

UNIVERSIDAD DE ALMERÍA



FACULTAD DE CIENCIAS EXPERIMENTALES



TRABAJO FIN DE GRADO EN CIENCIAS AMBIENTALES

Curso 2015/2016

Modalidad: Bibliográfico



**Expansión e impactos de 3 algas invasoras que amenazan
las praderas de *Posidonia oceanica* (L.) Delile
(Posidoniaceae)**

Nerea Rubia Pina

Tutora M^a Jacoba Salinas Bonillo

Índice

Resumen	1
Palabras clave	1
Abstract	1
Keywords	2
1. Introducción y antecedentes	3
1.1. Un poco de historia sobre la introducción de especies exóticas	3
1.2. Algunas definiciones de interés	4
1.3. Cambio global y sus impulsores directos	5
1.4. Problemática de las especies invasoras	7
1.5. Las invasiones biológicas en el mar Mediterráneo	10
1.6. Objetivo general y específicos	12
2. Metodología	13
2.1. Selección de fuentes	13
2.2. Gestor de referencias bibliográficas	13
2.3. Cronograma	15
3. Revisión bibliográfica	16
3.1. <i>Posidonia oceanica</i>	16
- Descripción	16
- Origen y hábitat natural	17
- Biología de la especie	18
- Impactos sobre las praderas de <i>Posidonia oceanica</i>	19
3.2. Clasificación de las especies invasoras objeto de estudio	21
3.3. <i>Caulerpa taxifolia</i>	21
- Descripción	21
- Origen y hábitat natural	22
- Biología de la especie	23
- Introducción en el mar Mediterráneo	24
- Impactos sobre el medio	25
- Impactos sobre las praderas de <i>Posidonia oceanica</i>	26
- Medidas de control	27
3.4. <i>Caulerpa cylindracea</i>	29
- Descripción	29

-	Origen y hábitat natural	29
-	Biología de la especie	30
-	Introducción en el Mediterráneo	31
-	Impactos sobre el medio	32
-	Impacto sobre las praderas de <i>Posidonia oceanica</i>	33
-	Medidas de control	34
3.5.	<i>Lophocladia lallemandii</i>	35
-	Descripción	35
-	Origen y hábitat natural	36
-	Biología de la especie	36
-	Introducción en el mar Mediterráneo	38
-	Impactos sobre el medio	38
-	Impactos sobre las praderas de <i>Posidonia oceanica</i>	39
-	Medidas de control	40
3.6.	Evolución del estado de las especies en el mar Mediterráneo	42
3.6.1.	Situación durante los primeros años desde su descubrimiento	42
-	<i>Caulerpa taxifolia</i>	42
-	<i>Caulerpa cylindracea</i>	46
-	<i>Lophocladia lallemandii</i>	49
3.6.2.	Situación de las especies a principios del siglo XXI	51
-	<i>Caulerpa taxifolia</i>	51
-	<i>Caulerpa cylindracea</i>	52
-	<i>Lophocladia lallemandii</i>	57
3.6.3.	Situación de las especies en la actualidad	60
-	<i>Caulerpa taxifolia</i>	60
-	<i>Caulerpa cylindracea</i>	61
-	<i>Lophocladia lallemandii</i>	63
4.	Síntesis del conocimiento sobre <i>Caulerpa taxifolia</i> , <i>Caulerpa cylindracea</i> y <i>Lophocladia lallemandii</i> en el mar Mediterráneo	66
4.1.	Cómo han evolucionado los focos de las tres especies a lo largo del tiempo	66
-	Siglo XX	66
-	Desde el año 2000 al 2010	67
-	Situación actual	68

4.2. Acciones integrales para el freno a las invasiones	71
5. Conclusiones	73
6. Referencias bibliográficas	75
7. Agradecimientos.....	94

Resumen

Las invasiones biológicas son uno de los principales motores del cambio global y una de las mayores amenazas para la biodiversidad. Las praderas de *Posidonia oceanica* representan la comunidad clímax del mar Mediterráneo, tratándose de un hábitat endémico único, que aporta, no sólo riqueza en especies sino también, de forma indirecta, un importante sostén económico. Sin embargo, los hábitats de posidonia se encuentran seriamente amenazados, entre otros motivos, debido a especies invasoras. *Caulerpa taxifolia*, *C. cylindracea* y *Lophocladia lallemandii* están consideradas tres de las especies con mayor potencial invasor en el mar Mediterráneo. El presente Trabajo Fin de Grado analiza su evolución a lo largo de su trayectoria de invasión de estas aguas, dejando claro que la tendencia invasora de cada una es muy diferente. La gran extensión que han alcanzado se debe, entre otros motivos, a la falta de información rigurosa sobre la identidad y biología de estas especies, que ha impedido actuaciones tempranas, y a la dificultad para trabajar en medios acuáticos. Un buen conocimiento de las tendencias poblacionales de dichas especies es esencial para poder llevar a cabo medidas de prevención, erradicación y control, con el fin de preservar ecosistemas de gran valor como los de posidonia.

Palabras clave

Biodiversidad, cambio global, *Caulerpa cylindracea*, *Caulerpa taxifolia*, dinámica poblacional, evolución, *Lophocladia lallemandii*, mar Mediterráneo, *Posidonia oceanica*.

Abstract

Biological invasions are one of the most important motors of global change and one of the biggest threats to biodiversity. *Posidonia oceanica* meadows represent the climax community of the Mediterranean sea, being an unique endemic habitat that holds, not only species richness but also, in an indirect way, an important economic support. Nevertheless these habitats are seriously threated by, amongst others, invasive species. *Caulerpa taxifolia*, *C. cylindracea* and *Lophocladia lallemandii* are considered three of the species with the highest invasive potential in Mediterranean Sea. The current Bachelor thesis analyzes their evolution along their invasive trajectory throughout these waters, setting clear that the invasive tendency of each one is very different. The great extension that they have reached is due, amongst others, to the lack of rigorous information about the identity and biology of these species, which has led to an impediment on early actions, and to a struggle at working in aquatic mediums. A good knowledge of the population tendencies of these species is essential to carry out prevention,

eradication and control measures with the goal to preserve ecosystems with such high value as posidonia meadows.

Keywords

Biodiversity, *Caulerpa cylindracea*, *Caulerpa taxifolia*, evolution, global change, *Lophocladia lallemandii*, Mediterranean Sea, population dynamics, *Posidonia oceanica*.

1. Introducción y antecedentes

1.1. Un poco de historia sobre la introducción de especies exóticas

La introducción de organismos vivos, fuera de su área de distribución original, de manera intencionada, surge con la necesidad humana de obtener bienes distintos a los locales, es decir, en el momento en el cual, el ser humano pasa de nómada a sedentario. Esta actividad nace con el inicio y evolución de la agricultura. De hecho, algunos autores apuntan al período Neolítico como el punto de inflexión en el que una especie debe ser considerada como especie nativa de una región (Webb, 1985). Sin embargo, la actividad humana ha hecho que, en ocasiones, sea una tarea difícil concretar cuándo una especie es nativa o exótica. A veces, incluso aparecen especies exóticas incluidas en apéndices de especies protegidas (Klemm, 1996).

En Europa, el mar Mediterráneo ha permitido el vínculo entre pueblos y regiones muy distantes entre sí desde tiempos inmemoriales. La navegación en la antigüedad clásica supuso un avance enorme en el transporte de materiales y mercancías (Argüelles *et al.*, 2006). Los fenicios fueron los grandes navegantes del Mediterráneo y los primeros comerciantes capaces de atravesarlo con este fin. Este pueblo entró en contacto con los íberos, en España, poco después del año 800 a.C. (Harrison, 1989). Entre otros bienes, comercializaban con vino, aceites y frutas provenientes de España y con especias y animales exóticos, como el pavo real, procedentes de la India occidental y Etiopía (Sanpere i Miquel, 1886). Se puede deducir, por tanto, que la introducción de especies exóticas, dentro de Europa, se remonta a la Edad de Bronce.

La circulación de animales y plantas provenientes de otras partes del mundo no acaba aquí. Paulatinamente, este flujo fue creciendo conforme el ser humano abrió nuevas vías de comunicación. El descubrimiento del continente americano en 1492 representó un hito en cuanto a la introducción de especies se refiere. De hecho, se utiliza esta fecha como uno de los métodos para categorizar a las especies introducidas en Europa, Asia y África. Las especies introducidas antes del año 1500 se denominan “arqueófitos” y los “neófitos” son las introducidas después de este año (Vilá *et al.*, 2008). Sin embargo, algunos autores sugieren que la introducción de especies en el continente americano es anterior a la época colombina (Storey *et al.*, 2011). En torno a este período, Vasco da Gama abre la ruta marítima con la India lo que incrementa considerablemente el paso de especies a ambos lados del continente (Argüelles *et al.*, 2006).

En el siglo XIX, el desarrollo de los medios de transporte disminuye el tiempo empleado para realizar los trayectos y aumenta el número de desplazamientos. Esto incrementa el movimiento de especies, tanto de manera voluntaria como involuntaria, fuera de su ámbito.

Sin embargo, el siglo XX es crucial para entender la situación actual de las especies exóticas. Se producen una serie de cambios ligados al incremento de la velocidad de los medios

de transporte, como la expansión del uso del transporte aéreo, y la mejora de la calidad de vida en los países desarrollados. El llamado proceso de globalización incluye un flujo desbordante de materias primas y mercancías desde los países de origen hasta los países consumidores. Se abren nuevas vías de comunicación, como el Canal de Suez en 1869 (Mooney & Cleland, 2001) o el Canal de Panamá que ponen en contacto especies delimitadas por barreras geográficas. El turismo a larga distancia es más frecuente, al igual que la posesión de mascotas exóticas o plantas ornamentales y el número de establecimientos como zoológicos y acuarios también aumenta (Argüelles *et al.*, 2006). Esta creciente globalización multiplica la escala espacial de las introducciones y el número, frecuencia y cantidad de especies que se transportan (Vilá *et al.*, 2008).

De hecho, en innumerables ocasiones, estas introducciones se producen de manera involuntaria como consecuencia directa de actividades humanas. Así, por ejemplo, el mejillón cebra, *Dreissena polymorpha* Pallas (Figura 1) se expande por Europa desde el siglo XIX a través de los canales de navegación interfluviales que se encuentran entre las cuencas del mar Caspio y Negro con sus alrededores (MAGRAMA, 2013d). Y, el mosquito tigre, *Aedes albopictus* Skuse, se distribuye a escala mundial mediante el transporte marítimo de mercancías, como el bambú y neumáticos usados (MAGRAMA, 2013a) entre otros.



Figura 1. Detalle del mejillón cebra, *Dreissena polymorpha*. Fuente: Vilá *et al.* (2008).

1.2. Algunas definiciones de interés

Existen dos conceptos en esta temática que a veces se confunden: especies exóticas vs. especies invasoras. Las razones por las que se mezclan estos términos son varias. Una de ellas, según apunta Richardson *et al.* (2000) es que la magnitud y las dimensiones de las invasiones han cambiado desde la primera vez que se utilizaron este tipo de términos.

En 1992, el Convenio sobre la Diversidad Biológica estableció las definiciones para estos términos. Se define especie exótica como aquella que haya sido introducida fuera de su ámbito natural. Y se define especie invasora, como aquella especie exótica que supone un peligro para la diversidad biológica del lugar donde se haya introducido (ONU, 1992). Con este sentido, se entiende que las especies invasoras que no causen daño económico, en la salud humana o ambiental no se considerarán como tal. Esta acepción resulta antropocéntrica, puesto que el impacto ambiental tenido en cuenta para establecer cuándo una especie es invasora o no, se apoya en la cantidad de información disponible o en los estudios realizados (Vilá *et al.*, 2008).

Algunos autores (Box, 2008), definen especies invasoras como aquellas que por acción humana son trasladadas desde su lugar de origen a otro lugar fuera de su distribución original. Sin embargo, esta definición puede resultar imprecisa pues a veces no es directamente el ser humano quien está implicado en su dispersión y abarcaría muchas especies que no llegan a alcanzar la problemática relacionada con las especies invasoras.

Tal es la controversia en torno a este tema que algunos autores como Colautti & MacIsaac (2004) proponen un método de definición para lograr una terminología objetiva sobre especies invasoras y evitar así confusiones. Por ello, es imprescindible, antes que nada, concretar el sentido con el que se utilizan estos términos en este trabajo. De acuerdo con Davis & Thompson (2001) resulta contraproducente utilizar estos conceptos de forma paralela al resto de la sociedad. Por lo tanto, se aplicarán de acuerdo a la terminología empleada en la Convención sobre Diversidad Biológica, resulten antropocéntricos o no:

“**Especies exóticas**” son especies, subespecies o taxones inferiores, introducidos fuera de su área de distribución natural en el pasado o actualmente, incluyendo cualquier parte, gametos, semillas, huevos o propágulos de dichas especies que podrían sobrevivir y, por tanto, reproducirse.

“**Especies exóticas invasoras**” se refiere a las especies exóticas cuya introducción y/o difusión amenazan a la diversidad biológica.

1.3. Cambio global y sus impulsores directos

El término cambio global recoge el conjunto de cambios en los procesos que determinan el funcionamiento del sistema Tierra afectados por las actividades humanas (Duarte, 2006). Las especies invasoras y el cambio climático son considerados como los principales impulsores de alteración de ecosistemas a escala global (Vilá *et al.*, 2008). Sin embargo, estos motores de alteración no deben analizarse por separado. Una de las causas más notables del cambio climático actual es el aumento de la temperatura (Figuras 2 y 3). Este aumento juega un papel importante en la distribución y la abundancia de especies exóticas introducidas (Walther *et al.*, 2009), de

manera que aquellas de zonas cálidas podrían incrementar su rango de expansión a medida que el cambio climático continúe con esta tendencia.

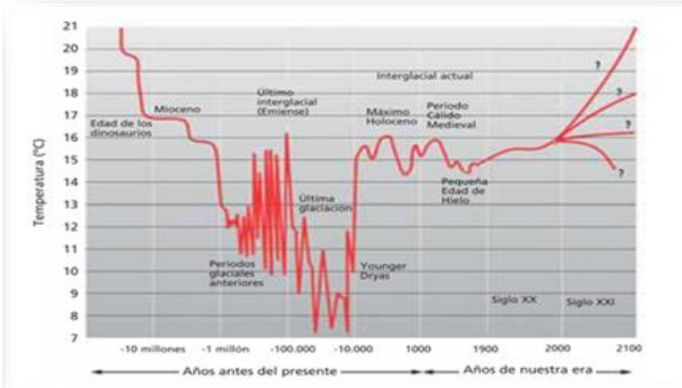
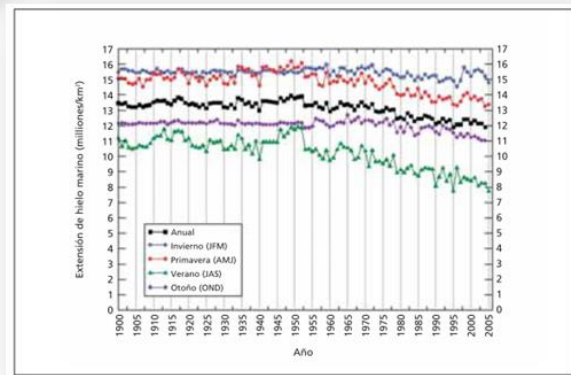


Figura 2. Variación de la temperatura media en la Tierra a escala geológica (eje x en escala logarítmica). Fuente: Duarte (2006).

Figura 3. Extensión del hielo marino en distintas estaciones del Hemisferio Norte. Fuente: Duarte (2006).



Existen numerosos estudios que constatan la expansión de especies invasoras debido al cambio climático y sus posibles consecuencias mediante distintos modelos de predicción (Thomas *et al.*, 2004; Thuiller, 2005; Broennimann & Guisan, 2008; Peterson *et al.*, 2008). Sin embargo, el posible potencial invasor de una especie, ante distintos escenarios climáticos, es muy complejo y no puede basarse en simples generalizaciones (Peterson *et al.*, 2008). Además los requisitos ecológicos de las especies podrían cambiar durante el proceso de invasión (Pearman *et al.*, 2008).

Las especies nativas, previsiblemente, reducirán su grado de ajuste al ambiente, lo cual puede generar mayores oportunidades para las especies exóticas mejor adaptadas a los cambios producidos (Vilá *et al.*, 2008). De igual modo, puede ocurrir que algunas especies invasoras vean reducida su distribución, si la condición principal que las favoreció en su dispersión se viese perjudicada por un rápido cambio de las condiciones (Dukes & Mooney, 1999). O incluso que especies nativas actúen como especies invasoras, expandan su distribución y perjudiquen a otras especies nativas como resultado de estos cambios (Rahel & Olden, 2008).

