

Sangil, C. *et al.* (2023). Primeros colonizadores en los deltas lávicos del volcán Tajogaite (La Palma, islas Canarias). En Afonso-Carrillo, J. (Ed.), *Tajogaite. Enseñanzas de una erupción volcánica (La Palma, otoño 2021)*, pp. 63-116. XVIII Semana Científica Telesforo Bravo. Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias. Puerto de la Cruz. 234 pp. ISBN 978-84-09-45782-1

2. Primeros colonizadores en los deltas lávicos del volcán Tajogaite (La Palma, islas Canarias)

**Carlos Sangil^a, Daniel Álvarez Canali^a, Javier Reyes^{a,b},
Julián Rodríguez^a, Julio Afonso-Carrillo^a, Sabin Liulea^a, Nereida
Rancel-Rodríguez^a, Viviana Peña^c, Ana Tronholm^d, Yésica
Concepción Marante^e, Fernando Dumpiérrez^b y Marta Sansón^a**

^a *Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal,
Universidad de La Laguna.*

^b *Consejería de Educación, Universidades, Cultura y Deportes,
Gobierno de Canarias.*

^c *Grupo de investigación BioCost, Departamento de Biología,
Universidad de A Coruña.*

^d *Department of Biological and Environmental Sciences,
University of Gothenburg (Suecia).*

^e *Área de Medio Ambiente, Cabildo Insular de La Palma.*

La erupción del volcán Tajogaite ha creado un nuevo ecosistema, un laboratorio natural ideal para el estudio de procesos ecológicos, muchos de los cuales no pueden reproducirse en condiciones controladas de laboratorio. La sucesión primaria se ha podido estudiar de forma temprana, apenas dos meses después del final del proceso eruptivo, y ha incluido diferentes grupos de organismos, lo que nos ha permitido tener una visión amplia de la formación de un ecosistema. Algunos organismos colonizaron las coladas de lava más rápido que otros, la capacidad de movilidad de los peces fue una ventaja que les permitió llegar primero y evolucionar rápidamente hacia comunidades clímax. El resto de comunidades de organismos estudiadas, invertebrados y algas, han evolucionado más lentamente. Sólo en las algas encontramos un

reemplazo de especies a través de la sucesión, mientras que en peces e invertebrados, las especies que colonizaron primero las coladas de lava fueron esencialmente las mismas que estaban presentes en la zona de control. Describimos un ecosistema donde aún las interacciones entre organismos son incipientes, esto ha dado lugar al asentamiento e insólita proliferación de algunas especies. Esta contribución, como las futuras en las que estamos trabajando, nos permitirán aportar conocimiento de las variaciones espacio-temporales de las comunidades y de las dinámicas a largo plazo en territorios volcánicos de nueva formación, tan necesarios para una correcta gestión de la biodiversidad.

Introducción

Las erupciones volcánicas son acontecimientos extraordinarios para los habitantes de un territorio concreto, sin embargo, se tratan de las perturbaciones y desastres naturales más comunes, y los que con mayor frecuencia afectan a los ecosistemas marinos. Cada año entran en erupción decenas de volcanes, muchos de ellos pasan inadvertidos puesto que ocurren a centenas o miles de metros de profundidad (Global Vulcanism Program, 2023). Variables en su intensidad, y en el tipo de materiales emitidos, las erupciones volcánicas son capaces de causar fuertes impactos en los ecosistemas (Crisafulli *et al.*, 2015). Las coladas de lava incandescente son los materiales emitidos que a priori provocan mayor impacto puesto que tienen efectos devastadores sobre el territorio, aniquilando todas las formas de vida a su paso (Thorton, 2007). Pero también, los piroclastos y las cenizas pueden afectar a una zona cubriendo total o parcialmente la superficie del terreno, diezmando o modificando la biodiversidad de los ecosistemas, aunque en este caso sin provocar la mortalidad de todas las formas de vida (Vrom & Zgliczynski, 2011; Schils, 2012; Hart *et al.*, 2022).

A pesar de estos efectos catastróficos de las erupciones volcánicas, la vida en los océanos tiene una capacidad de resiliencia asombrosa e inmediatamente después de que las coladas de lava se enfrían, las especies comienzan a asentarse nuevamente dando inicio a una serie de procesos y dinámicas ecológicas. Se habla en este caso de un proceso de sucesión primaria donde las comunidades de organismos evolucionan en el tiempo partiendo de un sustrato inicial completamente estéril, diferente de las denominadas sucesiones secundarias, donde las comunidades cambian o se recuperan a partir de unas pocas especies residentes previas a la perturbación y que sobrevivieron a su impacto (Prach & Walker, 2018). Estos primeros pasos en la evolución de un ecosistema pueden ser cruciales en el futuro de la biota que alberga, y a menudo rigen su trayectoria de un ecosistema durante años, décadas o siglos (Walker & Moral, 2011). Las primeras etapas en una

sucesión, especialmente en la sucesión primaria, suelen ser estocásticas e impredecibles, debido a que están fuertemente condicionadas a la disponibilidad y capacidad de migración de las especies, a su capacidad de supervivencia en estos nuevos ambientes, y por las interacciones entre los nuevos colonos. La colonización de las coladas de lava comienza rápidamente, y organismos bentónicos como las microalgas pueden observarse tan solo unos pocos días después de que la lava haya llegado al mar. Muchas de las comunidades que prosperan inicialmente en los nuevos hábitats están formadas por especies pioneras, caracterizadas por una baja competitividad y una alta dinámica demográfica, es decir, capaces de multiplicarse rápidamente (Connell & Slatyer, 1977).

En el medio marino el sustrato es apto para ser colonizado prácticamente desde su formación, por eso la colonización y la fundación de ecosistemas es más rápida que en medios terrestres. Las macroalgas y las microalgas, por ejemplo, a diferencia de los vegetales superiores, no necesitan de un sustrato evolucionado en forma de suelo mineralizado para prosperar (Railkin, 2003), puesto que toman los nutrientes que necesitan directamente del agua circundante y del sustrato únicamente obtienen una superficie a la cual anclarse. En los ambientes marinos, la dispersión y la capacidad de colonizar un nuevo sustrato a distancia, encuentran menos limitaciones y barreras que en los terrestres. Las corrientes marinas, y a veces la propia capacidad de dispersión de las especies, aporta a la sucesión una rápida y continua incorporación de organismos (Valiela, 1995; Cowen & Sponaugle, 2009). Pese a tratarse de frecuentes catástrofes naturales, en el medio marino pocas veces ha sido posible estudiar tempranamente y sin la asistencia de medios remotos la colonización de nuevas coladas lávicas. Estas limitaciones en parte se han debido a la imposibilidad logística de preparar campañas de investigación tan pronto como un ecosistema se crea.

Sin embargo, aunque escasos, los trabajos que han abordado esta temática constituyen importantes contribuciones al conocimiento de las sucesiones primarias en los ecosistemas marinos, y procesos ecológicos en general. Doty (1967) estudió los organismos pioneros en el intermareal, principalmente algas, en las coladas del volcán Kilawea (Hawái) tres meses después que la erupción del año 1957 finalizara. Jónsson (1968) y Jónsson & Gunnarsson (1982) en la erupción de 1964 que dio lugar a la isla de Surtsey (Islandia), así como Jewett *et al.* (2010) en la erupción de la isla Kasatochi en 2006 (archipiélago de las Aleutianas, Estados Unidos) encontraron que las comunidades de algas en las primeras etapas de la sucesión estaban dominadas por especies de rápido crecimiento y baja complejidad morfológica. También encontraron que las comunidades inicialmente fueron muy dinámicas, y que el número de especies aumentó con el tiempo, a la par que las especies perennes fueron reemplazando a las especies efímeras primocolonizadoras. En estos trabajos los autores señalaron que uno de los

principales obstáculos en la evolución de estos ecosistemas fue el aislamiento de las islas que impidió la llegada de especies con reducida capacidad de dispersión.

Más comunes han sido los estudios de sucesión primaria iniciados uno o más años después de finalizados los procesos eruptivos. Existen varios ejemplos donde se estudian las comunidades de organismos a partir de coladas de lava de diferentes edades, varios años, décadas e incluso centenares o miles de años. Parrish (2015) encontró que comunidades batiales de corales en Hawái necesitaron miles de años para alcanzar su clímax o madurez. Igualmente, aunque con una evolución más rápida, decenas de años, se ha reportado la existencia de diferencias en las comunidades de corales y esponjas establecidas en coladas someras del sublitoral con diferentes edades, como describieron Schleyer *et al.* (2016) y Jouval *et al.* (2020) en la isla de La Reunión. Las sucesiones ecológicas pueden ser a menudo complejas, por lo que resulta difícil predecir cómo será la biodiversidad de un territorio incluso en sus etapas iniciales. Comúnmente en los ecosistemas marinos hay fuertes interacciones entre especies fruto de miles de años de coevolución, y muchas veces es necesario que sobre una colada de lava se establezcan unas especies determinadas para favorecer la posterior incorporación de otras. Eso sucedió también en La Reunión donde los peces coralívoros no prosperaron en las nuevas coladas lávicas hasta que previamente se asentaron corales hermatípicos (Pinault *et al.*, 2013).

En Canarias las erupciones volcánicas no sólo son las responsables de haber creado las islas y modelado su paisaje, sino que además influyen y determinan la biodiversidad que se desarrolla sobre este territorio. Una quincena de erupciones volcánicas, de ellas siete en la isla de La Palma, han ocurrido en Canarias en los últimos 500 años. Tener un conocimiento preciso de cómo estos eventos afectan a nuestro territorio revierte directamente sobre el conocimiento de la biodiversidad y su gestión. En estos momentos la ciencia tiene una gran oportunidad de profundizar en la comprensión de los mecanismos y procesos que gobiernan los ecosistemas gracias a la observación directa (Underwood *et al.*, 2000), y no nos cabe duda de que las coladas marinas del volcán de Tajogaite se convertirán en un valioso laboratorio natural.

Los deltas lávicos

El 19 de septiembre de 2021 entró de nuevo en actividad el complejo volcánico Cumbre Vieja (<150.000 años), una alineación norte sur de volcanes localizada en la mitad sur de la isla de La Palma (De la Nuez *et al.*, 2018). Este nuevo volcán situado en la ladera noroeste de Cumbre Vieja en el lugar conocido como Cabeza de Vaca recibió con el paso de las semanas el nombre de Tajogaite (Fig. 1a). Fue una erupción típica similar a otras

históricas en las islas y de tipo estromboliano fisural, con algunos eventos freatomagmáticos que incrementaron su explosividad. El volcán generó siete bocas eruptivas constituyendo finalmente, tras 85 días de erupción, un cono volcánico que se elevó unos 200 m, y hasta los 1100 m s.n.m. (Taddeucci *et al.*, 2021). El volumen de material emitido durante el proceso en forma de coladas de lava fue de unos 200 millones de metros cúbicos, además se emitieron unos 45 millones de metros cúbicos de materiales piroclásticos en forma de fino lapilli y cenizas, los cuales se depositaron por toda isla llegando incluso a las islas vecinas más próximas (Carracedo *et al.*, 2022; Copernicus, 2022). En cuanto a la superficie afectada por las coladas de lava esta fue de 12,35 km², en algunos puntos próximos al cono las coladas alcanzaron un grosor de 70 m (IGME, 2022). La erupción ha generado muchas investigaciones desde diferentes perspectivas y algunos de los resultados iniciales fueron analizados un año después de finalizada la erupción (Afonso-Carrillo, 2023).

A su llegada al mar, las coladas de lava formaron dos zonas de deltas lávicos al pie de los acantilados de la parte sur del municipio de Tzacorte, en el área antes conocida como Playa de Los Guirres y Playa de La Viña (Fig. 1b). Las coladas de lava que formaron estos deltas llegaron al menos en siete oleadas entre el 29 de septiembre y el 13 de diciembre de 2021 (Carracedo *et al.*, 2022), formaciones que en La Palma se suelen denominar fajanas. Un pequeño delta está situado hacia el norte de la zona con una superficie emergida de unas 5,9 hectáreas y un perímetro de costa de unos 700 m, mientras que el delta mayor, situado más al sur, que solapa por el sur con el delta originado por el volcán San Juan, ocupa una extensión de unas 88 hectáreas y un perímetro de costa de unos 1900 m. El frente de la colada quedó conformado inicialmente por abruptos y pequeños acantilados, algunos bloques irregulares, una treintena de playas de grava y arena, y algunas plataformas intermareales (Fig. 2) (Alonso *et al.*, 2023). Esta fue la configuración inicial, la cual ha variado significativamente, en especial tras los otoños e inviernos de 2021-2022 y de 2022-2023. El mar de fondo que afecta esta parte de la isla, con frecuentes eventos de altura de ola significativa de más de 4 m, ha desmantelado parte del frente marítimo original y ha hecho retroceder los deltas lávicos varios metros hacia atrás, y muchas de las playas que inicialmente se formaron también han desaparecido.

A partir de modelos digitales del terreno publicados sobre la erupción (IDECanarias, 2023) hemos realizado una primera aproximación para estimar la superficie submarina que ocuparon las nuevas coladas, que rondaría, sumando ambos deltas, aproximadamente unas 30 hectáreas. Las coladas de lava penetraron en el mar de forma desigual. En el delta pequeño apenas llegaron a unos 10 m de profundidad, puesto que aquí el volumen de lava que llegó al mar fue limitado. En el delta grande las coladas de lava



Fig. 1. Volcán Tajogaite durante el proceso eruptivo: **a.** Cono volcánico expulsando lavas y piroclastos (24 octubre 2021). **b.** Formación de los deltas lávicos donde se observan las coladas de lava desbordando por el acantilado y columnas de vapor de agua provocadas por el rápido enfriamiento de la colada a su llegada al mar (10 de noviembre de 2021) (imagen cedida por Van Marty).



Fig. 2. Formaciones litorales de los deltas lávicos: **a.** Pequeña plataforma litoral que se localizaba al norte del delta grande, en la que se observa una fumarola de vapor de agua (febrero 2022). Esta plataforma desapareció por la erosión en el invierno de 2023. **b.** Detalle de la costa acantilada, con un roque y una playa, en la parte central del delta grande (febrero 2022).

llegaron a mayor profundidad, aunque la profundidad alcanzada a lo largo del frente de avance de la lava sobre el lecho marino fue muy variable. Hacia el tercio situado más al sur la profundidad máxima no fue superior a 20 m, en el tercio medio las coladas alcanzaron cotas entre 20 y 40 m, mientras que fue en el tercio norte donde las coladas llegaron a mayor profundidad, con brazos de lava que llegaron a más de 125 m de profundidad (datos obtenidos con un vehículo de observación remota, Sangil, obs. pers.). Aquí, las coladas de lava alcanzaron el talud insular, por lo que discurrieron sobre el mismo logrando una mayor profundidad. En los tercios norte y medio de este delta, y a partir de unos 30-40 m de profundidad, el frente de avance de las lavas está numerosas veces interrumpido por afloramientos rocosos de sustratos antiguos, como el conocido punto de buceo «Baja de las Hermanas», o por fondos arenosos.

Los nuevos fondos rocosos son muy abruptos, heterogéneos y con notable pendiente. Las lavas basálticas predominantes son de aspecto pedregoso y áspero, y muy fragmentadas «tipo-aa», también se observan lavas de «tipo-pahoehoe» y «tipo-almohadilladas». Coladas consolidadas como grandes bloques de roca alternan con fragmentos de roca suelta de diferente tamaño y forma irregular (Figs 3 y 4). Al igual que la zona litoral, el frente submarino de las coladas de lava sufrió un enfriamiento muy rápido en su contacto con el agua y como resultado la roca adquirió una consistencia frágil, que literalmente, al principio se podía deshacer con las manos. Con el oleaje de los dos primeros temporales, el fondo marino se ha remodelado significativamente, grandes estructuras se han desplomado y ha habido un gran desplazamiento de todos aquellos materiales que estaban sueltos en el fondo. A medida que estos materiales están siendo removidos quedan expuestos materiales más duros que se enfriaron más lentamente. Los sedimentos finos son también notables en la zona y son puestos en suspensión continuamente con el mínimo oleaje.

Los fondos marinos de la zona previos a la erupción

Antes de la erupción la zona no destacaba ni por su biodiversidad ni singularidad, y probablemente era uno de los lugares más hostiles para el desarrollo de la vida de la isla, al menos en lo que a sus fondos someros se refiere. Dos factores, o la conjugación de ambos para ser más precisos, afectaban negativamente, limitando el número de organismos que allí eran capaces de asentarse. La zona se caracterizaba por presentar muchos sedimentos, debido a la escasa pendiente de su plataforma insular y a los aportes frecuentes a través de las escorrentías del Barranco de Las Angustias. Además, por tratarse de una costa orientada al oeste y desprovista de cualquier tipo de protección frente al mar de fondo proveniente tanto del noroeste como del oeste, que es el que tiene mayor altura de ola y energía de



Fig. 3. Formaciones rocosas submarinas de los deltas lávicos: **a.** Colada de lava y fragmentos rocosos sueltos a unos 10 m de profundidad (abril 2022). **b.** Colada de lava a 40 m de profundidad (abril 2022).



Fig. 4. Formaciones rocosas submarinas de los deltas lávicos: **a.** Pequeño bajío situado a 7 m de profundidad (febrero 2022). **b.** Arco situado a 5 m de profundidad (julio 2022). Esta última estructura desapareció en diciembre de 2022.

los que afectan al archipiélago. Los fondos arenosos son inestables, y durante buena parte del año son removidos por las olas. Sedimentos y arenas en suspensión tienen también fuertes efectos abrasivos que impiden que prosperen la mayoría de las especies longevas o perennes.

