados en años previos a las anomalías térmicas. Los resultados también muestran la práctica desaparición de las gorgonias situadas en el límite superior de distribución, alrededor de los 37 m de profundidad, donde la mayoría de las gorgonias están totalmente muertas y la densidad de colonias vivas ha disminuido en más de un 95%, siendo la densidad actual de 1 gorgonia/m² (Figura 10).

Análisis de la conectividad genética entre las colonias más someras (afectadas) y más profundas (no afectadas)

A nivel de diversidad genética, como indican los diferentes parámetros estimados de heterocigosidad observada y esperada (H_o y H_e) así como la riqueza alélica (A_r), no se han observado diferencias signifi-

cativas entre las poblaciones más someras y las más profundas. Asimismo, se observa una diferenciación genética significativa entre las dos poblaciones, con niveles de migración insignificantes entre poblaciones. De hecho, solo dos individuos de la población somera provienen de la población profunda mientras que un individuo de la población profunda viene de la población más somera (Tabla 7).

DISCUSIÓN

El seguimiento de temperatura anual entre 5 y 67 metros de profundidad en el el islote de la Imperial muestra el verano de 2015 como el más cálido desde el verano de 2007, habiéndose detectado numerosos días por encima de 27°C entre 5 y 25 metros de profundidad. Aunque no se han

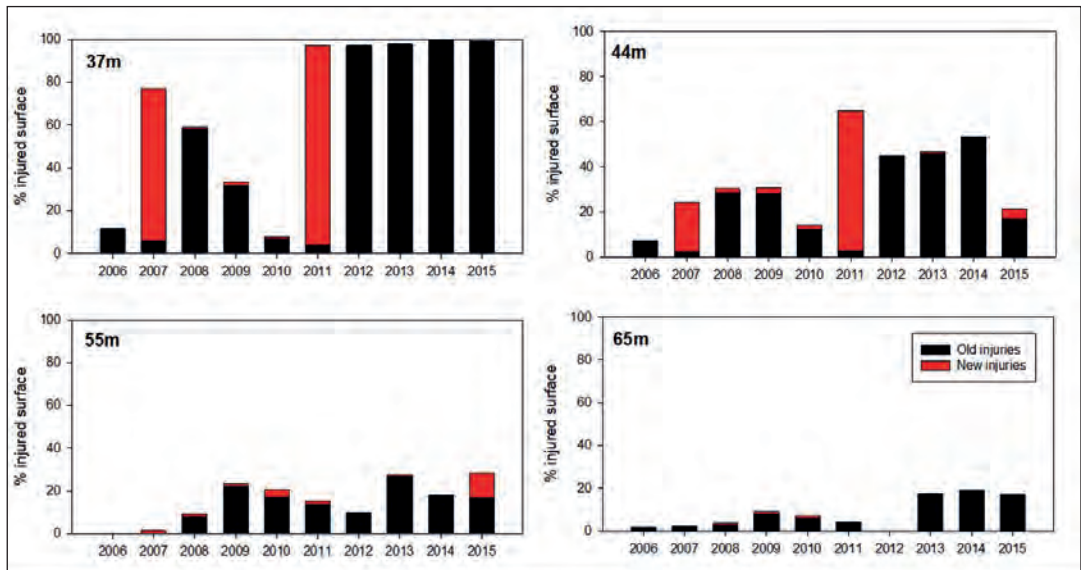


Fig. 9. Evolución temporal del porcentaje de necrosis de *Paramuricea clavata* entre 2006 y 2015 a las distintas profundidades estudiadas.