El cambio global tiene consecuencias sobre la biodiversidad difíciles de abordar. En los medios marinos la sobrepesca ha provocado que se haya reducido la biomasa pesquera en un 90%. Esto ha supuesto un cambio fundamental de la organización en las cadenas tróficas marinas, pues se ha producido, por ejemplo, una proliferación de algas en ecosistemas costeros debido a la reducción del número de herbívoros que se alimentan de éstas (Duarte, 2006).

Las especies invasoras, como uno de los motores del cambio global, producirán sus mayores efectos a largo plazo, sin embargo, estos son inmediatos si los situamos a la misma escala de tiempo que el cambio climático. En el mar Mediterráneo, las invasiones biológicas previsiblemente producirán cambios de mayor magnitud que el cambio climático en los próximos 50 años (Vilá *et al.*, 2008). De hecho en la actualidad, las especies marinas invasoras ya han provocado la pérdida de praderas submarinas y la biodiversidad asociada a éstas (Duarte, 2006).

1.4. Problemática de las especies invasoras

La problemática derivada de la introducción de especies invasoras es amplia y variada. Normalmente, se tiende a cuantificar los daños y riesgos en variables económicas, pero suelen ser de mayor magnitud los daños ambientales, pues en muchos casos son irreversibles.

Las especies invasoras pueden actuar como vectores de **propagación de enfermedades**, producir importantes **costes económicos**, **alterar los procesos ecosistémicos**, reducir la diversidad biológica de la zona, etc. (Vitousek *et al.*, 1996). Además, un creciente número de estudios indican que la introducción de consumidores como predadores, puede transformar la composición de las comunidades y las propiedades de los ecosistemas mediante el cambio de los ciclos de los nutrientes y de las cascadas tróficas (Simberloff *et al.*, 2013).

La diversidad específica de los ecosistemas influye en su resiliencia y resistencia ante los cambios ambientales (Figura 4), por lo que la biodiversidad puede determinar la habilidad de especies exóticas para invadir comunidades (Chapin *et al.*, 2000).

Es ampliamente conocido que las especies invasoras son una **amenaza para la biodiversidad**. Según la IUCN (*International Union for Conservation of Nature*) las invasiones biológicas son una de las mayores amenazas para la diversidad biológica nativa de una región. Los hábitats que han estado aislados físicamente durante milenios, como la Antártida o las islas, sufren en mayor medida las consecuencias de las invasiones, puesto que en sus ecosistemas se han desarrollado ciertas especies, normalmente únicas, que resultan vulnerables ante cambios de rápida transición (*Invasive Species Specialist Group*, 2000). Esto provoca enormes pérdidas en muchas de estas zonas, consideradas puntos calientes de biodiversidad.

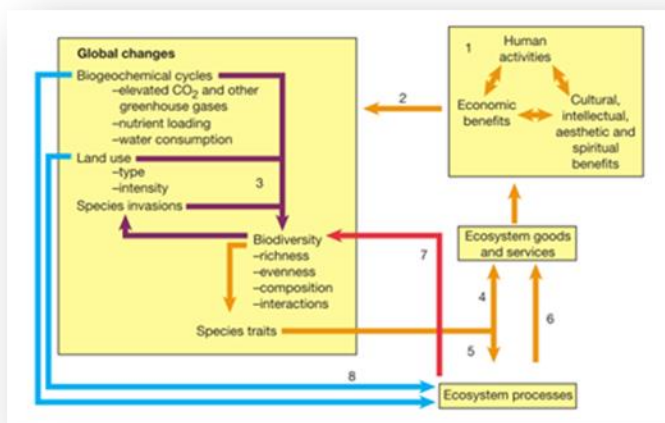


Figura 4. El papel de la biodiversidad en el cambio global. Fuente: Chapin *et al.* (2000).

Existen multitud de beneficios derivados de la biodiversidad; funciones ecosistémicas como el almacenamiento de carbono o los ciclos de nutrientes; servicios ecosistémicos como la regulación del clima, el control de la erosión o la educación y el recreo; y bienes como fuente de alimentos y materiales o hábitat y refugio (Duarte, 2000). Los cambios en la biodiversidad pueden tener consecuencias directas sobre los servicios ecosistémicos e indirectas sobre los bienes y procesos ecosistémicos, dando como resultado cambios en las actividades económicas y sociales humanas (Chapin *et al.*, 2000). Los servicios que podemos encontrar en las praderas de posidonia son, por ejemplo, la regulación de la calidad del aire y el agua, provisión de alimento, ciclo de nutrientes o áreas de reproducción y guardería de multitud de especies, entre otros (Salomidi *et al.*, 2012).

La **extinción de especies** es otra de las consecuencias de las invasiones biológicas. No siempre una invasión se traduce en la extinción de una especie, pero sí que contribuyen y tienen un papel importante en la evolución de esta consecuencia. Según el Libro Rojo de la UICN de 2004, las especies invasoras son responsables de poner en peligro al 5.4% de las especies con algún grado de amenaza (Argüelles *et al.*, 2006). Además, han sido las causantes de cientos de extinciones en todo el mundo (*Invasive Species Specialist Group*, 2000). Como ejemplo, la extinción del dodo de la isla Mauricio que se produjo a finales del siglo XVII por la introducción de gatos y ratas (Ceballos, 2003). Más recientemente, algunos patógenos especializados han eliminado prácticamente el castaño y el olmo americano en los bosques caducifolios del este de Norteamérica (Vitousek *et al.*, 1996).

Las invasiones que producen mayores impactos ecológicos, suelen también repercutir en la economía de la región invadida. Así, por ejemplo, las especies exóticas en Estados Unidos cuestan alrededor de 137 billones de dólares al año en pérdidas y daños (Pimentel *et al.*, 2000). En España, se han destinado alrededor de 24 millones de euros en los últimos años a la erradicación de una sola especie, el jacinto de agua o camalote (Conde, 2015), o más de 11

millones a la eliminación del mejillón cebra en la cuenca del Ebro (Durán *et al.*, 2012) (Figura 5). Incluso, existen estudios de cómo incluir las pérdidas producidas por las invasiones biológicas en la economía, en un intento de esclarecer las pérdidas reales producidas y obtener así un método efectivo para su reducción (Perrings, 2001).

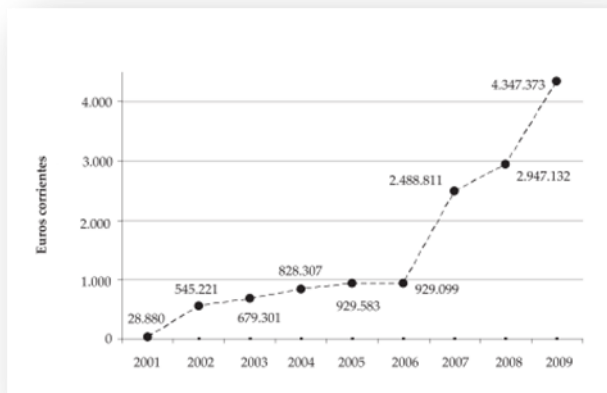


Figura 5. Evolución del coste total anual (x 1000 euros) de la invasión del mejillón cebra para todos los usuarios de la cuenca del Ebro (2001-2009). Fuente: Durán *et al.* (2012).

A veces, las especies invasoras pueden conducir a un problema de salud no sólo para las especies que habitan el ecosistema, sino para la propia población humana. Hoy día son bien conocidos los casos del mosquito tigre, vector de enfermedades como el dengue o la encefalitis japonesa (Consejería de Medio Ambiente, 2006). El mejillón cebra obstruye filtros y conducciones de depósitos de agua potable pudiendo alterar las condiciones del agua de manera que no sea apta para el consumo humano (Ceballos, 2003). Esta especie además podría haber provocado uno de los mayores desastres ambientales en España, de no haberse detectado a tiempo, pues se localizó en los tanques de refrigeración de la Central Nuclear de Ascó (Vilá *et al.*, 2008).

Existe una consecuencia directa de la interacción entre especies nativas y exóticas que modificará las generaciones venideras, el **cambio en la evolución**. Hay estudios en los que se intenta clarificar las posibles consecuencias evolutivas en este ámbito. Y, sorprendentemente, se encuentran ya un significativo número de ejemplos donde especies nativas han experimentado cambios evolutivos como consecuencia de la presencia de invasores, a pesar del corto espacio de tiempo transcurrido tras la invasión (Mooney & Cleland, 2001).

1.5. Las invasiones biológicas en el mar Mediterráneo

El mar Mediterráneo está considerado como un punto caliente de biodiversidad (Myers *et al.*, 2000), ya que su flora y fauna están integradas por especies que pertenecen a una gran variedad de categorías biogeográficas (Bianchi & Morri, 2000). Sin embargo, la biodiversidad del mar Mediterráneo está seriamente amenazada debido a los cambios globales que se están produciendo durante la época actual del Antropoceno (Crutzen & Stoermer, 2000). Y una de las causas que en mayor medida afectan a la biodiversidad marina son las especies invasoras.

Las vías de entrada de especies exóticas en el Mediterráneo son diversas (Figura 6):

1. El transporte marítimo, que trae y descarga aguas de lastre de otros mares y la incrustación de especies en los cascos de los barcos.
2. La introducción de otra especie simultáneamente utilizada como vector. Cuando se produce la importación intencionada o no de animales o plantas, otros organismos pueden estar siendo introducidos simultáneamente.
3. Las actividades recreativas, en concreto, las anclas o cadenas de fondeo de embarcaciones deportivas (Argüelles *et al.*, 2006) o los acuarios.
4. Las infraestructuras como el canal de Suez, que mezclan aguas de dos mares.
5. El uso de especies no nativas en la acuicultura (Verlaque, 1994) y de otras especies como forraje para los peces en producción.
6. El abandono de mascotas como especies de mares tropicales utilizados en acuarios privados.

La construcción del canal de Suez ha supuesto la rotura de una barrera biológica natural entre el mar Rojo y el mar Mediterráneo. Después de millones de años, estas dos masas de agua se conectaron en el año 1869, lo que permitió la intrusión de especies hacia ambos lados del canal. Sin embargo, la existencia de una corriente sur-norte durante la mayor parte del año ha promovido fundamentalmente el paso de especies desde el mar Rojo al mar Mediterráneo (Verlaque, 1994). En consecuencia, más de 250 especies, 34 nuevos géneros y 13 nuevas familias se han introducido en el mar Mediterráneo desde el mar Rojo (Mooney & Cleland, 2001). Este flujo de especies se conoce como **migración Lessepsiana**, debido al constructor del canal Ferdinand de Lesseps (Akyol *et al.*, 2006).

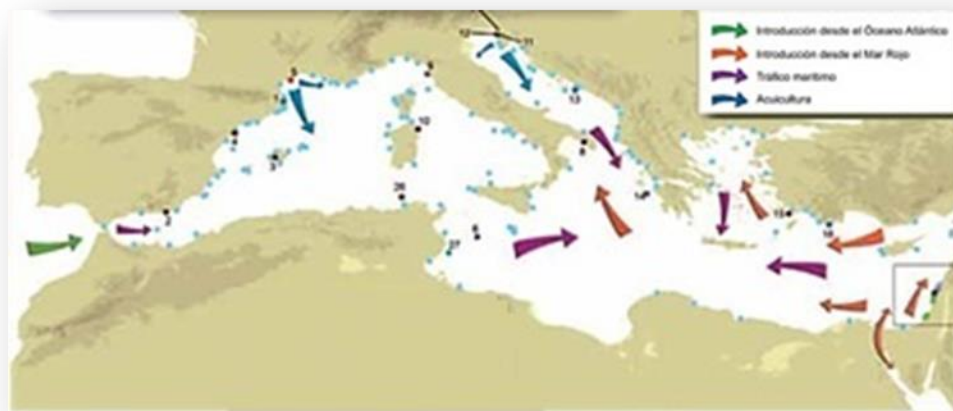


Figura 6. Las flechas indican vías de introducción: Naranja (Mar Rojo), Morado (Tráfico marítimo), Azul (Acuicultura) y Verde (Océano Atlántico). Fuente: Otero *et al.* (2013).

El número de especies exóticas en el Mediterráneo ha ascendido a casi un millar en los últimos años (Zenetos *et al.*, 2012) de las cuales 110 son especies de macrófitos (Zenetos *et al.*, 2010) incluyendo a las macroalgas. De todas ellas, destacan por su potencial invasor *Caulerpa taxifolia* (M. Vahl) C. Agardh, *Caulerpa racemosa* (Forssk.) J. Agardh var. *cylindracea* (Sonder) Verlaque, Huisman and Boudouresque y *Lophocladia lallemandii* (Montagne) F. Schmitz.

Están incluidas en la lista de las 100 especies consideradas con mayor potencial invasor en el Mediterráneo (Streftaris & Zenetos, 2006). Estas tres especies afectan en mayor o menor medida a la especie protegida *Posidonia oceanica* (L.) Delile, fanerófita endémica del mar Mediterráneo. La mayoría de estudios se concentran en torno a *C. taxifolia*, conocida como el alga asesina, debido al gran impacto mediático que se produjo en torno a ella, cuando en 1984 se “escapó” del museo oceanográfico de Mónaco (Jousson *et al.*, 1998). Sin embargo, la capacidad de dispersión de *C. racemosa* var. *cylindracea* (actualmente reconocida como especie) es incluso mayor que la de *C. taxifolia* (Piazzi *et al.*, 2001b). *L. lallemandii*, por otro lado, es un alga roja que se ha extendido recientemente, con un fuerte carácter invasor, en el mar Mediterráneo (Cebrian & Ballesteros, 2010). *C. cylindracea* se introdujo a través de su uso en acuarios (MAGRAMA, 2013b) y *L. lallemandii* en embarcaciones a través del Canal de Suez desde el mar Rojo (MAGRAMA, 2013e).

1.6. Objetivo general y específicos

El presente Trabajo Fin de Grado es una revisión bibliográfica sobre el estado del conocimiento actual de las tres especies de algas invasoras que hoy día afectan a las praderas de *Posidonia oceanica* en el mar Mediterráneo: *Caulerpa taxifolia*, *C. cylindracea* y *Lophocladia lallemandii*. El objetivo general es intentar esclarecer la evolución del proceso de invasión por parte de las tres algas y valorar su repercusión en la actual situación en la que se encuentran las praderas de posidonia. Para ello, los objetivos específicos se han centrado en: i) recopilar el conocimiento actual sobre las características de las especies implicadas, incluyendo posidonia, ii) analizar el proceso de expansión de las especies invasoras desde su detección en el mar Mediterráneo, iii) establecer la situación actual de sus poblaciones, y iv) sintetizar los hallazgos más relevantes con el fin de obtener conclusiones.

2. Metodología

2.1. Selección de fuentes

Las referencias bibliográficas que se citan en este trabajo han sido seleccionadas mediante la consulta de muy diversas fuentes:

- Scopus
- Researchgate
- Indaga
- Google scholar
- Agencia de Medio Ambiente Europea
- Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente
- Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía
- Programa DAISIE
- Global Invasive Species Database
- Mediterranean Marine Science
- Community Research and Development Information Service
- Bibliografía proporcionada por tutora del TFG
- Bibliografía Erasmus

En concreto, la gran mayoría han sido obtenidas a partir de la bibliografía asociada durante la lectura de artículos, documentos inéditos, informes o libros.

2.2. Gestor de referencias bibliográficas

Debido al gran número de referencias bibliográficas consultadas, se optó por el uso de un gestor de referencias bibliográfico. En este caso, el gestor que mejor se adaptaba a las necesidades del trabajo fue MENDELEY (Elsevier) (Figura 7). Para, además llevar a cabo un orden cronológico, se creó cada día una carpeta distinta donde se incluían las nuevas referencias en formato .pdf.

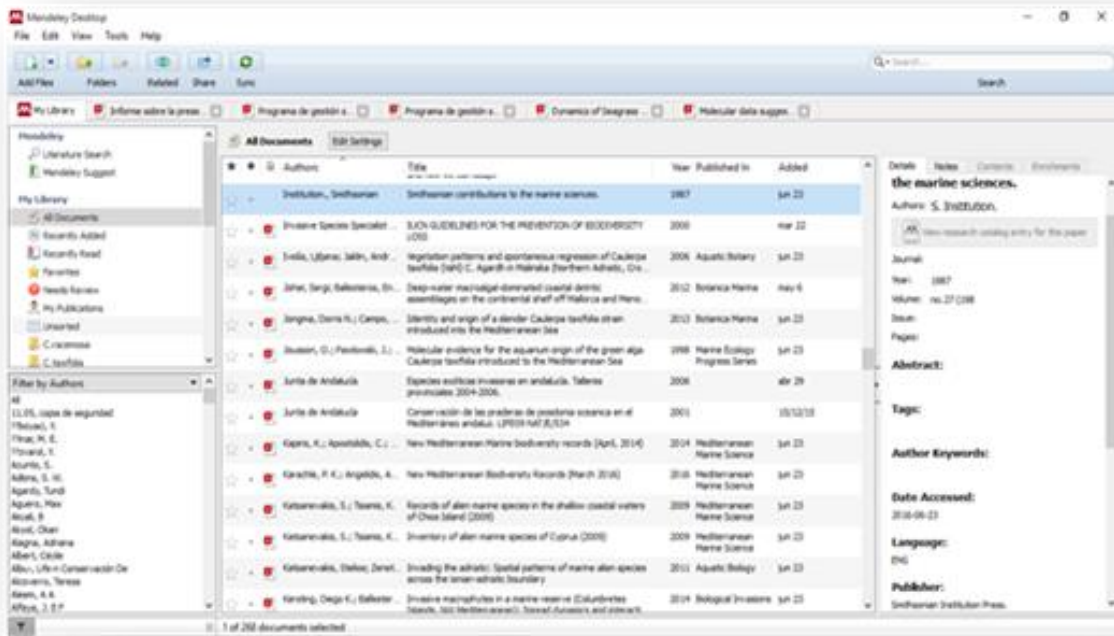


Figura 7. Mendeley Desktop. Fuente: Elaboración propia.