La zona intermareal que discurría entre las playas La Viña, El Perdido, playa Nueva o de los Guirres estaba ocupada por cantos rodados, gravas y arenas muy pobres en especies. Más ricas e interesantes eran sin embargo los afloramientos rocosos situados entre la playa Nueva y la playa El Charcón, donde habían algunas plataformas intermareales en las que se desarrollaban comunidades de algas cespitosas, generalmente algas coralinas geniculadas (*Corallina*, *Jania*) y rodomeleáceas (*Laurencia*, *Palisada*) (Fig. 5). Como elemento más destacado existían poblaciones de gelidiáceas, entre ellas las de una especie amenazada y en grave regresión, *Gelidium arbuscula*, que en el oeste de la isla constituía una rareza (Sangil *et al.*, 2005). También las poblaciones de invertebrados se veían favorecidas por la presencia de numerosos charcos. En los fondos también predominaban los sustratos inestables, las arenas, las cuales ocupaban gran parte de la plataforma submarina hasta el talud insular situado a unos 40-50 m de profundidad. A partir de esta cota aparecían afloramientos rocosos profundos, junto con cañones y taludes arenosos. Estos lechos arenosos tenían una suave pendiente



Fig. 5. Plataformas rocosas intermareales situadas al sur de la playa de Los Guirres o playa Nueva, durante una de nuestras campañas de muestreos previas a la erupción (junio 2021).

pero eran un lugar inhóspito para la vida como ya indicamos. Las únicas poblaciones abundantes en la zona eran las de las anguilas jardineras (*Heteroconger longissimus*), junto con algún que otro macroinvertebrado, pero únicamente a partir de 40 m de profundidad (Martín-García *et al.*, 2013). Entre los fondos arenosos someros en la zona existían también algunos enclaves rocosos. En su parte más somera dominaban las comunidades de algas coralinas geniculadas e incrustantes (no geniculadas), algas dictiotáceas como *Lobophora* spp., *Dictyota* spp. o *Canistrocarpus cervicornis*, *Styopodium zonale*, y algunas algas rojas filamentosas como *Lophocladia trichocladus* y *Cottoniella filamentosa*; mientras que en las partes más profundas, por debajo de 30-35 m, era posible encontrar fondos con esponjas como *Axinella damicornis* e incluso poblaciones de coral negro, *Antipathella wollastoni*.

Nuestras investigaciones en los deltas lávicos

Nuestras investigaciones en los deltas lávicos del volcán Tajogaite tienen como objetivo principal evaluar el impacto de la erupción sobre las comunidades de organismos bentónicos, estudiar los procesos de colonización y sucesión a corto y medio plazo, y determinar a largo plazo la evolución de todo el ecosistema. Para responder a esta serie de objetivos, desarrollamos diferentes actividades como el seguimiento *in situ* y periódico de las principales comunidades de organismos que se han establecido sobre las coladas, la realización de experimentos, la recolección de material para estudios de biodiversidad, y recolección de material para estudios moleculares. Nuestro trabajo se desarrolla en unos puntos concretos que denominamos «localidades» los cuales se están visitando con regularidad, hasta ahora con una periodicidad de 2-3 meses, es decir, cuatro veces al año. Las actividades tienen respaldo económico para continuar al menos hasta 2026. Inicialmente los muestreos se llevaron a cabo en 12 localidades, incluyendo seis localidades en los deltas lávicos, tres de ellas para el estudio de las comunidades intermareales y otras tres para el estudio de las comunidades submareales, y seis localidades de una zona control situada al sur de los deltas. Debido a la pérdida de dos de las plataformas intermareales en los deltas por los procesos erosivos, y la alteración de una de las localidades intermareales de la zona control, el modelo inicial se tuvo que modificar incluyendo una nueva localidad en el intermareal de los deltas y otra en la zona control (Fig. 6).

En todo estudio de monitoreo de un impacto en la naturaleza, es necesario, si es posible, incluir una zona control para evaluar en el tiempo cómo es la tendencia de una zona impactada respecto a otra no impactada, y así predecir con mayor certidumbre los cambios y evolución futura del ecosistema. Elegimos una zona al sur de los deltas de lava lo más cercana

posible, ante la necesidad de encontrar un área que reuniera las mismas condiciones oceanográficas a las que están sujetas los deltas lávicos. En esta parte de la isla el oleaje es muy variable a lo largo del año e interfiere notablemente en el desarrollo de las comunidades bentónicas (Sangil *et al.*, 2013, 2014a). También desde el punto de vista geomorfológico es necesario que ambas zonas sean lo más similares posible, con el propósito de minimizar el efecto «sitio» que muchas veces interfiere en la interpretación de los resultados en los estudios espacio-temporales. Los sitios de muestreo del

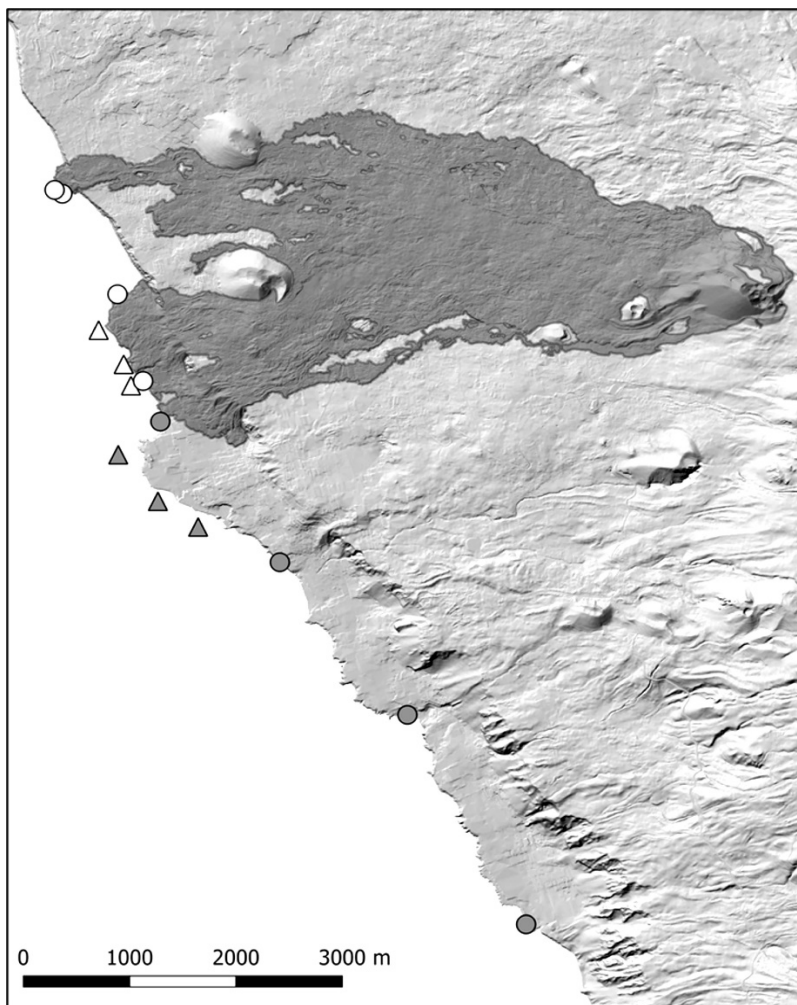


Fig. 6. Situación de las localidades donde realizamos nuestros muestreos. En blanco, localidades situadas en los deltas lávicos; en gris, localidades situadas en la zona control. Círculos, localidades intermareales; triángulos, localidades submareales. [Base cartográfica Modelo digital del terreno 2022 de IDE Canarias, perímetro de la colada vuelo del dron 211215 OpenDataLaPalma].

intermareal de la zona control son también deltas de lava pertenecientes a erupciones volcánicas recientes: San Juan (1949), El Charco (1712) y Tajuya (1585).

Las campañas de muestreos en la zona no han sido campañas al uso. Debido a la situación de emergencia y a los gases nocivos, las autoridades responsables han restringido el acceso por tierra y mar a los deltas lávicos, y también a otras zonas donde se localizan algunas de nuestras localidades control. En cuanto a la zona marina en torno a los deltas existe una zona de exclusión en la que se prohíbe todo tipo de actividad, entre ellas la pesca, hasta 500 m de la costa de los deltas, modificada con posterioridad hasta 300 m. Las únicas actividades permitidas han sido las relacionadas con el monitoreo de la erupción y de sus impactos. Con todo ello los preparativos y permisos necesarios para realizar nuestra actividad en el campo han requerido de una planificación minuciosa. Los elementos de seguridad han sido, y son necesarios para nuestro trabajo, puesto que existen en la zona riesgos reales para la salud. El detector de CO₂ forma parte del material en todos nuestros muestreos. Como parte de la sociedad en la isla es escéptica de sus efectos sobre la salud vamos a contar nuestra experiencia. El CO₂ lo hemos registrado en ocasiones en concentraciones anómalas. Por ejemplo, en nuestra localidad intermareal situada en Los Lajones (Puerto Naos), el sensor de gases registró niveles de CO₂ del 5% en algún punto o grieta a ras del suelo. La experiencia más desagradable la tuvimos en abril de 2022 cuando nos pidieron que desembarcáramos en el norte del delta grande en la confluencia con los acantilados costeros para recoger y poder estudiar «algún ave muerta que se había visto por la zona» (Fig. 7). Nos dejaron una nevera de corcho de unos 150 litros, pensamos que excesiva para recoger una o dos aves, pero cuando accedimos a la playa la imagen fue dantesca. En un espacio de unos 100 m² encontramos muertas y de pocos días diez pardelas, una gaviota, un zarapito, un halcón y una paloma. El detector de gases a aire libre y a una altura del 1,5 m registraba en la zona concentraciones de CO₂ entre el 3 y 4 %. La nevera se quedó pequeña.

¿Cómo realizamos los muestreos y qué datos tomamos en nuestro trabajo de campo?

Además de los datos puramente biológicos, sobre la abundancia de diferentes especies y obtención de muestras para estudios en laboratorio, durante el trabajo de campo también tomamos datos de variables ambientales como la temperatura y pH, debido a que durante el periodo activo de erupción se registraron valores infrecuentes de temperatura, pH, salinidad y anomalías en el sistema de carbono inorgánico (González-Santana *et al.*, 2022). Para las aguas intermareales y submareales poco profundas usamos una sonda



Fig. 7. Ejemplar muerto de pardela cenicienta (*Calonectris borealis*) localizado en el límite norte del delta grande (abril 2022).

multiparamétrica portátil y sensores de temperatura (HOBO®), mientras que en el submareal registramos la temperatura en continuo, mediante un ordenador de buceo calibrado (Suunto D5) y recogemos muestras de agua para estudio del pH.

La mayor parte del trabajo de campo lo realizamos regularmente en cortas campañas de 5 a 6 días de duración. Hasta el momento hemos muestreado en febrero, abril-mayo, julio, y octubre de 2022, y enero, abril y julio de 2023. Como ya adelantamos hemos establecido una serie de localidades que son visitadas en cada campaña (Fig. 6). El estudio de la evolución de la colonización en los deltas lo realizamos mediante muestreos *in situ* de cinco comunidades de organismos. En el submareal estudiamos las comunidades de peces, las de macroinvertebrados (exceptuando esponjas incrustantes), y las de algas. Mientras que en el intermareal muestreamos los invertebrados vágiles y las algas.

En la zona submareal los muestreos se realizan mediante buceo autónomo hasta una cota de 20 m. Para recoger la mayor variabilidad y repartir equitativamente las muestras en las zonas de estudio, los muestreos siguen un diseño estratificado en tres niveles de profundidad 15-20 m, 10-15 m y 5-10 m. En cada uno de estos niveles realizamos tres censos visuales,

nueve por localidad, para estimar la abundancia de peces. Para ello empleamos un método visual estacionario denominado punto fijo, donde el observador situado en el centro de un círculo imaginario de aproximadamente 100 m² registra el número y el tamaño de cada uno de los individuos de las distintas especies durante 5 minutos (Bortone *et al.*, 1989). Para los invertebrados utilizamos el método del transecto, tres por nivel de profundidad, nueve por localidad. Cada transecto tiene 10 m de largo por 2 m de ancho, y para llevarlo a cabo nos ayudamos de una cinta métrica que colocamos sobre el fondo. Registramos únicamente los individuos de las especies que son visibles, sin levantar o voltear rocas (Fig. 8a). Para estudiar la superficie que ocupan (cobertura) las diferentes especies de macroalgas, utilizamos el método de fotocuadrantes, realizando fotografías a un cuadrante (25 x 25 cm, subdividido en áreas de 5 x 5 cm) (Fig. 8b), con un equipo réflex subacuático. A partir de esta fotografía estudiamos *a posteriori* el porcentaje de cobertura de cada especie en el cuadrante. Por cada nivel de profundidad realizamos 10 fotocuadrantes, de modo que obtenemos 30 por localidad. En dos de las localidades situadas en los deltas realizamos también muestreos a mayor profundidad, en dos niveles adicionales, a 47-42 m y 33-28 m de profundidad, en los que estimamos la abundancia de invertebrados y la cobertura de las algas según el método descrito con anterioridad. Como localidades control de los muestreos más profundos hemos seleccionado dos localidades situadas en el sur de la isla en la Punta de Fuencaliente. La regularidad con la que realizamos estos muestreos es de dos veces al año, debido a que los requerimientos y preparativos para la práctica de buceo a estas profundidades son más complejos.

En el intermareal empleamos técnicas de muestreo similares, aunque con algunas modificaciones (Fig. 9). Los muestreos se realizan siempre en marea baja y coincidiendo con los días de mayor amplitud de marea del mes, y también en diferentes niveles. Niveles que atienden a la diferente tolerancia a la desecación de los organismos, donde diferenciamos un intermareal bajo, otro medio y finalmente uno superior (Lewis, 1964). El número de individuos de cada especie de invertebrado se estima en este caso mediante tres transectos de 10 x 1 m, en cada uno de los niveles del intermareal, completando nueve por localidad. También registramos en cada una de estas localidades la talla de unos 30-45 individuos de burgados (*Phorcus sauciatus*) y lapas (*Patella* spp.), taxones de los moluscos de interés marisquero, para futuros estudios. El cálculo del porcentaje de cobertura de las algas se realiza *in situ* utilizando el cuadrante de 25 x 25 cm, realizando un número de siete por cada nivel, veintiuno por localidad. Sólo muestreamos en superficies emergidas debido a que los charcos están poco representados en las plataformas rocosas de los deltas.

Al margen del seguimiento *in situ* de las comunidades, también realizamos otra serie de muestreos y experimentos. En el caso de las algas

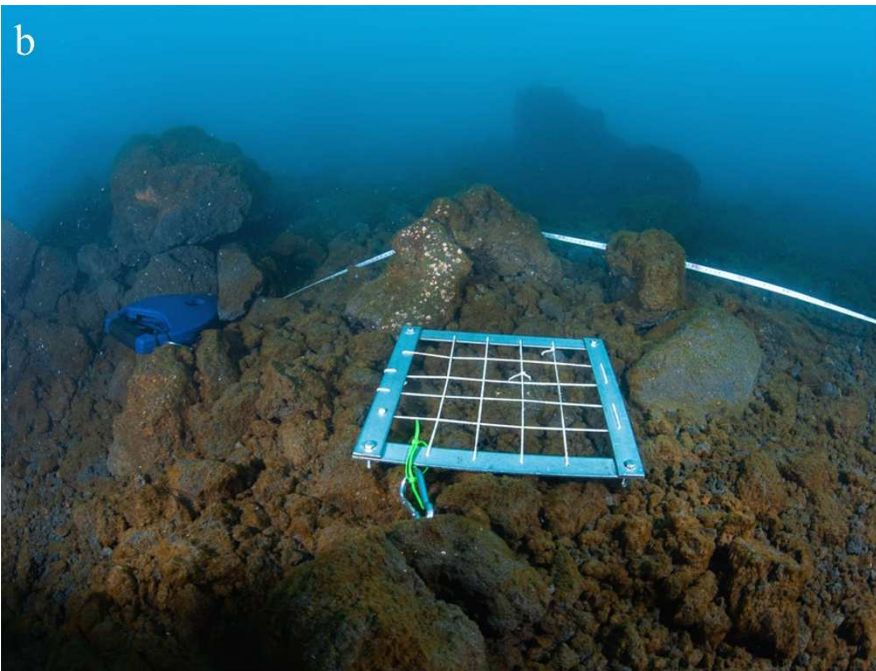


Fig. 8. Métodos empleados para la estima de la abundancia de los organismos en el submareal: **a.** Buceador haciendo un recuento del número de invertebrados sobre el transecto. **b.** Cuadrante empleado para estudiar el porcentaje de cobertura de las algas.



Fig. 9. Muestreos en la zona intermareal. **a.** Estudio de invertebrados utilizando el transecto y estima del porcentaje de cobertura de las algas mediante cuadrante. **b.** Muestreos en una plataforma del delta grande, ya desaparecida.

para tener un mayor conocimiento sobre su biodiversidad, especialmente para las especies incrustantes y aquellas especies que por su tamaño pueden pasar inadvertidas en los muestreos con los cuadrantes, o porque requieren de estudios en laboratorio para confirmar su identificación, realizamos recolecciones de diverso material mediante raspados en el sustrato rocoso o directamente extrayendo pequeños fragmentos de roca (Fig. 10a). Con estas muestras ya en el laboratorio seleccionamos fragmentos para realizar observaciones con estereomicroscopios y microscopios. Para algunas algas coralinas estamos obteniendo secuencias de ADN para resolver la identificación de las especies desde el punto de vista molecular. Para algunas microalgas, como cianobacterias y diatomeas, realizamos aislamientos y cultivos de cepas en cámaras de cultivo para obtener suficiente material, crítico para estudios de microscopía y moleculares.