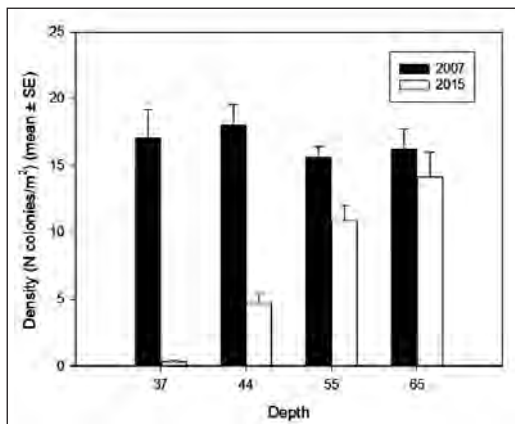


Fig. 10. Densidad de las poblaciones de *Paramuricea clavata* al inicio y al final del estudio en las distintas profundidades estudiadas.

detectado impactos importantes durante el último censo, el impacto de este verano tan cálido se tendrá que evaluar en los próximos años. No obstante, podemos afirmar que durante el proyecto no se han detectado anomalías térmicas importantes a más de 35 metros de profundidad donde se desarrolla el coralígeno con gorgonias en la pared sur del islote de la Imperial.

El seguimiento realizado en las poblaciones de *Paramuricea clavata* entre 2007 y 2015 muestra que las colonias más someras han sido afectadas de forma significativa en 2007 y en 2011 debido a las anomalías térmicas positivas sufridas de forma recurrente (COMA et al. 2011). Lo más preocupante es que durante todo el seguimien-

to (8 años) no ha habido ninguna recuperación ni de las tasas de necrosis (% de superficie muerta) ni de la densidad. La recurrencia de dos eventos de mortalidad masiva ha supuesto la

pérdida casi total de las gorgonias en el rango más somero de distribución (entre 35 y 45 m de profundidad), afectando en diferente intensidad a las colonias de más profundidad.

Tabla 7. Parámetros genéticos de las dos poblaciones estudiadas, la población somera y más afectada situada a 37 m de profundidad y la población profunda y no afectada situada a 67 m de profundidad. N= número de colonias analizadas. H_o y H_e son los coeficientes de heterocigosis observados y esperados, respectivamente. f es el coeficiente de endogamia y Ar es la riqueza de alelos basada en diferentes estimas (ver métodos)

	r (+/- SD)	H_o (+/- SD)	H_e (+/- SD)	f	$Ar_{(18)}$	$Ar_{(114)}$
Deep population (N=66)	0.03 (0.06)	0.67 (0.10)	0.73 (0.09)	0.083 **	5.4 (0.5)	7.8 (2.6)
Shallow population (N=58)	0.01 (0.02)	0.71 (0.07)	0.72 (0.10)	0.026**	5.3 (0.6)	8.3 (3.7)

A nivel experimental hemos observado como la colonias juveniles de *P. clavata* presentan una mayor vulnerabilidad al estrés térmico que las colonias adultas y que los efectos letales son similares entre colonias femeninas y masculinas aunque estas últimas muestran un impacto menor en el esfuerzo reproductor. Estos resultados demuestran las severas consecuencias directas (menor supervivencia de colonias juveniles) e indirectas (disminución de la reproducción en las colonias adultas) del estrés térmico en la viabilidad a largo plazo de esta especie frente al cambio climático.

Desafortunadamente, la recuperación de estas poblaciones más someras es difícil dado el escaso reclutamiento y la prácticamente nula conectividad genética que se ha observado entre las colonias más someras (afectadas) y las gorgonias situadas a más profundidad (no afectadas). Concretamente los análisis genéticos de las gorgonias situadas a 37 y 67 m de profundidad, han mostrado un nivel de diversidad genético muy similar y una fuerte estructuración genética. Esto significa que la conectividad entre ambas poblaciones, es prácticamente nula. Estos resultados coinciden con la escasa conectividad entre las poblaciones someras y profundas

(situadas a partir de 40 m de profundidad) de *P. clavata* encontrada por MOKHTAR-JAMAL *et al.* (2011) y ARIZMENDI-MEJÍA *et al.* (2015a) y coinciden con la limitada dispersión larvaria de esta especie (LINARES *et al.* 2008). Aunque estudios recientes han mostrado una fuerte conectividad entre poblaciones someras afectadas y poblaciones profundas no afectadas (PILCZYNSKA *et al.* 2016), cabe mencionar que dichas poblaciones profundas estudiadas se situaban entre 25 y 30 metros de profundidad y por tanto no reflejan el amplio rango batimétrico de esta especie. Estos resultados son preocupantes para la conservación de esta especie, pues una posible recuperación a partir de las poblaciones más profundas y menos afectadas es necesariamente muy lento con el nivel de conectividad observado.