3. Revisión bibliográfica

3.1. *Posidonia oceanica*

- Descripción

La familia de monocotiledóneas *Posidoniaceae* contiene sólo un género, *Posidonia*. Son plantas monoicas perennes con ramificación monopodial de rizomas rastreros que pueden tener o no raíces y tallo. Presentan inflorescencias racemosas. Las flores son hermafroditas, tienen 3 estambres, pero sin perianto. Los estigmas son lobulares y los frutos presentan un pericarpo carnoso con semillas oblongas (Green & Short, 2003).

La unidad anatómica y fisiológica de *P. oceanica* es el haz (Figura 8). Cada haz está formado por un rizoma lignificado, interconectado al resto, con raíces y hojas. Las raíces son cortas y lignificadas, lo que las convierte en órganos de gran resistencia, y las hojas son acintadas y largas, formadas por un peciolo blanquecino y por un limbo de color verde intenso que desaparece por envejecimiento. Estas hojas se producen por la bifurcación sucesiva del meristemo y se agrupan de 5 a 8 formando haces en el extremo de un rizoma (peciolo) (Muros *et al.*, 2012).

Los tallos de posidonia, parcialmente enterrados, son generalmente considerados rizomas; estos rizomas pueden ser plagiótropos (horizontales) u ortótropos (verticales). Sin embargo, la diferenciación entre unos y otros es reversible, pues un plagiótropo puede transformarse en ortótropo y viceversa. La posibilidad de que estos rizomas crezcan verticalmente constituye una de las características de la especie pues explica la formación del “matte”. Este término es el utilizado para designar el laberinto de rizomas y raíces (muertas o vivas) que se forma entre el sedimento (Boudouresque *et al.*, 1984).



Figura 8. Estructura morfológica de *Posidonia oceanica*.
Fuente: Muros *et al.* (2012).

P. oceanica es una de las angiospermas marinas más grandes del mundo con hojas por encima del metro de largo y con un diámetro de los rizomas de alrededor 10 mm (Duarte, 1991) (Figura 9).



Figura 9. Borde de una pradera de posidonia. Fuente: Otero *et al.* (2013).

- Origen y hábitat natural

Según Den Hartog (1970), la familia *Posidonaceae* descende de plantas terrestres arbustivas que habitaban la zona intermareal, tolerantes a la salinidad, con rizomas e inflorescencias. Estas plantas habrían sido capaces de soportar la inmersión en agua salada y, al producirse un cambio de polinización anemófila a hidrófila, habrían colonizado las zonas costeras someras.

P. oceanica es la fanerógama dominante en el Mediterráneo (Den Hartog, 1970) donde está experimentando un declive general (Marbà & Duarte, 1997). La especie se encuentra entre las fanerógamas con mayor longevidad (Duarte, 1991) con rizomas con más de 30 años y clones vivientes que sobrepasan el milenio (Marbà & Duarte, 1997). Forma praderas densas y es una planta con requerimientos ecológicos altos, pues no tolera grandes variaciones de salinidad o aguas eutrofizadas. Este último requerimiento hace que se la considere una planta indicadora de aguas limpias, bien oxigenadas y exentas de contaminación (MAGRAMA, 2014). La luz constituye un factor esencial en el desarrollo de posidonia, pues su privación genera efectos negativos a largo plazo que pueden observarse a los pocos meses (Ruiz & Romero, 2001).

Las praderas de posidonia son consideradas un hábitat en sí. De hecho, presentan una estructura estratificada con diferentes ecosistemas y poblaciones ligadas a éstos. Existen dos principales comunidades dentro de las praderas: por un lado, la comunidad que se sostiene en la parte aérea de las hojas, con características únicas y especies epífitas ligadas a ésta, normalmente efímeras y, por otro lado, la comunidad que se soporta con la estructura creada por los rizomas, que permiten el asentamiento de especies perennes (Piazzi *et al.*, 2002).

Son ecosistemas marinos de alto valor por la gran diversidad de especies que albergan y juegan un papel fundamental en la conservación de los ecosistemas costeros ya que fijan los fondos y los protegen de la erosión (Junta de Andalucía, 2001), contribuyen a la oxigenación del agua mediante su actividad fotosintética, constituyen la base de la cadena alimentaria de la comunidad bentónica (Kiparissis *et al.*, 2011) y son importantes fijadoras de dióxido de carbono (Marbà, 2009).

- **Biología de la especie**

P. oceanica es perenne y representa el máximo nivel de desarrollo y complejidad que un ecosistema puede alcanzar, es decir, es la especie nuclear de la comunidad clímax en áreas del Mediterráneo no alteradas (Orfanidis *et al.*, 2001).

Puede crecer tanto sobre sustratos sedimentarios como rocosos, aunque en general suele encontrarse en fondos duros de aguas someras y en zonas abiertas sometidas a un hidrodinamismo intenso, mientras que en las zonas de mayor profundidad o ensenadas, se instala en fondos arenosos (MAGRAMA, 2014).

Posidonia presenta una reproducción sexual mediante la formación de inflorescencias que brotan del tallo, permitiéndoles crecer y sobrevivir después de la floración (Marbà, 2009) (Figura 10). Su polinización es hidrófila pues presenta un estigma en forma de disco lobulado o laciniado que permite al polen dispersarse mediante las corrientes (Den Hartog, 1970). El período de reproducción comienza a principios de otoño en las praderas superficiales y un mes más tarde en las profundas (Muros *et al.*, 2012). Sin embargo, este tipo de reproducción es un fenómeno irregular (Muros *et al.*, 2012) o raro hasta hace poco, pues se daba de media cada 6 años o más (Duarte, 1991).

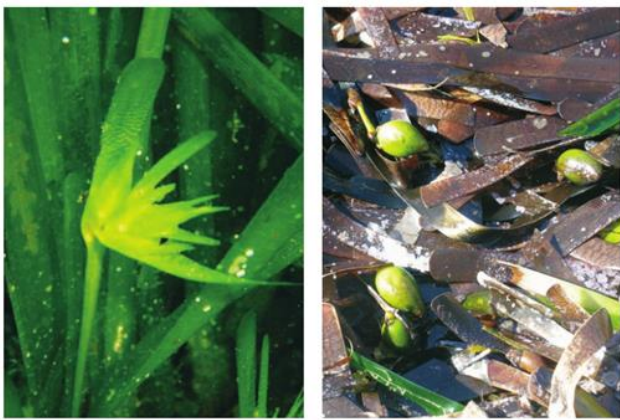


Figura 10. Izquierda: detalle de inflorescencia en posidonia. Derecha: detalle de los frutos, conocidos como olivas de mar. Fuente: Marbà (2009).

Por otro lado, su principal mecanismo de reproducción es la multiplicación vegetativa a partir de brotes de los rizomas plagiótopos, produciendo nuevos individuos genéticamente iguales al parental (clones) (Marbà, 2009). Estos nuevos individuos son fruto de la bifurcación de los rizomas en su crecimiento (Muros *et al.*, 2012).

En ausencia de contaminación, el límite inferior de las praderas se encuentra generalmente entre los 30 y 40 m de profundidad (Boudouresque *et al.*, 1984). El éxito en la reproducción sexual de posidonia está fuertemente ligado a la profundidad y al sustrato, pues las fases post-germinación (supervivencia de las plántulas) son determinantes, sobre todo durante el primer año de vida (Piazzi *et al.*, 1999).

- **Impactos sobre las praderas de *Posidonia oceanica***

Las principales consecuencias negativas sobre posidonia que se han documentado son:

1. Eutrofización

El vertido de lodos industriales y urbanos y los residuos de las piscifactorías es uno de los impactos que ha generado el declive de posidonia (Ruiz & Romero, 2001). Los nutrientes y la materia orgánica que se vierten en el agua degrada la calidad de éstas, principalmente reduciendo la cantidad de luz (Marbà, 2009). Este incremento de nutrientes estimula la proliferación de fitoplancton en la columna de agua y de otras macroalgas, por lo que la cantidad de luz que le llega se ve reducida. Además, la eutrofización provoca un exceso de enriquecimiento del sedimento y posidonia es muy vulnerable al deterioro de la calidad de éste. De hecho, la especie puede desaparecer de una zona como consecuencia de la propagación de lodos (Aragónés *et al.*, 2016).

2. Perturbaciones mecánicas y construcciones

La erosión de la costa mediante las construcciones provoca un cambio en la deposición de sedimento que incrementa la mortalidad de los tallos de posidonia (Marbà, 2009). La ingeniería costera está involucrada en la pérdida entre un 13 y un 38% de las praderas, sobre todo, en las zonas costeras de grandes ciudades donde la naturalidad de la zona se ha perdido con la construcción de puertos, playas artificiales o paseos marítimos (Holon *et al.*, 2015) (Figura 11).

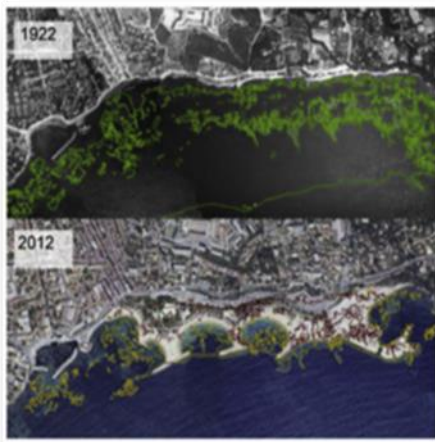


Figura 11. Ejemplo de los cambios producidos en las costas francesas durante el último siglo. Fuente: Holon *et al.* (2015).

3. La pesca de arrastre

La pesca de arrastre está considerada como uno de los impactos más severos sobre posidonia. Las anclas actúan como arados erradicando las plantas, mientras que las cuerdas, las cadenas y las redes erosionan el follaje (Kiparissis *et al.*, 2011). Es por este tipo de consecuencias sobre los fondos marinos que está prohibido en algunas zonas del Mediterráneo.

4. Especies invasoras

En el presente trabajo se pueden observar los distintos impactos que provocan las tres especies de algas tratadas sobre posidonia. Sin embargo, el círculo no se cierra aquí, de hecho, se pueden encontrar numerosas referencias a las consecuencias negativas que tienen algunas especies como *Asparagopsis armata* Harvey (Figura 12), *Asparagopsis taxiformis* (Delile) Trevisan de Saint-Léon (Figura 13), , *Womersleyella setacea* (Hollenberg) R.E. Norris (Otero *et al.*, 2013) o *Acrothamnion preissii* (Sonder) E. M. Wollaston (Piazzi *et al.*, 2002).



Figura 12. Detalle de *Asparagopsis armata*. Fuente: Otero *et al.* (2013).

Figura 13. Detalle de *Asparagopsis taxiformis*. Fuente: Otero *et al.* (2013).



3.2. Clasificación de las especies invasoras objeto de estudio

Las tres especies invasoras que se abordan en este trabajo son *Caulerpa taxifolia*, *C. cylindracea* y *Lophocladia lallemandii*. En la Tabla 2 se muestra el encuadre taxonómico para cada una de ellas.

Tabla 2. Clasificación taxonómica de las especies invasoras. Fuente: MAGRAMA (2013a,b,c).

<u>Especie</u>	<u>Familia</u>	<u>Orden</u>	<u>Clase</u>	<u>División</u>
<i>Caulerpa taxifolia</i> (Vahl) C. Agardh	<i>Caulerpaceae</i>	<i>Bryopsidales</i>	<i>Bryopsidophyceae</i>	<i>Chlorophyta</i>
<i>Caulerpa cylindracea</i> Sonder	<i>Caulerpaceae</i>	<i>Bryopsidales</i>	<i>Bryopsidophyceae</i>	<i>Chlorophyta</i>
<i>Lophocladia lallemandii</i> (Montagne) F. Schmitz	<i>Rhodomelaceae</i>	<i>Ceramiales</i>	<i>Florideophyceae</i>	<i>Rhodophyta</i>

3.3. *Caulerpa taxifolia*

- Descripción

Las algas verdes (División *Chlorophyta*) contienen pigmentos fotosintéticos como clorofila b y carotenos (Madl & Yip, 2005). Se distinguen de otras porque su principal polisacárido de reserva es el almidón, que se acumula en los cloroplastos y no en el citoplasma. El pigmento auxiliar más común que se encuentra en estas algas es la luteína. La mayoría son microscópicas

pero algunos géneros como *Caulerpa* pueden alcanzar hasta los 10 m de longitud (Pereira & Neto, 2014).

La familia *Caulerpaceae* presenta talos de organización sifonal (no existen tabiques separando las células) con un alto grado de diferenciación. Están compuestos de estolones rastreros, con crecimiento terminal, produciendo hacia la base, manojos de rizoides incoloros muy ramificados (Bueno, 1989). Este talo es uniaxial (cada rama es un solo sifón) y pseudoparenquimático, formado por sifones de aspecto laminar cuyas paredes están conectadas internamente por trabéculas de polisacáridos (xilano) (Romero Zarco, 2001-2003).

C. taxifolia es un alga de color verde claro a oscuro con un talo diferenciado en la parte aérea con filoides a modo de frondes pinnados (pínnulas) que se curvan ligeramente hacia arriba con aspecto de plumas y un caulóide reptante a modo de rizoma (estolón) que se ancla mediante rizoides al sustrato (Romero Zarco, 2001-2003; EUNIS, 2015b) (Figura 14).

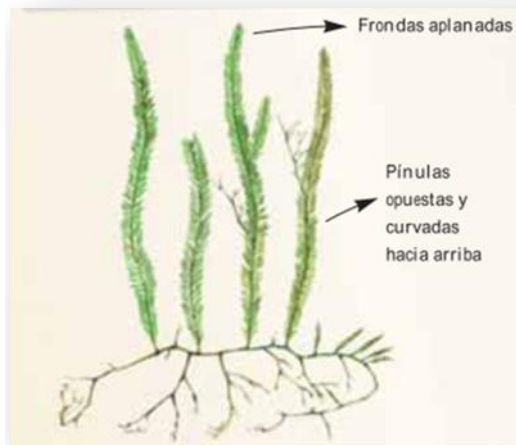


Figura 14. Estructura de *Caulerpa taxifolia*. Fuente: Otero *et al.* (2013).

- Origen y hábitat natural

Su distribución natural son los mares tropicales como el Golfo de Guinea, el Mar Rojo, Brasil, Venezuela, Colombia, Costa Rica, Antillas, Somalia, Kenia, Tanzania, las Islas Maldivas, Malasia, India, Hawái y Japón entre otros (Boudouresque *et al.*, 1995; MAGRAMA, 2013c) (Figura 15).



Figura 15. Distribución natural de *C. taxifolia*. Fuente: Elaboración propia.

Crece en colonias aisladas con un tamaño de los frondes entre 2 y 10 cm., pudiendo alcanzar los 25 en aguas en calma (Meinesz & Hesse, 1991). Normalmente, *C. taxifolia* se distribuye en un rango de profundidad de 1 a 32 m, como en Papúa-Nueva Guinea (30 m) o en Tahiti (32 m) (Madl & Yip, 2005). Su límite isotérmico inferior no sobrepasa los 20°C (Komatsu *et al.*, 1997). Sus depredadores naturales son, sobre todo, peces, moluscos y erizos de mar (MAGRAMA, 2013c).

- **Biología de la especie**

C. taxifolia es un alga perenne o pseudoperenne en el Mediterráneo ya que mantiene un crecimiento a lo largo de todo el año con diferentes ratios (Boudouresque *et al.*, 1995). La época de crecimiento se produce fundamentalmente en los meses de julio a noviembre (Meinesz *et al.*, 1993). La temperatura mínima que puede soportar en el Mediterráneo es de 7°C, sin embargo, sus estolones no crecen hasta que el agua alcanza una temperatura de 15°C, y sus frondes de 17,5°C (Boudouresque *et al.*, 1995).

