

Coexistiendo con una invasora en el estrecho de Gibraltar: la integración de *Rugulopteryx okamurae* en la fauna y flora residente

Marta Florido, César Megina y José Carlos García Gómez

Recibido: 1 de abril de 2022 / Revisado: 20 de abril de 2022 / Aceptado: 2 de junio de 2022 / Publicado: 5 de abril de 2023

RESUMEN

Se presenta una revisión del estado actual del conocimiento de la interacción de *Rugulopteryx okamurae* con la biota marina del estrecho de Gibraltar, así como una discusión global sobre el papel de estas últimas en el proceso invasor. Tanto los hábitats más perturbados como los altamente diversos y presuntamente estables del Campo de Gibraltar han sufrido una homogeneización generalizada fruto de la superioridad competitiva de la invasora. Los efectos de la sustitución biótica se han transmitido de forma directa a las comunidades biológicas sésiles por competencia espacial e indirectamente a estas y otras comunidades asociadas que cumplen un papel fundamental en la estructura taxonómica y funcional del ecosistema marino.

Palabras Clave: *Rugulopteryx okamurae*, invasión biológica, comunidad residente, interacción ecológica, estrecho de Gibraltar

ABSTRACT

A review of the current state of knowledge of the interaction of *Rugulopteryx okamurae* with the marine biota of the Strait of Gibraltar is presented, as well as a global discussion on the role of the latter in the invasive process. Both the most disturbed and the highly diverse and presumably stable habitats of the Campo de Gibraltar have suffered a generalised homogenisation as a result of the competitive superiority of the invader. The effects of biotic substitution have been transmitted directly to spatially competitive sessile biological communities and indirectly to these and other associated communities that play a fundamental role in the taxonomic and functional structure of the marine ecosystem.

Keywords: *Rugulopteryx okamurae*, biological invasion, resident community, ecological interaction, Strait of Gibraltar

1. INTRODUCCIÓN

A lo largo del tiempo, la complejidad fisiográfica del estrecho de Gibraltar (en adelante, EG) ha determinado en gran medida la diversidad de hábitats de su zona litoral, potenciando la riqueza de especies y la coexistencia de distintas estrategias biológicas (Zabala y Ballesteros, 1989). La calidad ambiental de los sistemas rocosos del Campo de Gibraltar (en adelante, CG) ha sido evaluada por numerosas contribuciones

científicas que han tratado de explicar cómo las comunidades bentónicas se relacionan con el medio y como responden ante la alteración del hábitat.

El litoral del CG ha presentado a lo largo del tiempo una zonación clara resultado de las condiciones abióticas y las interacciones ecológicas, llegando a ser calificado como un “mosaico biótico” en toda su franja litoral (Lámina 1A, B). Generalmente, el estado de

protección de la isla de Tarifa¹ le ha otorgado una mayor riqueza de especies en comparación con zonas más próximas a focos urbanos e industriales, como la bahía de Algeciras (en adelante, BA) (Guerra-García *et al.*, 2000). La franja mesolitoral de las zonas protegidas registra una comunidad rica y diversa de macroalgas (mayoritariamente perennes), con cinturones algales bien delimitados y dominada por rodofitas, entre las que resalta por su abundancia las algas coralináceas del género *Ellisolandia* (véase Guerra-García *et al.*, 2000; Guerra-García *et al.*, 2011). En esta región destaca también la presencia de macroalgas sensibles a las perturbaciones abióticas, como *Treptacantha usneoides* (Flores-Moya *et al.*, 1993) o la especie protegida *Lythophyllum byssoides* (Bermejo *et al.*, 2014). La mayor parte de las especies protegidas están principalmente representadas por grupos faunísticos, como las lapas *Cymbula safiana*, *Patella ferruginea* (endémica del Mediterráneo occidental) o el coral naranja *Astroides calycularis*, cuya población en Tarifa ha sido reconocida como la más amplia en su área de distribución en el EG (Terrón-Sigler *et al.*, 2016).

El infralitoral es dominado por comunidades fotófilas de macroalgas, siendo los macroinvertebrados sésiles el componente mayoritario de las franjas más profundas. Son destacables especies de elevado valor ecológico indicadoras de la calidad ambiental en el infralitoral, como los bosques de laminariales de *Saccorhiza polyschides* y *Laminaria ochroleuca* (Lámina 1B) (García-Gómez y Magariño-Rubio, 2010). También, especies altamente sensibles como la nacra *Pinna rudis* o el vermético *Dendropoma cristatum*, o los cnidarios *Corallium rubrum* y *Paramuricea clavata* (López-González, 1993), cuya estructura erecta y arborescente les permite alojar una importante comunidad de epifauna (Gili *et al.*, 2014). Las restricciones de uso en la reserva también han permitido mantener especies susceptibles de la explotación

comercial, como el erizo *Paracentrotus lividus* o la anémona de mar *Anemonia viridis* (García-Gómez y Magariño-Rubio, 2010). Gran parte de las especies descritas albergan comunidades epífitas ricas y diversas en macroinvertebrados, donde destacan los crustáceos peracáridos y los poliquetos por su número y diversidad (Guerra-García *et al.*, 2009).

La BA, por su parte, ha sido resaltada por albergar una elevada heterogeneidad de ambientes fruto de la antropización y las actividades costeras (Naranjo *et al.*, 1996), lo que ha hecho calificar a sus comunidades bentónicas de una calidad ecológica inferior a las del Parque Natural del Estrecho (PNE) (Bermejo *et al.*, 2014). Existe una representación general de especies tolerantes, con comunidades sésiles diferentes a las encontradas en la isla de Tarifa. La franja mesolitoral es dominada por poblaciones de *Mytilus spp.* y recoge una comunidad de macroalgas más pobre en número de especies que las áreas protegidas (Guerra-García, 2000). No se detecta la presencia de especies altamente sensibles como *Cystoseira spp.* o *L. byssoides* (Bermejo *et al.*, 2014) aunque, sin embargo, especies sensibles de determinados grupos faunísticos son capaces de crecer en las áreas más alejadas a los focos de perturbación (Sánchez-Moyano, 1996; Naranjo *et al.*, 1996). Parte de la diversidad en zonas como punta Carnero, próximas a otras sometidas a intensa presión antrópica, la conforman poblaciones de invertebrados de elevado valor ecológico por su papel biogénico² (poblaciones de *Eunicella sp.*, *P. clavata*, *A. calycularis* o *Pentapora sp.*) (García-Gómez *et al.*, 2020). La estructura del ecosistema bentónico también ha sido influenciada por un uso diferencial del sustrato. Así, comunidades sésiles de superficies naturales (dominados generalmente por *Ellisolandia elongata*) difieren de las presentes en estructuras artificiales de puertos (densamente ocupados por *Mytilus spp.*) (Sedano *et al.*, 2020b), confirmando la influencia

1 La isla de Tarifa pertenece al Parque Natural del Estrecho (PNE), declarado espacio marítimo-terrestre protegido por el Decreto 57/2003. Comprende el área entre la ensenada de Getares en Algeciras y cabo de Gracia, en Tarifa y forma parte del Inventario de Espacios Protegidos de Andalucía y de la Reserva de la Biosfera Intercontinental del Mediterráneo.

2 Muchas de las especies de macroalgas y macroinvertebrados sésiles generan hábitats biogénicos mediante la provisión de superficie natural para el *biofouling* y la creación de refugio o alimento, soportando así una comunidad abundante y diversa de flora y/o fauna.