De forma indirecta, hemos demostrado que la pérdida de la especie estructural, *P. clavata*, comporta cambios a nivel de la comunidad. De hecho, al inicio del experimento los cuadrados con *P. clavata* presentan una comunidad distinta a los que no tienen gorgonias, y al eliminarlas, la comunidad se va asemejando paulatinamente a los cuadrados que nunca presentaron gorgonias. En esta línea, un experimento a corto-plazo

(4 meses) en un bosque de gorgonias artificial, ya sugirió que la presencia de gorgonias parece favorecer el asentamiento de invertebrados sésiles y reducir el crecimiento inicial de algas cespitosas (PONTI et al. 2014, 2016).

Por otro lado, hemos visto como las anomalías térmicas han afectado gravemente a la composición de la comunidad del coralígeno de *P. clavata*. A medio plazo (5 años) y gracias a la disponibilidad de datos antes y después de las anomalías térmicas positivas hemos descrito, por primera vez, los efectos directos de estas anomalías sobre toda la comunidad del coralígeno. En particular, 5 años después de la primera anomalía térmica, existe una tendencia general a la disminución de la riqueza de especies, lo que conlleva una simplificación de la comunidad en términos de biodiversidad y estructura. Además de la disminución de la diversidad, la composición de la comunidad ha cambiado desde una comunidad dominada por invertebrados erectos y esponjas incrustantes a una comunidad dominada por algas y especies cespitosas. La mortalidad de los invertebrados (esponjas y cnidarios) más característicos de la comunidad debido a un aumento inusual de la temperatura, se observa también en los experimentos de termotolerancia llevados a cabo con diferentes especies representativas del coralígeno en el laboratorio. Mientras que hay especies que muestran una termotolerancia limitada como *Crambe crambe* o *Alcyonium acaule*, hay otras especies que muestran una resistencia mayor y que muestran impactos evidentes únicamente a partir de 28 o 29°C como *Leptopsammia pruvoti* o *Petrosia ficiformis*. Respecto a los efectos subletales, las dos especies de cnidarios estudiados muestran una clara reducción del esfuerzo reproductor cuando están sometidas a estrés térmico, lo que coincide con los patrones observados para otras especies de cnidarios donde se observa una disminución del esfuerzo reproductor al aumentar la temperatura (AIRI et al. 2014). En cambio, esta pauta no es constante en las tres especies de esponjas estudiadas,

puesto que mientras el esfuerzo reproductor disminuye en *Dysidea avara*, aumenta en *P. ficiformis* y *C. crambe*. Los experimentos de termotolerancia demuestran por un lado las consecuencias demográficas a largo plazo del cambio climático así como una diferente vulnerabilidad al calentamiento dependiendo de la especie estudiada, lo cual se traducirá en una posible nueva configuración del coralígeno si continúan los efectos del cambio climático.