Se trata de un alga monoica donde algunas partes del talo contienen gametos masculinos y otras, gametos femeninos (Meinesz & Hesse, 1991). Su reproducción sexual se produce mediante halocarpia, es decir, los núcleos sufren la meiosis y todo el protoplasma del alga se transforma en gametos. Estos gametos son expulsados por papilas que se forman en ese momento en toda la

superficie del talo. Después de la expulsión, el alga se reduce a las paredes y desaparece rápidamente (Bueno, 1989).

En el Mediterráneo, no presenta reproducción sexual (Meinesz & Hesse, 1991), por lo que su reproducción tiene lugar por multiplicación vegetativa, mediante la fragmentación del talo (Box, 2008).

La densidad y la longitud del talo fluctúa considerablemente en relación al período estacional y su tamaño está estrechamente relacionado con el tipo de hábitat en el que se encuentra. En concreto, el mayor tamaño que alcanza se produce en verano en los hábitats de posidonia (Ceccherelli & Cinelli, 1998).

Es capaz de colonizar una gran variedad de superficies, desde sedimentos arenosos, fangosos y sustratos duros (Ceccherelli & Cinelli, 1998) hasta rizomas de praderas de fanerógamas muertas como posidonia (MAGRAMA, 2013c) o superficies artificiales como boyas y tuberías (Madl & Yip, 2005). De hecho, puede colonizar la mayoría de los sustratos existentes entre los 0 y 50 m de profundidad (Meinesz *et al.*, 1993), aunque las nuevas colonias suelen aparecer entre los 2 y 10 m (Boudouresque *et al.*, 1995). En algunas ocasiones, el alga ha logrado colonizar en el Mediterráneo sustratos a una profundidad de 100 m (Madl & Yip, 2005). La densidad de las poblaciones y la longitud alcanzada por los frondes en el Mediterráneo (hasta 65 cm), no se han observado en los lugares de origen (Meinesz & Hesse, 1991). En parte debido a que la fauna presente aquí suele evitarla (Meinesz *et al.*, 1993).

Como otras especies de *Caulerpaceae*, *C. taxifolia* contiene un metabolito tóxico secundario, la caulerpina (un sesquiterpeno) que actúa como defensa contra la ingesta de herbívoros. Este metabolito se encuentra en mayor proporción en los individuos mediterráneos (Lemée *et al.*, 1993).

- **Introducción en el mar Mediterráneo**

En 1984 *Caulerpa taxifolia* aparece delante del Museo Oceanográfico de Mónaco, donde se utiliza como decoración en sus acuarios tropicales (Meinesz & Hesse, 1991). Esta es la fecha en la que se data por primera vez esta especie de alga tropical en el Mediterráneo. Además, el ejemplar introducido accidentalmente estaba modificado genéticamente para ser empleado en acuarios, poseyendo un elevado crecimiento vegetativo incluso en aguas frías (MAGRAMA, 2013c) (Figura 16).

Boudouresque *et al.* (1995) sumergieron individuos de *C. taxifolia* durante 10 días, en oscuridad, a 18°C y con una humedad relativa del 90%, condiciones similares a las que se producen en las anclas de los barcos. Los ejemplares del alga mantuvieron una actividad

fotosintética neta positiva, por lo que confirmaron su posible expansión en el Mediterráneo a través del tráfico marítimo.

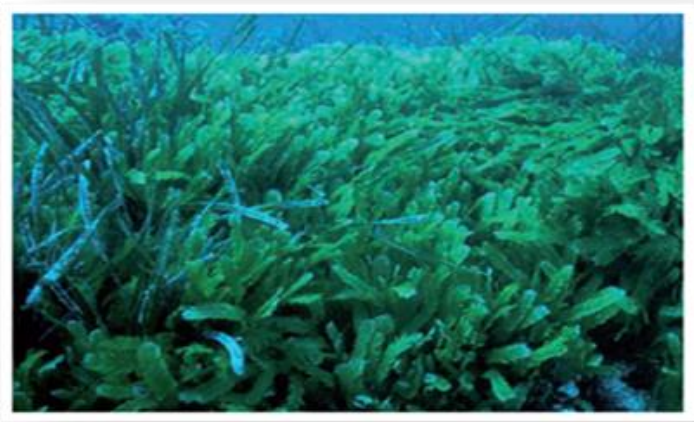


Figura 16. *Caulerpa taxifolia* invadiendo una pradera de *Posidonia oceanica* en la región de Niza (Francia). Fuente: Weitzmann *et al.* (2009).

- Impactos sobre el medio

Como se ha mencionado anteriormente, puede ocupar una gran variedad de sustratos, incluyendo sustratos artificiales como embarcaderos, boyas de metal, tuberías plásticas, etc. (Madl & Yip, 2005; MAGRAMA, 2013c). Esto, junto a las consecuencias de la invasión que se producen en hábitats protegidos, ocasiona una serie de impactos ecológicos y económicos que señalan la necesidad de tratar su erradicación, o al menos, su control.

Las principales consecuencias negativas que se han documentado sobre el medio son:

1. Modificación de las propiedades biogeoquímicas del sedimento.

Uno de los efectos que genera su invasión es que, al igual que otras especies de *Caulerpa*, puede modificar las propiedades biogeoquímicas del sedimento, sobre todo, cuando las praderas de posidonia se encuentran en un estado de degradación (Holmer *et al.*, 2009). Esto puede contribuir al desplazamiento de otras especies en las que el sustrato es su fuente de alimentación.

2. Toxicidad.

Los impactos más importantes que genera suelen ser en la fauna y flora asociadas a la zona que invade. La caulerpina de *C. taxifolia* puede representar un riesgo ecológico para los microorganismos y los huevos de los animales pluricelulares que conviven con ella (Lemée *et al.*, 1993). De hecho, éste y otros metabolitos secundarios que posee son tóxicos para muchas especies como erizos de mar, bacterias o micro-algas. Cuando son liberados en el agua afectan a las especies de fitoplancton marino produciendo cambios significativos en la biodiversidad de las

poblaciones que son fuente de alimento para un gran número de especies marinas (Lemée *et al.*, 1997).

- Impactos sobre las praderas de *Posidonia oceanica*

La sustitución de las comunidades autóctonas por *C. taxifolia* se produce rápidamente en la zona infra-litoral; en 2 ó 3 años reemplaza a las comunidades de algas fotófilas que se encuentran en las rocas y, entre 5 y 10 años, a las praderas de *P. oceanica* (Boudouresque *et al.*, 1995).

Molenaar *et al.* (2009) estudiaron el impacto de *C. taxifolia* sobre las praderas de *P. oceanica* en las costas de Cap Martin (Francia). Según este estudio, *C. taxifolia* es capaz de crecer en las zonas internas de las praderas, cambiando su estructura y densidad casi de manera permanente. En las praderas no invadidas, posidonia presentaba una mayoría de tallos ortótropos (perpendiculares al suelo), mientras que en las invadidas dominaban los plagiótropos (paralelos al suelo) (Figura 17). Este cambio en los tallos de posidonia es común ante un evento estresante, en el cual la fanerógama intenta recolonizar el espacio libre.

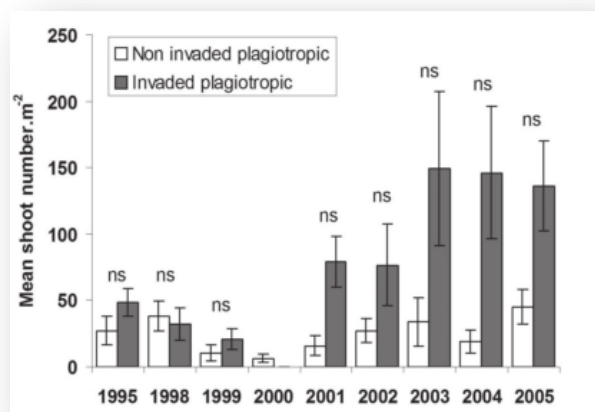


Figura 17. Diferencia del número de tallos plagiótropos entre las zonas invadidas y las no invadidas entre el período 1995-2005. Fuente: Molenaar *et al.* (2009).

En otra investigación conducida por Francour *et al.* (2009) en el noroeste mediterráneo, se señaló que los invertebrados también pueden sufrir las consecuencias de la invasión de *C. taxifolia*. Según los resultados, el número de invertebrados era menor en las zonas invadidas que en las zonas con *P. oceanica*. Comparando ambas comunidades, la zona donde se encontraba el alga invasora contenía un menor número de crustáceos y moluscos, aunque los equinodermos aumentaron. Después de 6 años de la invasión, se encontraron importantes cambios en la estructura y composición de la comunidad de invertebrados. Sin embargo, el mayor impacto que se produjo fue la homogeneización de los micro-hábitats que albergaba posidonia, lo que originó una pérdida de biodiversidad.

C. taxifolia puede además producir efectos negativos directamente sobre el cuerpo de la fanerógama (Meinesz *et al.*, 1993). Según Villèle & Verlaque (1995), *P. oceanica* sufrió cambios en la disposición de las células de tanino; disminución en el número, anchura y longevidad de las hojas; clorosis, necrosis, y finalmente la muerte de los nuevos brotes tras la invasión de *C. taxifolia*.

De hecho, Deudero *et al.* (2014) advierten que, tanto *C. taxifolia* como *C. cylindracea* pueden causar importantes variaciones en la estructura trófica de las comunidades involucradas, incluso en las primeras etapas de la colonización.

- **Medidas de control**

Cuando las especies invasoras son detectadas al inicio del proceso de invasión, pueden ser erradicadas mediante distintas técnicas, es lo que se denomina **detección y erradicación temprana**; es el método más barato y eficaz. Sin embargo, una vez que se encuentran asentadas y ampliamente distribuidas, como en el caso de *C. taxifolia* en el Mediterráneo, no existen medidas efectivas para eliminarlas por completo (Bax *et al.*, 2003); se pasa entonces a una estrategia de **control de la invasión** para evitar su expansión, sobre todo a hábitats particularmente vulnerables y/o protegidos.

Las medidas de control ante invasiones biológicas dependen en su mayoría de la capacidad de dispersión de la especie en sí. Si una especie es capaz de reproducirse mediante fragmentación, como es el caso que nos ocupa, lo más probable es que las técnicas manuales para su erradicación no resulten efectivas. En este caso, las soluciones pueden variar considerablemente desde bio-control con la inclusión de depredadores naturales para las especies hasta el uso de determinados productos químicos.

En cualquier caso, una buena gestión de las técnicas que se vayan a emplear es siempre necesaria, pues de otro modo, pueden resultar incluso perjudiciales para la fauna y flora autóctonas. De hecho, entre las distintas medidas de control que se han propuesto para la eliminación de *C. taxifolia*, se encuentra el bio-control con la propuesta de varios moluscos depredadores naturales del alga (Argüelles *et al.*, 2006). Sin embargo, como apuntan estos autores, en muchas ocasiones se utilizan herbívoros que también podrían perjudicar a las especies autóctonas, por lo que podrían ocasionar mayores daños al medio de lo que ya supone la especie invasora en sí.

Otro aspecto a tener en cuenta en el control de las invasiones es la conservación de los hábitats. Manteniendo un buen estado de los hábitats amenazados se minimiza el riesgo de que sean invadidos. Los ecosistemas marinos más vulnerables a una posible invasión son aquellos que se encuentran bajo presión o en condiciones de degradación. Por tanto, la conservación juega

un papel muy importante en prevenir posibles invasiones (Occhipinti-Ambrogi & Savini, 2003).

Entre las medidas adoptadas para el control de algas invasoras, se encuentran los proyectos LIFE de Protección de Praderas de Posidonia en LIC (Lugares de Interés Comunitario) que permiten, mediante la conservación de especies autóctonas, el control de especies invasoras. Por ejemplo, recientemente, ha finalizado el proyecto LIFE09 NAT/E/000534 que se llevaba a cabo en Andalucía con un presupuesto de más de 3 millones y medio de euros. Entre sus actuaciones, se encontraba el control de especies invasoras como *C. taxifolia* y *C. cylindracea*.

Otra medida que ayuda a disminuir el impacto de las especies invasoras es la legislación. Por ejemplo, la Orden de 20 de marzo de 1996, por la que se prohíbe la extracción del alga *C. taxifolia* en el litoral nacional español ayuda, por un lado, a que la población se conciencie de la problemática y, por otro lado, a que la población no contribuya a la dispersión del alga. En determinadas ocasiones, como en el caso de *C. taxifolia*, las autoridades incluso pueden solicitar a la población que contribuyan a encontrar dichas especies, sobre todo, a aquellas personas familiarizadas con la situación y la especie en concreto, como pescadores o buzos. En el Parque Nacional de Port Cros (Francia), la gestión dirigida a evitar la propagación de *C. taxifolia* incluye la prohibición del anclaje de embarcaciones recreativas y de la pesca en áreas de alto riesgo, el uso restringido de boyas para el amarre y el buceo, y actividades de concienciación (Otero *et al.*, 2013). Esto ha hecho posible frenar considerablemente su expansión.

Para intentar erradicar el alga de manera permanente también se han llevado a cabo distintas acciones directas. En el mar Mediterráneo encontramos varios ejemplos. En Francia algunas colonias fueron completa o parcialmente erradicadas (Meinesz *et al.*, 1993) y en España se llevaron a cabo intentos de erradicación mediante métodos manuales (Weitzmann *et al.*, 2009). Al sur de California, por ejemplo, se utilizaron láminas de plástico y se inyectó cloro líquido debajo para eliminar una pequeña parcela (De Poorter, 2009). También se han utilizado distintos métodos como bombas de succión, control físico con hielo seco, agua caliente, ultrasonido o electrólisis, aunque no todos resultaron igual de positivos (MAGRAMA, 2013c) (Figura 18). Sin embargo, en muchos casos e incluso años más tarde, como en Italia, el alga reaparecía (Piazzi *et al.*, 2001a). Los escasos y variables resultados de estos métodos han llevado a descartar el establecimiento de un programa de control permanente (Otero *et al.*, 2013).



Figura 18. Eliminación de *Caulerpa taxifolia* en Port Cros (Francia). Fuente: Otero *et al.* (2013).

3.4. *Caulerpa cylindracea*

- Descripción

Al igual que *C. taxifolia*, *C. cylindracea* es un alga verde con talo pseudoparenquimático, formado por sifones de aspecto laminar con paredes conectadas por trabéculas de xilano. (Romero Zarco, 2001-2003). Este talo se diferencia en la parte aérea con filoides a modo de frondes erectos de aspecto vesicular (rámulas) de hasta 11 cm de largo, pudiendo alcanzar los 19 cm. Los frondes están ligeramente inflados por encima de su fijación al cauloide reptante (estolón) que se adhiere al sustrato por medio de finos rizoides (EUNIS, 2015a) (Figuras 19 y 20).

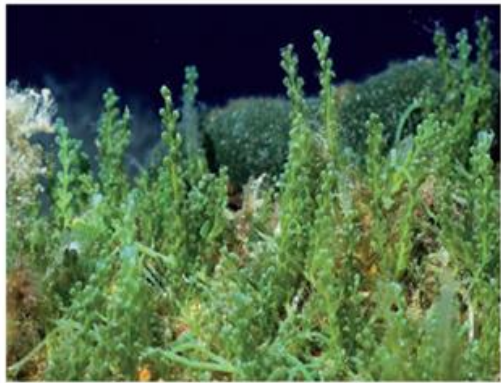


Figura 19. *Caulerpa cylindracea* en el mar Mediterráneo. Fuente: Weitzmann *et al.* (2009).

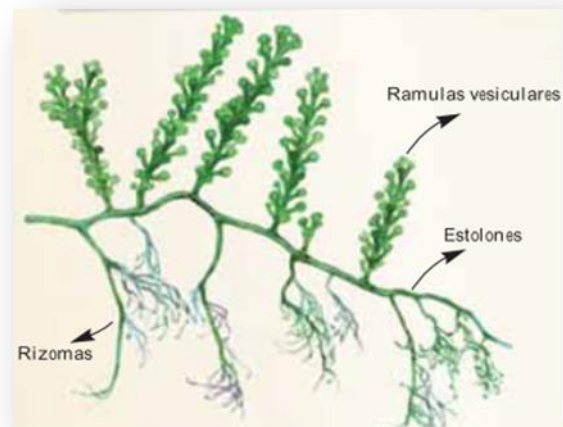


Figura 20. Estructura de *Caulerpa cylindracea*. Fuente: Otero *et al.* (2013).

- Origen y hábitat natural

C. cylindracea es de origen australiano (Verlaque *et al.*, 2003). Su distribución natural se da en la parte oeste y suroeste del país, donde es bastante común en Perth y la Isla Rottnest (Figura 21). En su hábitat natural crece sobre rocas, generalmente en condiciones de alta luminosidad como en la superficie de arrecifes, llegando a una profundidad de unos 6 m. En Australia es una especie oportunista que crece durante el invierno sobre los arrecifes que durante el verano han sido cubiertos de arena (Carruthers *et al.*, 1993).