Realizamos también experimentos con sustratos experimentales (bloques de basalto) en el submareal para estudiar la evolución de las comunidades. Cada año de estudio, y mediante la colocación y retirada de bloques cada 2-3 meses, evaluamos como varían las comunidades de algas primocolonizadoras a lo largo de todo el proceso de la sucesión, tanto en los deltas como en la zona control. Con este experimento testamos la relación de las especies primocolonizadoras con su entorno, ya que diásporas y propágulos que fundan las nuevas comunidades proceden en su mayoría de lugares próximos. Muchas de las especies dominantes en las comunidades climácicas (comunidades en máximo desarrollo y estabilidad temporal) de la zona control tienen poca capacidad de dispersión, y por eso tardan en incorporarse a las comunidades de los deltas. En paralelo a este experimento estudiamos las primeras etapas de la sucesión utilizando también sustratos experimentales. En febrero de 2022 se colocaron bloques en dos localidades de los deltas lávicos y dos localidades de la zona control que se han ido retirando paulatinamente a los 2, 4, 5, 7 y 11 meses (Fig. 10b). Los primeros resultados que hemos obtenido indican que la sucesión en la zona de los deltas sigue una trayectoria diferente a la zona control con diferencias claras en la composición y abundancia de las diferentes especies que han colonizado los sustratos experimentales.

Más allá del estudio de la diversidad de organismos en las comunidades bentónicas de los deltas, estamos abordando también un estudio sobre la diversidad genética de las poblaciones de algunas especies de algas a lo largo de esta sucesión. Como modelo hemos elegido algas pardas (Phaeophyceae) de la familia Dictyotaceae, en concreto seis especies fueron seleccionadas, *Canistrocarpus cervicornis*, *Dictyota dichotoma*, *Lobophora canariensis*, *Lobophora schneideri*, *Stypodium zonale* y *Taonia atomaria*. Se trata de especies dominantes en las comunidades submareales de Canarias (Sangil *et al.*, 2011) y bien delimitadas y estudiadas desde el punto de vista genético (p.e., Tronholm *et al.*, 2010; Vieira *et al.*, 2020). Pese a ser especies muy

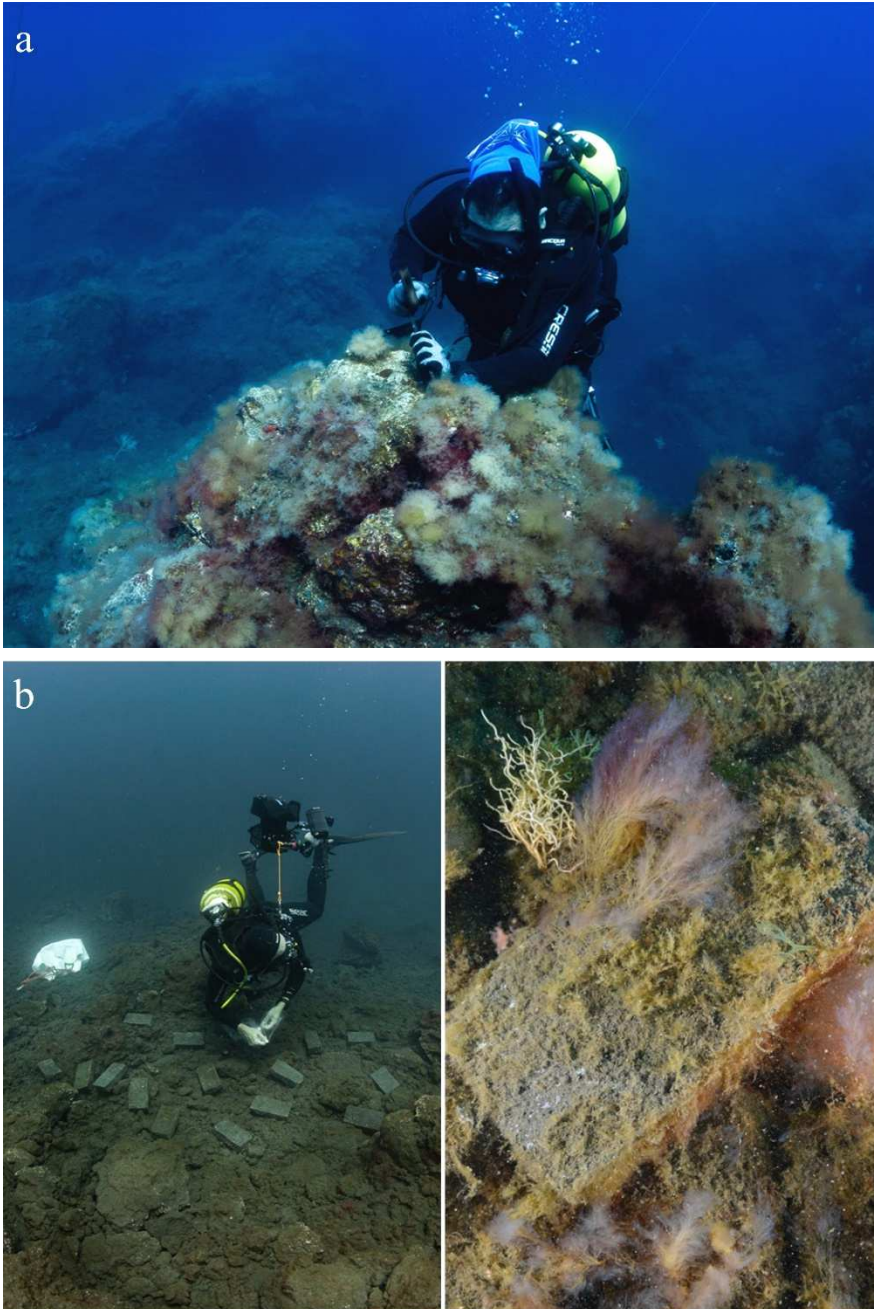


Fig. 10. Recolección de muestras y colocación de sustratos experimentales. **a.** Buceador recolectando fragmentos de roca para estudio en laboratorio de las algas incrustantes. **b.** Buceador colocando los sustratos experimentales (bloques de basalto) para estudiar la primocolonización sobre el fondo (izquierda); Detalle de un bloque de basalto después de dos meses en el agua (derecha).

próximas entre sí con ciclo de vida (diplohaplonte) y organización estructural de sus talos (parenquimatoso) común, presentan, sin embargo, estrategias de vida diferentes. Algunas de ellas presentan importantes dinámicas poblacionales con varias generaciones de individuos a lo largo de un año, las especies efímeras; mientras que en el otro extremo encontramos a las especies perennes capaces de sobrevivir varios años. En cuanto al tipo de reproducción sexual o asexual, y la frecuencia de esporofitos y gametofitos en las diferentes poblaciones, trabajamos sobre la hipótesis de que existen también diferencias entre estas especies. De partida esperamos que la heterocigosidad [parámetro que estima la diversidad genética a través de la frecuencia de determinadas porciones del genoma (locus)], o más correctamente su promedio, va a ser diferente en los deltas lávicos respecto a la zona control. En este sentido en poblaciones en equilibrio, como las que debe haber en la zona control, la heterocigosidad debe presentar valores más elevados que en los deltas, en los que debería ser más baja debido a eventos fundacionales de las poblaciones donde las primeras poblaciones se originan a partir de la llegada de un número limitado de progenitores. Esperamos que los valores de heterocigosidad vayan con el tiempo siendo poco a poco similares en los deltas lávicos y en la zona control, y que además varíen entre las especies atendiendo a sus rasgos biológicos y dinámicas poblacionales.

Un adelanto de los resultados obtenidos

Condiciones ambientales anómalas: un lugar para los organismos extremófilos

En las localidades que visitamos regularmente no hemos registrado ningún tipo de anomalía en cuanto a temperatura, salinidad o pH. Sin embargo, en los deltas lávicos existen una serie de pequeños puntos con fuertes anomalías de pH. El grupo QUIMA de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria que realiza un seguimiento de las condiciones físico-químicas desde que la lava llegó al mar (González-Santana *et al.*, 2022) ha encontrado varios puntos en el delta grande con intrusiones anómalas de CO₂ que modifican la química inorgánica del carbono del agua de mar provocando la disminución del pH (González-Dávila, *com. pers.*). Nosotros en el delta norte también hemos encontrado un punto cercano a una de nuestras localidades de monitoreo donde el pH registra valores bajos, incluso por debajo de 7 unidades. Estos lugares son pequeños puntos de desgasificación de los procesos eruptivos, y no son los únicos que se han encontrado en la isla, recientemente también se han localizado otros en la zona de la Punta de Fuencaliente (Hernández *et al.*, 2016; González-Delgado *et al.*, 2021). Estos lugares son muy interesantes desde el punto de vista científico ya que en ellos

se produce una acidificación natural que recrea las condiciones ambientales que tendrán los océanos en décadas futuras. Son ambientes extremos que condicionan el crecimiento de los organismos, ya que la acidificación, entre otros efectos, impide a los organismos la captación y retención de carbonatos para construir sus bioestructuras. El punto que nosotros conocemos en el delta norte presenta comunidades de algas singulares y en ellas las especies que utilizan el carbonato cálcico están prácticamente ausentes, sucediendo aquí algo similar a lo que se ha descrito en la playa del Faro de Fuencaliente (González-Delgado *et al.*, 2023).

Las primeras evidencias de la existencia de este charco (al que denominamos «charco caliente»), las obtuvimos cuando revisamos fotografías y vídeos realizados con drones, cuando preparábamos la primera campaña de investigación. Situado tierra adentro, a unos 30-40 m de la línea de costa en el delta sur, se distinguía lo que parecía un pequeño charco. Empleamos tiempos verbales en pasado ya que se trata de un ambiente que resultó efímero, puesto que desapareció en el invierno de 2022-2023, cuando el oleaje rellenó con piedras y gravas la depresión donde este ambiente se localizaba. No obstante, tuvimos la oportunidad de muestrearlo y caracterizarlo (Fig. 11a). Se trataba de un charco que presentaba una fuerte oscilación en su volumen. En marea baja el charco se reducía a una superficie de unos 5 m² y apenas 1 m de profundidad, pero en marea llena llegaba a alcanzar más de 25 m² y casi 2,5 m en su punto más profundo. La principal singularidad de este charco era su temperatura del agua, un ambiente extremo que oscilaba entre 36 y 41°C (15-20°C superior a la temperatura que normalmente se registra en aguas abiertas en la zona). El charco alcanzaba esta temperatura debido a que el agua empujada por las mareas se infiltraba por las coladas de lava que aún tenían calor residual. De hecho, la temperatura en el charco se incrementaba cuando subía la marea (Fig. 11b). Por los valores extremos de temperatura que allí se registraban únicamente fueron capaces de colonizar y sobrevivir largo plazo unos pocos organismos, en concreto microalgas termófilas. Fruto de su actividad llegaron a formar un grueso tapete que recubría toda la roca (Figs 12a-d). Mediante microscopía y aún de forma preliminar se han identificado varios géneros de microalgas pertenecientes a cianobacterias o algas verde azules (Cyanobacteria) y diatomeas (Bacillariophyta). Dentro de las procariontes, *Chroococcus* (Chroococcales) fue el género más común en la muestra, incluyendo tanto individuos aislados como agrupados en pequeñas colonias irregulares. Se trata de un grupo de algas cosmopolitas capaces de sobrevivir en ambientes dispares (Fig. 12e). Otra de las más comunes fue *Phormidium* (Oscillatoriales) cuyas células se disponen una al lado de la otra formando filamentos rectos, curvos o incluso espiralados (Figs 12e,f). También fue común en las muestras el género *Planktothrix* (Oscillatoriales), filamentos caracterizados por presentar una caliptra en su parte terminal y vesículas

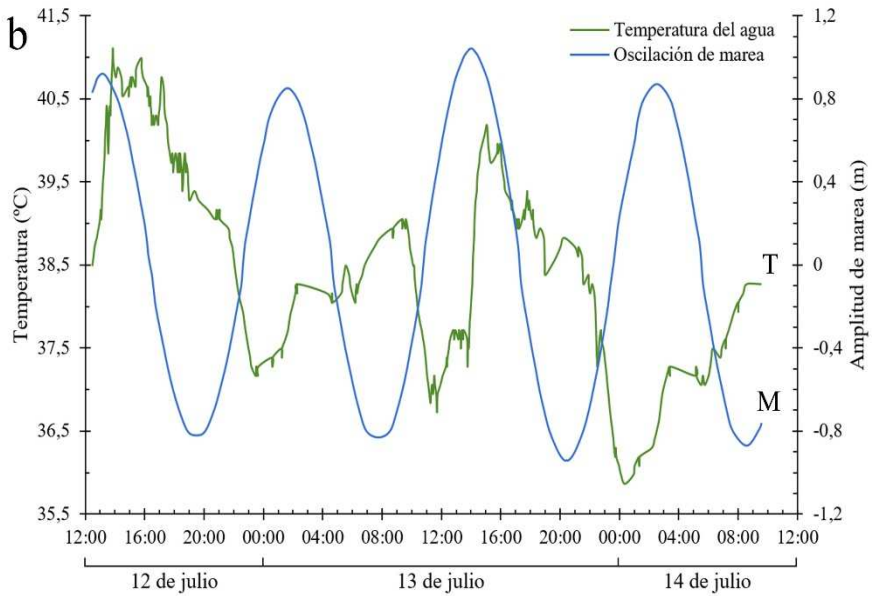


Fig. 11. El «charco caliente», situado en un punto medio del delta grande y a unos 30-40 m de la orilla desapareció sepultado por rocas después de los temporales del invierno de 2022 / 2023. **a.** El charco en marea baja (julio 2022). **b.** Oscilación de la temperatura y de la amplitud de la marea durante 45 h (12-14 de julio de 2022).

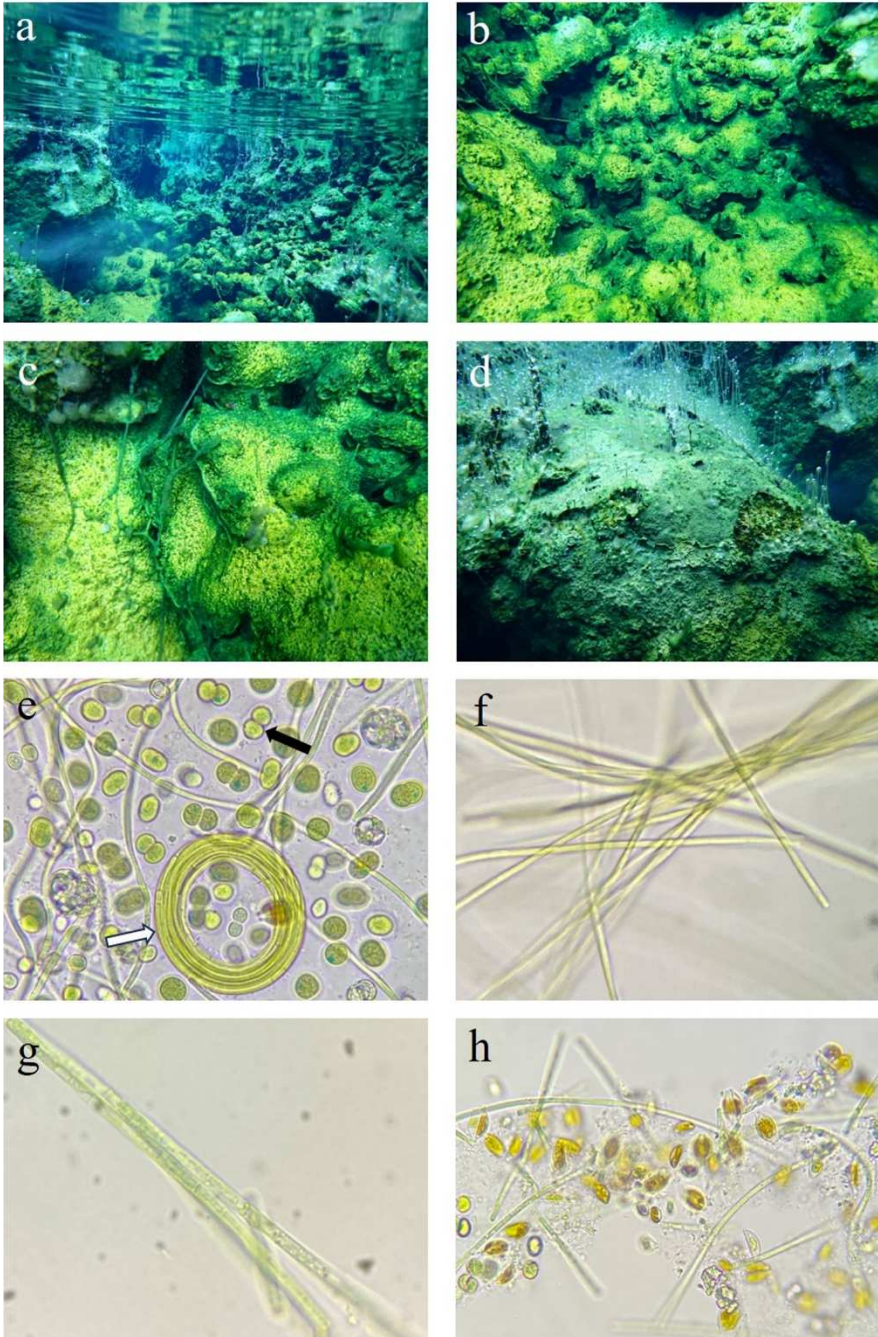


Fig. 12. Comunidades del «charco caliente»: **a-d.** Cubierta de cianobacterias sobre el fondo del charco. **e.** *Chroococcus*, cianobacteria (flecha negra), *Phormidium*, cianobacteria (flecha blanca). **f.** *Phormidium*. **g.** *Planktothrix*, cianobacteria. **h.** *Amphora*, diatomea.

gaseosas distribuidas por su protoplasto (Fig. 12g). Entre las diatomeas se reconocieron miembros del género *Amphora* (Bacillariophyceae), organismos solitarios que tienen forma elongada y estrecha, similar a la de una botella, de ahí su nombre (Fig. 12h). Las muestras recolectadas forman parte de las colecciones de microalgas de nuestro grupo de investigación, y es necesario ampliar los estudios moleculares sobre las especies encontradas para poder identificarlas a nivel específico, incrementando así el escaso conocimiento que se tiene sobre las microalgas en los ambientes extremos marinos de Canarias.