A escala local, se cree que la complejidad estructural en muchos sistemas acuáticos y terrestres promueve la resistencia de las comunidades a las perturbaciones (PETREN & CASE 1998; JOHNSON et al. 2003). Sin embargo, en este estudio, la presencia de la especie estructural *P. clavata* no mitiga el impacto de las anomalías térmicas, ya que la composición y estructura del «sotobosque» del coralígeno se han visto afectados por la anomalía térmica independientemente de la presencia o ausencia de gorgonias. En particular, la cobertura de algas erectas y las especies cespitosas han aumentado en todos los tratamientos después la anomalía térmica. La pérdida generalizada de algunas especies de larga vida, tales como esponjas (p. ej. *C. crambe*, *P. topsenti*), cnidarios (p. ej. *A. acaule*), tunicados (p. ej. *P. cynusense*) y briozoos (p. ej. *Myriapora truncata*) debido al efecto directo del calentamiento, probablemente facilita indirectamente el crecimiento de las especies oportunistas y de crecimiento rápido (p. ej. algas cespitosas, «turf») (GRIME & PHILIP 2012). Este crecimiento inusual de las algas cespitosas a su vez, inhibe el reclutamiento y disminuye la supervivencia de juveniles de gorgonias y corales (BIRRELL et al. 2005; VERMEIJ & SANDIN 2008; ARNOLD et al. 2010; CEBRIAN et al. 2012; LINARES et al. 2012) y reduce el esfuerzo reproductivo de muchas especies de esponjas (DE CARALT & CEBRIAN 2013). Por lo tanto, la pérdida de especies debido a las anomalías térmicas podría dar lugar a un aumento de especies oportunistas como las algas que, a su vez, empeorará los efectos sobre las especies principales y estructurales (p. ej. *P. clava-*

ta) provocando un cambio hacia una comunidad mucho más homogénea.

Del mismo modo, parece que la presencia de *P. clavata* no evita la invasión de *C. cylindracea*, ya que la presencia de gorgonias no presenta ningún efecto significativo sobre la expansión de esta especie. Por lo tanto, en esta ocasión la existencia de fenómenos climáticos extremos influyen en la invasión causando una mortalidad masiva de las especies estructurales que conduce a un aumento de las especies cespitosas, que a su vez facilitan la propagación de *C. cylindracea*, como ya ha sido observado en otros ambientes por BULLERI & BENEDETTI-CECCHI (2008). Este es un ejemplo de como la interacción entre varias fuentes de estrés, como el calentamiento y las especies invasoras pueden causar efectos aditivos y cambios catastróficos en los ecosistemas (DIEZ *et al.* 2012; KERSTING *et al.* 2015).

A nivel de gestión, en base a los resultados científicos obtenidos y asumiendo que la mitigación de los efectos del cambio climático deben plantearse a nivel global, el Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera debe enfocar sus esfuerzos a minimizar los efectos de las perturbaciones locales que pueden actuar en sinergia con las perturbaciones globales como el calentamiento y las especies invasoras. Por tanto, se recomienda, en primer lugar, evitar otras posibles fuentes de perturbación que actúan localmente (como el impacto de las artes de pesca) en la pared sur del islote de la Imperial.