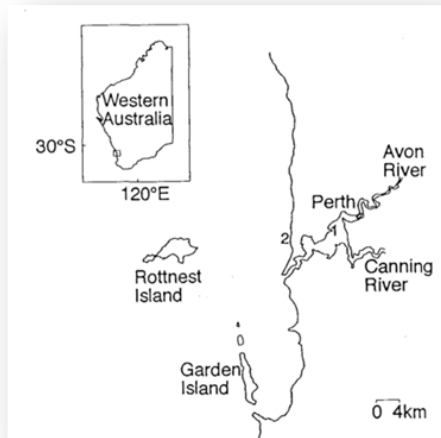


Figura 21. Distribución natural de *Caulerpa cylindracea*.
Fuente: Carruthers *et al.* (1993).

Normalmente, no forma densas colonias monopolizando el hábitat, aunque cohabita con otras especies de algas. Un dato importante es que la temperatura del agua en esta zona no difiere mucho de la temperatura en el Mediterráneo, pues varía entre los 14°C en invierno y los 22.5°C en verano (Verlaque *et al.*, 2003).

- **Biología de la especie**

C. cylindracea es una especie anual y pseudoperenne que conserva parte del talo cada nueva temporada (MAGRAMA, 2013b). El crecimiento vegetativo de esta especie se encuentra entre los meses de junio a noviembre, con un periodo de descanso de diciembre a mayo (Piazzini *et al.*, 2001b). Por otro lado, puede sobrevivir a temperaturas sustancialmente por debajo de la temperatura límite observada para *C. racemosa* (muy cercana a esta especie) en el Mediterráneo, del orden de 1 a 3°C menos (Verlaque *et al.*, 2000).

Posee reproducción sexual, tratándose de una especie monoica, es decir, un mismo talo produce ambos gametos (Panayotidis & Žuljević, 2001). Renoncourt & Meinesz (2001) confirman que también puede reproducirse asexualmente mediante multiplicación vegetativa por fragmentación de las râmulas. Según su estudio, las râmulas de *C. cylindracea* se desprenden de las frondes y forman filamentos cenocíticos. Estos propágulos pueden explicar la regeneración del alga después de su desaparición durante el invierno.

Produce estolones que crecen ocupando todo el sustrato, y continúa con el crecimiento del talo verticalmente, produciendo una estructura multicapa que le permite cubrir todo el sustrato en un tiempo más reducido que *C. taxifolia* (Piazzini *et al.*, 2001b). De hecho, su tasa de crecimiento vegetativo es cuatro veces superior a la de *C. taxifolia* (MAGRAMA, 2013b). Debido a las zonas donde se encuentra y a su rápido crecimiento, sus estolones pueden llegar a crecer hasta 2 cm por

día (Vilá *et al.*, 2008). Algunos estudios señalan que podría colonizar en el Mediterráneo un extenso número de nichos ecológicos que se encuentren entre los 0 y 50 m de profundidad (Verlaque *et al.*, 2000).

Es capaz de colonizar todo tipo de biocenosis fotófilas infralitorales y circalitorales (MAGRAMA, 2013b). Y, aunque puede colonizar una gran variedad de sustratos, como por ejemplo arena, los formados por restos de *Posidonia oceanica* muerta o las rocas cubiertas por algas fotófilas son más favorables para su colonización (Infantes *et al.*, 2011).

C. cylindracea también produce caulerpina, sin embargo, los niveles de este metabolito son mucho más inferiores que en otras algas del género como *C. taxifolia* (Box *et al.*, 2010b).

- Introducción en el Mediterráneo

En el mar Mediterráneo coexisten distintos taxones muy cercanos a *C. cylindracea*. Verlaque *et al.* (2000) diferenciaron tres variedades de *C. racemosa*: var. *turbinata-uvifera*, var. *lamouroxii* y una variedad invasora, var. *cylindracea*. *C. racemosa* var. *turbinata-uvifera* está presente en el Mediterráneo desde principios del s. XX (Hamel, 1926) y var. *lamouroxii* desde 1950 (Huvé, 1957), ambas provienen del mar Rojo (Verlaque, 1994; Ribera & Boudouresque, 1995). Estas variedades se reportaron como especies exóticas no invasoras, pues no muestran un carácter invasor (Verlaque *et al.*, 2000). La especie invasora, inicialmente considerada variedad de *C. racemosa*, se introdujo recientemente, en la década de los 80 (Hamza *et al.*, 1995) o a principios de los 90 (Nizzamudin, 1991; Verlaque *et al.*, 2000).

Verlaque *et al.* (2003) sugieren que el origen de esta nueva especie, *C. cylindracea*, se encuentra al oeste de Australia (Figura 22) y que, debido a su distribución restringida al sur del océano Índico y a que no se ha reportado ningún caso en el mar Rojo o al norte del océano Índico, es improbable una migración Lessepsiana como vector de introducción.

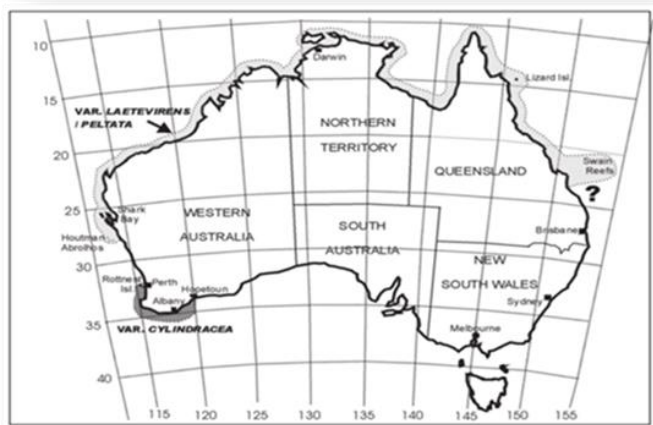


Figura 22. Mapa de distribución de *Caulerpa cylindracea* en Australia. Fuente: Verlaque *et al.* (2003).

Las poblaciones suelen encontrarse en las cercanías de los puertos, por lo que se ha sugerido que su introducción haya sido el tráfico marítimo (Verlaque *et al.*, 2000). Sin embargo, Verlaque *et al.* (2003) apuntan que la distancia entre ambas localizaciones es tal que no parece probable la supervivencia de un ejemplar a lo largo de todo el trayecto, y señalan que la introducción haya podido producirse de manera intencionada, mediante su uso en acuarios (MAGRAMA, 2013b). Otros autores señalaron a la hibridación de *C. racemosa* var. *turbinata-uvifera* con una cepa tropical desconocida como posible origen de la variación invasora (Durand *et al.*, 2002) aunque esta hipótesis se ha descartado debido a estudios genéticos (Verlaque *et al.*, 2003). De hecho, recientemente, se ha catalogado a nivel de especie como *C. cylindracea* Sonder (Klein & Verlaque, 2008).

- Impactos sobre el medio

Las principales consecuencias negativas que se han documentado en el medio son:

1. Modificación de las propiedades biogeoquímicas del sedimento.

Este alga forma un tapiz denso sobre el fondo colonizado, impidiendo la difusión de oxígeno al sedimento, lo que provoca que el ambiente sea tóxico para multitud de especies epibentónicas e infaunales de la biocenosis original (MAGRAMA, 2013b).

2. Pérdida de biodiversidad en las comunidades bentónicas.

Piazzini *et al.* (2001b) observaron que las especies de corales, como la familia de *Corallinaceae*, o las algas del género *Peyssonnelia* fueron las más afectadas por la invasión en las primeras etapas de la colonización, ya que después del primer año sólo sobrevivieron las especies de algas erectas, como *Halopteris scoparia* (L.) Sauvageau o *Cladophora prolifera* (Roth) C. Agardh.

3. Relaciones directas de diferentes signos con fanerógamas acuáticas.

Su presencia tiene distintos efectos en función de la especie de fanerógama con la que interactúe. De hecho, en el estudio que realizaron Ceccherelli & Campo (2002) observaron una influencia positiva en la densidad de *Zostera noltii* Hornem y negativa para *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson.

4. Toxicidad.

En concreto, se ha demostrado que la salema, *Sarpa salma* L., un pez herbívoro que se encuentra en el Mediterráneo y se alimenta de algas como *C. taxifolia* y *C. cylindracea*, almacena sus toxinas en la carne, convirtiéndose en incomedible o tóxico para el ser humano (De Poorter, 2009).

- Impacto sobre las praderas de *Posidonia oceanica*

En el mar de Liguria, por ejemplo, las praderas de posidonia han experimentado una disminución dramática debido a la invasión por parte de *C. cylindracea* (Oprandi *et al.*, 2014). El alga produce una drástica reducción de las macroalgas epífitas nativas de las praderas de posidonia, al cubrir totalmente el sustrato y los rizomas de ésta (Antolić *et al.*, 2008). Además, los rizomas de *C. cylindracea* se unen a los de posidonia, compitiendo así por el sustrato. Si a esto añadimos que el alga puede modificar también las condiciones biogeoquímicas del sedimento, disminuyendo la calidad de éste (Holmer *et al.*, 2009), podemos encontrarnos con un ecosistema totalmente distinto al que existía anteriormente (Figura 23).



Figura 23. *Caulerpa cylindracea* sobre restos de *Posidonia oceanica* muerta en los Bajos de Roquetas de Mar (Almería). Fuente: CMAOT (2014b).

El proceso de expansión que realiza *C. cylindracea* no se produce dentro de la pradera en sí, pues según Marín-Guirao *et al.* (2015), la luz parece ser un factor limitante en la dispersión del alga invasora. De hecho, el extremadamente bajo nivel de luz que existe dentro de las praderas está por debajo de los niveles límites de luz que *C. cylindracea* es capaz de soportar. Por ello, la idea de que *P. oceanica* actúe como una barrera natural cuando se encuentra en buen estado resulta no ser del todo incorrecta, aunque alrededor de la pradera el alga verde no encuentra obstáculos en cuanto a luz se refiere.

Uno de los impactos más importantes que produce *C. cylindracea* sobre las praderas de *P. oceanica* es la pérdida de estructura de la zona que queda por encima del suelo, formada por las vainas y las hojas, que cambian directamente la estructura del hábitat (Box *et al.*, 2010a). El alga forma un tapiz sobre las hojas pequeñas y los puntos de baja densidad de la pradera, lo que modifica la retención de partículas y la cantidad de material detrítico (Deudero *et al.*, 2011). La descomposición orgánica de este material detrítico puede causar un agotamiento del oxígeno y formar sulfuro de hidrógeno o ácido sulfúrico, tóxico para la mayoría de los organismos (Antolić *et al.*, 2008).

Pese a estas condiciones, las comunidades de poliquetos no muestran efectos negativos debido a la invasión si los comparamos con la comunidad que había en las praderas de posidonia. De hecho, la abundancia y el número de especies aumenta después de la introducción de *C. cylindracea* (Box *et al.*, 2010a), al igual que la familia *Caprilledae* (Vázquez-Luis *et al.*, 2009). Parece, por tanto, que el hábitat resultante de la cobertura del alga invasora sobre las praderas de la fanerógama muerta es un hábitat apropiado para las comunidades de poliquetos que allí se encontraban (Box *et al.*, 2010a). En otras investigaciones, sin embargo, tanto la diversidad faunística como los productores primarios difieren entre ambos hábitats.

Aun así, los efectos del alga invasora sobre los ecosistemas de *P. oceanica* pueden desencadenar alteraciones mayores dentro de la red trófica (Deudero *et al.*, 2014). Al modificar la velocidad con la que se depositan las partículas y el material detrítico, afecta a sedimentívoros y detrítívoros (Deudero *et al.*, 2011). La alteración de la cadena trófica a tan bajos niveles puede desembocar en cambios que conlleven la pérdida del ecosistema original.

- **Medidas de control**

Ante la capacidad de dispersión de *C. cylindracea*, ningún mecanismo de erradicación ha dado resultados positivos (Vilá *et al.*, 2008). En Croacia se han utilizado métodos manuales, como cubrir las colonias con láminas de plástico o eliminarlas mediante una bomba de succión subacuática, en un intento de erradicar al alga que se encontraba en zonas con un alto valor ecológico (Žuljević *et al.*, 2007). Sin embargo, no pudieron eliminar al alga por completo. De hecho, su colonización de zonas muy profundas dificulta tomar medidas realmente efectivas para su completa eliminación (MAGRAMA, 2013b). En algunas zonas alcanza profundidades por debajo de los 55 m, siendo el límite para el buceo técnico de inmersiones de rango extendido (Cortés, 2012). Además, en muchos casos los fragmentos son muy pequeños e invisibles hasta que el estolón no alcanza unos 10 cm de largo (Žuljević *et al.*, 2007).

El trabajo realizado por Ceccherelli & Piazzi (2005) muestra un intento de erradicación del alga mediante mecanismos manuales. Aunque la abundancia del alga disminuyó durante el tratamiento, tras 3 meses de acciones seguía persistiendo en todos los hábitat tratados. Dado que pequeñas partes del alga quedaban en las zonas tratadas, gracias a su rápido crecimiento, volvía a su estado original. Por ello, concluyen que una única acción mediante la eliminación manual del alga no es suficiente para su erradicación completa, siendo necesarias otras acciones complementarias.

Una de esas acciones complementarias podría ser el bio-control de la especie mediante el pez *Sarpa salma*. Según Tomas *et al.* (2011) este pez es capaz de ingerir grandes cantidades de *C. cylindracea* y apuntan a que puede convertirse en un importante agente de control en la invasión de esta especie.

Aunque no se han descrito casos efectivos en la erradicación de *C. cylindracea*, al igual que en los casos de otras especies invasoras, una correcta gestión de los hábitats podría facilitar el control de su expansión.

La propagación de *C. cylindracea* es mayor en aquellos lugares donde existe un enriquecimiento de nutrientes (Gennaro & Piazzzi, 2014). El vertido de aguas residuales en las costas enriquece el sustrato con materia orgánica y nutrientes (Occhipinti-Ambrogi & Savini, 2003), por lo que el mantenimiento de la calidad del agua o la mejora en la purificación de aguas residuales, podría ayudar a controlar su dispersión.

3.5. *Lophocladia lallemandii*

- Descripción

Las Rodofitas o algas rojas son organismos unicelulares, filamentosos y pseudoparenquimáticos caracterizados por poseer cloroplastos con ficobiliproteínas como pigmentos fotosintéticos. Además, presentan como producto de reserva el almidón de florídeas (UCM, s.f.) que difiere del almidón de las plantas superiores por el modo de unión entre los restos de glucosa en la cadena de su molécula (Bueno, 1989).

En su mayoría, las algas rojas son especies marinas. Contienen clorofila a, pero jamás presentan clorofila b o c. Su color rojo se debe a la presencia del pigmento secundario ficoeritrina, perteneciente al grupo de las ficobilinas. Todas las rodofitas son pluricelulares y se reproducen por mecanismos sexuales (Fried, 1990).

Lophocladia lallemandii es una alga roja filamentosa de hasta 15 cm de altura y con ramificación pseudodictóma que presenta filamentos erectos de 0,5 cm de diámetro que surgen de un disco basal (Figura 24). Dichos filamentos se componen de una célula central rodeada de cuatro células pericentrales y constituyen redes muy densas en forma de manto que recubren el sustrato (EUNIS, 2015c).

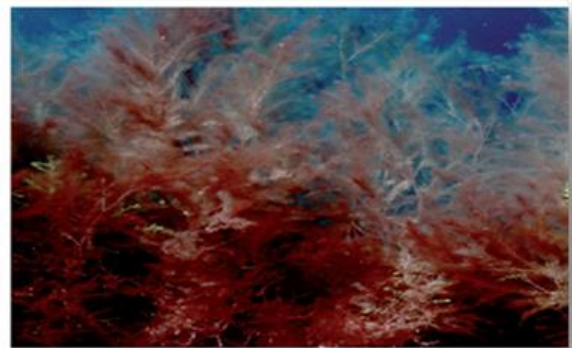


Figura 24. Detalle de *Lophocladia lallemandii*. Fuente: Weitzmann *et al.* (2009).

- Origen y hábitat natural

La distribución nativa de *L. lallemandii* es indo-pacífica (Weitzmann *et al.*, 2009), distribuyéndose por Australia, Nueva Zelanda, Japón, India, Irán, Israel, Omán, Maldivas, Kenia y Tanzania (MAGRAMA, 2013e) (Figura 25). Se encuentran pocas referencias sobre la especie en su hábitat natural. Patzner (1998) indica que en ninguno de los puntos donde habita naturalmente ha incrementado su propagación poniendo en peligro otras especies de algas e invertebrados. Sin embargo, no se ha tenido acceso a ninguna referencia donde se especifiquen los requerimientos del alga en condiciones naturales, sólo se menciona su presencia en estos lugares (Silva *et al.*, 1996; Bolton *et al.*, 2007; Guiry, 2001; MAGRAMA, 2013e) o la biología de la especie en el mar Mediterráneo (Patzner, 1998; Ballesteros *et al.*, 2007; Box *et al.*, 2008; Cebrian & Ballesteros, 2010).