Monitoreo de las comunidades bentónicas

Si hay que utilizar un adjetivo para describir el proceso de colonización de las coladas de lava del volcán Tajogaite este sería el de rápido, ya que muchas especies han llegado y proliferado en la zona después de apenas unos meses. Ha sido un proceso progresivo de incorporación de especies, donde las diferentes comunidades de organismos han ido aumentando su diversidad y complejidad. La colonización de los deltas ha seguido en general y hasta el momento una tendencia predecible, común a las clásicas sucesiones ecológicas (Connell & Slatyer, 1977), y donde las comunidades que aquí se han desarrollado han ido convergiendo en el tiempo con las comunidades establecidas en la zona control. No obstante, no todas las comunidades han evolucionado igual a lo largo de este periodo, puesto que ha habido comunidades que han cambiado más rápidamente que otras. En este sentido, la sucesión parece más avanzada en unas comunidades más que otras. Parte de estas diferencias iniciales pueden estar basadas en la capacidad de dispersión de los organismos. La dispersión es un factor clave que rige la conectividad entre diferentes zonas e influye en las primeras etapas en la sucesión primaria (Cowen & Sponaugle, 2009). En el medio marino los organismos tienen diferentes estrategias de dispersión (Cowen *et al.*, 2007), y dependiendo de su efectividad unas especies se establecen en nuevos hábitats antes que otras. A las coladas de lava han arribado especies de diferentes maneras que determinan la evolución inicial del ecosistema: por desplazamiento activo de adultos o juveniles, como en los peces, o por dispersión pasiva ayudada por corrientes y oleaje, como sucede con los estadios larvarios de los invertebrados y los propágulos germinativos o vegetativos de las algas.

Los peces: los más rápidos

Los peces fueron de los organismos que más rápidamente alcanzaron los deltas lávicos, en términos de diversidad, número de especies por muestra, esta ya fue similar a la de la zona control después de siete meses (Fig. 13a).

No se trata de algo excepcional, es una respuesta que previamente también se había observado en deltas lávicos similares (Godwin & Kosaki, 1989). Obviamente, los peces adultos tienen la mayor capacidad de movimiento, característica que les permite colonizar rápidamente nuevos territorios y fundar nuevas comunidades (Leitao *et al.*, 2008). Los peces no encontraron grandes barreras espaciales ni físicas (bancos de arena, grandes profundidades) que sortear para llegar a los deltas, e incluso fueron capaces de migrar desde las proximidades sin perder el contacto con los fondos rocosos. Además, las áreas aledañas a las coladas de lava no sufrieron impactos significativos, y las poblaciones de organismos que allí se desarrollaban sobrevivieron a pocos metros del avance de las lavas incandescentes. Aunque también hay que señalar que para algunas especies aún no hemos registrado su presencia en los deltas. Se trata en todo caso de especies poco abundantes en comunidades no alteradas. En cuanto al número de individuos total (la suma de los individuos de todas las especies), fue claramente menor en los dos primeros periodos muestreados, pero a partir del tercer muestreo empezamos a observar que el número de peces comenzó a ser superior en los deltas (Fig. 13b). Lo que sucedió a partir del tercer periodo de muestreo es un asentamiento masivo de juveniles de distintas especies desde larvas procedentes del plancton. Si contrastamos estos datos con los de biomasa (Fig. 14a) observamos que esta es mayor en la zona control, algo que es lógico ya que aunque el número de peces era menor, tenían una talla muy superior. Si nos centramos en casos particulares de especies, como la vieja *Sparisoma cretense* (Fig. 14b), lo podemos comprender más claramente. En el caso de esta especie los individuos del rango de talla 2,5-5, juveniles recién asentados, fueron más de tres veces frecuentes en los deltas lávicos. La colonización masiva por juveniles de peces es común en coladas de lava (Godwin & Kosaki, 1989). La causa probablemente esté relacionada con la baja depredación que existe en el ecosistema. Los peces piscívoros pueden ser claves en los procesos de sucesión primaria al controlar las poblaciones de reclutas (Herrera *et al.*, 2002), y en su ausencia, algunas especies pueden proliferar con mayor éxito. *Aulostomus* es uno de los principales piscívoros de los ecosistemas tropicales y subtropicales (Aronson, 1983), y también de Canarias. En los deltas, descubrimos que la densidad de población del pejetrompeta *Aulostomus strigosus* era 20 veces menor que en la zona de control. En conclusión, en los deltas ha habido una colonización mixta de adultos y juveniles. Los adultos han colonizado los deltas hasta un cierto punto ya que estos proceden de zonas limítrofes y nunca su número en los deltas ha sido superior al que hay en las proximidades. El resto de stock de las poblaciones se ha completado vía incorporación de nuevos individuos.

Muchas veces, especialmente cuando se trata de sucesiones vegetales, es posible distinguir diferentes etapas en la sucesión donde unas especies van

sustituyendo a otras en el tiempo. Sin embargo, en el caso de los peces a lo largo de la sucesión encontramos que las especies que son más abundantes, y dominan las comunidades ícticas en los deltas, son las mismas que dominaban en la zona control; y aunque a lo largo del estudio se detectaron diferencias en los periodos iniciales, estas respondieron fundamentalmente a la mayor o menor abundancia de ciertas especies, y no a la presencia o ausencia de una especie particular en los deltas o zona control. En este sentido, las especies escasamente abundantes en la zona de control o aún no presentes en los deltas tuvieron poca influencia en las diferencias entre las comunidades. Por tanto, se ha producido una sucesión primaria sin recambio de especies (Mori *et al.*, 2008). Lo sucedido en los deltas lávicos no parece coincidir con otras sucesiones primarias descritas anteriormente en otros eventos catastróficos naturales similares, los cuales sugieren que, ya sea en

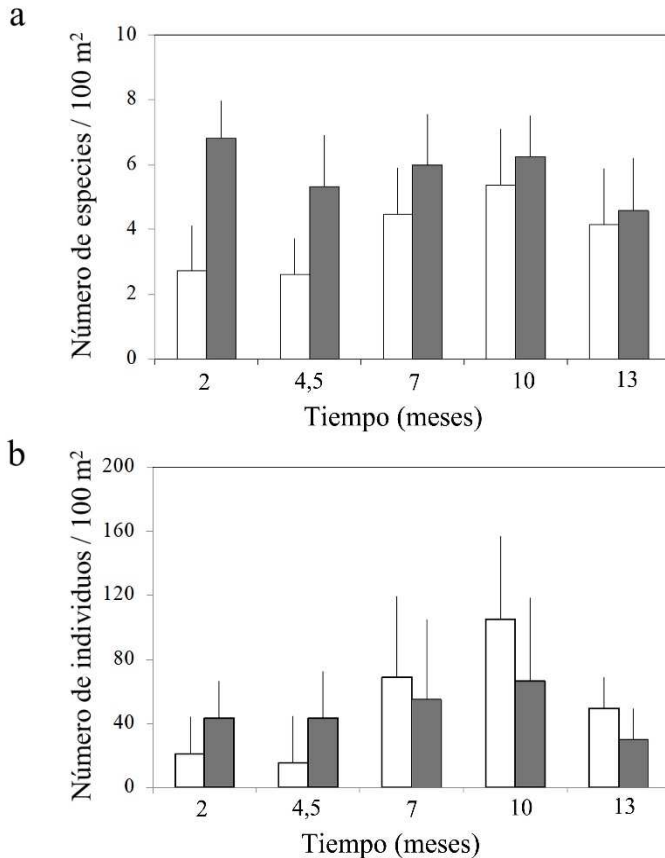


Fig. 13. Evolución de las comunidades de peces en los trece primeros meses. **a.** Número medio de especies (+ DS) por muestra. **b.** Número medio de individuos (+ DS) por muestra. Barras blancas deltas lávicos, barras negras zona control.

una etapa temprana en la sucesión (unos pocos meses) (Godwin & Kosaki, 1989), o más tardía (unos años más tarde) (Pinault *et al.*, 2013) existen diferencias en la composición específica de la comunidad íctica. Aunque hay que señalar que estos dos ejemplos corresponden a comunidades de arrecifes de coral, donde existen especies de peces fuertemente ligadas a otros organismos bentónicos como los corales, sin los que su presencia no puede prosperar. En el caso de Canarias las poblaciones de peces demersales también dependen de otros organismos bentónicos, las macroalgas (Sangil *et al.*, 2013), y aunque en los deltas las algas que han colonizado inicialmente el sustrato no son las que potencialmente dominarán en el ecosistema, no han impedido el normal desarrollo de las diferentes poblaciones de peces.

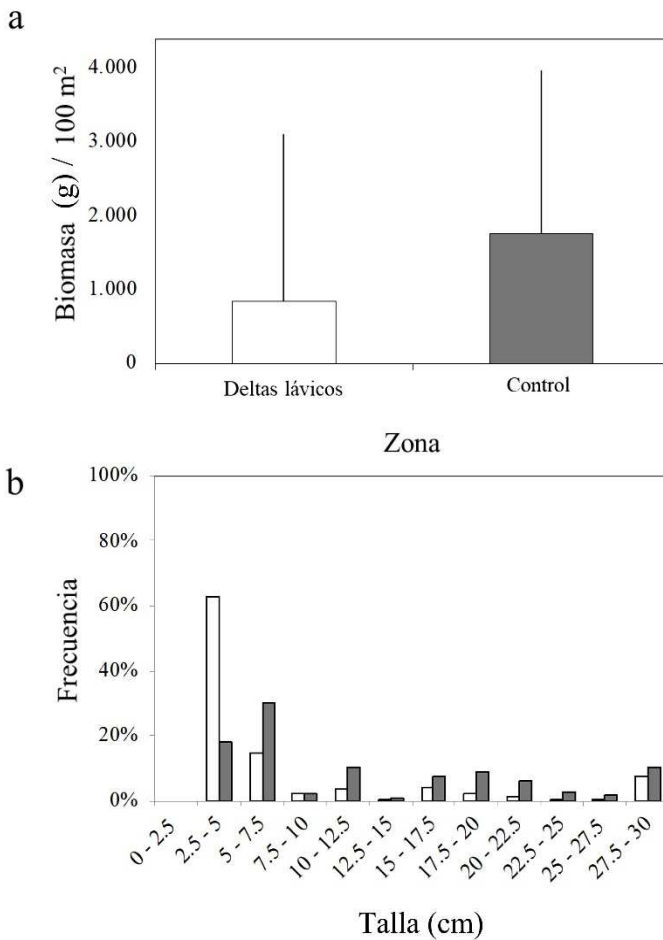


Fig. 14. Evolución de las comunidades de peces en los trece primeros meses. **a.** Biomasa total media (+ DS) por muestra. **b.** Frecuencia de la talla de los individuos de la vieja *Sparisoma cretense* muestreados. Barras blancas deltas lávicos, barras negras zona control.

Centrándonos en las especies de peces más abundantes, observamos diferentes patrones y respuestas. Por ejemplo, la boga *Boops boops* y la fula blanca *Chromis limbata*, ambas especies bento-pelágicas y mayormente planctotróficas (El-Maremie & El Mor, 2015; Anderson *et al.*, 2017), fueron las especies que más rápidamente colonizaron los deltas lávicos y desde muy pronto en el monitoreo no existieron diferencias en el tamaño poblacional de estas especies respecto a la zona control. Al tratarse de especies que no comen en el fondo, dependen en menor medida de las comunidades de otros organismos establecidos en los deltas. Otras especies como el pejeverde *Thalassoma pavo* o la fula negra *Similiparma lurida*, en estos casos con fuerte relación con el fondo, e incluso territoriales como la fula negra, fueron inicialmente escasas. En los primeros meses los deltas fueron principalmente colonizados por adultos y aunque a partir de julio de 2022 observamos la incorporación de un importante contingente de juveniles, las poblaciones de estas especies en los deltas continuaron inferiores a las de la zona control. En el otro extremo, están la vieja *Sparisoma cretense* y la gallinita *Canthigaster capistrata*, cuyas poblaciones durante estos primeros meses fueron más numerosas en los deltas, gracias a la incorporación significativa de juveniles.

Los invertebrados: trayectorias diferentes en intermareal y submareal

La mayoría de los invertebrados que han colonizado los deltas lávicos proceden de asentamientos larvarios de aguas circundantes. Pocos son los ejemplos de individuos adultos que llegaron hasta las coladas por sus propios medios, entre ellos, el pulpo *Octopus vulgaris*, el choco *Sepia officinalis*, o el cangrejo remador y especie invasora *Cronius ruber*. Esta circunstancia ha podido condicionar las primeras etapas de la sucesión para este grupo de especies. La incorporación de individuos vía larvaria en un momento dado depende de los ciclos de vida de las especies, ya que no siempre hay disponibilidad en la columna de agua de larvas preparadas para asentarse (Levin, 1984; Coma *et al.*, 2000). Este hecho puede ser importante en el devenir de las comunidades puesto que, en los eventos fundacionales, el asentamiento de unas u otras especies puede dirigir la trayectoria inicial de las sucesiones (Underwood & Chapman, 2006). Está ampliamente documentado que las poblaciones de larvas de especies de invertebrados bentónicos pueden variar significativamente a lo largo del año (Wong *et al.*, 2022; Menéndez, 2023). En este sentido, justo después de la formación de los deltas de lava, muchas de las especies de invertebrados comunes en las comunidades bentónicas podrían no estar en su periodo reproductivo, e inicialmente sólo se han asentado en los deltas una pequeña proporción de la diversidad de invertebrados presentes en la isla.

La colonización de los hábitats intermareales y submareales, no sólo difiere en las especies, sino también en la velocidad a la cual se establecieron las especies. En el intermareal no fue hasta el segundo muestreo, cuatro meses y medio después del cese de la erupción, cuando comenzamos a detectar los primeros ejemplares de burgados (*Phorcus sauciatius*) y lapas (*Patella aspera*, *P. ordinaria*) (Figs 15a,b). Estos primeros colonizadores son también los que dominan en las comunidades climácicas de otras zonas rocosas intermareales de la isla (López *et al.*, 2012). Nuevamente, y al igual que sucedió con los peces, no existió una comunidad de especies primocolonizadoras *per se* que fuera sustituida en el tiempo, aunque este aspecto también ha sido previamente descrito para eventos volcánicos similares (Gulliksen *et al.*, 2004; Bollard *et al.*, 2013). La escasez inicial de estos moluscos puede ser debido a sus periodos de reproducción. Aunque las lapas y los burgados tienen múltiples periodos reproductivos a lo largo del año, la producción de los gametos se concentra en verano-principio de otoño, tras la cual se produce la fecundación y la formación de las larvas veliger que se asientan rápidamente después de unos pocos días (Sousa *et al.*, 2018). Por lo tanto, el periodo de asentamiento óptimo de estas especies no coincidió en el tiempo con la formación de los deltas de lava. No obstante, y pese al retraso inicial, estos moluscos ya han proliferado en los deltas y se pueden distinguir varias cohortes en sus poblaciones. Además, también han crecido rápidamente (Figs 15c,d), quizás gracias al gran desarrollo de especies de algas altamente palatables, como veremos a continuación. Otro factor a tener en cuenta, y que sumado a los anteriores ha permitido que las poblaciones de estos moluscos sean después de 19 meses (julio 2023) superiores en los deltas que en la zona control, es la baja interacción con otros organismos. Uno de sus principales predadores, la púrpura *Stramonita haemastoma* (Watanabe & Young, 2006), no la comenzamos a detectar hasta después de 13 meses (enero 2023) (Fig. 15e).