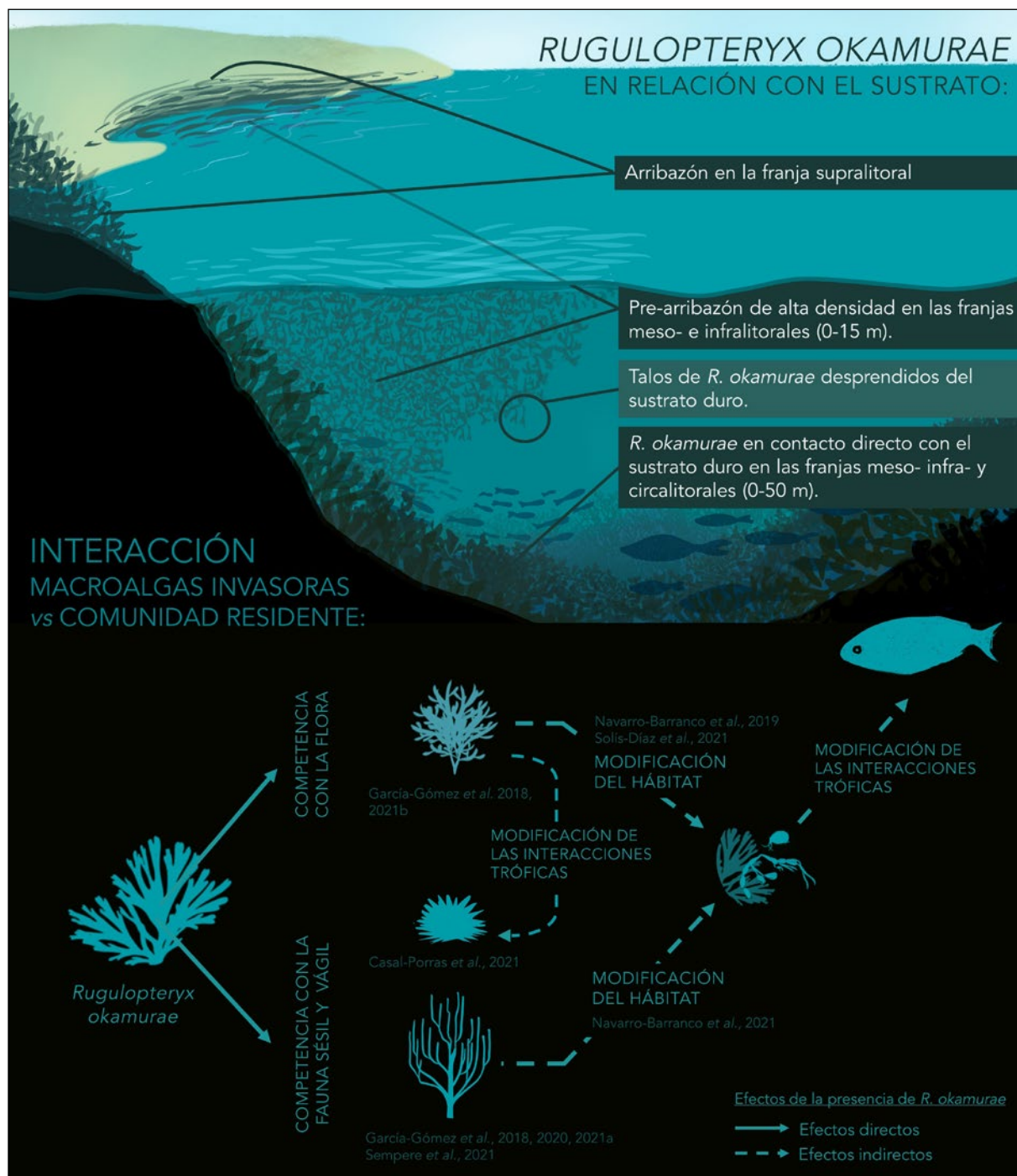


Lámina 1. Infografía del desarrollo espacial de *R. okamurae* en relación con el sustrato y las interacciones ecológicas esperadas con la comunidad residente según la ecología general de invasiones de macroalgas (véase Ólafsson et al., 2017). Se aporta la cita de todos los trabajos científicos que han abarcado cada una de las interacciones descritas en el marco de la invasión de *R. okamurae*

de la modificación antrópica del hábitat en la estructura de la comunidad. Igualmente, los estudios que han tratado de caracterizar las comunidades asociadas a los fondos biogénicos

del CG también han demostrado la relación de la epifauna vágil con la heterogeneidad ambiental de la bahía (Conradi et al., 1997; Sánchez-Moyano et al., 2002; Sedano et al., 2020a).

2. EL ESTRECHO COMO ESCENARIO DE CAMBIO GLOBAL

Los patrones biológicos descritos han llevado a calificar la región del CG como punto caliente de biodiversidad, pero también un núcleo potencial de perturbación antrópica (Soussi *et al.*, 2020; García-Gómez *et al.*, 2002) e invasiones biológicas (Drake y Lodge, 2004). Si bien su proximidad a focos urbanos e industriales favorecen la alteración del medio a escala local, las actividades asociadas al tráfico marítimo, la introducción de infraestructuras portuarias o las prácticas pesqueras generan rutas de llegada y propagación de especies en un medio altamente conectado y de difícil acceso, lo que dificulta la actuación ante la llegada de especies potencialmente invasoras (Martínez-Laiz, 2022).

Esta región ha experimentado eventos sucesivos de invasiones entre las que destacan las macroalgas tanto por su implicación ecológica en la transformación del hábitat (Ólaffson, 2017) como por su posición en el marco de las invasiones a nivel mundial³ (Williams y Smith, 2007). Así, la colonización y propagación de especies como *Asparagopsis armata* (Boudouresque y Verlaque, 2002), *Asparagopsis taxiformis* (Altamirano *et al.*, 2008) o *Caulerpa cylindracea* (Altamirano *et al.*, 2014) han contribuido a la alteración progresiva de los fondos del estrecho, ahora dominados por la feofíceas de origen Pacífico *Rugulopteryx okamurae*.

R. okamurae fue introducida en las costas del CG entre los años 2015 y 2016 (Altamirano *et al.*, 2017; García-Gómez *et al.*, 2020), tras ser identificada meses antes en la costa ceutí (Altamirano *et al.*, 2016; Ocaña *et al.*, 2016). En 2017, la distribución geográfica en estos enclaves fue clasificada insólita en comparación con otros casos de invasiones anteriores, ya que la especie llegó a ocupar más del 65% de las superficies rocosas horizontales y verticales bien iluminadas en un solo año (García-Gómez *et al.*, 2020). Las corrientes y ciertas prácticas pueden desprender los talos de las superficies rocosas colonizadas y, manteniéndose

fotosintéticamente activos (Figuerola *et al.*, 2020a), dar lugar a acumulaciones de alta densidad en la columna de agua (Lámina 1), lo que constituye una segunda vía de propagación de individuos clónicos (Rosas-Guerrero *et al.*, 2020) y traslada las posibles afecciones a otras cotas espaciales (García-Gómez *et al.*, 2018). Todo ello, con independencia de posibles vectores antropogénicos de dispersión accidental (biofouling de los cascos de embarcaciones o de materiales flotantes al paio como plásticos) (García-Gómez *et al.*, 2021c).

La presencia de la especie ha acelerado la transformación de la estructura y dinámica de las comunidades bentónicas del estrecho, desde una elevada heterogeneidad ambiental (García-Gómez *et al.*, 2003) today, essential to promoting adequate strategies for the use, management and conservation of littoral areas, especially if they are large protected zones. In each zone, cartography is necessary to elaborate a management zoning map, depending on the ecological value of the different benthic communities established and on the local geographical distribution. The methodology used in the elaboration of a map including the benthic communities of the Straits of Gibraltar (0-30 m depth; 40 km of littoral extension (Lámina 2A,B) a una severa homogeneización del paisaje (Altamirano *et al.*, 2019) (Lámina 2C), lo que se presume alarmante por las estimaciones cartográficas de ocupación en el PNE (García-Gómez *et al.* 2021a; CAGPyDS, 2020) (Lámina 2D). La alta invasividad de la especie se atribuye, principalmente, a la combinación de una explotación óptima de los recursos (e. g. gran eficiencia en la captación de nitratos cuando las concentraciones externas son elevadas) (Mercado *et al.*, 2020), junto con una elevada capacidad de propagación (asexual y vegetativa) (Altamirano *et al.*, 2019) y plasticidad fotosintética (Figuerola *et al.*, 2020a; Muñoz-Jiménez *et al.*, 2020).

Sin embargo, el éxito invasor y la magnitud del impacto dependen de multitud de factores, entre los que destacan no solo la ecofisiología del alga, sino también las condiciones del hábitat y

³ Más del 33% de las invasiones mundiales (tanto en medio terrestre como marino) ocurren en el mar Mediterráneo y están protagonizadas por macroalgas (los registros se duplican cada veinte años. 132 son los actuales).

la composición de las comunidades residentes (Giangrande *et al.*, 2021). De hecho, se prevé que un cambio drástico en las condiciones de temperatura en el estrecho en el año 2016 pudo desencadenar una serie de consecuencias ambientales que favorecieron tanto la presencia masiva de *R. okamurae* como una mayor la vulnerabilidad de la comunidad residente ante la invasión (Mercado *et al.*, 2022).