En segundo lugar, se recomienda continuar con el registro de datos de temperatura a las distintas profundidades y, a ser posible, el seguimiento de algunas especies y procesos indicadores del cambio climático. Las Áreas Marinas Protegidas representan zonas de estudio relevantes donde el impacto de otras perturbaciones es escaso o controlado, lo que las hace muy valiosas para entender los efectos a corto y largo plazo del cambio climático sobre los ecosistemas marinos.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se ha beneficiado de la financiación de los proyectos «Efectos del cambio global sobre la biodiversidad marina del Parque Nacional de Cabrera: el caso de la comunidad del coralígeno de *Paramuricea clavata*» financiado por la Fundación Biodiversidad (2008-2010) y «Respuesta de la comunidad del coralígeno del Parque Nacional de Cabrera al cambio climático» financiado por el OAPN (2012-2016). También se ha beneficiado del trabajo de máster de Jana Verdura titulado «Efectes de les mortalitats massives en el coral•lígen al Parc Nacional de Cabrera» (Universitat de Barcelona). Agradecemos la colaboración y apoyo de los gestores así como de todos los guardas y guías del Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera. También agradecemos el soporte logístico de *Excursiones a Cabrera* durante todas las campañas realizadas, así como la ayuda de Xavier Turón y Anabel Muñoz en algunos muestreos.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AIRI, V.; GIZZI, F.; FALINI, G.; LEVY, O.; DUBINSKY, Z. y GOFFREDO, S. (2014): Reproductive efficiency of a Mediterranean endemic zooxanthellate coral decreases with increasing temperature along a wide latitudinal gradient. *PLoS ONE* 9: e91792.
- ARIZMENDI-MEJÍA, R.; LINARES, C.; GARRABOU, J.; ANTUNES, A.; BALLESTEROS, E.; CEBRIAN, E.; DÍAZ, D. y LEDOUX, J. B. (2015a): Combining genetic and demographic data for the conservation of a Mediterranean marine habitat-forming species. *PLOS ONE* 10: e0119585.
- ARIZMENDI MEJÍA, R.; LEDOUX, J. B.; CIVIT, S.; ANTUNES, A.; THANAPOULOU, Z.; GARRABOU, J. y LINARES, C. (2015b): Demographic responses to warming: reproductive maturity and sex influence vulnerability in an octocoral. *Coral Reefs* 34: 1207–1216.

- ARNOLD, S. N.; STENECK, R. S. y MUMBY P. J. (2010): Running the gauntlet: Inhibitory effects of algal turfs on the processes of coral recruitment. *Marine Ecology Progress Series* 414: 91-105.
- BALLESTEROS, E. (2006): Mediterranean coralligenous assemblages: a synthesis of present knowledge. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 44: 123-195.
- BALLESTEROS, E.; ZABALA, M.; URIZ, J. M.; GARCIA-RUBIES, A. y TURON, X. (1993): El bentos: les comunitats. In: J. A. Alcover, J. J. Fornós & E. Ballesteros (eds.), *Història Natural de l'Arxipèlag de Cabrera*. CSIC-Ed. Moll. pp. 687-730.
- BIRRELL, C. L.; MCCOOK L. J. y WILLIS, B. L. (2005): Effects of algal turfs and sediment on coral settlement. *Marine Pollution Bulletin* 51: 408-414.
- BULLERI, F. y BENEDETTI-CECCHI, L. (2008): Facilitation of the introduced green alga *Caulerpa racemosa* by resident algal turfs: Experimental evaluation of underlying mechanisms. *Marine Ecology Progress Series* 364: 77-86.