Figura 25. Distribución indo-pacífica de *Lophocladia lallemandii*. Fuente: Elaboración propia.

- Biología de la especie

L. lallemandii es un alga perenne de color rosado, filamentosa y ramificada de forma irregular (Joher Sais, 2009). Tiene una estacionalidad muy marcada con la desaparición de los talos en invierno, ausencia en primavera y un fuerte crecimiento en los meses de verano y otoño (Ballesteros *et al.*, 2007).

Posee un mecanismo de dispersión por multiplicación vegetativa mediante fragmentación. Se rompe fácilmente, formando discos que se transportan rápidamente y en profundidad mediante las corrientes (Ballesteros *et al.*, 2007). Tiene una alta capacidad de regeneración: de un

tricoblasto (pelo terminal) se puede originar un nuevo individuo al fijarse al sustrato mediante rizoides (Cormaci & Motta, 1985).

Cebrian & Ballesteros (2010) observaron que tiene un período de reproducción sexual de abril a octubre mediante la formación por meiosis de tetrasporas (oogamia). Estimaron, además, que podía producir hasta un millón de esporas por metro cuadrado, lo que implica una alta capacidad de colonización. La actividad vegetativa, sin embargo, se produce durante todo el año, con un crecimiento mínimo durante finales de otoño e invierno.

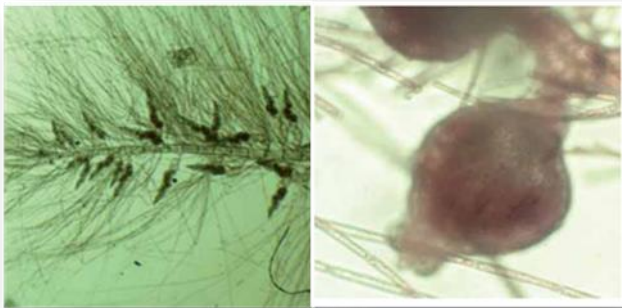


Figura 26. Órganos reproductivos de *Lophocladia lallemandii*. Izquierda: tetrasporas. Derecha: carposporas. Fuente: Otero *et al.* (2013).

Patzner (1998) observó que *L. lallemandii* formaba pequeñas parcelas durante las primeras etapas de la invasión, alcanzando, en ocasiones, un recubrimiento de los sustratos del 100%, tanto horizontal como verticalmente. Además, distinguió dos tipos de coloración para *L. lallemandii* en función de la luz que recibía. Tenía un color rojo intenso cuando se encontraba en sitios donde recibía poca luz, como bajo los rizomas de *P. oceanica*. La otra coloración que se encontraba era de un tono pardo o marrón, y aparecía en aquellos lugares con mayor cantidad de luz. Según sus observaciones, esta última coloración parda era la que mayor densidad alcanzaba, aunque ambas eran fértiles y producían esporas.

El alga no muestra diferencias según la profundidad en cuanto a su carácter invasor (Cebrian & Ballesteros, 2010), pero las formaciones más densas se encuentran entre los 5 y los 30 m de profundidad (Patzner, 1998). Además, puede colonizar todo tipo de sustratos, desde fondos rocosos (Patzner, 1998) hasta rizomas y hojas de posidonia, o incluso otras especies invasoras como *Caulerpa taxifolia* (Box *et al.*, 2008). Por otro lado, puede presentar una elevada biomasa, del mismo orden de magnitud o mayores que *Caulerpa cylindracea* o *C. taxifolia*, lo que implica una total cobertura del sustrato debido a su naturaleza filamentosa (Cebrian & Ballesteros, 2010).

L. lallemandii inicialmente se establece sobre rizomas de *P. oceanica* y, ocasionalmente, sobre hojas viejas, a modo de epífito, para cubrir finalmente toda la comunidad bentónica (Ballesteros *et al.*, 2007). En el verano, estos epífitos crecen y forman un tapiz denso que captura las hojas en descomposición y partículas de la columna de agua (Marbà *et al.*, 2014).

Las especies de *Lophocladia* producen moléculas alcaloides con efectos citotóxicos. Estas sustancias alelopáticas se denominan lofocladinas y tienen efectos negativos en el estado fisiológico de las especies vegetales con quien convive (Gross *et al.*, 2006).

- **Introducción en el mar Mediterráneo**

Su introducción en el mar Mediterráneo se desconoce con exactitud. Algunos autores sugieren que el canal de Suez podría ser la vía de entrada de esta especie (Verlaque, 1994; Patzner, 1998; Boudouresque & Verlaque, 2002; Streftaris & Zenetos, 2006) a través del tráfico marítimo, ya que su distribución natural es el mar Rojo (MAGRAMA, 2013e). Por tanto, a diferencia de las dos algas anteriores, cuya entrada ha podido ser debida a uno o varios episodios puntuales, *L. lallemandii* sigue penetrando en el Mediterráneo.

- **Impactos sobre el medio**

Las principales consecuencias negativas que se han documentado en el medio son:

1. Pérdida de biodiversidad en las comunidades bentónicas.

La invasión de *L. lallemandii* provoca que la mayoría de las algas e invertebrados sésiles desaparezcan, también animales bentónicos como moluscos y peces asociados a la fauna preexistente (Patzner, 1998). En el caso de *Pinna nobilis* L. (Figura 27), parece que el crecimiento de *L. lallemandii* alrededor de éste provoca una reducción del flujo de agua en torno al molusco, lo que reduce su capacidad de filtración y, al crecer sobre la concha del bivalvo, le produce también estrés oxidativo (Box *et al.*, 2009).



Figura 27. Imagen superior del bivalvo *Pinna nobilis* colonizado por *Lophocladia lallemandii*. Fuente: Box *et al.* (2009).

2. Influencia directa sobre otras especies invasoras.

L. lallemandii también puede repercutir en otras especies invasoras con las que esté coexistiendo en el medio. Al crecer como epífito sobre *Caulerpa taxifolia*, es capaz de producir una situación de estrés sobre ésta que se traduce en un aumento de caulerpina como mecanismo defensivo en contra del epífito (Box *et al.*, 2008).

3. Toxicidad.

El erizo de mar *Paracentrotus lividus* Lamarck, alimentado de especies invasoras tóxicas como *Caulerpa cylindracea* y, sobre todo, *L. lallemandii* incrementa la actividad de enzimas antioxidantes para prevenir el daño oxidativo, consecuencia de la ingesta de metabolitos secundarios tóxicos (Tejada *et al.*, 2013). Sin embargo, parece que el erizo intenta evitar la ingesta de estas especies, prefiriendo las praderas de posidonia como fuente de alimento.

- Impactos sobre las praderas de *Posidonia oceanica*

Aunque se desconocen las repercusiones que *L. lallemandii* causa sobre la comunidad bentónica de fondo rocoso, estudios llevados a cabo en praderas de *Posidonia* apuntan a la existencia de efectos negativos debidos a su colonización (Cebrian & Ballesteros, 2010) (Figuras 28 y 29).

Los principales impactos directos que sufre *Posidonia oceanica* debido al crecimiento de *L. lallemandii* sobre los brotes de ésta son un descenso del tamaño y el peso, clorosis de las hojas, necrosis y finalmente, la muerte de los brotes (Ballesteros *et al.*, 2007).

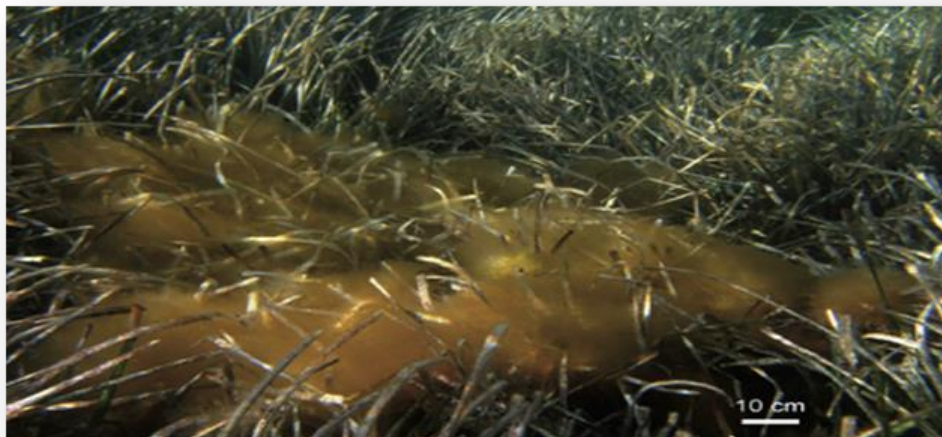


Figura 28. Tapiz formado por *Lophocladia lallemandii* invadiendo *Posidonia oceanica*. Fuente: Marbà *et al.* (2014).

La casi completa cobertura que produce *L. lallemandii* sobre las hojas de *P. oceanica* puede reducir considerablemente la irradiación que a ésta le llega (Sureda *et al.*, 2008). Durante los primeros 30 días en los que posidonia se ve privada de luz, comienzan a reducirse el tamaño de sus hojas y de la biomasa de sus brotes, después de 3 meses, comienza una defoliación y muerte de éstos (Ruiz & Romero, 2001). Debido al largo tiempo que necesita posidonia para su reproducción y crecimiento (Duarte *et al.*, 2006), es posible que los cambios en la disponibilidad de la luz, aunque sean durante períodos cortos de tiempo, puedan tener efectos a largo plazo en la abundancia de posidonia (Ruiz & Romero, 2001) o que tarde siglos en recuperar su estado original (Marbà *et al.*, 2002).

Este tapiz creado por el alga alrededor de las hojas, no sólo reduce la luz que le llega, sino que además, actúa como una barrera biológica que dificulta el intercambio de agua y puede producir hipoxia en la fanerógama (Marbà *et al.*, 2014).

A diferencia del resto de las especies invasoras que se mencionan en este trabajo, que generalmente colonizan sólo praderas degradadas o zonas claras de posidonia muerta (Deudero *et al.*, 2014), en el caso de *L. lallemandii* existe una mayor preocupación, debido a que las praderas vírgenes o en buen estado, parecen ser potencialmente más susceptibles a la formación de estos tapices (Marbà *et al.*, 2014).



Figura 29. Tapiz formado por *Lophocladia lallemandii* invadiendo *Posidonia oceanica*. Fuente: Otero *et al.* (2013).

- Medidas de control

Debido a la reproducción y expansión tan rápida que tiene *L. lallemandii*, es imposible erradicar las poblaciones mediante métodos manuales (Cebrian & Ballesteros, 2010; Otero *et al.*, 2013). De hecho, el Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente desaconseja los intentos de erradicación debido a la elevada presencia de tetrasporangios con tetrasporas viables, y la fácil capacidad de dispersión por mecanismos vegetativos (MAGRAMA, 2013e).

Otras medidas como el bio-control no parecen viables, ya que en este caso los peces como *Sarpa salma*, que podrían funcionar como agente de control para la población de *C. cylindracea*, o el erizo *Paracentrotus lividus*, raramente se alimentan de ella (Tomas *et al.*, 2011; Tejada *et al.*, 2013).

Nunca se ha llevado a cabo ninguna técnica de erradicación de *L. lallemandii*, pues es obvio que es imposible (Ballesteros, com. pers.).

3.6. Evolución del estado de las especies en el mar Mediterráneo

3.6.1. Situación durante los primeros años desde su descubrimiento

- *Caulerpa taxifolia*

La introducción de *Caulerpa taxifolia* en el Mediterráneo se produjo en las costas de Mónaco en el año 1984, como se ha comentado anteriormente. La especie experimentó una rápida expansión en los años posteriores a su salida al mar. Según Meinesz & Hesse (1991), en el año 1989 el alga se encontró en el Cap d'Ail, Francia (Figura 30). Un año más tarde, en las costas de Cap Martin invadiendo a *Cymodea nodosa* (Ucria) Asch. y *Posidonia oceanica*. Ese mismo año se descubrió también una parcela del alga a unos 150 km de Mónaco, en Toulon, aunque según estos autores la llegada del alga a ese punto debió de ocurrir en torno a 1988-1989.

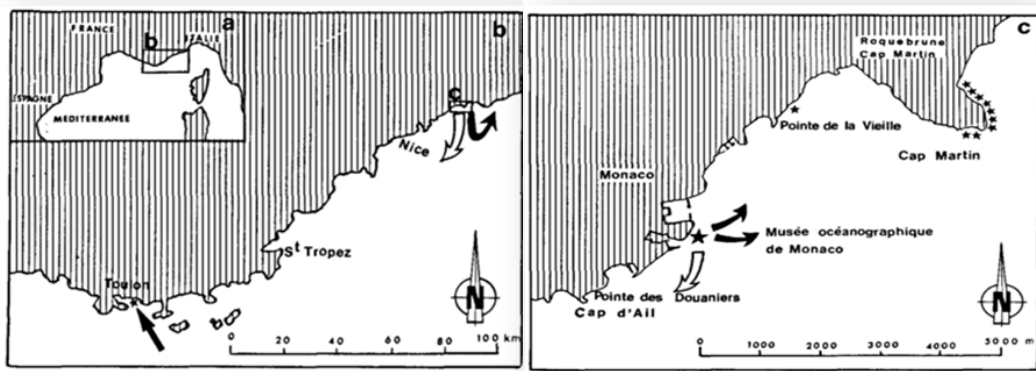


Figura 30. Localización de *Caulerpa taxifolia* en 1990: a) zona de invasión en las costas francesas; b) punto de origen de la invasión en Mónaco (C) y punto de colonización situado más al oeste en Toulon; c) punto de origen de la invasión y la zona invadida de Cap Martin. Las flechas indican la dirección de la invasión. Fuente: Meinesz & Hesse (1991).

Cuando el alga se descubrió por primera vez en Mónaco el área que ocupaba era de alrededor 1 m², a finales del año 1991 ocupaba unas 30 ha y a finales del año 1992, el área se había incrementado hasta alcanzar un total de 427 ha (Meinesz *et al.*, 2001).

Meinesz *et al.* (1993) representaron gráficamente la situación de *C. taxifolia* a finales del año 1992 (Figura 31). En julio de ese año, la zona invadida por el alga alcanzaba desde Imperia (provincia italiana de Liguria) hasta el Departamento francés de Pirineos-Orientales, cerca de la frontera con España. Un mes más tarde se descubrió una nueva localización en Livorno (provincia de la Toscana, Italia).

La Figura 31 muestra las localizaciones en las que se llevaron a cabo trabajos de erradicación. En los puntos de Saint Cyprien y Saint Cyr Les Lecques las poblaciones eran pequeñas por lo que pudieron ser eliminadas completamente. En otras localizaciones como Toulon y Agay, el alga ocupaba grandes extensiones por lo que una total erradicación del alga no fue posible.

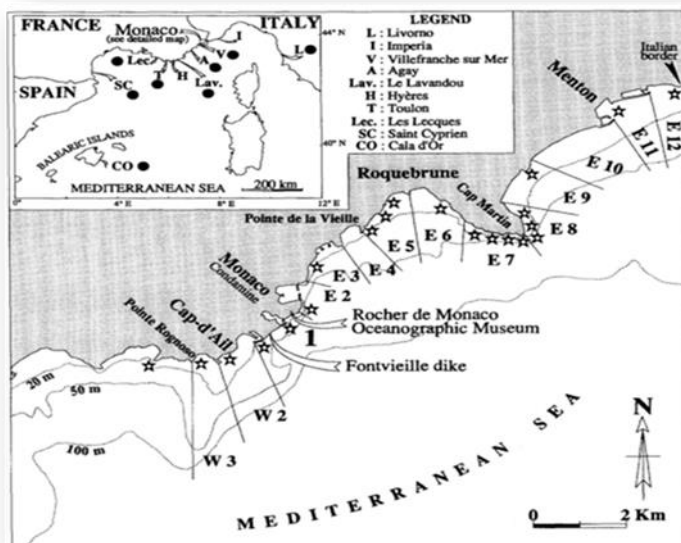


Figura 31. Localización de *Caulerpa taxifolia* en 1992. Las estrellas indican los puntos confirmados de la presencia del alga en noviembre de ese año. Los puntos negros indican estaciones en las que el alga fue erradicada total o parcialmente. Fuente: Meinesz *et al.* (1993).

Tras el descubrimiento de *C. taxifolia* en Imperia (Italia) el alga se extendió rápidamente llegando al puerto de Varazze en 1996, cerca de la ciudad de Génova (Peirano, 1998). Un año más tarde se erradicó una pequeña parcela en Chiavari, a unos pocos kilómetros del parque marino de Portofino. El alga alcanzó casi toda la mitad de la región para el año 1997 (Figura 32).