La incorporación de otras especies en la sucesión ha sido más lenta pero paulatina. Los primeros cangrejos grápsidos (*Grapsus adscensionis*, *Pachygrapsus transversus*) aparecieron junto con burgados y lapas (Fig. 15f), y los chirimiles *Tectarius striatus* no se detectaron hasta octubre de 2022 (Fig. 15g). En la última campaña (julio 2023) hemos detectado las primeras holoturias (*Holoturia sanctori*), y los primeros cangrejos ermitaños (*Clibanarius aequabilis*). La presencia de esta última especie estaba supeditada a que previamente hubiera mortalidad de burgados, puesto que este braquiuro tiene como comportamiento la selección de conchas de gasterópodos que utiliza como habitáculo para protegerse. Este es un claro ejemplo de interacción facilitadora en una sucesión ecológica (Connell & Slatyer, 1977; Bruno *et al.*, 2003), donde el asentamiento de una especie depende de que previamente se hubieran establecido otras para «preparar su hábitat». En este caso, aunque hubiera disponibilidad en la columna de agua



Fig. 15. Invertebrados en la zona intermareal de los deltas lávicos. **a.** Juvenil de burgado, *Phorcus sauciatus* (abril 2022). **b.** Juvenil de lapa negra, *Patella ordinaria* (abril 2022). **c.** Burgados adultos (enero 2023). **d.** Lapas negras adultas (enero 2023). **e.** Ejemplar de purpura, *Stramonita haemastoma* (enero 2023). **f.** Ejemplar de cangrejo moro, *Grapsus adscensionis* (julio 2022). **g.** Ejemplar de chirimil, *Tectarius striatus* (octubre 2022).

de larvas de ermitaños, estas no podrían prosperar sin que antes hubieran llegado los burgados, y además, hubieran muerto por muerte natural o depredación. Pero todavía después de todos los meses transcurridos, están ausentes en los deltas muchas especies que son abundantes en la zona control. Por ejemplo, las lapas de la especie *Patella piperata* aún no han sido registradas.

La colonización de las lavas en el submareal fue inicialmente más rápida, y desde el primer muestreo algunas especies de invertebrados presentaron importantes poblaciones en los deltas. Sin embargo, la evolución de la riqueza de especies y el tamaño poblacional de las mismas está oscilando en el tiempo, con periodos en los que las poblaciones son relativamente abundantes, mientras que en otros estas disminuyen notablemente. Estas variaciones temporales responden principalmente al cambio anual en el régimen de oleaje. Como comentamos anteriormente el sustrato rocoso de los deltas lávicos está formado por coladas frágiles y mucha roca suelta, las cuales han sido removidas fuertemente en los periodos de mayor oleaje. Como resultado de la inestabilidad del sustrato, todavía las diferencias en las comunidades entre los deltas y la zona control son elevadas, a pesar de todos los meses transcurridos. Todas las especies que inicialmente han llegado a los deltas son compartidas con la zona control, aunque todavía hay notables ausencias de algunos táxones.

Parece que la limitación larvaria no existió para las especies que colonizaron los hábitats submareales, o por lo menos, inicialmente como sucedió en el intermareal. Por ejemplo, el cangrejo araña *Percnon gibbesi* proliferó notablemente desde el inicio, y hoy por hoy su densidad de población es mayor en los deltas que en la zona control (Figs 16a,b), en parte debido a que las larvas de esta especie están presentes en las aguas canarias durante todo el año (Landeira & Lozano-Soldevilla, 2018). Tampoco se puede descartar que parte del éxito de esta especie recaiga, al menos en inicio, en la depredación ya que es presa común de muchos peces demersales (Guerra-Marrero *et al.*, 2023).

Otras especies que durante algunas épocas han sido abundantes son los equinodermos, como la comátula *Antedon bifida* y el erizo negro de púas cortas *Arbacia lixula* (Figs 16c,d). Estos últimos en ocasiones con decenas de individuos por metro cuadrado. Ciertamente el hábitat, con muchas grietas y huecos, ha favorecido su reclutamiento y proliferación masiva, pero también es verdad que las poblaciones de *A. lixula*, y al menos las de *A. bifida* que se disponen en aguas más someras, sufren el rigor del oleaje y la inestabilidad del sustrato, desapareciendo en gran medida tras los temporales. Otra especie que ha proliferado en los deltas es la ascidia *Ascidia mentula*. También se han detectado pulpos *Octopus vulgaris* a lo largo de todo el periodo de estudio, y aunque en menor abundancia que en la zona control,

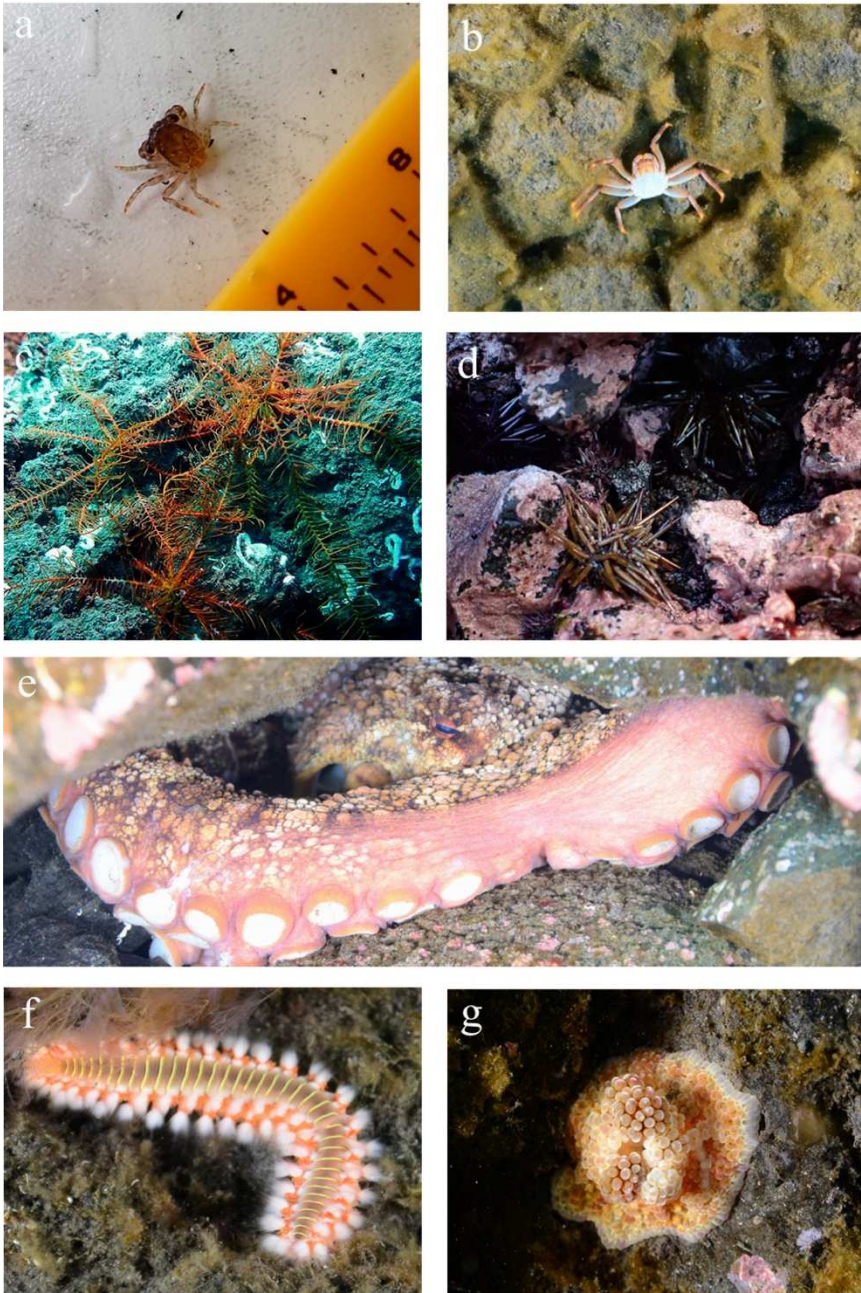


Fig. 16. Invertebrados en la zona submareal de los deltas lávicos. **a.** Larva megalopa de un grápsido (abril 2022). **b.** Muda de cangrejo araña, *Percnon gibbesi* (febrero 2022). **c.** Comátulas, *Antedon bifida* (octubre 2022). **d.** Juveniles de erizo de púas negras, *Arbacia lixula*, y de erizo pelón *Paracentrotus lividus* (abril 2023). **e.** Pulpo, *Octopus vulgaris*. **f.** Gusano de fuego, *Hermodice carunculata* (febrero 2022). **g.** Anémoma, *Alicia mirabilis* (febrero 2022).

son bastante comunes las poblaciones del gusano de fuego *Hermodice carunculata* (Figs 16e,f).

También en ecosistemas desequilibrados y en las primeras etapas de una sucesión pueden suceder eventos de asentamientos anómalos debido a la baja interacción entre organismos, bien por competencia o depredación (McCook & Chapman, 1993). Uno de estos asentamientos fue el de la anémona *Alicia mirabilis* (Fig. 16g) la cual fue relativamente común en febrero de 2022, pero resultó una presencia efímera puesto que no se detectaron individuos de la especie con posterioridad. De momento, como ausencias notables a destacar en el submareal de los deltas, son la holoturia *Holothuria sanctori* y el erizo negro de púas largas *Diadema africanum*.

Las algas: los cambios más profundos en la sucesión

Las comunidades de algas, tanto en el intermareal como submareal de los deltas lávicos, han sido las comunidades que han experimentado los cambios más profundos durante este periodo. A lo largo de las primeras etapas de la sucesión se han producido cambios en la diversidad y en la dominancia de las especies (Sangil *et al.*, 2023). En este caso, nuestros resultados han coincidido con otros estudios de colonización de algas en coladas volcánicas (Doty, 1967; Jónsson, 1968; Zubia *et al.*, 2018), o de sustratos experimentales (Serisawa *et al.*, 1998; Jung & Choi, 2022).

Las primeras etapas de la sucesión primaria en comunidades de algas se caracterizan por presentar el predominio de especies efímeras de rápido crecimiento, baja complejidad morfológica y gran capacidad de propagación (Sousa, 1979; Littler & Littler, 1980). Estas características, junto a la baja competitividad inicial, favorecen las altas dinámicas y las explosiones demográficas de estas especies. Estas especies primocolonizadoras, por lo general, están ausentes o son inusuales en las comunidades climácicas finales (Huston & Smith, 1987; McCook, 1994). Las siguientes etapas en la sucesión, también observada en los deltas lávicos, consisten en la incorporación progresiva de especies perennes, más complejas morfológicamente y de crecimiento más lento, pero más competitivas desde el punto de vista biológico y capaces de desplazar a las especies efímeras (Mariath *et al.*, 2013). Como en el resto de las comunidades estudiadas, la trayectoria de las comunidades de algas en los deltas ha tendido poco a poco a parecerse a las comunidades de la zona control, aunque debido al establecimiento inicial de una comunidad de primocolonizadoras estas comunidades presentan un retraso en su evolución si lo comparamos con el resto.

Aunque las comunidades de algas del intermareal y submareal de los deltas evolucionarán finalmente a comunidades muy distintas en cuanto a la

composición de las especies, inicialmente compartieron bastantes similitudes. En lo que respecta a las especies que fundaron las comunidades, ambos hábitats comparten muchas de ellas. Los valores de cobertura total sobre la roca también fueron inicialmente elevados. En el intermareal todo el sustrato rocoso estaba recubierto por algas, mientras que en el submareal, aunque también fue elevado, no llegó al 100% de cobertura. Como es bien sabido, en su comienzo las sucesiones primarias se caracterizan por una baja interacción entre organismos, y muchas de las comunidades de algas en su momento de fundación y primeras etapas, no convivieron con herbívoros o estos fueron poco abundantes (Mayakun *et al.*, 2020; Srednick *et al.*, 2023). Recordemos que en el caso del intermareal, los gasterópodos burgados y lapas fueron muy escasos los primeros meses, y no fue hasta después de un año cuando sus tamaños poblacionales se igualaron con los de la zona control, lo que sin duda favoreció la abundancia de algas (Williams *et al.*, 2000). Una vez que las poblaciones de herbívoros alcanzaron un tamaño crítico en el intermareal, la cobertura de las algas ha ido disminuyendo paulatinamente. En cuanto a la riqueza de las comunidades, el número de especies ha ido creciendo progresivamente, pero en las comunidades del submareal los valores de riqueza media por muestra se han aproximado de forma más rápida a los de la zona control. El hábitat también puede interaccionar en las sucesiones primarias y las especies suelen llegar a colonizar más fácilmente las lavas de los ambientes submareales (Guliksen *et al.*, 1980).

Las primeras comunidades de la zona intermareal de los deltas lávicos estaban dominadas inicialmente (primeros meses) por céspedes de color pardo cobrizo, que fueron los dominantes, correspondían a algas pardas filamentosas Ectocarpales (p.e., *Feldmannia*, *Kuckuckia*, *Hincksia*, *Pilinia*), sobre las que crecían algunas diatomeas (Bacillariophyta, p.e., *Licmophora*, *Melossira*, *Striatella*, *Odontella*). Los lechos de color púrpura o rojizo, y con aspecto de largos pelos, correspondían a *Bangia fuscopurpurea* (Fig. 17a), y los de color verde pertenecían a ulváceas que incluían a diferentes especies del género *Ulva* (Fig. 17b). Las cianobacterias (Cyanophyta, p.e., *Nostoc*, *Oscillatoria*, *Meristopedia*) fueron también comunes en esta etapa inicial, pero no tan abundantes como las especies previamente mencionadas. Muchos de estos taxones, a excepción de las ulváceas y sólo en determinadas circunstancias, no son especies dominantes en comunidades finalistas. Ello no ha impedido que posiblemente a partir de un contingente limitado de diásporas se hayan fundado poblaciones que en pocas semanas recubrieron todo el sustrato rocoso disponible. Estas especies, además de contar con un acelerado crecimiento, realizan un importante esfuerzo reproductivo y una parte importante, o la totalidad de sus talos, puede convertirse en células propagadoras, lo que permite que sus poblaciones se multipliquen exponencialmente una vez establecidas en una nueva zona (De Wreede &

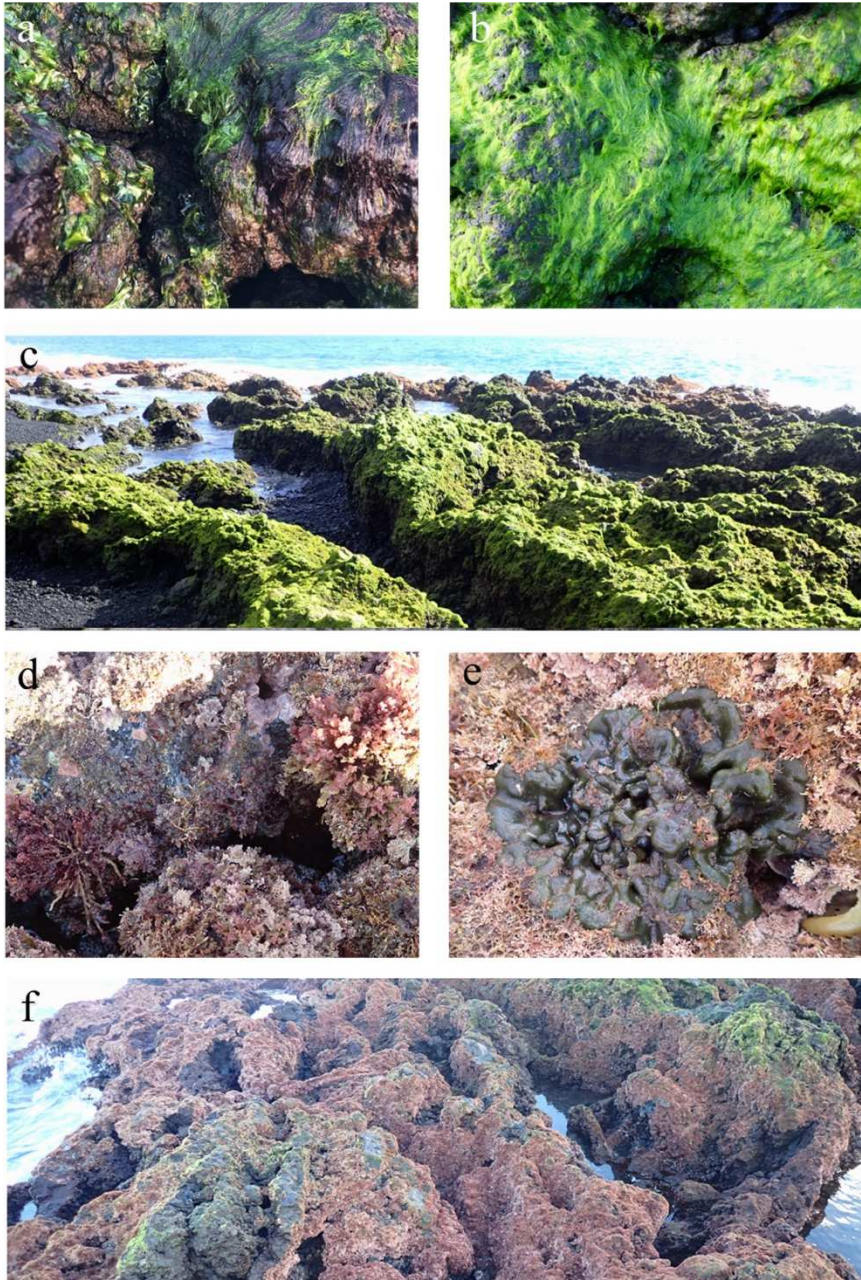


Fig. 17. Algas en la zona intermareal de los deltas lávicos. **a.** *Bangia fuscopurpurea*, en color rojizo (abril 2022). **b.** Poblaciones de *Ulva prolifera* y *U. compressa* (abril 2022). **c.** Ulváceas (*Ulva* spp.) en la zona intermareal del delta pequeño (octubre 2022). **d.** Césped de rodomeláceas (*Laurencia dendroidea*, *L. obtusa*) (abril 2023). **e.** *Codium intertextum* (abril 2023). **f.** Césped de algas coralinas geniculadas (*Corallina*, *Jania*) (abril 2023).