Pese a que las implicaciones en la estructura de la biota nativa son evidentes, los estudios inherentes a cómo la fauna y flora bentónica responde ante la presencia de *R. okamurae* constituyen un 25% del total de los trabajos realizados desde que la especie fue detectada fuera de su distribución nativa (teniendo en cuenta un total de 36 trabajos procedentes de

revistas y boletines científicos) (Lámina 3). En general, la información generada hasta el momento es escasa, así como aquellas que son recogidas en bases de datos indexadas (62,2% de los trabajos revisados). Los estudios sobre la ecofisiología de la especie (19,4% de las publicaciones), así como la identificación de las áreas de distribución y evaluación de la invasión (27,8%) son fundamentales para comprender el éxito invasor y establecer las bases para posteriores estudios ecológicos. No obstante, la evaluación de las implicaciones ambientales requiere del conocimiento sobre la susceptibilidad del hábitat y los procesos intrínsecos a la interacción entre comunidad residente y especie invasora (Chapin *et al.*, 2000). Esta información contribuiría además a impulsar y diseñar planes de gestión y control a la

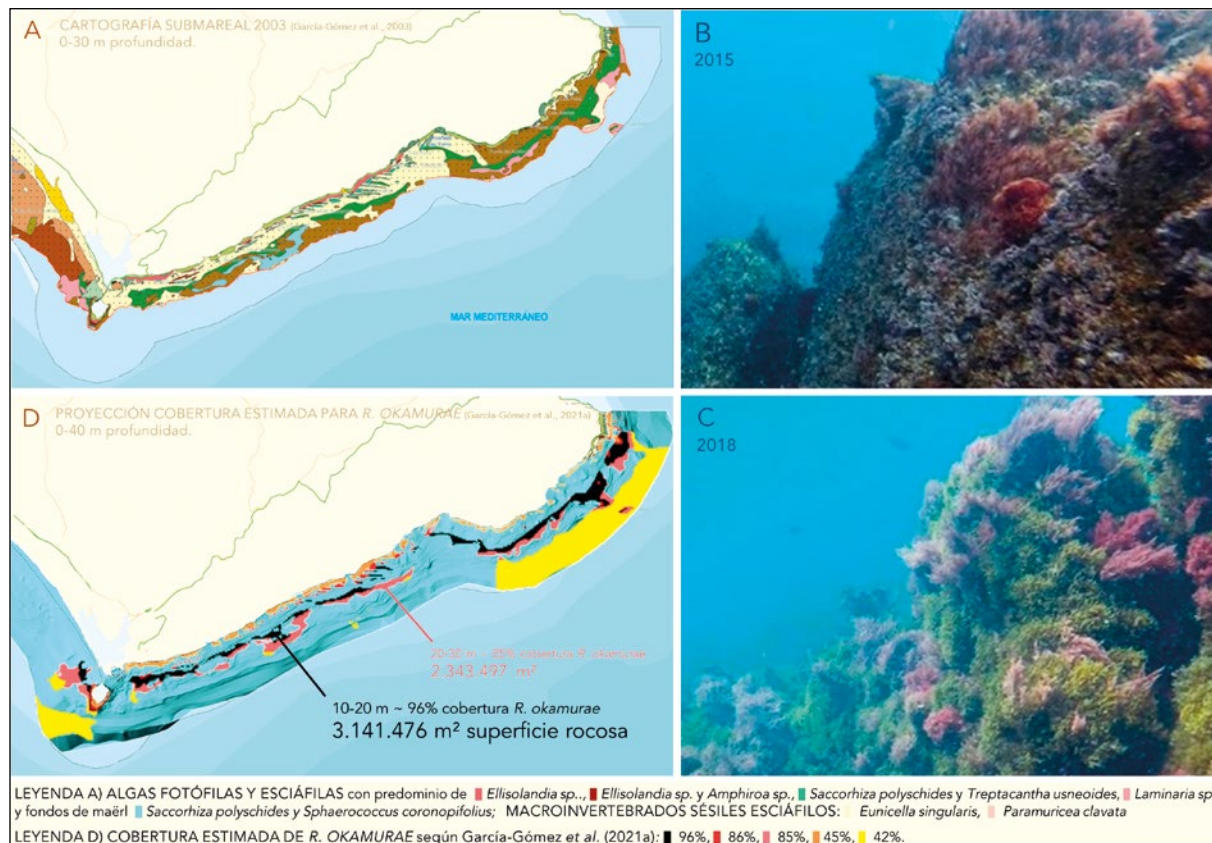


Lámina 2. Comparativa gráfica entre escenarios anteriores a la invasión de *R. okamurae* (A, B) y posteriores (C). A: Cartografía de las comunidades bentónicas presentes en el PNE en el año 2003. En la leyenda, se recogen parte de las comunidades biológicas que dominaban el litoral rocoso submareal entre los 0-30 metros. Debido a la ausencia de colonización directa de *R. okamurae* en los fondos blandos (manchas punteadas), no se han recogido estos puntos en la leyenda, si bien no se descartan posibles afecciones por las grandes cantidades de biomasa generadas por la especie. La leyenda e información completa pueden consultarse en García-Gómez *et al.*, 2003; D: Cartografía que estima la cobertura potencialmente ocupada por *R. okamurae* en el litoral rocoso del PNE hasta 1 milla de distancia de la línea la costa, según García-Gómez *et al.*, 2021a

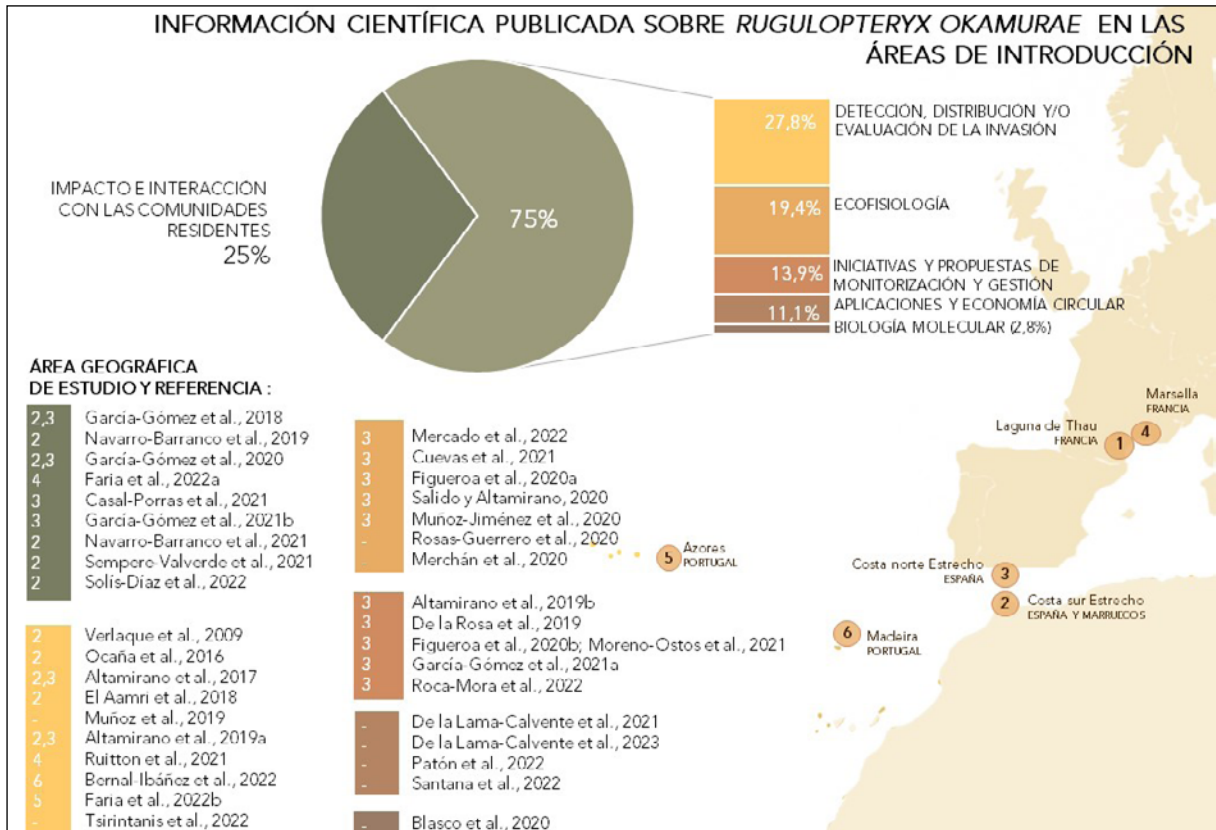


Lámina 3. Porcentaje de aportaciones científicas disponibles sobre *R. okamurae* en las áreas de introducción (34 publicaciones totales). Si bien se incluyen trabajos de revistas o boletines no indexados por la relevancia de la información publicada, no se incluyen escritos de participaciones en congresos, reseñas de trabajos académicos o informes públicos o privados, debido a la dificultad de acceso a toda la información disponible. La numeración en el mapa y la leyenda indica el orden cronológico de aparición de la especie en las áreas de introducción según la bibliografía. El símbolo “-” indica que el trabajo en cuestión no aporta información sobre la zona de estudio, son trabajos experimentales o recogen un ámbito geográfico general (p. ej. revisiones, trabajos de modelización o meta-análisis)

invasión, como se refleja en la reciente Estrategia Nacional propuesta para el litoral español (MITECO, 2022).

3. LA INTEGRACIÓN DE *R. OKAMURAE* EN LA FAUNA Y FLORA RESIDENTE

En 2020 se realizó la primera aproximación cuantitativa al impacto ecológico de *R. okamurae* en el CG, gracias al seguimiento temporal de una estación permanente de vigilancia ambiental⁴ ubicada en la isla de Tarifa desde el año 2013 (García-Gómez et al., 2020; 2021b). Esta monitorización, continuada hasta el año 2022, mostró como *R. okamurae* llegó a registrar coberturas superiores al resto de las especies

sésiles solo un año tras su establecimiento, en 2016 (García-Gómez et al., 2020). Desde entonces, la comunidad bentónica residente ha experimentado un detrimento paralelo a la expansión del alga, lo que ha llevado a la especie a ser a hoy un componente dominante de la comunidad fotófila de los fondos infralitorales del PNE (García-Gómez et al., 2021a; 2021b). Asimismo, la sustitución generalizada en la comunidad sésil podría traducirse en multitud de implicaciones indirectas en otros componentes del ecosistema, alterando la estructura espacio-temporal de las comunidades asociadas y afectando a la biodiversidad y estructura funcional de toda la comunidad (Lámina 1).