- CEBRIAN, E.; URIZ, M. J.; GARRABOU, J. y BALLESTEROS, E. (2011): Sponge mass mortalities in a warming Mediterranean Sea: Are cyanobacteria-harboring species worse off? *PLoS ONE* 6: e20211.
- CEBRIAN, E.; LINARES, C.; MARSCHAL C. y GARRABOU, J. (2012): Exploring the effects of invasive algae on the persistence of gorgonian populations. *Biological Invasions* 14: 2647-2656.
- CERRANO, C.; BAVESTRELLO, G. y BIANCHI, C. N. et al. (2000): A catastrophic mass-mortality episode of gorgonians and other organisms in the Ligurian Sea (North-western Mediterranean), summer 1999. *Ecology Letters* 3: 284-293.
- COMA, R.; RIBES, M.; ZABALA, M. y GILI, J. M. (1998): Growth in a Modular Colonial Marine Invertebrate. *Estuarine and Coastal Shelf Science* 47: 459-470.
- COMA, R.; POLA, E.; RIBES, M. y ZABALA, M. (2004): Long-term assessment of temperate octocoral mortality patterns, protected vs. unprotected areas. *Ecological Applications* 14: 1466-1478.
- COMA, R.; LINARES, C.; RIBES, M.; DÍAZ, D.; GARRABOU, J. y BALLESTEROS, E. (2006): Consequences of a mass mortality in populations of *Eunicella singularis* (Cnidaria: Octocorallia) in Menorca (NW Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series* 327: 51-60.
- COMA, R.; RIBES, M.; SERRANO, E.; JIMÉNEZ, E.; SALAT, J. y PASCUAL, J. (2009): Global warming-enhanced stratification and mass mortality events in the Mediterranean. *Proceedings of the National Academy of Sciences United States of America* 106: 6176-6181.
- COMA, R.; CEBRIAN, E.; LINARES, C.; TOMÁS, F.; GARCÍA, A. y BALLESTEROS, E. (2011): Efectos del cambio global sobre la biodiversidad del Parque Nacional de Cabrera: el caso de la comunidad del coralígeno de *Paramuricea clavata*. Informe Final para la Fundación Biodiversidad, 71 pp.
- DE CARALT, S. y CEBRIAN, E. (2013): Impact of an invasive alga (*Womersleyella setacea*) on sponge assemblages: Compromising the viability of future populations. *Biological Invasions* 15: 1591-1600.
- DIEZ, J. M.; D'ANTONIO, C. M. y DUKES, J. S. et al. (2012): Will extreme climatic events facilitate biological invasions? *Frontiers in Ecology and the Environment* 10: 249-257.
- GARRABOU, J.; COMA, R. y BENSOUSSAN, N. et al. (2009): Mass mortality in Northwestern Mediterranean rocky benthic communities: effects of the 2003 heat wave. *Global Change Biology* 15: 1090-1103.
- GOUDET, J. (2001): Fstat, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3). Available at: www.unil.ch/izea/softwares/fstat.html.
- GRIME, J. y PHILIP, S. P. (2012): The evolutionary strategies that shape ecosystems. Wiley-Blackwell, Oxford, UK., Wiley-Blackwell, Oxford, UK.
- HALPERN, B. S.; WALDBRIDGE, S. y SELKOE, K. A. et al. (2008): A global map of human impact on marine ecosystems. *Science* 319: 948-952.
- HOEGH-GULDBERG, O. y BRUNO, J. F. (2010): The impact of climate change on the world's marine ecosystems. *Science* 328: 1523-1528.
- IPCC (2014): Climate change 2014: Synthesis Report. Contribution of working groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (R.K. Pakauri & L.A. Meyer, eds). IPCC, Geneva, Switzerland. 151 pp.
- JOHNSON, M. P.; FROST, N. J.; MOSLEY, M. W. J.; ROBERTS, M. F. y HAWKINS, S. J. (2003): The area-independent effects of habitat complexity on biodiversity vary between regions. *Ecology Letters* 6: 126-132.