Klinger, 1988; Santelices, 1990). Otro aspecto a destacar fue la fisionomía de la vegetación, que aunque estaba formada por un ensamble de diferentes colores, todo el intermareal desde sus niveles superiores a los inferiores, tenía un aspecto homogéneo (Fig. 17c).

Progresivamente, y a partir del segundo muestreo, comenzaron a observarse en el intermareal especies de algas perennes, principalmente algunas algas coralinas que son las que dominan en la zona control y en las comunidades climácicas de Canarias (Sangil *et al.*, 2009, 2014a). En abril de 2022 detectamos las primeras algas coralinas costrosas. En cada muestreo posterior a estas fechas comprobamos como estas especies iban poco a poco desplazando a las especies primocolonizadoras. También detectamos la incorporación de muchos otros taxones como las rodomeleáceas (*Laurencia s.l.*) (Fig. 17d), algas cespitosas como las coralinas geniculadas con las cuales suelen crecer entremezcladas, y talos costrosos como *Codium intertextum* (Fig. 17e). La incorporación de algas filamentosas ceramiáceas, como *Wrangelia argus* y algunas especies de *Ceramium*, muy comunes en comunidades cespitosas de la zona control y del litoral canario en general (Sansón, 1991), comenzó a partir de enero de 2023, aumentando su cobertura a partir de entonces. La fisionomía del intermareal también fue cambiando y la organización en bandas de las diferentes poblaciones de algas, conocida como zonación, que no es más que la organización espacial de las especies en respuesta a la desecación, ha comenzado a ser muy evidente en los últimos muestreos (Fig. 17f).

En el submareal, inicialmente también dominaron las ectocarpales (e.j., *Feldmannia*, *Hincksia*, *Discosporangium*) y diatomeas (*Amphora*, *Navicula*, *Cylindrotheca*) (Figs 18a-c). Tempranamente llegaron a los deltas las algas coralinas costrosas, y a destacar también desde el inicio, la presencia de *Dasya pedicellata*, una especie común en la zona control pero que en determinados periodos presentó en los deltas una abundancia muy superior a la zona control. A partir del segundo y tercer muestreo se fueron incorporando a la comunidad especies típicas de la zona control, como las algas rojas filamentosas *Cottoniella filamentosa* y *Lophocladia trichoclados* las cuales fueron relativamente abundantes al final del primer año de monitoreo (Fig. 18d). Durante estos meses fuimos comprobando la llegada a los deltas de otros taxones que son característicos de las comunidades submareales de las islas, como las algas pardas dictiotáceas (*Lobophora*, *Canistrocarpus*, *Dictyota*, *Taonia*) que con los años serán las especies dominantes en las comunidades submareales (Fig. 18e). Todas estas especies fueron desplazando con los meses a las ectocarpales y diatomeas, las cuales a finales de 2022 alcanzaron los valores mínimos desde el inicio de la sucesión. En julio de 2022 fuimos espectadores de la proliferación masiva de algas rojas liagoráceas (*Liagora*, *Ganonema*) (Figs 18d,f). Estas especies son efímeras, sus gametofitos proliferan entre finales de primavera y principios

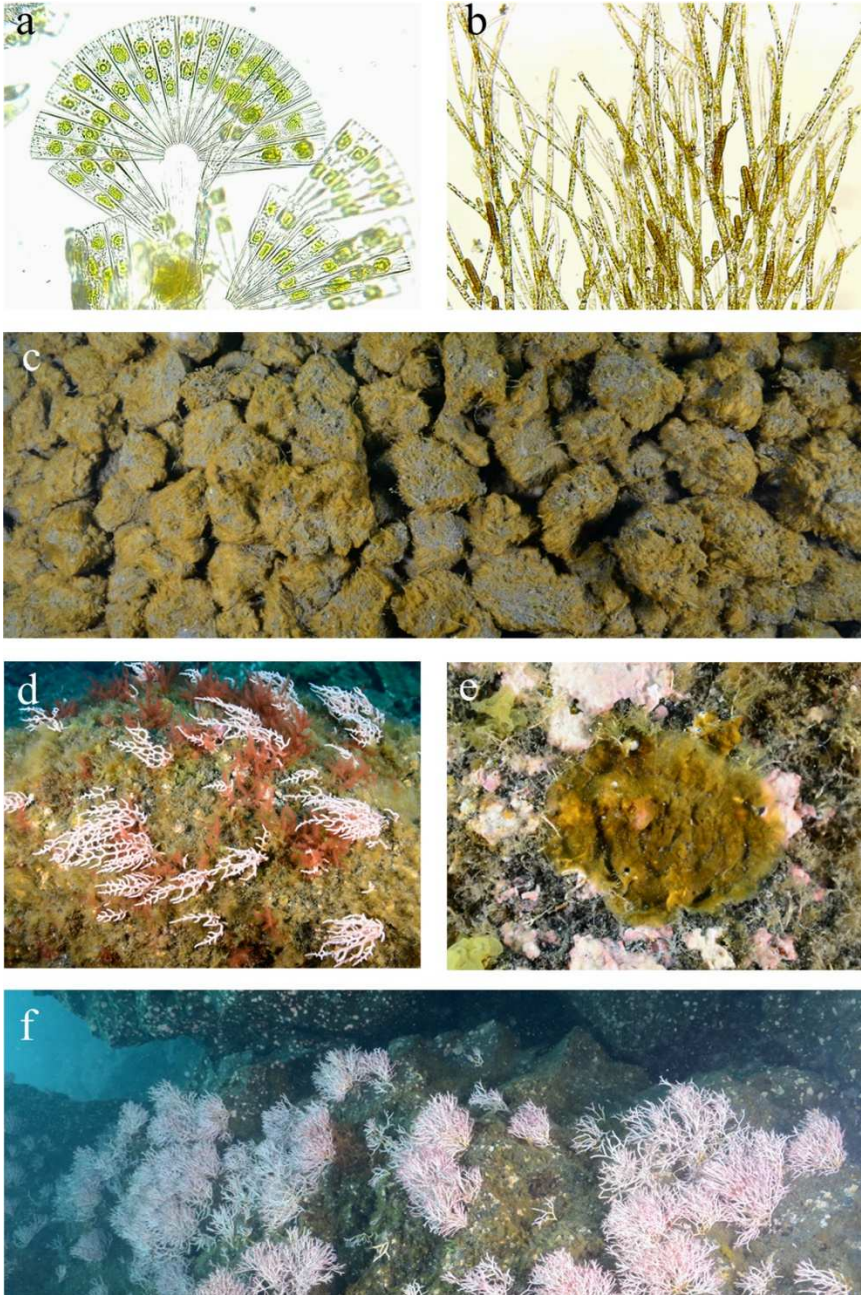


Fig. 18. Algas en la zona submareal de los deltas lávicos. **a.** *Licmophora*, diatomea (febrero 2022). **b.** Alga parda filamentosas, *Kuckuckia spinosa* (febrero 2022). **c.** Poblaciones de ectocarpales y diatomeas (febrero 2022). **d.** Poblaciones de algas rojas *Dasya pedicellata* (color rojo) y *Ganonema lubrica* (color blanco) (julio 2022). **e.** Alga parda costrosa, *Lobophora canariensis* (julio 2022). **f.** Poblaciones de liagoráceas, (*Liagora* spp.) (julio 2022).

de verano cuando el mar de fondo y la fuerza de oleaje desciende en frecuencia. En otoño e invierno, estos taxones se desarrollan sobre pequeñas piedras y callaos que son movidos por las olas y que reciben también la influencia de la arena. Persisten en estos ambientes como esporofitos, la fase microscópica resistente. En los deltas no sólo proliferaron sobre las rocas sueltas, sino que excepcionalmente también lo hicieron sobre el sustrato consolidado, lo que sin duda respondió a la baja competencia que existía en estos ambientes con otras especies de algas. En el segundo año de muestreo se repitió nuevamente la proliferación de estas especies, indicando que estas comunidades son aún poco maduras.

De manera similar a lo sucedido con las comunidades de invertebrados del submareal, la falta de estabilidad del sustrato y la fragilidad de la roca va a interaccionar con la sucesión, al menos en lo que se refiere a su evolución temporal durante los próximos años. Los cambios en las comunidades se han ralentizado puesto que el oleaje ha removido el sustrato rocoso y diezmado muchas de las poblaciones de algas perennes que habían proliferado después de un año. Como resultado, a principios de 2023 comprobamos como muchas comunidades habían involucionado hacia etapas iniciales, en las que nuevamente predominaban las ectocarpales, y las coralinas costosas redujeron significativamente su abundancia. Esta circunstancia genera cierta incertidumbre sobre cómo irán evolucionando estas comunidades, ya que su estabilidad temporal no se alcanzará hasta que el sustrato deje de ser removido por el oleaje.

Las algas coralinas: especies claves en las comunidades bentónicas

Las denominadas algas coralinas constituyen el grupo más amplio entre las algas rojas en las que el carbonato cálcico está presente como constituyente de las paredes celulares (Johansen, 1981; Afonso-Carrillo, 1982). Agrupan en la actualidad alrededor de 800 especies, pero se ha estimado que la diversidad de especies es de dos a cuatro veces superior a la actualmente conocida (Richards *et al.*, 2018). En las algas coralinas, el carbonato cálcico les permite construir plantas con segmentos regulares no calcificados (coralinas geniculadas) y otras casi íntegramente calcificadas (coralinas no geniculadas), que varían desde formas diminutas a otras de decenas de centímetros que llegan a formar estructuras sólidas y duraderas que incluso sustentan formaciones como los arrecifes tropicales o los lechos de rodolitos (Woelkerling, 1988; Littler & Littler, 2013; Riosmena *et al.*, 2017). Están distribuidas por todos los mares y en Canarias son un grupo abundante y diverso omnipresente en todas las comunidades bentónicas (Afonso-Carrillo, 2021). La mayor parte de las algas coralinas que fueron identificadas en las primeras etapas de colonización de los deltas lávicos

habían sido previamente identificadas en la isla de La Palma (Sangil *et al.*, 2003, 2005, 2008), de manera que es asumible atribuir a las poblaciones de zonas costeras próximas no afectadas por la erupción la procedencia de las diásporas colonizadoras.

Era bien conocido que las algas coralinas estaban presentes en el proceso de sucesión de colonización de nuevos sustratos, como ocurre en las nuevas coladas lávicas que llegan hasta el mar. Pero los datos hasta ahora conocidos procedían de muestreos realizados al menos dos años después de finalizada la erupción, y en los que las formas no geniculadas de algas coralinas habían sido reportadas sin identificar, agrupadas conjuntamente como «coralinas costrosas» (ver Gulliksen, 1974; Jónsson *et al.*, 1987; Gunnarsson, 2000). Esta es la primera vez que se documenta una participación tan temprana de algas coralinas en el proceso de colonización de las coladas lávicas, y además se identifican las principales especies que intervienen. Es un error agrupar y tratar colectivamente a estas algas bajo el nombre de «coralinas costrosas» (CCA o «crustose coralline algae», en la bibliografía anglosajona), puesto que se concede un mismo papel ecológico a especies con diferentes funciones, como las especies anuales oportunistas, o las especies perennes de las etapas finales de la sucesión (Sangil *et al.*, 2014b; Afonso-Carrillo, 2021).

Las algas coralinas costrosas fueron de los primeros organismos pluricelulares marinos que se establecieron sobre los nuevos sustratos. Apenas dos meses después de finalizada la erupción, las algas coralinas ya se habían asentado sobre la superficie de rocas volcánicas previamente colonizadas por diatomeas y bacterias. Tanto en el intermareal como en el submareal somero, las primeras algas coralinas colonizadoras correspondieron a especies con morfologías relativamente simples, definidas por plantas costrosas, diminutas (pocos milímetros de ancho), muy delgadas (menos de 50 μm de alto en las partes vegetativas), una vida efímera de pocas semanas, que formaron sobre las coladas una delicada cubierta blanquecina. En las muestras examinadas en el laboratorio se reconocieron varias especies diferentes del género *Hydrolithon*, similares a las que previamente habían sido descritas sobre las hojas de *Cymodocea nodosa* en los sebales canarios, y caracterizadas por la numerosa presencia de células pelo (tricocitos), ya sea aislados o reunidos en densos grupos (campos de tricocitos) (Reyes, 1989; Reyes & Afonso-Carrillo, 1995) (Fig. 19a). Cuando las plantas de *Hydrolithon* estaban fértiles las reconocíamos porque sobre su superficie se formaban numerosas estructuras prominentes, los conceptáculos, con diferentes tipos de estructuras reproductoras en su interior (Reyes, 1989; Afonso-Carrillo, 2021), y cuya morfología nos permitió diferenciar distintas especies. Sin embargo, detectamos numerosas plantas de *Hydrolithon* desprovistas de conceptáculos, pero que por el contrario portaban sobre su superficie multitud de diminutas estructuras planas triangulares dispuestas al final de un corto pie cilíndrico. Confirmamos que

se trataba de unas estructuras especializadas, propágulos vegetativos, que intervienen en procesos de multiplicación vegetativa, un fenómeno que ya había sido documentado en Canarias, donde estos propágulos exhiben formas diferentes que tienen interés como carácter con valor diagnóstico (Solms-Laubach, 1881; Copejans, 1978; Afonso-Carrillo, 1989). La alta proporción de plantas de *Hydrolithon* portadoras de estos propágulos que observamos en las numerosas muestras examinadas, nos sugiere que la reproducción vegetativa mediante la participación de estas estructuras especializadas puede jugar un papel relevante en estas primeras etapas de colonización.

Tanto en el intermareal como en el submareal somero comprobamos que estas diminutas algas coralinas pioneras resultaron inmediatamente cubiertas por otras algas coralinas más grandes y gruesas, que fueron identificadas mediante estudios morfo-anatómicos y moleculares (Peña *et al.*, 2023). En el intermareal, durante algunos meses fueron muy abundantes unas plantas costrosas lobuladas de color rosa blanquecino relativamente grandes (hasta 2 cm de ancho), de alrededor de un tercio de milímetro de espesor, con la superficie lisa y los bordes gruesos que se elevaban ligeramente formando incipientes crestas al contactar entre sí los márgenes de distintas costras. La calcificación parecía no excesivamente intensa puesto que resultaba factible obtener secciones transversales utilizando una hojilla sin eliminar el carbonato. Estas plantas carecían de conceptáculos, pero mostraban en su superficie una serie de pústulas similares en aspecto a los campos de tricocitos (células pelo) comunes en algunas algas coralinas. Posteriormente comprobamos que a partir de estas costras se erguían ramas erectas geniculadas tipo *Corallina* (Fig. 19b), que paulatinamente fueron proliferando y con su crecimiento terminaron por ocultar las costras iniciales. Con datos morfológicos y moleculares, se confirmó que la porción costrosa y las ramas erectas pertenecían a un mismo taxon, que fue identificado de manera fehaciente como *Corallina berteroi*, una especie bastante común en el intermareal de las costas de Canarias, pero que hasta hace unos años había sido determinada erróneamente como *Corallina elongata*, y más reciente por sus sinónimos *Corallina caespitosa* o *C. ferreyrae* (Afonso-Carrillo, 2021).

En los últimos años se ha comprobado que *Corallina berteroi* presenta una amplia distribución a nivel mundial, habiendo sido identificada en numerosas regiones con nombres diferentes que las evidencias moleculares han confirmado como sinónimos de una sola entidad específica, cosmopolita de las regiones templadas (Calderón *et al.*, 2021). Precisamente, uno de estos sinónimos es *Yamadaia melobesioides*, un curioso taxon descrito para Japón (Segawa, 1955), que fue caracterizado por constar de una porción costrosa como parte dominante, a partir de la cual y sólo ocasionalmente, se desarrollaban algunas cortas ramas erectas tipo *Corallina*, que portarían los conceptáculos. Hemos comprobado que la estructura de las costras dominantes en el intermareal de las coladas es idéntica a la descrita por

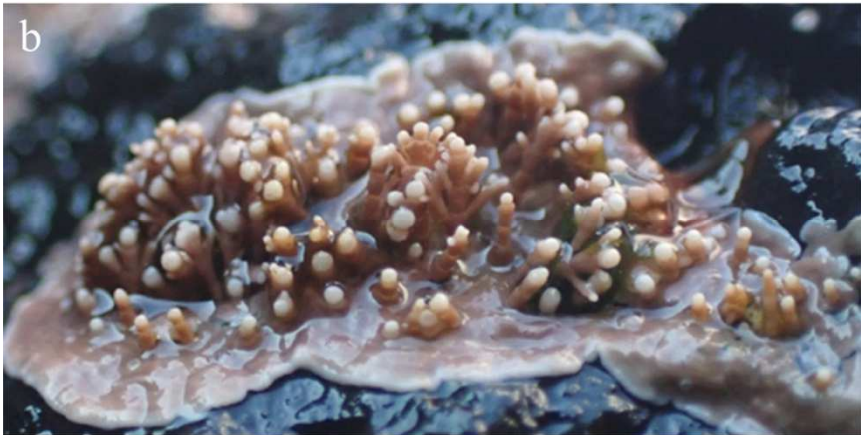


Fig. 19. Algas coralinas en la zona intermareal de los deltas lávicos. **a.** Primeras especies detectadas: *Hydrolithon* spp. (flechas) y costras de *Corallina berteroi* (cabezas de flecha) (abril 2022). **b.** Costra de *C. berteroi* iniciando la porción erecta de su talo (julio 2022). **c.** Césped desarrollado de *C. berteroi* (octubre 2022).