4 Estaciones de vigilancia ambiental SBPQ (*Sessile Bioindicators in Permanent Quadrats*): estaciones permanentes de monitorización intencionadamente situadas donde se presentan especies sésiles bioindicadoras de la variación ambiental.

3.1. Competencia con la flora

R. okamurae alcanza los niveles máximos de cobertura (90%) en superficies fotófilas horizontales y verticales entre los 10 y 20 metros de profundidad (García-Gómez *et al.*, 2020), hábitats preferentes para el desarrollo de comunidades de macroalgas y fanerógamas marinas. El solapamiento entre los distintos microhábitats y el uso de estos ha dado lugar a una variedad de escenarios de colonización espacial que hasta ahora han favorecido en su mayoría la propagación de la invasora a escala local (García-Gómez *et al.*, 2021b). Así, *R. okamurae* ha excluido de forma rápida y directa a la mayor parte de la comunidad de macroalgas de los hábitats del coralígeno en su paso por el CG. Entre ellas, feofíceas y macroalgas incrustantes como *Mesophyllum spp.*, (García-Gómez *et al.*, 2020; Sempere-Valverde *et al.*, 2021), especies oportunistas de crecimiento efímero (*Colpomenia sp.*, *Codium sp.* o *Halopteris sp.*) y especies calcáreas perennes de crecimiento lento, como *Jania rubens* o la abundante *E. elongata* (García-Gómez *et al.*, 2021b).

Los impactos sobre las macroalgas residentes son promovidos principalmente por la competencia espacial directa y, en menor medida, por eventos de perturbación y/o estrés (véase García-Gómez *et al.*, 2021b). Estudios experimentales en la ecofisiología de *R. okamurae* atribuyen este desequilibrio competitivo a la capacidad de propagación vegetativa y a la actividad fotosintética de la invasora, ambas elevadas en el rango térmico anual del estrecho (14°C) y de dos a tres veces superior a la de otras especies de macroalgas (Rosas-Guerrero *et al.*, 2020). Esto ha llevado a catalogar la exclusión espacial como la principal estrategia para la sustitución biótica (García-Gómez *et al.*, 2021b).

Aunque el escenario descrito demuestra que la contención por parte de la flora residente es débil, podría ocurrir, como en otros escenarios, que competidores específicos de macroalgas contengan el éxito de la invasión: siendo “invadidas pero no desplazadas” (Archino y Piazzi, 2021; Levine *et al.*, 2004). Aunque en una baja proporción, se han percibido casos de coexistencia en los que ciertas especies de

macroalgas no han sido totalmente desplazadas (e. g., *A. armata*, *A. taxiformis* (Lámina 1A, C; 4A), *Plocamium cartilagineum* o *Sphaerococcus coronopifolius* (Lámina 1A, C; 4A) (García-Gómez *et al.*, 2021b). Parte de esta resiliencia podría estar influenciada por una elevada eficiencia para la explotación de los nutrientes, fruto de la naturaleza oportunista de estas especies (Merchán *et al.*, 2020; Orfanidis *et al.*, 2011). Es por ello que incluso en los hábitats más diversos y estructurados, la llegada de *R. okamurae* podría desembocar en un predominio general de caracteres generalistas que, aunque permitirían la coexistencia, también contribuirían al empobrecimiento del sistema, menos estructurado y susceptible a nuevas perturbaciones.



Lámina 4. *S. coronopifolius*, *A. armata* y *R. okamurae* en los fondos someros de la isla de Tarifa (año 2021); B: nudibranquio *Cratena peregrina* sobre poblaciones de *R. okamurae* en sustratos horizontales completamente monopolizados por la especie invasora (8 metros de profundidad) (autor: Markos Digenis); C: colonia de *Eunicella singularis* residente en sustratos rocosos donde se ha producido una sustitución generalizada de la comunidad de macroalgas en los últimos cinco años (Rocadillos, interior de la BA, 5 metros); D: ejemplar de *Maja squinado* (parte ventral) completamente epifitado por *R. okamurae* (Rocadillos, BA). E: talo de *R. okamurae* enganchado en rama de *Eunicella labiata*, con pólipos retraídos en las zonas de contacto

La estructura de las macroalgas puede ser utilizada por multitud de invertebrados que aprovechan las cavidades como refugio

o el tejido vegetal como alimento (Crooks, 2002). Dentro del CG, la comunidad de anfípodos de los hábitats intermareales más perturbados es rica en especies oportunistas y omnívoras, incluso en los hábitats dominados por macroalgas (Sedano *et al.*, 2021b). Según Navarro-Barranco *et al.* (2019, 2021) la predominancia de caracteres generalistas favorece la sustitución del hospedador sin efectos irreversibles en la estructura de la comunidad, mientras que el cambio físico mantenga una complejidad estructural similar. De hecho, debido a ello, se ha demostrado como *R. okamurae* puede albergar comunidades más ricas y diversas que algunas de las macroalgas con las que interactúa en la costa sur del EG (*Dictyota dichotoma* o *S. coronopifolius*) (Navarro-Barranco *et al.*, 2019; 2021). La comunidad asociada a estas especies es pobre en herbívoros y rica en detritívoros, tanto en las áreas de introducción como en las áreas nativas (Agatsuma *et al.*, 2005), y se predice que algunos taxones herbívoros podrían ser resistentes a las defensas químicas de la invasora (caso descrito por Solís-Díaz *et al.* (2022) para comunidades de foraminíferos asociadas a *R. okamurae*). Pese a que estos patrones podrían predecir un efecto positivo en la comunidad, también es importante tener en cuenta las implicaciones funcionales de la homogeneización del hábitat, lo que podría incluso favorecer la asociación de especies oportunistas con potencial invasor (Braga *et al.*, 2018). Además, en el CG existen especies de macroalgas (e. g. *Fucus spiralis*) que ocupan hábitats ahora dominados por *R. okamurae* y que constituyen una base importante para la dieta de su comunidad asociada (García-Gómez *et al.*, 2021b; Torrecilla-Roca y Guerra-García, 2012).

3.2. Competencia con la fauna sésil

Los hábitats del coralígeno del CG albergan una comunidad diversa en especies de invertebrados sésiles que contribuyen a la estructura física y funcional del sistema. En la isla de Tarifa, *R. okamurae* ha epifitado y desplazado a organismos propios de superficies verticales iluminadas, sombreadas y oquedades, afectando a especies

sésiles de poríferos (*Crambe crambe*, *Ircinia sp.*), tunicados (*Polycitor adriaticus*, *Aplidium sp.*) y cnidarios, donde destaca la disminución, en términos de cobertura, de la especie protegida *A. calycularis* (García-Gómez *et al.*, 2020; 2021a).

La monopolización del sustrato puede afectar al fitness de algunas poblaciones de invertebrados relacionados con la comunidad residente (e. g., interacciones específicas de ingesta y puesta de nudibranquios con hidrozooos del género *Eudendrium*; Lámina 4B), o limitar el asentamiento espacial de poblaciones coloniales cuyas larvas utilizan mecanismos de dispersión pasiva (Ólaffson, 2017). En el caso de las colonias maduras, el desplazamiento espacial puede no ser tan acelerado como en otras especies bentónicas (e.g., macroalgas o macroinvertebrados vágiles) (véase García-Gómez *et al.*, 2020, 2021a) (Lámina 4C). Sin embargo, la magnitud del impacto es igualmente elevada, ya que una restricción de las estrategias reproductivas, junto con el desarrollo de tasas de crecimiento lentas, limitan la capacidad de recuperación frente a las perturbaciones (Linares *et al.*, 2005).

Las superficies biogénicas que ofrecen algunos grupos faunísticos han permitido observar el enganche y recubrimiento sobre especies vágiles de áreas calmadas de la BA, como *Sphaerechinus granularis* (CAGyPDS, 2020), *Maja squinado* (Lámina 4D) o *Bolma rugosa* (pers. obs). Una epibiosis desmesurada del alga podría alterar las relaciones con las comunidades epífitas (McCook *et al.*, 2001), alterar la disponibilidad de alimento para los consumidores del hospedador (Vergés *et al.*, 2011) y combatir las estrategias de resistencia que estas especies normalmente ofrecen a la perturbación del hábitat, como discuten Algar-Salas *et al.* (2022) en un trabajo sobre la influencia del incremento de *R. okamurae* en poblaciones de *Cladocora caespitosa* de la costa de Granada. Por otro lado, el daño físico por sobrecrecimiento o enganche de talos flotantes de *R. okamurae* (Lámina 4E) podría ser amplio y diverso, ya que el contacto podría reducir la disponibilidad de luz por sombreado, generar abrasión o desencadenar distintos efectos químicos (Kennelly, 1989).