- KERSTING, D. K.; CEBRIAN, E.; CASADO, C.; TEIXIDÓ, N.; GARRABOU, J. y LINARES C. (2015): Experimental evidence of the synergistic effects of warming and invasive algae on a temperate reef-builder coral. *Scientific Reports* 5: 18635.
- KIPSON, S.; FOURT, M.; TEIXIDÓ, N.; CEBRIAN, E.; CASAS, E.; BALLESTEROS, E.; ZABALA, M. y GARRABOU, J. (2011): Rapid biodiversity assessment and monitoring method for highly diverse benthic communities: A case study of Mediterranean coralligenous outcrops. *PLoS ONE* 6(11): e27103.
- LINARES, C.; COMA, R.; DÍAZ, D.; ZABALA, M.; HEREU, B.; ZABALA, M. y DANTART, L. (2005): Immediate and delayed effects of a mass mortality event on gorgonian population dynamics and benthic community structure in the NW Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series* 305: 127-137.
- LINARES, C.; DOAK, D. F.; DÍAZ, D. y ZABALA, M. (2007): Life history and viability of a long-lived marine invertebrate: the octocoral *Paramuricea clavata*. *Ecology* 88: 918-928.
- LINARES, C.; COMA, R.; MARIANI, S.; DÍAZ, D.; HEREU, B. y ZABALA, M. (2008): Early life history of the Mediterranean gorgonian *Paramuricea clavata*: implications for population dynamics. *Invertebrate Biology* 127: 1-11
- LINARES, C.; CEBRIAN, E. y COMA, R. (2012): Effects of turf algae on recruitment and juvenile survival of gorgonian corals. *Marine Ecology Progress Series* 452: 81-88.
- MACIAS, D.; GARCIA-GORRIZ, E. y STIPS, A. (2013): Understanding the causes of recent warming of Mediterranean waters. How much could be attributed to climate change? *PLoS ONE* 8: e81591.
- NEI, M. (1973): Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences United States of America* 70: 3321-3323.
- PÉREZ, T.; GARRABOU, J.; SARTORETTO, S.; HARMELIN, J. G.; FRANCOUR, P. y VACELET, J. (2000): Mortalité massive d'invertébrés marins: un événement sans précédent en Méditerranée nord-occidentale. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III- Sciences de la Vie* 323: 853-865.
- PETREN, K. y CASE, T. J. (1998): Habitat structure determines competition intensity and invasion success in gecko lizards. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95: 11739-11744.
- PILCZYNSKA, J.; COCITO, S.; BOAVIDA, J.; SERRAO, E. y QUEIROGA, H. (2016): Genetic diversity and local connectivity in the Mediterranean red gorgonian coral after mass mortality events. *PLoS ONE* 11: e0150590.
- PIRY, S.; ALAPETITE, A.; CORNUET, J. M.; PAETKAU, D.; BAUDOUIN, L. y ESTOUP, A. (2004): GeneClass2: a software for genetic assignment and first-generation migrant detection. *Journal of Heredity* 95: 536-9.
- PONTI, M.; PERLINI, R. A.; VENTRA, V.; GRECH, D.; ABBIATI, M. y CERRANO, C. (2014): Ecological shifts in Mediterranean coralligenous assemblages related to gorgonian forest loss. *PLoS ONE* 9: e102782.
- PONTI, M.; GRECH, D.; MORI, M.; PERLINI, R. A.; VENTRA, V.; PANZALIS, P. A. y CERRANO, C. (2016): The role of gorgonians on the diversity of vagile benthic fauna in Mediterranean rocky habitats. *Marine Biology* 163: 120.
- RANNALA, B. y MOUNTAIN, J. L. (1997): Detecting immigration by using multilocus genotypes. *Proceedings of National Academy of Sciences of United States of America* 94: 9197-201.
- ROUSSET, F. (2008): Genepop'007: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux. *Mol. Ecol. Resour.* 8: 103-106.
- SALAT, J. y PASCUAL, J. (2002): The oceanographic and meteorological station at l'Estartit (NW Mediterranean). In: Briand F (ed) *Tracking long-term hydrological change in the Mediterranean Sea*. CIESM Workshop Series, CIESM, Monaco, p 29-32.
- SOMOT, S.; SEVAULT, F.; DÉQUÉ, M. y CRÉPON, M. (2008): 21st century climate change scenario for the Mediterranean using a coupled atmosphere-ocean regional climate model. *Global and Planetary Change* 63: 112-126.
- TEIXIDÓ, N.; GARRABOU, J. y HARMELIN, J. G. (2011): Low dynamics, high longevity and persistence of sessile structural species dwelling on Mediterranean coralligenous outcrops. *PLoS ONE* 6(8): e23744.
- VARGAS-YÁÑEZ, M.; GARCIA, M. J. y SALAT, J. et al. (2008): Warming trends and decadal variability in the Western Mediterranean shelf. *Global and Planetary Change* 63: 177-184.
- VERMEIJ, M. J. A. y SANDIN, S. A. (2008): Density-dependent settlement and mortality structure the earliest life phases of a coral population. *Ecology* 89: 1994-2004.
- WEIR, B. S. y COCKERMAN, C. C. (1984): Estimating F-Statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38: 1358-1370.