Segawa (1955) para las plantas de Japón. Todas estas evidencias sugieren que, bajo determinadas condiciones ambientales, la porción costrosa puede proliferar y tener un desarrollo preferente frente a la formación de las ramas erectas. Así, cuando la disponibilidad de sustrato para la fijación no es un factor limitante, como ocurre durante el proceso de colonización de los nuevos sustratos desnudos creados por la lava, resulta ecológicamente más ventajoso ocupar en primer lugar la mayor parte de superficie dando prioridad al crecimiento y la proliferación de las bases costrosas, posponiendo en el tiempo el gasto dedicado a formar las ramas erectas. Con la formación de las ramas erectas se incrementará notablemente la superficie de la planta que está en contacto directo con el agua, aumentando también la capacidad de intercambio con el medio, pero parece más ventajoso una vez que la ocupación del espacio haya sido asegurada. Las limitaciones que podrían exhibir las bases costrosas por su reducida superficie hábil para el intercambio con el medio, se superan por la abundancia de campos de tricocitos, en los que numerosas y largas células pelo, multiplican la superficie en contacto con el agua, favorecen el intercambio y facilitan el desarrollo de las plantas (Johansen, 1981; Afonso-Carrillo, 2021).

El rápido crecimiento como oportunista y colonizador temprano que hemos comprobado en las bases costrosas de *Corallina berteroi* no había sido anteriormente documentado, y puede ayudar a explicar el éxito alcanzado por esta especie, como se desprende de su amplia distribución mundial por las aguas templadas. Las etapas post-germinación de las esporas de *C. berteroi* tienen su óptimo de crecimiento con temperaturas del agua de mar entre 20-25 °C, soportan irradiancias elevadas y no sufren fotoinhibición (Hosoi & Kato, 2023), condiciones que están presentes en el delta lávico. Sólo cuando la disponibilidad de sustrato resultó limitante, detectamos bases costrosas de *C. berteroi* significativamente más pequeñas con precoz presencia de ramas erectas.

Muy probablemente, *C. berteroi* representa la primera especie perenne que se estableció en el intermareal del delta lávico del Tajogaite, y seis meses después de finalizada la erupción el denso y característico césped de *C. berteroi* ya crecía en muchas zonas de las coladas de lava (Fig. 19c). En ese momento, también se habían incorporado a estas comunidades pioneras otras especies de algas coralinas, tanto geniculadas como no geniculadas, pero todas todavía con una muy reducida participación (p.e., *Amphiroa beauvoisii*, *Jania pedunculata* var. *adhaerens*, *Jania virgata*, *Neogoniolithon orotavicum*). Hay también otra *Corallina* que puede llegar a ser abundante, con costra reducida y ramas delgadas, que sobre el terreno recuerda por su aspecto a *Jania virgata*, y que continúa en estudio.

En el sublitoral somero, por el contrario, las poblaciones pioneras de las mismas especies de *Hydrolithon* identificadas en el intermareal no resultaron cubiertas por costras de *Corallina*, ausentes en estos ambientes. Una especie

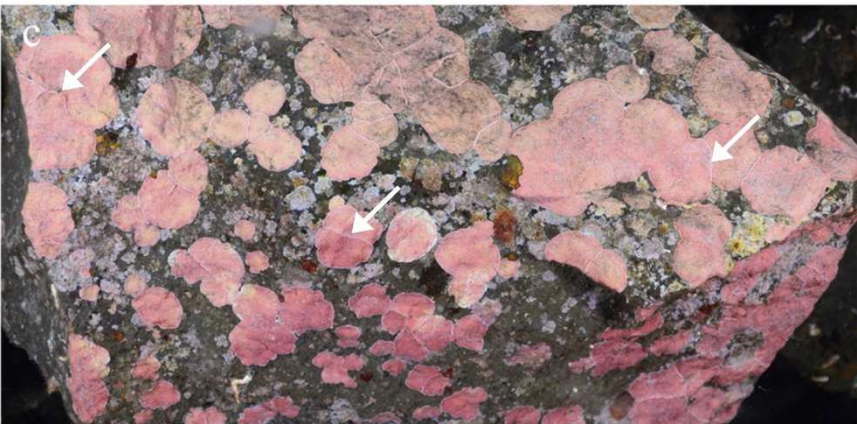


Fig. 20. Algas coralinas en la zona submareal de los deltas lávicos. **a.** Aspecto de los fondos rocosos someros recubiertos por algas coralinas (enero 2023). **b.** Densas poblaciones de *Porolithon* cubren la mayor parte de una roca (octubre 2022). **c.** Detalle de ejemplares de *Porolithon* mostrando pequeñas crestas en los márgenes enfrentados (flechas) (julio 2022).

no geniculada fue claramente dominante desde dos meses después de finalizada la erupción (Figs 20a,b), caracterizada morfológicamente por sus costras de circulares a lobuladas de color blanquecino a rosa-salmón, dependiendo del grado de exposición a la luz, relativamente grandes (hasta 4 cm de ancho), de alrededor de un tercio de milímetro de espesor, con la superficie lisa y los bordes no engrosados, ligeramente más claros, y formando pequeñas crestas cuando chocaron distintas costras entre sí (Fig. 20c). Durante los primeros meses todas estas costras no desarrollaron conceptáculos, pero en su superficie fueron muy abundantes los campos de tricocitos. Sin embargo, antes de finalizar el primer año después del final de la erupción, estas costras se mostraron fértiles, y se reconocieron todos los tipos de conceptáculos (con tetrasporangios, con espermatangios y con carpogonios-carpósporangios). Las evidencias morfológicas y moleculares permitieron identificar estas plantas de forma inequívoca como una especie de *Porolithon* (Peña *et al.*, 2023).

Hasta ahora, en Canarias el género *Porolithon* estaba representado por una sola especie, *Porolithon oligocarpum*, una especie muy común, perenne, con costras gruesas de hasta 3 mm de espesor con conceptáculos estacionales poco numerosos, dominante en las etapas finales de la sucesión de los fondos rocosos del sublitoral somero bien iluminados y expuestos al oleaje (Afonso-Carrillo, 2021). Sin embargo, en las lavas del Tajogaite la planta que proliferó desde una fase muy temprana cubrió directamente a las algas coralinas primocolonizadoras evitando el desarrollo de otras coralinas costrosas que en Canarias son habituales en las fases intermedias de la sucesión. Las costras de este *Porolithon*, relativamente delgadas y con una elevada densidad de conceptáculos en su superficie a finales del primer año, exhibieron el comportamiento característico de las especies oportunistas: crecimiento rápido, escasa diferenciación estructural, baja biomasa y alto esfuerzo reproductor (Littler & Littler, 1980). Las evidencias moleculares también confirmaron que se trataba de un taxon diferente a *Porolithon oligocarpum*, ahora en estudio, y que no había sido documentado en Canarias. Ese comportamiento oportunista de esta especie como colonizador temprano en etapas intermedias de la sucesión, y que muy probablemente será cubierto posteriormente por otras especies perennes más gruesas, puede ayudar a explicar por qué su presencia ha pasado previamente inadvertida en Canarias. Posteriormente se detectó la incorporación de otras algas coralinas, tanto geniculadas como no geniculadas, pero siempre con una muy escasa participación (p.e., *Mesophyllum expansum*, *Titanoderma pustulatum*).

Las comunidades bentónicas profundas del submareal

Con la profundidad la vida se ralentiza y los organismos tienen un crecimiento más lento. La luz comienza a ser un factor limitante para el

desarrollo de los organismos fotosintetizadores y la abundancia de las algas en términos de cobertura es inferior a la de los fondos someros bien iluminados. La composición de las comunidades también varía significativamente y aparecen con la profundidad especies de algas que no son comunes en los fondos iluminados (Lüning, 1990). En las comunidades bentónicas del submareal profundo son abundantes los invertebrados sésiles, corales y esponjas, en parte por la menor competencia con las algas por el sustrato. Por razones logísticas la frecuencia y el número de muestreos que hemos realizado en estas comunidades es inferior a los muestreos del submareal somero. Hasta ahora lo que hemos podido comprobar es que la colonización de las coladas de lava entre 30-50 m de profundidad es muy incipiente. Por ejemplo, con respecto a la fauna invertebrada únicamente hemos detectado la presencia de seis invertebrados vágiles: el cangrejo araña *Percnon gibbesi*, el cangrejo obispo *Stenorrhynchus lanceolatus*, la cigala canaria *Enoplometopus antillensis*, el gusano de fuego *Hermodice carunculata*, la comátula *Antedon bifida*, y el cono *Conus pulcher*. Aunque estas especies son las más frecuentes en la zona control, sólo representan una fracción de la biodiversidad total que se puede encontrar en este tipo de fondos. De momento no hemos registrado ninguna especie de invertebrado sésil. En cuanto a las algas, las más comunes hasta la fecha son las coralinas costrosas junto con algunas dictiotáceas (*Dictyota*, *Lobophora*) y algas rojas filamentosas como *Lophocladia trichoclados*.

CRÉDITOS DE LAS IMÁGENES Y MATERIAL AUDIOVISUAL EXTRA.- Todas las imágenes que ilustran este capítulo han sido realizadas por nuestro equipo investigador, a excepción de la figura 1b cuyo autor es Marten Van Dijken Paul (Van Marty), al cual agradecemos nos haya permitido utilizarla en esta publicación.

Escaneando este código QR podrás acceder al material audiovisual (imágenes y vídeos) que regularmente vamos obteniendo en nuestras campañas de investigación.



AGRADECIMIENTOS.- La PLOCAN (Plataforma Oceánica de Canarias) apoyó el desarrollo de nuestro trabajo de campo en La Palma en el marco del proyecto MAMPALMA, financiado por el Ministerio de Ciencia e Innovación. Un agradecimiento especial al personal de PLOCAN desplazado en La Palma, Gabriel Juanes y Mariona Casamayor. Nuestro trabajo ha sido sustentado por los siguientes proyectos: «*Seguimiento de la erupción volcánica en La Palma y sus efectos sobre la población y el territorio*» de la Universidad de La Laguna, financiado por el

Ministerio de Ciencia e Innovación del Gobierno de España; «Naturgrad (PID2021-124538NA -100)», financiado por el Ministerio de Ciencia e Innovación (Agencia Estatal de Investigación); el «Campus Océano» convenio de colaboración entre la Fundación General de la Universidad de La Laguna y el Cabildo de La Palma; y «Dotaciones económicas para proyectos dirigidos por noveles investigadores, iniciación a la actividad investigadora», plan propio de investigación de la Universidad de La Laguna 2022.

Bibliografía

- AFONSO-CARRILLO, J. (1982). Revisión de las especies de la familia Corallinaceae en las islas Canarias. Tesis Doctoral. Universidad de La Laguna.
- AFONSO-CARRILLO, J. (1989). Morphology, anatomy and vegetative reproduction of *Foslitiella paschalis* (Corallinaceae, Rhodophyta). *Phycologia* 28: 331-341.
- AFONSO-CARRILLO, J. (2021). Las algas coralinas (Rhodophyta) ante la acidificación del océano con especial referencia a las islas Canarias. *Scientia Insularum* 4: 145-204.
- AFONSO-CARRILLO, J. (ed.) (2023). *Tajogaite. Enseñanzas de una erupción volcánica (La Palma, otoño 2021)*. XVIII Semana Científica Telesforo Bravo, Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias, Puerto de la Cruz.
- ALONSO, I., F.J. SANTANA-SARMIENTO, F. ANDRÉS-ARAUJO, M. CASAMAYOR, I. MONTOYA-MONTES, A. BRENES, R. HERRERA & M.J. SÁNCHEZ-GARCÍA (2023). Morpho-sedimentary characteristics and formation mechanisms of new beaches generated after the Tajogaite volcano eruption of 2021 (La Palma, Spain). *Marine Geology* 107099.
- ANDERSON, A.B., E.M. SALAS, L.A. ROCHA & S.R. FLOETER (2017). The recent colonization of south Brazil by the Azores chromis *Chromis limbata*. *Journal of Fish Biology* 91(2): 558-573.
- ARONSON, R.B. (1983). Foraging behavior of the west Atlantic trumpetfish, *Aulostomus maculatus*: use of large, herbivorous reef fishes as camouflage. *Bulletin of Marine Science* 33(1): 166-171.
- BOLLARD, S., M. PINAULT, J.P. QUOD, E. BOISSIN, L. HEMERY & C. CONAND (2013). Biodiversity of echinoderms on underwater lava flows with different ages, from the Piton de La Fournaise (Reunion Island, Indian Ocean). *Cahiers de Biologie Marine* 54: 491-497.
- BORTONE, S.A., J.J. KIMMEL & C.M. BUNDRICK (1989). A comparison of three methods for visual assessing reefs fish communities: time and area compensated. *Northeast Gulf Science* 10: 85-96.
- BRUNO, J.F., J.J. STACHOWICZ & M.D. BERTNESS (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in ecology & evolution* 18(3): 119-125.
- CALDERON, M.S., D.E. BUSTAMANTE, P.W. GABRIELSON, P.T. MARTONE, K.R. HIND, S.R. SCHIPPER & A. MANSILLA (2021). Type specimen sequencing, multilocus analyses, and species delimitation methods recognize the cosmopolitan *Corallina berteroi* and establish the northern Japanese *C. yendoi* sp. nov. (Corallinaceae, Rhodophyta). *Journal of Phycology* 57(5): 1659-1672.

- CARRACEDO, J.C., V.R. TROLL, J.M.D. DAY, H. GEIGER, M. AULINAS, V. SOLER, F.M. DEEGAN, F.J. PÉREZ-TORRADO, G. GISBERT, E. GAZEL, A. RODRÍGUEZ-GONZÁLEZ & H. ALBERT (2022). The 2021 eruption of the Cumbre Vieja volcanic ridge on La Palma, Canary Islands. *Geology Today* 38(3): 94-107.
- COMA, R., M. RIBES, J.M. GILI & M. ZABALA (2000). Seasonality in coastal benthic ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 15(11): 448-453.
- CONNELL, J.H. & R.O. SLATYER (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.
- COPERNICUS, EUROPEAN UNION EARTH OBSERVER PROGRAM (2022). <https://www.copernicus.eu/en/news/news/observer-copernicus-eyes-la-palma-eruption>
- COPPEJANS, E. (1978). Sur les propagules de *Fosliella farinosa* (Lamouroux) Howe var. *farinosa* (Rhodophyceae, Cryptonemiales). *Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique* 111: 55-61.
- COWEN, R.K., G. GAWARKIEWICZ, J. PINEDA, S.R. THORROLD & F.E. WERNER (2007). Population connectivity in marine systems an overview. *Oceanography* 20(3): 14-21.
- COWEN, R.K. & S. SPONAUGLE (2009). Larval dispersal and marine population connectivity. *Annual Review of Marine Science* 1: 443-466.
- CRISAFULLI, C.M., F.J. SWANSON, J.J. HALVORSON & B.D. CLARKSON (2015). Volcano Ecology: Disturbance Characteristics and Assembly of Biological Communities. In Sigurdsson, H: *The encyclopedia of volcanoes*, 2^o edition, Elsevier, pp. 1265-1284.
- DE LA NUEZ J., R. CASILLAS, J.R.C. NAVARRO, C.F. RODRÍGUEZ, R. LUKÁCS, S. HARANGID & Y.F. JOURDAN (2018). La Palma: desde las entrañas hasta la piel de un volcán. En Afonso-Carrillo, J. (ed.), *La Palma agua, tierra, fuego y cielo*. Actas XIII Científica Telesforo Bravo. Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias, pp. 45-82.
- DE WREEDE, R.E. & T. KLINGER (1988). Reproductive strategies in algae. In Doust, J.L. & L.L. Doust (eds), *Plant reproductive ecology*. Oxford University Press, Oxford. pp. 267-284.
- DOTY, M.S. (1967). Pioneer intertidal population and the related general vertical distribution of marine algae in Hawaii. *Blumea: Biodiversity, Evolution and Biogeography of Plants* 15(1): 95-105.
- EL-MAREMIE, H. & M. EL-MOR (2015). Feeding habits of the bogue, *Boops boops* (Linnaeus, 1758) (Teleostei: Sparidae) in Benghazi coast, eastern Libya. *Journal of Life Sciences* 9(5): 189-196.
- GLOBAL VOLCANISM PROGRAM, 2023. Database, Volcanoes of the World (v. 5.0.3; 13 Mar 2023). Distributed by Smithsonian Institution, compiled by Venzke, E. <https://doi.org/10.5479/si.GVP.VOTW5-2022.5.0>
- GODWIN, J.R. & R.K. KOSAKI (1989). Reef fish assemblages on submerged lava flows of three different ages. *Pacific Science* 43(4): 289-301.
- GONZÁLEZ-DELGADO, S., D. GONZÁLEZ-SANTANA, M. SANTANA-CASIANO, M. GONZÁLEZ-DÁVILA, C.A. HERNÁNDEZ, C. SANGIL & J.C. HERNÁNDEZ (2021). Chemical characterization of the Punta de Fuencaliente CO₂-enriched system