En censos realizados en punta Carnero

(García-Gómez *et al.*, 2021b) y en la isla de las Palomas (extremo oeste) se ha destacado el alto recubrimiento de gorgonias como las especies *Eunicella spp.* (Lámina 5A, B) y *Leptogorgia lusitánica*, así como el peligro de otras 10 especies de invertebrados de interés conservacionista (CAGyPDS, 2020). Mientras que las actuaciones de seguimiento han resaltado la densidad de las poblaciones de *P. clavata* en punta Carnero en comparación con años anteriores (230,4 individuos/ha) (CAGyPDS, 2020), esta especie ha sido severamente afectada por la presencia del alga invasora en la costa sur del estrecho (Ceuta, 20 m de profundidad), donde la densidad de las colonias antes presentes ha disminuido y el número de ramas necrosadas ha aumentado paralelamente al incremento en cobertura de *R. okamurae* (Sempere-Valverde *et al.*, 2021).

Al igual que las macroalgas, la fauna juega un papel biogénico fundamental en la estructura física del medio marino. No obstante, muchas de las relaciones que invertebrados como esponjas o gorgonias guardan con la macrofauna son específicas e irremplazables ante la sustitución del hospedador (e. g. comensalismo o parasitismo). Esto aporta una heterogeneidad espacial (en términos de estructura taxonómica y funcional) que se perdería con una sustitución generalizada de *R. okamurae*, como ya se ha reportado en invertebrados estrechamente asociados a *P. clavata* (Navarro-Barranco *et al.*, 2021; Solís-Díaz *et al.*, 2022). En la BA, la heterogeneidad de la comunidad sésil en el intermareal permite el desarrollo de las comunidades de anfipodos bajo escenarios de estrés ambiental (Sedano *et al.*, 2021b). Puesto que dicha distribución está determinada por la identidad de los organismos sésiles a los que se asocian y la proporción de refugio, cualquier proceso de homogeneización biótica podría favorecer un empobrecimiento generalizado del hábitat y afectar a la resiliencia ante nuevas perturbaciones.

3.3. Las implicaciones indirectas de un paisaje transformado

La exclusión espacial de especies ingenieras afecta a la disponibilidad de recursos y presas, alterando las cadenas tróficas y el control que

ejercen algunos herbívoros y predadores en la estructura de la comunidad bentónica (Caronni *et al.*, 2015) (Lámina 1). Así, grupos tróficos superiores podrían verse afectados por la presencia de *R. okamurae* o, por otro lado, influir en la contingencia de la comunidad residente a la invasión. Por ejemplo, los herbívoros pueden facilitar al alga de una mayor disponibilidad de espacio por una presión de consumo enfocada en las comunidades residentes o, por el contrario, podrían regular los impactos negativos por consumo directo de la especie invasora, lo que sin embargo también modificaría las relaciones tróficas (Santamaría *et al.*, 2021). Hasta el momento, no existen evidencias de una posible regulación de la invasión de *R. okamurae* por herbívoros generalistas en las costas del estrecho. Prácticas experimentales con *P. lividus* señalan como posible responsable de ello al elevado contenido en dilkamural, un metabolito secundario que ha demostrado causar toxicidad a concentraciones naturales y que ha sido identificado en *R. okamurae* y no en otras macroalgas nativas (Casal-Porras *et al.*, 2021).

Respecto a los peces, se han señalado posibles interacciones con especies como *Spondyllosoma cantharus* (Chopa) (Figuerola *et al.*, 2020a), *Mugil spp.* o *Sarpa salpa* (obs. pers.), la cual también ha sido investigada por consumir otras especies de macroalgas invasoras en el Mediterráneo (caso de *Caulerpa racemosa*) (Klein y Verlaque, 2008). Sin embargo, es necesario esclarecer las interacciones con los grupos tróficos superiores. Teniendo en cuenta que *R. okamurae* puede albergar una comunidad diversa y abundante de invertebrados, los predadores omnívoros podrían estar relacionados con el alga invasora de forma ocasional por su interacción con la epifauna y no por ingerir el material vegetal (Navarro-Barranco *et al.*, 2019).

Otros procesos como la acumulación de talos suspendidos en la columna de agua también podrían tener efectos en las especies pelágicas costeras, cuyo comportamiento podría verse modificado debido a la disminución de la visibilidad (Kirby *et al.*, 2000). Por otro lado, la acumulación de biomasa en momentos estacionales clave puede conllevar

efectos indirectos en especies supralitorales y mesolitorales, como por ejemplo dificultando el asentamiento de juveniles reclutas de la especie protegida *P. ferruginea* o del vermético *Dendropoma lebeche* (CAGyPDS, 2020).

4. LA GENERACIÓN DE CONOCIMIENTO COMO ESTRATEGIA

Desde el Laboratorio de Biología Marina de la Universidad de Sevilla (LBM/US) se han realizado distintas actividades enfocadas a la evaluación del impacto ambiental de *R. okamurae* desde su introducción en 2016. Gran parte de las investigaciones realizadas se han centrado en el CG como área de estudio (Lámina 3). Así, se han llevado a cabo diversas actuaciones de monitorización que han permitido, entre otros objetivos: (1) delimitar la distribución geográfica de la especie en las primeras fases de expansión y reportar las implicaciones ambientales en su paso por el estrecho (García-Gómez *et al.*, 2018), (2) identificar el asentamiento y momento de expansión de la especie en ciertos enclaves del CG y el consecuente detrimento de la biota residente (García-Gómez *et al.*, 2020; 2021a), (3) fomentar la involucración ciudadana en la generación de conocimiento y la evaluación de impactos en el paisaje submarino (García-Gómez *et al.*, 2021a) y (4) identificar distintos mecanismos de colonización espacial de *R. okamurae* y evaluar la interacción con las comunidades de macroalgas del PNE (García-Gómez *et al.*, 2021b).

Dada la heterogeneidad ambiental de los fondos litorales del CG y la influencia del ambiente en la respuesta de la comunidad ante la invasión, actualmente se trabaja en la investigación de los procesos de sucesión primaria y secundaria bajo distintas condiciones ambientales (Lámina 5C, D). Esto permitirá generar hipótesis sobre los mecanismos de estructuración de la comunidad en los sistemas invadidos (e. g., interacción invasora-nativa) (Crall *et al.*, 2015), identificar la naturaleza del impacto (negativa, neutral o positiva) y, bajo distintas aproximaciones, aportar información útil de cara a la gestión (e. g., conocer las características espacio-temporales

de los sistemas más vulnerables o patrones de recuperación mediante tratamientos de exclusión de las especies invasoras) (Schantz *et al.*, 2017).

5. CONCLUSIONES

Tanto los sistemas perturbados como los hábitats más diversos y presuntamente estables del CG han sufrido una homogeneización taxonómica y funcional generalizada fruto de la superioridad competitiva de *R. okamurae*, desde las comunidades sésiles residentes a las comunidades asociadas. Pese a que los estudios basados en el impacto ecológico de *R. okamurae* son escasos en el marco de evaluación de la invasión, han aportado resultados suficientes para evidenciar el fuerte impacto acontecido en el EG y el CG. El escenario descrito advierte de las futuras consecuencias en las comunidades de áreas próximas susceptibles de ser invadidas y de la influencia del cambio global en la capacidad de resiliencia de los ecosistemas marinos del estrecho.

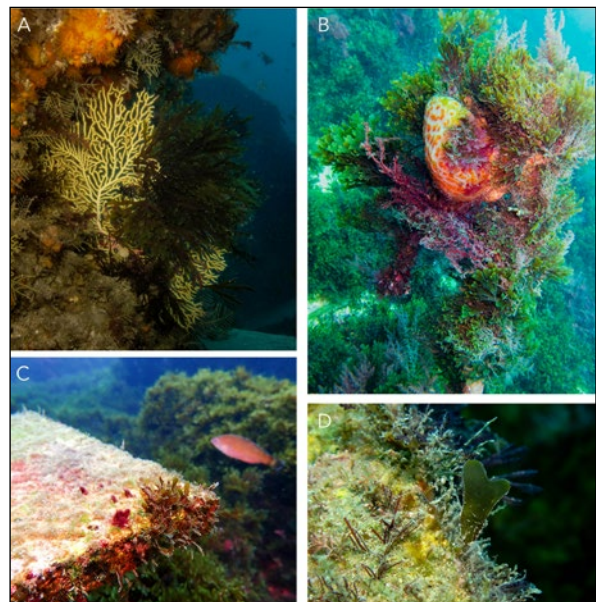


Lámina 5. *Eunicella labiata* con talos de *R. okamurae* enganchados por acción de las corrientes (Autora: María Montseny); B: colonia de *E. singularis* completamente epifitada. Entre las especies epifitas se distingue a *R. okamurae* y otras especies generalistas. C, D: estación de estudio de San García (BA, 7 metros) para el estudio de sucesión de las comunidades residentes en sistemas invadidos por *R. okamurae*. Puede distinguirse a la especie invasora, junto a otras especies, en el borde de la placa de estudio

6. AGRADECIMIENTOS

Agradecemos la financiación obtenida gracias al contrato predoctoral otorgado por el VI Plan Propio de Investigación de la Universidad de Sevilla (US) y a la Fundación CEPSA, Red Eléctrica de España (REE), Autoridad Portuaria de la BA (APBA), Diputación Provincial de Cádiz, ACERINOX, Organización de Productores de Pescado de Almadrabas (OPP-51) y ENDESA por su apoyo económico en los proyectos en curso relacionados específica o parcialmente con el alga invasora *Rugulopteryx okamurae* en la BA y EG. Adicionalmente, agradecemos el apoyo logístico del Puerto La Alcaidesa de La Línea, del Real Club Náutico (RCNLL) y del Club Marítimo de esta ciudad, así como a los Ayuntamientos de La Línea y Tarifa.