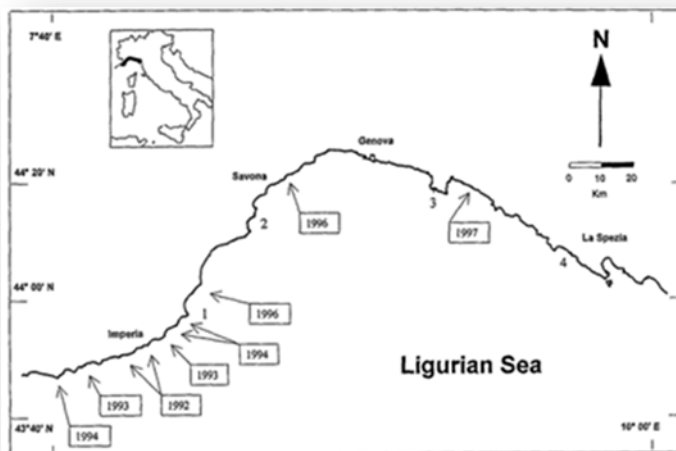


Figura 32. Cronología de la expansión de *Caulerpa taxifolia* en Liguria (Italia). Fuente: Peirano (1998).

C. taxifolia experimentó una gran dispersión durante estos años, no sólo en las costas francesas e italianas, sino que comenzaron a descubrirse nuevas localizaciones a grandes distancias desde su origen. En septiembre de 1992 se descubrió por primera vez en España, en la Cala d' Or (Mallorca) (Grau *et al.*, 1998). Las colonias descubiertas fueron parcialmente erradicadas mediante métodos manuales y mecánicos que permitieron reducir considerablemente la extensión de la especie. Sin embargo, en 1998 (fecha de publicación del artículo) *C. taxifolia* aún estaba presente en las costas de Mallorca.

Debido al descubrimiento de *C. taxifolia* en las costas de las islas Baleares, Verlaque (1994) actualizó su distribución incluyendo el nuevo hallazgo (Figura 33).

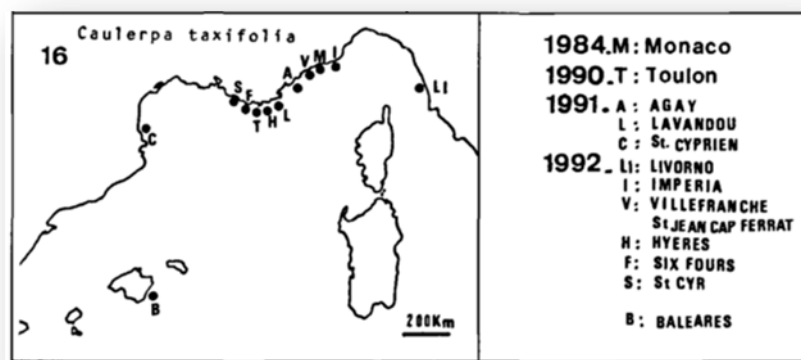


Figura 33. Situación de *Caulerpa taxifolia* en el año 1992 después del artículo de Meinesz *et al.* (1993). Fuente: Verlaque (1994).

Tal y como se vaticinaba, *C. taxifolia* siguió extendiéndose por el mar Mediterráneo. En 1993 se encontraron nuevas colonias en otras localizaciones francesas como Cabo Ferrat y Théoule y, también, en otros puntos de Italia, como en Messina (Sicilia), en la isla de Elba y algunos puertos de Liguria (Boudouresque *et al.*, 1995). Estos autores estimaron que en este punto el área que ocupaba debía de encontrarse entre las 1000 y 2000 ha.

Un año más tarde, el alga invasora alcanzó las costas de Croacia, en el mar Adriático (Pecarevič *et al.*, 2013). La primera observación se produjo en la ciudad de Stari Grad, en la isla Hvar y en 1995, se descubrió en Malinska, en la isla de Krk (Meinesz *et al.*, 2001). Durante ese año se encontró también otro punto en Malinska (Iveša *et al.*, 2006) y en 1996 se advirtió su presencia en el canal de Barbat, cerca de la isla Dolin (Pecarevič *et al.*, 2013). Esta colonia fue erradicada pero en 2001 reapareció (Meinesz *et al.*, 2001).

A finales de 1994, *C. taxifolia* ocupaba en el Mediterráneo un área de alrededor 1500 ha (Komatsu *et al.*, 1997). Dos años más tarde, el área se duplicó alcanzando un total de 3000 ha (Jousson *et al.*, 1998).

Debido a la rápida expansión que experimentó la especie invasora durante estos años, se llevaron a cabo distintos programas de detección del alga a nivel local y europeo. Por ejemplo,

entre los años 1994-1996, la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía llevó a cabo un Plan de Detección de *C. taxifolia* en los fondos marinos de Almería, Granada y la isla de Alborán. Sin embargo, no se encontró ningún rastro del alga (Consejería de Medio Ambiente, 2006). Desde entonces se han realizado más controles, sin embargo nunca se ha localizado en aguas andaluzas.

A finales de 1997, se habían reportado 68 colonias independientes con fragmentos del alga dispersos sobre 1882 ha solo en las costas francesas (Meinesz *et al.*, 1998). En las figuras siguientes se muestran algunas zonas de las costas francesas donde *C. taxifolia* se expandió durante estos años (Figura 34) y su situación en 1998 (Figura 35).

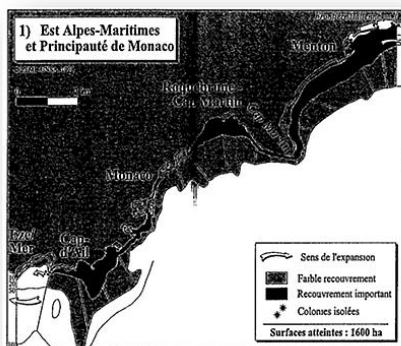
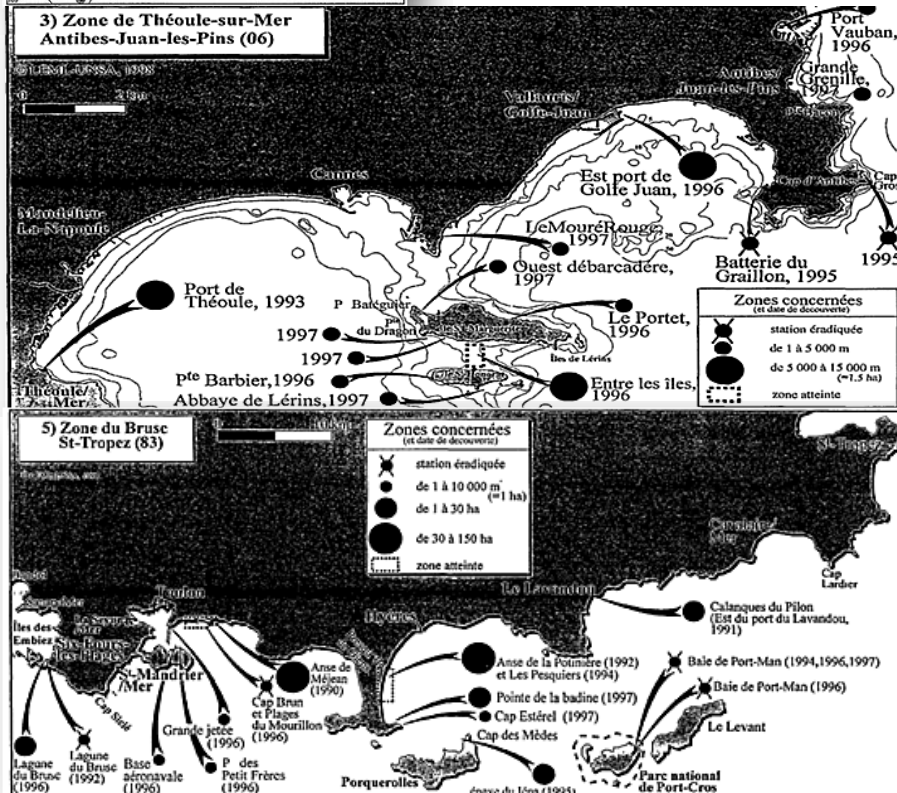


Figura 34. Distribución de *Caulerpa taxifolia* en la costa francesa entre 1995 y 1997.1) Zona este de Alpes-Maritimes y Principado de Mónaco; 2) Zona de Théoule-sur-Mer y 3) Zona de Bruse- Sant-Tropez. Fuente: Meinesz *et al.* (1998).



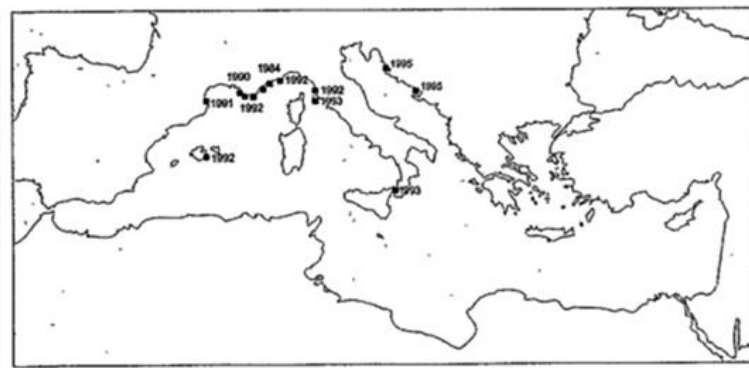


Figura 35. Principales lugares donde se encuentra *Caulerpa taxifolia* en 1998 y año de descubrimiento del foco de invasión. Fuente: Dini (1998).

- *Caulerpa cylindracea*

La primera vez que se notificó la existencia de *Caulerpa racemosa* en el mar Mediterráneo fue en 1926 en Túnez (Hamel, 1926). Durante este período, se registraron más localizaciones con bastante diferencia temporal entre sí y solo en las aguas de la cuenca Este mediterránea. Verlaque *et al.* (2000) realizaron una cronología del alga en la que se diferenciaban dos fases bien distintas, una anterior a los años 90 del s. XX y otra posterior, donde la especie presentó una clara tendencia invasiva. Durante más de una década, la comunidad científica notificó la presencia de *C. racemosa* como una sola variedad. Sin embargo, Verlaque *et al.* (2000) diferenciaron tres variedades: var. *turbinata-uvifera*, var. *lamouroxii* y la variedad invasora, var. *cylindracea*. Todas ellas coexistían en el Mediterráneo y la mayor parte de las referencias a esta especie antes de los años 90, pertenecían a las variedades no invasoras. Este período de no diferenciación entre la variedad invasora y el resto, ha llevado a la confusión en muchos casos de la fecha real de entrada de ésta y de su localización exacta.

De hecho, no fue hasta el artículo de Verlaque *et al.* (2003) donde apareció por primera vez el nombre de *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* que posteriormente fue considerada a nivel de especie: *Caulerpa cylindracea* Sonder (Klein & Verlaque, 2008). A partir de entonces, se concluyó que esta especie invasora era una introducción reciente en el mar Mediterráneo.

La mayoría de los autores como Verlaque *et al.* (2003) y Bazairi *et al.* (2013) recogieron una información aportada por Nizzamudin (1991) en la que presuntamente se descubrió por primera vez *C. cylindracea* en las costas de Tajora, Trípoli (Libia) en 1990. Desde aquí se extendió rápidamente a otros puntos de la zona, mostrando claramente un carácter invasor (Piazzi *et al.*, 2005).

Sin embargo, Sghaier *et al.* (2016) señala que la primera vez que se detectó la especie invasora en el Mediterráneo fue en Túnez en 1985, una información que recoge de Hamza *et al.* (1995). Para el autor esta diferencia de seis años en la fecha de entrada de la especie es importante, pues tanto *C. cylindracea* como *C. taxifolia* habrían sido introducidas en el mismo

período (1984-1985). De hecho, esta nueva fecha apoya el artículo de Çinar *et al.* (2005), donde se especifica que *C. cylindracea* alcanzó las costas de Turquía en 1986 y cinco años más tarde, en 1991, invadió las costas del mar Egeo.

Aunque en la actualidad se sigue debatiendo sobre la fecha real de entrada de la especie en el Mediterráneo, lo que sí que es cierto es que alrededor de 1990, *C. cylindracea* experimentó una rápida dispersión por todo el mar Mediterráneo.

En 1991 apareció en la bahía de Moni, Chipre (Katsanevakis *et al.*, 2009) a unos 30 m de profundidad (UNEP, 1998). Dos años más tarde se localizaron varias poblaciones en las costas italianas y en Grecia (Panayotidis & Montesanto, 1994). En Sicilia se descubrió una colonia en 1993 a la par que en la isla Pantelaria (Cantasano, 2000) y otra en la isla Lampedusa (Verlaque *et al.*, 2000). La expansión de la especie en Italia se produjo en muy poco tiempo.

Entre 1993-1994 se realizó una campaña de seguimiento de *C. taxifolia* frente a las costas de la Toscana (Italia) (Piazzi *et al.*, 1994). Durante su desarrollo se descubrió un nuevo asentamiento de *C. cylindracea* en el mar de Liguria (norte de Italia) invadiendo plantas muertas de *Posidonia oceanica* (Figuras 36 y 37).

Figura 36. Distribución de *Caulerpa racemosa* en el mar Mediterráneo en 1994 (incluye localizaciones de *C. cylindracea*). Los puntos indican localizaciones anteriores y la flecha indica el nuevo asentamiento en el mar de Liguria (norte de Italia). Fuente: Piazzi *et al.* (1994).

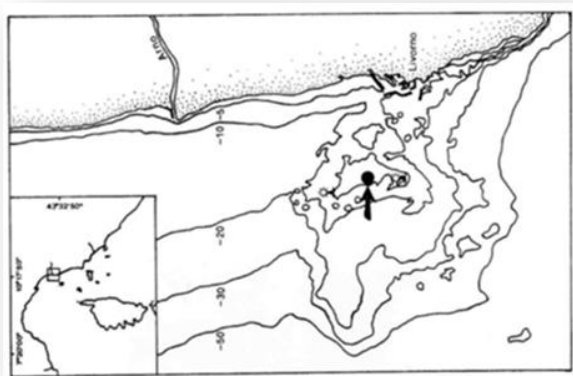


Figura 37. Representación de la localidad exacta donde se encuentra *Caulerpa cylindracea* en el mar de Liguria (norte de Italia). Fuente: Piazzi *et al.* (1994).

En la Figura 36 se observan las distintas localizaciones en las que se encontraba *C. racemosa* en 1994, sin embargo, también se incluyen las localizaciones de *C. cylindracea* anteriores a la diferenciación de la especie. Esto ocurre con todas las referencias anteriores al artículo publicado por Verlaque *et al.* (2003). Puesto que no se ha podido diferenciar en el presente trabajo estas localizaciones “erróneas”, se incluyen todas. La introducción de la especie invasora data alrededor de 1985, por lo tanto, es lógico argumentar que las localizaciones anteriores a esta fecha son incorrectas.

C. cylindracea alcanzó las costas de Cerdeña en 1995 (Cantasano, 2000). En 1997, se descubrió una colonia en el golfo de Cagliari (Cerdeña) cerca del puerto industrial donde se encontraban también praderas de *Posidonia* (Cossu & Gazale, 1997) y en Genova Quinto (Bussotti *et al.*, 1996). En octubre de ese año llegó a las costas francesas, donde se descubrió una gran población en el Golfo de las Marsellas (Verlaque *et al.*, 2000). Según estos autores el alga debió de llegar en torno a 1993-1994, unos tres años antes de su hallazgo.

El alga verde continuó su expansión por todo el Mediterráneo y alcanzó por primera vez las islas de Malta en 1997 (Borg *et al.*, 2004; Sciberras & Schembri, 2007; Evans *et al.*, 2015) (Figura 38). Su capacidad y velocidad de dispersión eran tan altas que sólo entre 1997-1998 colonizó tres nuevos países: Francia, Malta y España. A Mallorca (España) llegó en 1998 (Ballesteros *et al.*, 1999). Aunque en ninguno de estos documentos se refirieron a *C. cylindracea* como tal, hacen constantemente referencia a que se trata de la variedad invasora.

Durante 1998 siguió extendiéndose por las costas italianas llegando a Apulia en el Golfo de Taranto (Buia *et al.*, 1998) y al Golfo de Salerno (Campania) (Gambi & Terlizzi, 1998).

Un año más tarde de su llegada a aguas españolas se encontró por primera vez en la costa peninsular, en la provincia de Castellón (Ballesteros *et al.*, 1999; Kersting *et al.*, 2014).



Figura 38. Situación de *Caulerpa cylindracea* en el Mediterráneo en 1997 (incluye localizaciones de *C. racemosa*). Fuente: Cossu & Gazale (1997).