- (La Palma, NE Atlantic Ocean): a new natural laboratory for ocean acidification studies. *Biogeosciences* 18(5): 1673-1687.
- GONZÁLEZ-DELGADO, S., O.S. WANGENSTEEN, C. SANGIL, C.A. HERNÁNDEZ, B. ALFONSO, A.Z. SOTO, R. PÉREZ-PORTELA, S. MARIANI & J.C. HERNÁNDEZ (2023). High taxonomic diversity and miniaturization in benthic communities under persistent natural CO₂ disturbances. *Proceedings of the Royal Society B*, 290(1995): 20222417.
- GONZÁLEZ-SANTANA, D., J.M. SANTANA-CASIANO, A.G. GONZÁLEZ & M. GONZÁLEZ-DAVILA (2022). Coastal carbonate system variability along an active lava-seawater interface. *Frontiers in Marine Science* 9: 952203.
- GUERRA-MARRERO, A., A. BONINO-PÉREZ, A. ESPINO-RUANO, L. COUCE-MONTERO, D. JIMÉNEZ-ALVARADO & J.J. CASTRO (2023). Life history parameters and fishing aspects of the alien nimble spray crab *Percnon gibbesi* in a native area of the Central-East Atlantic. *Animals* 13(8): 1427.
- GULLIKSEN, B. (1974). Marine investigations at Jan Mayen in 1972. *Kongelige Norske videnskabers selskab Museet, Misellanea* 19: 1-46.
- GULLIKSEN, B., F. BEUCHEL, T. BRATTEGARD & R. PALERUD (2004). The marine sublittoral fauna of Jan Mayen Island: zoogeography and succession on “new” lava grounds. In Skreslet, S. (ed.), *Jan Mayen Island in scientific focus* (pp. 159-171). Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.
- GULLIKSEN, B., T. HAUG & O.K. SANDNES (1980). Benthic macrofauna on new and old lava grounds at Jan Mayen. *Sarsia* 65(2): 137-148.
- GUNNARSSON, K. (2000). Benthic marine algal colonisation on the new lava at Heimaey, Vestmannaeyjar archipelago, southern Iceland. *Surtsey Research* 11: 69-74.
- HART, M.B, J.K. FISHER, C.W. SMART, R. SPEERS & D. WALL-PALMER (2022). Recolonization of hostile environments by benthic foraminifera: an example from Monserrat, Lesser Antilles Volcanic Arc. *Micropaleontology* 68: 1-27.
- HERNÁNDEZ, C.A., C. SANGIL & J.C. HERNÁNDEZ (2016). A new CO₂ vent for the study of ocean acidification in the Atlantic. *Marine Pollution Bulletin* 109(1): 419-426.
- HERRERA, R., F. ESPINO, M. GARRIDO & R.J. HAROUN (2002). Observations on fish colonization and predation on two artificial reefs in the Canary Islands. *ICES Journal of Marine Science* 59: 69-73.
- HOSOI, T. & A. KATO (2023). Effects of seawater temperature and irradiance on the growth of sporelings of *Amphiroa* cf. *zonata* and *Corallina berteroi* (Corallinales, Rhodophyta) in Japan. *Phycologia* DOI: 10.1080/00318884.2023.2217066
- HUSTON, M. & T. SMITH (1987). Plant succession: life history and competition. *The American Naturalist* 130(2): 168-198.
- IDE CANARIAS (2023). Grafcan. Mapas de Canarias. <https://www.grafcan.es>
- IGME (2022). Erupción La Palma. Seguimiento de la erupción: Informes del Comité Científico, PEVOLCA.

- JEWETT, S.C., J.L. BODKIN, H. CHENELOT, G.G. ESSLINGER & M.K. HOBERG (2010). The nearshore benthic community of Kasatochi Island, one year after the 2008 volcanic eruption. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 42: 315-324.
- JOHANSEN, H.W. (1981). *Coralline Algae, A first synthesis*. Boca Raton, Florida: CRC Press.
- JÓNSSON, S. (1968). Survey on the intertidal and subtidal algae on Surtsey in 1967. *Surtsey Research Progress Report* 4: 67-73.
- JÓNSSON, S. & K. GUNNARSSON (1982). Marine algal colonization at Surtsey. *Surtsey Research Progress Report* 9: 33-45.
- JÓNSSON S., K. GUNNARSSON & J.-P. BRIANE (1987). Évolution de la nouvelle flore marine de l'île volcanique ce Surtsey, Islande. Research Marine Institute, Reykjavic 1-30.
- JOUVAL, F., L. BIGOT, S. BUREAU, J. QUOD, L. PENIN & M. ADJEROUD (2020). Diversity, structure, and demography of coral assemblages on underwater lava flows of different ages at Reunion Island and implications for ecological succession hypotheses. *Scientific Reports* 10:20821.
- JUNG, S.W. & C.G. CHOI (2022). Seaweed community and succession on a trapezoidal-shaped artificial reef. *Ocean Science Journal* 57: 130-140.
- LANDEIRA, J.M. & F. LOZANO-SOLDEVILLA (2018). Seasonal of planktonic crustacean decapod larvae in the subtropical waters of Gran Canaria Island, NE Atlantic. *Scientia Marina* 82: 119-134.
- LEITAO, F., M.N. SANTOS, K. ERZINI & C.C. MONTEIRO (2008). Fish assemblages and rapid colonization after enlargement of an artificial reef off the Algarve coast (Southern Portugal). *Marine Ecology* 29(4): 435-448.
- LEVIN, L.A. (1984). Life history and dispersal patterns in a dense infaunal polychaete assemblage: community structure and response to disturbance. *Ecology* 65(4): 1185-1200.
- LEWIS, J.R. (1964). *The ecology of rocky shores*. Cambridge University Press. London.
- LITTLER, M.M. & D.S. LITTLER (1980). The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional form model. *The American Naturalist* 116: 25-42.
- LITTLER, M.M. & D.S. LITTLER (2013). The nature of crustose coralline algae and their interactions on reefs. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences* 39: 199-212.
- LÓPEZ, C., A. POLADURA, J.C. HERNÁNDEZ, L. MARTÍN, L. CONCEPCIÓN, C. SANGIL & S. CLEMENTE (2012). Contrasting effects of protection from harvesting in populations of two limpet species in a recently established marine protected area. *Scientia Marina* 76: 799-807.
- MARIATH, R., R.R. RODRÍGUEZ & M.A. FIGUEIREDO (2013). Succession of crustose coralline red algae (Rhodophyta) on coral reefs exposed to physical disturbance in the southwest Atlantic. *Helgoland Marine Research* 67: 687-696.
- MARTÍN-GARCÍA, L., C. SANGIL, L. CONCEPCIÓN-FRANCISCO & J. BARQUÍN-DIEZ (2013). *Cartografía de las comunidades bentónicas de los fondos litorales de*

- la isla de La Palma*. Consorcio Insular de la Reserva Mundial de La Biosfera. 62 pp. + cartografía digital.
- MAYAKUN, J., A. PRATHEP & J.H. KIM (2020). Timing of disturbance, top-down, and bottom-up driving on early algal succession patterns in a tropical intertidal community. *Phycological research* 68(2): 135-143.
- MCCOOK, L.J. (1994). Understanding ecological community succession: causal models and theories, a review. *Vegetatio* 110: 115-147.
- MCCOOK, L.J., & A.R.O. CHAPMAN (1993). Community succession following massive ice-scour on a rocky intertidal shore: recruitment, competition and predation during early, primary succession. *Marine Biology* 115: 565-575.
- MENÉNDEZ, M.C., C.A. BALEANI, E.M. ACHA & M.C. PICCOLO (2023). Holoplankton and meroplankton communities in surf zone waters of a temperate SW Atlantic sandy beach: seasonal patterns. *Marine Ecology*, e12750.
- MORI, A.S., T., OSONO, M. UCHIDA & H. KANDA (2008). Changes in the structure and heterogeneity of vegetation and microsite environments with the chronosequence of primary succession on a glacier foreland in Ellesmere Island, high arctic Canada. *Ecological Research* 23: 363-370.
- PARRISH, F.A. (2015). Settlement, colonization, and succession patterns of gold coral *Kulamanamana haumea* in Hawaiian deep coral assemblages. *Marine Ecology Progress Series* 533: 135-147.
- PEÑA, V., J. AFONSO-CARRILLO, D. ÁLVAREZ-CANALI, S. LIULEA, N.M. RANCEL-RODRÍGUEZ, J. REYES, M. SANSÓN & C. SANGIL (2023). Coralline algae (Rhodophyta, Corallinales) early colonizers of the littoral lava flows of the recent volcanic eruption of La Palma (Canary Islands). In S. Connan, E. Creis, B. Jacquemin, G. Markov & P. Potin (eds), *Program and Book Abstracts 8th European Phycological Congress, Brest*, p. 206.
- PINAULT, M., N. LOISEAU, P. CHABANET, P. DURVILLE, H. MAGALON, J.P. QUOD & R. GALZIN (2013). Marine fish communities in shallow volcanic habitats. *Journal of Fish Biology* 82(6): 1821-1847.
- PRACH, K. & L.R. WALKER (2018). Differences between primary and secondary plant succession among biomes of the world. *Journal of Ecology* 107: 510-526.
- RAILKIN, A.I., (2003). *Marine Biofouling: colonization processes and defenses*. CRC Press. Boca Raton.
- REYES, J. (1989). Contribución al estudio del epifitismo incrustante en las hojas de *Cymodocea nodosa* en la playa de El Médano (Tenerife). Tesis de Licenciatura. Universidad de La Laguna.
- REYES, J. & J. AFONSO-CARRILLO (1995). Morphology and distribution of nongeniculate coralline algae (Corallinaceae, Rhodophyta) on the leaves of the seagrass *Cymodocea nodosa* (Cymodoceaceae). *Phycologia* 34: 179-190.
- RICHARDS, J.L., P.W. GABRIELSON, J.R. HUGHEY & D.W. FRESHWATER (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.

- RIOSMENA-RODRÍGUEZ, R., W. NELSON & J. AGUIRRE (eds.) (2017). *Rhodolith /maërl beds: A global perspective*. Coastal Research Library. Springer Int. Publ.
- SANGIL, C., J. AFONSO-CARRILLO & M. SANSÓN (2005). Zonación del fitobentos en el litoral noroeste de La Palma (Islas Canarias). *Revista de la Academia Canaria de las Ciencias* 4: 75-90.
- SANGIL, C., J. AFONSO-CARRILLO & M. SANSÓN (2008). Biodiversidad y biogeografía de las macroalgas bentónicas de la isla de La Palma. *Revista de Estudios Generales de la Isla de La Palma* 3: 457-479.
- SANGIL, C., J. AFONSO-CARRILLO & M. SANSÓN (2009). Estructura y composición de los céspedes intermareales dominados por *Palisada perforata* y coralináceas geniculadas. *Vieraea* 37: 15-27.
- SANGIL, C., D. ÁLVAREZ-CANALI, J. REYES, J. RODRÍGUEZ, S. LIULEA, J. AFONSO-CARRILLO, Y. CONCEPCIÓN, N. RANCEL-RODRÍGUEZ & M. SANSÓN (2023). Early steps in the primary succession of seaweed communities at the Tajogaite volcano lava flows (Canary Islands, Spain). In S. Connan, E. Creis, B. Jacquemin, G. Markov & P. Potin (eds), *Program and Book Abstracts 8th European Phycological Congress, Brest*, p. 286.
- SANGIL, C., L. MARTÍN-GARCÍA, J.C. HERNÁNDEZ, L. CONCEPCIÓN, R. FERNÁNDEZ & S. CLEMENTE (2013). Impacts of fishing and environmental factors driving changes on littoral fish assemblages in a subtropical oceanic island. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 128: 22-32.
- SANGIL, C., M. SANSÓN & J. AFONSO-CARRILLO (2003). Algas marinas de La Palma (Canarias): novedades florísticas y catálogo insular. *Vieraea* 31: 83-119.
- SANGIL, C., M. SANSÓN & J. AFONSO-CARRILLO (2011). Spatial variation patterns of subtidal seaweed assemblages along a subtropical oceanic archipelago: thermal gradient vs herbivore pressure. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 94(4): 322-333.
- SANGIL, C., M. SANSÓN & J. AFONSO-CARRILLO (2014a). Comunidades de macroalgas bentónicas de la isla de La Palma (Islas Canarias): distribución vertical y longitudinal. *Revista de Estudios Generales de la Isla de La Palma* 6: 119-138.
- SANGIL, C., M. SANSÓN, T. DÍAZ-VILLA, J.C. HERNÁNDEZ, S. CLEMENTE & J. AFONSO-CARRILLO (2014b). Spatial variability, structure and composition of crustose algal communities in *Diadema africanum* barrens. *Helgoland Marine Research* 68: 451-464.
- SANSÓN, M. (1991). Estudio de las especies de la familia Ceramiaceae (Rhodophyta) en las islas Canarias. Tesis Doctoral. Universidad de La Laguna.
- SANTELICES, B. (1990). Patterns of reproduction, dispersal and recruitment in seaweeds. *Oceanography Marine Biology Annual Review* 28: 177-276.
- SCHILS, T. (2012). Episodic eruptions of volcanic ash trigger a reversible cascade of nuisance species outbreaks in pristine coral habitats. *Plos One* 7: e46639.
- SCHLEYER, M.H., Y. BENAYAHU, S. PARKER-NANCE, R.W.M. VAN SOEST & J.P. QUOD (2016). Benthos on submerged lava beds of varying age off the coast of Reunion, western Indian Ocean: sponges, octocorals and ascidians. *Biodiversity* 17: 93-100.

- SEGAWA, S. (1955). Systematic anatomy of the articulated corallines (supplementary report). The structure and reproduction of *Yamadaia melobesioides* Segawa. *Botanical Magazine, Tokyo* 68: 241-247.
- SERISAWA, Y., S. TAINO, M. OHNO & Y. ARUGA (1998). Succession of seaweeds on experimental plates immersed during different seasons in Tosa Bay, Japan. *Botanica Marina* 41: 321-328.
- SOLMS-LAUBACH, H. (1881). Die Corallineen-Algen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. *Fauna Flora Golf. Neapel* 4: 1-64.
- SOUSA, R., J. DELGADO, J.A. GONZÁLEZ, M. FREITAS & P. HENRIQUES (2018). Marine snails of the genus *Phorcus*: Biology and ecology of sentinel species for human impacts on the rocky shores. In Ray, S. (ed.), *Biological Resources of Water*, pp. 141-167.
- SOUSA, W.P. (1979). Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community. *Ecological Monographs* 49(3): 227-254.
- SREDNICK, G., A. COHEN, O. DIEHL, K. TYLER & S.E. SWEARER (2023). Habitat attributes mediate herbivory and influence community development in algal metacommunities. *Ecology* 104(4): e3976.
- TADDEUCCI, J., P. SCARLATO, D. ANDRONICO, T. RICCI, R. CIVICO, E. DEL BELLO, L. SPINA, L. D'AURIA, M. ASENSIO-RAMOS, D. CALVO, E. PADRÓN, P.A. HERNÁNDEZ & N.M. PÉREZ (2023). The explosive activity of the 2021 Tajogaite eruption (La Palma, Canary Islands, Spain). *Geochemistry, Geophysics, Geosystems* 24(6): e2023GC010946.
- THORTON, I. (2007). *Island colonization: the origin and development of island communities*. Cambridge University Press, Cambridge.
- TRONHOLM, A., F. STEEN, L. TYBERGHEIN, F. LELIAERT, H. VERBRUGGEN, M.A. RIBERA SIGUAN & O. DE CLERCK (2010). Species delimitation, taxonomy, and biogeography of *Dictyota* in Europe (Dictyotales, Phaeophyceae). *Journal of Phycology* 46(6): 1301-1321.
- UNDERWOOD, A.J. & M.G. CHAPMAN (2006). Early development of subtidal macrofaunal assemblages: relationships to period and timing of colonization. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 330: 221-233.
- UNDERWOOD, A.J., M.G. CHAPMAN & S.D. CONNELL (2000). Observations in ecology: you can't make progress on processes without understanding the patterns. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250: 97-115.
- VALIELA, I. (1995). Development of structure in marine communities: colonization and succession. In: *Marine Ecological Processes*. Springer, New York, NY.
- VIEIRA, C., F. HENRIQUES, S. D'HONDT, A. NETO, C.H. ALMADA, M. KAUFMANN, M. SANSÓN, C. SANGIL & O. DE CLERCK (2020). *Lobophora* (Dictyotales) species richness, ecology and biogeography across the North-Eastern Atlantic archipelagos and description of two new species. *Journal of Phycology* 56(2): 346-357.
- VROOM, P.S. & B.J. ZGLICZYNSKI (2011). Effects of volcanic ash deposits on four functional groups of a coral reef. *Coral Reefs* 30: 1025-1032.

- WALKER, L. & R. DEL MORAL (2011). Primary succession. In: eLS. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester.
- WATANABE, J.T. & C.M. YOUNG (2006). Feeding habits and phenotypic changes in proboscis length in the southern oyster drill, *Stramonita haemastoma* (Gastropoda: Muricidae), on Florida sabellariid worm reefs. *Marine Biology* 148(5): 1021-1029.
- WILLIAMS, G.A., M.S. DAVIES & S. NAGARKAR (2000). Primary succession on a seasonal tropical rocky shore: the relative roles of spatial heterogeneity and herbivory. *Marine Ecology Progress Series* 203: 81-94.
- 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.
- WONG, E., C. YAU & K.Y.K. CHAN (2022). Seasonal and spatial dynamics of mesozooplankton community in a subtropical embayment. *Regional Studies in Marine Science* 56,102724.
- ZUBIA, M., O. DE CLERCK, F. LELIAERT, C. PAYRI, L. MATTIO, C. VIEIRA, H. CAMBERT, J. QUOD, N. LOISEAU, S. GOLUBIC, S. LIN, S. LIU & M. PINAULT (2018). Diversity and assemblage structure of tropical marine flora on lava flows of different ages. *Aquatic Botany* 144: 20-30.