7. FUENTES Y BIBLIOGRAFÍA

- Agatsuma, Y., Kuwahara, Y. y Taniguchi, K. (2005). "Life cycle of *Dilophus okamurae* (Phaeophyceae) and its associated invertebrate fauna in Onagawa Bay, Japan". *Fisheries Science* (71), pp. 1107–1114.
- Algar-Salas, E., Espinosa, F., León-Muez, D. y Terrón-Sigler, A. (2022) "Respuesta a interacciones exógenas bióticas y abióticas del coral endémico y amenazado *Cladocora caespitosa*" *Chronica naturae*. Manuscrito no publicado.
- Altamirano, M., Muñoz, A. R., De la Rosa, J., Barrajón-Mínguez, A., Barrajón-Domenech, A., Moreno-Robledo, C. y Arroyo, M. C. (2008) "The invasive species *Asparagopsis taxiformis* (Bonnemaisoniales, Rhodophyta) on Andalusian coasts (Southern Spain): reproductive stages, new records and invaded communities". *Acta Botánica Malacitana* (33), pp. 5-15.
- Altamirano, M., Andreakis, N., Souza-Egipsy, V., Zanolla, M. y De la Rosa, J. (2014) "First record of *Caulerpa cylindracea* (Caulerpaceae, Chlorophyta) in Andalusia (Southern Spain)". *Anales del Jardín Botánico de Madrid* (2) pp. 1-9.
- Altamirano, M., De la Rosa, J. y Martínez-Medina, F.J. (2016). "Arribazones de la especie exótica *Rugulopteryx okamurae* (E.Y. Dawson) I.K. Hwang, W.J. Lee & H.S. Kim (Dictyotales, Ochrophyta) en el EG: primera cita para el Atlántico y España". *Algas* (52).
- Altamirano, M., De la Rosa, J., Martínez, F. J. y Muñoz, A. R. G. (2017). "Prolifera en el Estrecho un alga nunca citada en nuestro litoral de origen asiático, "*Rugulopteryx okamurae*" ocupa ya una gran extensión". *Quercus* (374), pp. 32–33.
- Altamirano, M., De la Rosa, J., Carmona, R., Zanolla, M. y Muñoz, A. R. (2019a). "Macroalgas invasoras en las costas andaluzas". *ALGAS* (55e), pp. 10-13.
- Altamirano, M., De la Rosa, J., Muñoz, A. R., Carbonell, A., Ros, M., León-Muez, D. y Calmaestra, R. G. (2019b). "Workshop de especies invasoras marinas: construyendo una propuesta para Andalucía. Conclusiones de la mesa redonda". *ALGAS* (55e), pp. 41-43.
- Archino, R. D. y Piazzini, L. (2021). "Macroalgal assemblages as indicators of the ecological status of marine coastal systems: A review". *Ecological Indicators* (129).
- Bermejo, R., Mangialajo, L., Vergara, J. J. y Hernández, I. (2014). "Comparison of two indices based on macrophyte assemblages to assess the ecological status of coastal waters in the transition between the Atlantic and Mediterranean eco-regions". *Journal Of Applied Phycology* (26), pp. 1899–1909.
- Bernal-Ibáñez, A., Chebaane, S., Sempere-Valverde, J., Faria, J., Ramalhosa, P., Kaufmann, M., Florido, M., Albert-Fonseca, A., Canning-Clode, J., Gestoso, I. y Cacabelos, E. (2022). "A worrying arrival: the first record of brown macroalga *Rugulopteryx okamurae* in Madeira Island and its invasive risk". *BioInvasions Records* (11).
- Blasco, C., Martín-Martín, R., Rull-Lluch, J. y Gómez-Garreta, A. (2020) "Contenido de ADN nuclear de dos especies introducidas en el Mediterráneo: *Rugulopteryx okamurae* y *Dictyota cyanoloma* (Dictyotales, Phaeophyceae)". *ALGAS* (56).
- Braga, R. R., Gómez-Aparicio, L., Heger, T., Vitule, J. R. S. y Jeschke, J. M. (2018). "Structuring evidence for invasional meltdown: broad support but with biases and gaps". *Biological Invasions* (20), 923–936.
- Boudouresque, C. F. y Verlaque, M. (2002). "Biological pollution in the Mediterranean Sea: invasive versus introduced macrophytes". *Marine Pollution Bulletin* (1).

- CAGyPDS (2020) Programa de Gestión Sostenible del Medio Marino Andaluz. Informe Regional 2020. Junta de Andalucía.
- Caronni, S., Calabretti, C., Delaria, M. A., Bernardi, G., Navone, A., Occhipinti-Ambrogi, A., Panzalis, P. y Ceccherelli, G. (2015). "Consumer depletion alters seagrass resistance to an invasive macroalga". *PLoS One* (2).
- Casal-Porras, I., Zubía, E. y Brun, F. G. (2021). "Dilkamural: A novel chemical weapon involved in the invasive capacity of the alga *Rugulopteryx okamurae* in the Strait of Gibraltar". *Estuarine, Coastal and Shelf Science* (257).
- Chapin, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., Hooper, D. U., Lavorel, S., Sala, O. E., Hobbie, S. E., Mack, M. C. y Díaz, S. (2000). "Consequences of changing biodiversity". *Nature* (405), pp. 234–242.
- Conradi, M., López-González, P. J. y García-Gómez, C. (1997). "The amphipod community as a bioindicator in Algeciras Bay (Southern Iberian Peninsula) based on a spatio-temporal distribution". *Marine Ecology* (18), pp. 97–111.
- Crall, A. W., Jarnevich, C. S., Young, N. E., Panke, B. J., Renz, M. y Stohlgren, T. J. (2015). "Citizen science contributes to our knowledge of invasive plant species distributions". *Biological Invasions* (17), pp. 2415–2427.
- Crooks, J. A. (2002). "Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers". *Oikos* (2), pp. 153–166.
- Cuevas, B., Arroba, A. I., de los Reyes, C., Gómez-Jaramillo, L., González-Montelongo, M. C., Zubía, E. (2021). "Diterpenoids from the brown alga *Rugulopteryx okamurae* and their anti-inflammatory activity". *Marine Drugs* (19).
- De la Lama-Calvente, D., Fernández-Rodríguez, M. J., Llanos, J., Mancilla-Leyton, J. M., Borja, R. (2021) "Enhancing methane, production from the invasive macroalga *Rugulopteryx okamurae* through anaerobic co-digestion with olive mill solid waste: process performance and kinetic analysis". *Journal of Applied Phycology volume* (33), pp. 4113–4124.
- De la Lama-Calvente, D., Fernández-Rodríguez, M. J., Ballesteros, M., Ruiz-Salvador, A. R., Raposo, F., García-Gómez, J. C. y Borja, R. (2023) "Turning an invasive alien species into a valuable biomass: Anaerobic digestion of *Rugulopteryx okamurae* after thermal and new developed low-cost mechanical pretreatments". *Science of The Total Environment* (856).
- De la Rosa, J., Arroyo, M. C., Barraón-Domenech, A., Fernández-Casado, M., Moreno-Lampreave, D., Remón, J. M., Vivas, S. (2019). "Experiencias de gestión de especies exóticas invasoras en el medio marino de Andalucía". *ALGAS* (55), pp. 32–34.
- Drake, J. M. y Lodge, D. M. (2004). "Global hot spots of biological invasions: Evaluating options for ballast-water management". *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* (271), pp. 575–580.
- El Aamri, F., Idhalla, M. y Tamsouri, M. N. (2018). "Occurrence of the invasive brown seaweed *Rugulopteryx okamurae* (E. Y. Dawson) I. K. Hwang, W. J. Lee & H. S. Kim (Dictyotales , Phaeophyta) in Morocco (Mediterranean Sea)". *Mediterranean Fisheries and Aquaculture Research* (2), pp. 92–96.
- Faria, J., Prestes, A. C. L., Moreu, I., Cacabelos, E. y Martins, G. M. (2022a). "Dramatic changes in the structure of shallow-water marine benthic communities following the invasion by *Rugulopteryx okamurae* (Dictyotales, Ochrophyta) in Azores (NE Atlantic)". *Marine Pollution Bulletin* (175).
- Faria, J., Prestes, A. C. L., Moreu, I., Martins, G. M., Neto, A.I. y Cacabelos, E. (2022b). "Arrival and proliferation of the invasive seaweed *Rugulopteryx okamurae* in NE Atlantic islands". *Botanica Marina* (65), pp. 45-50.
- Figueroa, F. L., Vega, J., Gómez-Valderrama, M., Korbee, N., Mercado, J. M., Bañares, E. y Flores-Moya, A. (2020a). "Invasión de la especie exótica *Rugulopteryx okamurae* en Andalucía I: Estudios preliminares de la actividad fotosintética". *ALGAS* (56), pp. 35–46.
- Figueroa, F. F., Mercado, J. M., Moreno-Ostos, E., Sánchez-Castillo, P., Franco, F., Bañares, E., Alarcón, F., Recuna, M y Noriega, J. (2020b) "Invasión de la especie exótica *Rugulopteryx okamurae* en Andalucía: II. Foro Alga Invasora" *ALGAS* (56), pp. 47-53.

- Flores-Moya, A., Fernández, J. y Xavier Niell, F. (1993). "Reproductive phenology, growth and primary production of *phyllariopsis purpurascens* (Phyllariaceae, phaeophyta) from the straits of gibraltar". *Journal Of Applied Phycology* (28), pp. 223–230.
- García-Gómez, J. C. (2002). *Paradigmas de una Fauna Insólita. Los Moluscos Opisthobranchios del EG. Algeciras: Instituto de Estudios Campogibaltareños.*
- García-Gómez, J. C., Corzo, J. R., López-Fe, C. M., Sánchez-Moyano, J. E., Corzo, M., Rey, J., Guerra-García, J. M. y García-Asencio, I. (2003). "Metodología cartográfica submarina orientada a la gestión y conservación del medio litoral: Mapa de las comunidades bentónicas del frente litoral norte del EG". *Boletín. Instituto Español de Oceanografía* (19), pp. 149–163.
- García-Gómez, J. C. y Magariño-Rubio, S. (2010). *Bucear en el último confín de Europa, la Isla de Tarifa. Algeciras: Instituto de Estudios Campogibaltareños.*
- García-Gómez, J. C., Sempere-Valverde, J., Ostalé-Valriberas, E., Martínez, M., Olaya-Ponzzone, L., Roi-González, A., Espinosa, E., Sánchez-Moyano, E., Megina, C. y Parada, J. A. (2018). "Rugulopteryx okamurae (E.Y. Dawson) I. K. Hwang, W. J. Lee & H.S. Kim (Dictyotales, Ochrophyta), alga exótica "explosiva" en el EG. Observaciones preliminares de su distribución e impacto". *Almoraima. Revista de Estudios Campogibaltareños* (49), pp. 97–113.
- García-Gómez, J. C., Sempere-Valverde, J., González, A. R., Martínez-Chacón, M., Olaya-Ponzzone, L., Sánchez-Moyano, E., Ostalé-Valriberas, E. y Megina, C. (2020). "From exotic to invasive in record time: The extreme impact of *Rugulopteryx okamurae* (Dictyotales, Ochrophyta) in the strait of Gibraltar". *Science Of The Total Environment* (704).
- García-Gómez, J.C., Florido, M., Olaya-Ponzzone, L., Rey Díaz de Rada, J., Donazar-Aramendía, I., Chacón, M., Quintero, J. J., Magariño, S. y Megina, C. (2021a). "Monitoring Extreme Impacts of *Rugulopteryx okamurae* (Dictyotales, Ochrophyta) in El Estrecho Natural Park (Biosphere Reserve). Showing Radical Changes in the Underwater Seascape". *Frontiers in Ecology and Evolution* (9).
- García-Gómez, J. C., Florido, M., Olaya-Ponzzone, L., Sempere-Valverde, J. y Megina, C. (2021b). "The Invasive Macroalga *Rugulopteryx okamurae*: Substrata Plasticity and Spatial Colonization Pressure on Resident Macroalgae". *Frontiers in Ecology and Evolution* (9).
- García-Gómez, J. C., Garrigós, M. y Garrigós, J. (2021c). "Plastic as a Vector of Dispersion for Marine Species With Invasive Potential. A Review". *Frontiers in Ecology and Evolution* (9).
- Giangrande, A., Arduini, D., Borghese, J., Del Pasqua, M., Lezzi, M., Petrocelli, A., Cecere, E., Longo, C. y Pierri, C. (2021). "Macrobenthic success of non-indigenous species related to substrate features in the mar grande of taranto, Italy (Mediterranean sea)". *BioInvasions Records* (10), pp. 238–256.
- Gili, J. M., Sardá, R., Madurell, T. y Rossi, S. (eds. Goffredo, S. y Dubinsky, Z) (2014). *The Mediterranean Sea: Its history and present challenges* (12), pp. 213–236.
- Guerra-García, J. M., Sánchez-Moyano, J. E., Corzo, J., Moreno-Rivas, S. y García-Gómez, J. C. (2000). "Descripción de las comunidades de algas de la Isla de las Palomas (Tarifa) y de otros enclaves del Sur de España". *Almoraima. Revista de Estudios Campogibaltareños* (23), pp. 189–194.
- Guerra-García, J. M., Cabezas, P., Baeza-Rojano, E., Espinosa, F. y García-Gómez, J. C. (2009). "Is the north side of the strait of gibraltar more diverse than the south side? A case study using the intertidal peracarids (Crustacea: Malacostraca) associated to the seaweed *Corallina elongata*". *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* (89), pp. 387–397.
- Guerra-García, J. M., Cabezas, P., Baeza-Rojano, E. y García-Gómez, J. C. (2011). "Spatial patterns and seasonal fluctuations of intertidal macroalgal assemblages from Tarifa Island, southern Spain: relationship with associated Crustacea". *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* (1), pp. 107–116.
- Kennelly, S. (1989). "Effects of kelp canopies on understory species due to shade and scour". *Marine Ecology Progress Series* (50), pp. 215–224
- Kirby, D. S., Fiksen, Ø. y Hart, P. J. B. (2000) "A dynamic optimisation model for the behaviour of tunas at ocean fronts" *Fisheries Oceanography* (9), pp. 328–342.

- Klein, J. y Verlaque, M. (2008). "The Caulerpa racemosa invasion: A critical review". *Marine Pollution Bulletin* (56), pp. 205–225.
- Levine, J. M., Adler, P. B. y Yelenik, S. G. (2004). "A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions". *Ecology Letters* (7), pp. 975–989.
- Linares, C., Coma, R., Diaz, D., Zabala, M., Hereu, B. y Dantart, L. (2005). "Immediate and delayed effects of a mass mortality event on gorgonian population dynamics and benthic community structure in the NW Mediterranean Sea". *Marine Ecology Progress Series* (305), pp. 127–137.
- López-González, P. (1993). *Taxonomía y zoogeografía de los antozoos del EG y áreas próximas*. Tesis doctoral. Universidad de Sevilla.
- McCook, L. J., Jompa, J. y Diaz-Pulido, G. (2001). "Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms". *Coral Reefs* (19), pp. 400–417.
- Mercado, J. M., Gómez-Jakobsen, F., Korbee, N., Aviles, A., Bonomi-Barufi, J., Muñoz, M., Reul, A., Figueroa, F. L. (2022). Analyzing environmental factors that favor the growth of the invasive brown macroalga *Rugulopteryx okamurae* (Ochrophyta): The probable role of the nutrient excess". *Marine Pollution Bulletin* (174).
- Martínez-Laiz, G. (2022). *Bridging gaps for preventive management of marine bioinvasions associated to the recreational boating vector: vector assessment, baseline surveys and social perception*. Tesis doctoral. Universidad de Sevilla.
- Merchán, A., Altamirano, M. y Carmona, R. (2020) "¿Podría la eutrofización costera potenciar la proliferación del alga invasora *Rugulopteryx okamurae* (Dictyotales, Ochrophyta)?" *ALGAS* (56), pp. 107-109.
- Moreno-Ostos, E., L. Figueroa, F., Mercado, J. M., Sánchez Castillo, P., Bañares, E., Franco, F. I., Recuna, M., Noriega, J. y Alarcón, F. (2021). "Un esfuerzo de integración para contribuir a la gestión de la invasión del alga *Rugulopteryx okamurae* en las costas de Andalucía: el Foro Alga Invasora" *Ecosistemas* (1).
- Muñoz, A. R. Martín-Taboada, A., De la Rosa, J., Carmona, R., Zanolla, M. y Altamirano, M. (2019) "La modelación de la distribución de especies como herramienta en la gestión de invasiones biológicas en el medio marino: el caso de *Rugulopteryx okamurae* (Dictyotaceae, Ochrophyta) en el Mediterráneo" *ALGAS* (55e) pp. 37-40.
- Muñoz-Jiménez, M., Carmona, R. y Altamirano, M. (2020) "Variabilidad temporal de la actividad fotosintética del alga invasora *Rugulopteryx okamurae* (Dictyotales, Ochrophyta) en el EG". *ALGAS* (56).
- MITECO. 2022. Estrategia de Control del Alga *Rugulopteryx okamurae* en España. Ministerio para la Transición Ecológica y el Reto Demográfico, Gobierno de España.
- Naranjo, S. A., Carballo, J. L. y García-Gómez, J.C. (1996). "Effects of environmental stress on ascidian populations in Algeciras Bay (southern Spain). Possible marine bioindicators?". *Marine Ecology Progress Series* (144), pp. 119–131.
- Navarro-Barranco, C., Muñoz-Gómez, B., Saiz, D., Ros, M., Guerra-García, J. M., Altamirano, M., Ostalé-Valriberas, E. y Moreira, J. (2019). "Can invasive habitat-forming species play the same role as native ones? The case of the exotic marine macroalga *Rugulopteryx okamurae* in the Strait of Gibraltar". *Biological Invasions* (21), pp. 3319–3334.
- Navarro-Barranco, C., Moreira, J., Espinosa, F., Ros, M., Rallis, I., Sempere-Valverde, J. Ostalé-Valriberas, E., Altamirano, M., García-Gómez, J. C. y Guerra-García, J. M. (2021). "Evaluating the vulnerability of coralligenous epifauna to macroalgal invasions". *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* pp. 1–15
- Ocaña, Ó., Alfonso-Carrillo, J. y Ballesteros, E. (2016). "Massive proliferation of a dictyotalean species (Phaeophyceae, Ochrophyta) through the Strait of Gibraltar". *Revista de la Academia Canaria de Ciencias* (28), pp. 165–169.
- Ólafsson, E. (2017). *Marine Macrophytes as Foundation Species*. Boca Raton: USA.
- Orfanidis, S., Panayotidis, P. y Uglund, K. I. (2011). "Ecological Evaluation Index continuous formula (EEI-c) application: A step forward for functional groups, the formula and reference condition values". *Mediterranean Marine Science* (12), pp. 199–231.
- Patón, D., García-Gómez, J.C., Loring, J. y Torres, A. (2022). "Composting the Invasive

Toxic Seaweed *Rugulopteryx okamurae* Using Five Invertebrate Species, and a Mini-review on Composting Macroalgae". *Waste and Biomass Valorization*.

- Roca, M., Dunbar, M.B., Román, A., Caballero, I., Zoffoli, M.L., Gernez, P. y Navarro, G. (2022). "Monitoring the marine invasive alien species *Rugulopteryx okamurae* using unmanned aerial vehicles and satellites". *Frontiers in Marine Science* (9).
- Rosas-Guerrero, J., Carmona, R. y Altamirano, M. (2020). "Efecto de la temperatura y la irradiancia sobre el crecimiento, la propagación vegetativa y la actividad fotosintética del alga invasora *Rugulopteryx okamurae* (Dictyotales, Ochrophyta)". *ALGAS* (56).
- Ruitton, S., Blanfuné, A., Boudouresque, C. F., Guillemain, D., Michotey, V., Roblet, S., Thibault, D., Thibaut, T. y Verlaque, M. (2021). "Rapid Spread of the Invasive Brown Alga *Rugulopteryx* in a National Park in Provence (France, Mediterranean Sea)". *Water* (13).
- Salido, M. y Altamirano, M. (2020). "Variabilidad temporal de la morfología e invasividad de *Rugulopteryx okamurae* (Dictyotales, Ochrophyta) en el EG". *ALGAS* (56).
- Sánchez-Moyano, J. E. (1996). *Variación espacio-temporal en la composición de las comunidades animales asociadas a macroalgas como respuestas a cambios en el medio: implicaciones en la caracterización ambiental de las áreas costeras*. Tesis doctoral. Universidad de Sevilla.
- Sánchez-Moyano, J. E., García-Adiego, E. M., Estacio, F. y García-Gómez, J.C. (2002). "Effect of environmental factors on the spatial variation of the epifaunal polychaetes of the alga". *Hydrobiologia* (470), pp. 133–148.
- Santamaría, J., Tomas, F., Ballesteros, E. y Cebrian, E. (2021). "Herbivory on the Invasive Alga *Caulerpa cylindracea*: The Role of Omnivorous Fishes". *Frontiers in Marine Science* (8), pp. 1–10.
- Santana, I., Félix, M., Guerrero, A. y Bengoechea, C. (2022). "Processing and Characterization of Bioplastics from the Invasive Seaweed *Rugulopteryx okamurae*". *Polymers*, (14).
- Schantz, M. C., Espeland, E. K. y Duke, S. E. (2017) "Measuring succession: methods for establishing long-term vegetation monitoring sites". *Plant Ecology* (218), pp. 1201–1212.
- Sedano, F., Tierno de Figueroa, J. M. Navarro-Barranco, C., Ortega, E., Guerra-García, J. M. y Espinosa, F. (2020a). "Do artificial structures cause shifts in epifaunal communities and trophic guilds across different spatial scales?". *Marine Environmental Research* (158).
- Sedano, F., Navarro-Barranco, C., Guerra-García, J. M. y Espinosa, F. (2020b). "From sessile to vagile: Understanding the importance of epifauna to assess the environmental impacts of coastal defence structures". *Estuarine, Coastal and Shelf Science* (235).
- Sempere-Valverde, J., Ostalé, E., Maestre, M., González, R., Bazairi, H. y Espinosa, F. (2021). "Impacts of the non-indigenous seaweed *Rugulopteryx okamurae* on a Mediterranean coralligenous community (Strait of Gibraltar): the role of long-term monitoring". *Ecological Indicators* (121).
- Solís-Díaz, M., Navarro-Barranco, C., Mateu-Vicens, G. y Espinosa, F. (2022). "Distribution patterns of epibiotic macrobenthic foraminifera associated to coralligenous habitats of the strait of Gibraltar". *Regional Studies in Marine Science* (49).
- Soussi, A., Bersani, C., Sacile, R., Bouchta, D., El Amarti, A., Seghioeur, H., Nachite, D. y Al Miys, J. (2020). "Coastal risk modelling for oil spill in the mediterranean sea". *Advances in Science, Technology and Engineering Systems* (5), pp. 273–286.
- Terrón-Sigler, A., León-Muez, D., Peñalver-Duque, P., Gálvez-César, R. y Espinosa Torre, F. (2016). "Geographic distribution of *Astroides calycularis* (Scleractinia: Dendrophylliidae) as a baseline to assess future human impacts on the Southern Iberian Peninsula". *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* (96), pp. 1181–1189.
- Torrecilla-Roca, I. y Guerra-García, J. M. (2012). "Feeding habits of the peracarid crustaceans associated to the alga *Fucus spiralis* in Tarifa Island, Cádiz (Southern Spain)". *Zoológica baetica* (23), pp. 39-47.
- Tsirintanis, K., Azzurro, E., Crocetta, F., Dimiza, M., Frogliola, C., Gerovasileiou, V., Langeneck, J., Mancinelli, G., Rosso, A., Stern, N., Triantaphyllou, M., Tsiamis, K., Turon, X.,

Verlaque, M., Zenetos, A. y Katsanevakis, S. (2022). "Bioinvasion impacts on biodiversity, ecosystem services, and human health in the Mediterranean Sea". *Aquatic Invasions* (3), p. 308–35.

- Vergés, A., Alcoverro, T. y Romero, J. (2011). "Plant defences and the role of epibiosis in mediating within-plant feeding choices of seagrass consumers". *Oecologia* (166), pp. 381-390.
- Verlaque, M., Steen, F., De Clerck, O. (2009). "Rugulopteryx (Dictyotales, Phaeophyceae), a genus recently introduced to the Mediterranean". *Phycologia* (48), pp. 536–542.
- Williams, S. L. y Smith, J. E. (2007). "A Global Review of the Distribution, Taxonomy, and Impacts of Introduced Seaweeds". *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* (38), pp. 327–359.
- Zabala, M. y Ballesteros, E. (1989). "Surface-dependent strategies and energy flux in benthic marine communities or, why corals do not exist in the Mediterranean". *Science Scientia Marina* (53), pp. 3–17.

Marta Florido

Laboratorio de Biología Marina, Dpto. de Zoología, Facultad de Biología, Universidad de Sevilla
Área de Investigación Biológica I+D+i del Acuario de Sevilla

César Megina

Biodiversidad y Ecología de Invertebrados Marinos, Facultad de Biología, Universidad de Sevilla
Área de Investigación Biológica I+D+i del Acuario de Sevilla

José Carlos García Gómez

Laboratorio de Biología Marina, Dpto. de Zoología, Facultad de Biología, Universidad de Sevilla
Área de Investigación Biológica I+D+i del Acuario de Sevilla

Cómo citar este artículo

Marta Florido, César Megina y José Carlos García Gómez. "Coexistiendo con una invasora en el estrecho de Gibraltar: la integración de *Rugulopteryx okamurae* en la fauna y flora residente". *Almoraima. Revista de Estudios Campogibaltareños* (58), abril 2023. Algeciras: Instituto de Estudios Campogibaltareños, pp. 233-248.