- *Lophocladia lallemandii*

La introducción de *Lophocladia lallemandii* en el mar Mediterráneo fue muy anterior a la introducción de las especies de *Caulerpa*. La fecha exacta de su primer hallazgo también se pone en duda. Autores como Mannino *et al.* (2016) señalan que la primera vez que se tuvo referencia del alga roja en aguas mediterráneas fue en 1908 en Grecia y Libia. Esta información la recogen de una fuente externa, Petersen (1918). Sin embargo, otros autores como Ribera & Boudouresque (1995) o Sghaier *et al.* (2016) sostienen que fue en 1938 en Gabes (Túnez).

La dispersión que experimentó *L. lallemandii* en sus comienzos dista mucho de las especies de *Caulerpa*. Desde su primer hallazgo a comienzos del s. XX, no existen muchas referencias de su colonización de otras regiones durante estos años, sólo que alcanzó las costas de Argelia a mediados del s. XX (Aleem, 1948).

Muchos años más tarde, encontraron *L. lallemandii* de forma abundante a 25 m de profundidad al norte de la isla Lachea en Sicilia (Furnari & Scammacca, 1970). Los autores mencionaron que se trataba de una especie común en el mar Rojo y que se encontraba de forma anómala en el Mediterráneo en zonas como Argelia, Trípoli y Grecia.

Fue detectada en las costas españolas a finales de la década de los 80 del s. XX. Soto & Conde (1989) realizaron un inventario florístico de algas de la provincia de Almería. El alga roja se localizó en Agua Amarga, municipio que se encuentra en el Parque Natural de Cabo Marítimo-Terrestre de Cabo de Gata-Níjar. Una década más tarde, *L. lallemandii* no se había extendido más allá de su localización inicial, pues en el inventario realizado por Conde *et al.* (1996) no se recogen referencias de ninguna nueva localización.

En 1992 se encontró en la isla de Salina, en el archipiélago de las islas Eolias en Italia (Cormaci *et al.*, 1992). Sin embargo, no es hasta que alcanzó las costas de las islas Baleares que mostró un carácter fuertemente invasor. Entre los años 1995-1997 se realizó un seguimiento de *L. lallemandii* en la costa norte de Ibiza (Patzner, 1998). En la Figura 39 se observa la zona colonizada por el alga durante este período. En esos tres años, ocupó más de 20 km de costa desde zonas poco profundas hasta 40 m de profundidad, en algunas localidades ibicencas (Figura 40).

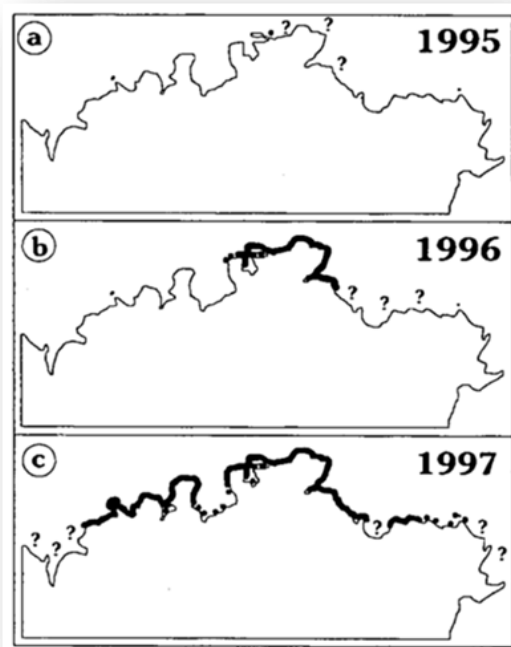


Figura 39. Evolución de la distribución de *L. lallemandii* entre 1995 y 1997 en la costa norte de Ibiza. Los signos interrogantes son zonas no estudiadas. Fuente: Patzner (1998).

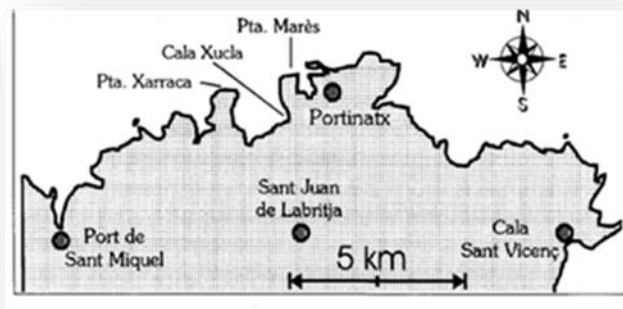


Figura 40. Localidades al norte de la isla de Ibiza donde se ha hallado *L. lallemandii*. Fuente: Patzner (1998).

Según Patzner (1998) *L. lallemandii*, a finales del s. XX, era bastante común en la parte oriental del mar Mediterráneo. Su distribución en la parte occidental era inusual aunque se habían reportado casos en Algeria, Cerdeña, Italia y España.

El alga roja alcanzó las costas de Malta en 1994 (Cormaci *et al.*, 1997). En la Figura 41 se observan los puntos de muestreo que se realizaron. Estaba presente en Ma (L-Ahrax), Mb (Wied iz-Zurrieq), Ci (Ponta l-Irkieqa) y Gw (Wardija Point) y en 1995 en Md (Delimara) y Mw (Rdum il-Wahx).



Figura 41. Puntos de muestreo realizados en 1994-1995 en la islas de Malta. Fuente: Cormaci *et al.* (1997).

Aunque fue la primera vez que se constató la presencia de *L. lallemandii* en aguas maltesas, su amplia distribución sugiere que el alga colonizó esta zona años antes de su descubrimiento, pues para 1994 ya se encontraba ampliamente distribuida entre las islas.

3.6.2. Situación de las especies a principios del siglo XXI

- *Caulerpa taxifolia*

A finales del año 2000, Meinesz *et al.* (2001) realizaron un exhaustiva investigación para intentar esclarecer la situación de *Caulerpa taxifolia* en el mar Mediterráneo. La rápida dispersión que se estaba produciendo del alga, provocó que la comunidad científica se volcara en el estudio de su distribución y de las posibles consecuencias que podría tener sobre los fondos bentónicos marinos.

El área que ocupaba era, aproximadamente, 13100 ha a lo largo de 191 km de costas. Tan solo en las costas de Francia y Mónaco, el área alcanzaba un total de 3184 ha. En el puerto de Saint-Cyprien rebasaba los 5000 m² y en la región de Provenza-Alpes-Costa Azul ocupaba unos 300 km de costa. En España alcanzó 62,8 ha entre Portocolom y Portopreto en Mallorca. En Italia se encontraba en 5 regiones distintas con un total de 9415 ha y en Croacia ocupaba 40 ha en la isla de Hvar y 1,3 ha en Krk.

En la Figura 42 se muestra la localidad de Sousse en Túnez. De los países que hasta el momento había colonizado *C. taxifolia* se le sumó éste a principios del 2000 (Langar *et al.*, 2002). A finales de marzo del mismo año, una campaña de prospección submarina reveló que el área afectada era de alrededor de 350 ha (Meinesz *et al.*, 2001).

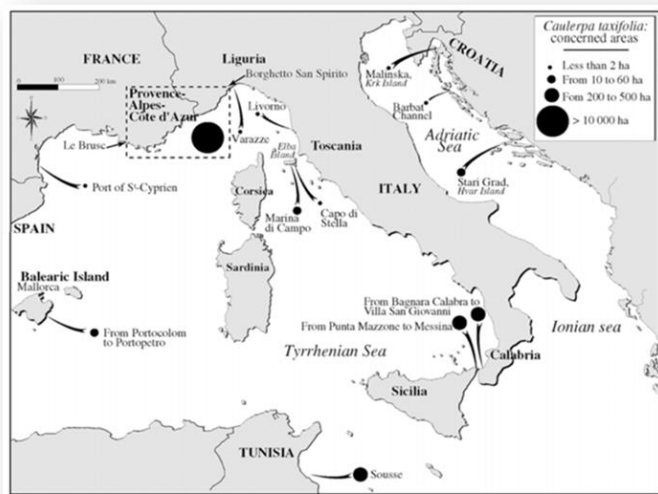


Figura 42. Situación de *Caulerpa taxifolia* a finales del año 2000. Fuente: Meinesz *et al.* (2001).

Durante este período *C. taxifolia* siguió colonizando zonas adyacentes o muy próximas a donde se encontraba. En 2004, se halló por primera vez en la isla Favignana en Italia (Mannino *et al.*, 2016), una pequeña isla al noroeste de Sicilia, donde el alga está presente desde el año 1993. Y en Francia, el área colonizada se incrementó de 77,3 km² a 122,7 km² entre los años 2001 y 2004 (Streftaris & Zenetos, 2006).

Según Iveša *et al.* (2006), *C. taxifolia* mostró dos patrones distintos en la localidad de Malinska, en Croacia. Por un lado, se produjo una clara fase de expansión activa en los años anteriores al 2000 y, por otro lado, una fase de regresión aparentemente espontánea. Esta regresión se produjo entre 2000 y 2001 y según estos autores otras colonias que se encontraban bajo las mismas condiciones no sufrieron ningún cambio, por lo que no pudieron esclarecer la causa de esta regresión.

Parece ser que a finales de este período el alga experimentó una fase de recesión o estancamiento en el Mediterráneo. Entre 2008 y 2009 se produjo una regresión severa de la colonización en Francia donde llegaron a desaparecer pequeñas colonias y, además, se produjo un colapso de la densidad en las zonas más pobladas (Meinesz *et al.*, 2010). En el mar de Liguria, por ejemplo, la propagación de la especie se ralentizó y se produjo una disminución de su abundancia en todas las áreas colonizadas (Montefalcone *et al.*, 2015).

- *Caulerpa cylindracea*

Caulerpa cylindracea continuó su fase de expansión por todo el Mediterráneo durante esta época. En otoño del 2000 se localizó una nueva colonia cerca de las islas Pakleni (Croacia), aunque en ese momento ya se encontraba en muchos puntos del mar Adriático (Pecarevič *et al.*, 2013). En ese mismo año apareció también en la costa calabresa del mar Tirreno (Italia) (Cantasano, 2000). Cuatro años más tarde se localizó al sur del mar Adriático (Tsiamis *et al.*, 2015).

Después de su descubrimiento en la costa peninsular española, se localizó por primera vez frente a las costas de Alicante en 2001 (Ruiz Fernández *et al.*, 2007). En 2002 se encontró en Sagunto (Valencia) y un año más tarde en la isla de Tabarca (Alicante) (EEA, 2006). En 2003, Piazzini *et al.* (2005) lograron recopilar todas las localizaciones donde se encontraba *C. cylindracea* en el Mediterráneo (Figuras 43 y 44).

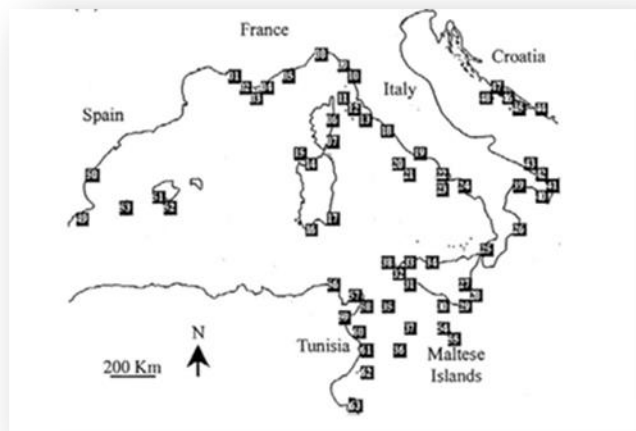


Figura 43. Distribución de *Caulerpa cylindracea* en la parte occidental del Mediterráneo a finales de 2003. Fuente: Piazzì *et al.* (2005).



Figura 44. Distribución de *Caulerpa cylindracea* en la parte oriental del Mediterráneo a finales de 2003. Fuente: Piazzì *et al.* (2005).

Después de la investigación de 2003, Piazzì *et al.* (2005) informaron que la expansión de *C. cylindracea* era el mayor evento provocado por una especie invasora en el Mediterráneo hasta la fecha. En sólo 13 años había logrado alcanzar las costas de 11 países tanto del mediterráneo occidental como el oriental, gracias, en parte, a la reproducción sexual de la especie (Panayotidis, 2006).

Entre 2003 y 2004 se descubrió en las islas Favignana y en Levanzo (Mannino *et al.*, 2016), pertenecientes al archipiélago de Egadi (Italia), una zona marina protegida. Además, Iveša *et al.* (2006) descubrieron otra población en el puerto de Vrsar, en la península Istrián (Croacia).

En 2004, se confirmó la introducción de *C. cylindracea* en las islas Canarias (Verlaque *et al.*, 2004) (Figura 45). Se trató de un evento extraordinario, pues era la primera vez que se encontraba esta especie en aguas atlánticas. Sin embargo, los autores señalaron que su introducción debía de haberse producido entre los años 1997-1998.

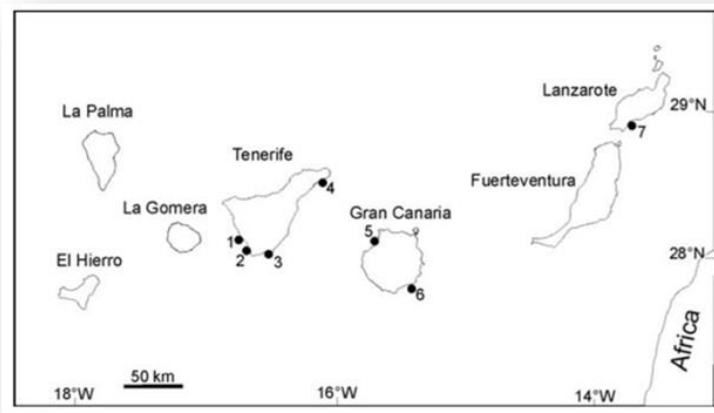


Figura 45. Distribución de *Caulerpa cylindracea* en las islas Canarias: (1) Caleta de Adeje – Playa del Veril; (2) Los Cristianos – El Palm-Mar; (3) La Tejita – Los Abrigos; (4) San Andrés; (5) Agaete; (6) Castillo del Romeral; (7) Bahía de Ávila. Fuente: Verlaque *et al.* (2004).

En este período se produjo un incremento de cobertura y densidad del alga en muchos puntos donde se encontraba. En las islas de Malta había colonizado la mayor parte de sus costas desde su descubrimiento en 1997 (Borg *et al.*, 2004). En 2002 un área de 10 km² había sido invadida a lo largo de 18 km de costa en Alicante (EEA, 2006). En Castellón, en 2003, ocupaba ya una extensión de 20 km (Kersting *et al.*, 2014) y, en aguas helenas, las poblaciones del alga se encontraban ya establecidas (Pancucci-Papadopoulou *et al.*, 2005).

En 2005, *C. cylindracea* había colonizado las costas de 11 países mediterráneos: Albania, Croacia, Chipre, Francia, Grecia, Italia, Libia, Malta, España, Túnez y Turquía, y la mayoría de sus islas (Streftaris & Zenetos, 2006).

Fue en este año cuando se descubrió por primera vez en las costas de Murcia (Figura 46). El primer hallazgo se produjo en Calblanque, a unos 90 km de la zona de Alicante, desde donde se inició una rápida dispersión a escala regional (Ruiz Fernández *et al.*, 2007).

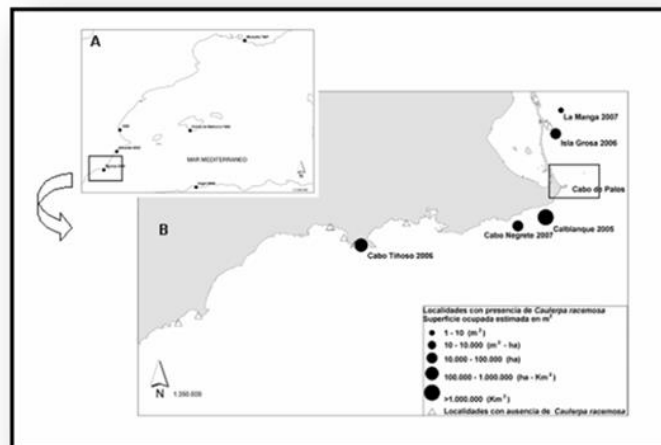


Figura 46. Localización y expansión de *Caulerpa cylindracea* en las costas de Murcia. Fuente: Ruiz Fernández *et al.* (2007).

En la Figura 47 se observa el transcurso de la expansión del alga en las costas murcianas desde su primera observación en 2005. Un año más tarde estaba presente en dos nuevas localizaciones y, en 2007, el alga se había distribuido alrededor de otras seis. De todos los puntos donde *C. cylindracea* se encuentra en Murcia, en cinco de ellos cohabita con *Posidonia oceanica*: Calblanque, isla Grosa, Cabo Tiñoso, La Manga y Cabo Negrete.

Localidad	Coordenadas (UTM)	Año primera observación	Rango batimétrico (m)	Comunidades	Superficie ocupada (m ²)
Calblanque ^a	X: 700037 Y: 4164865	2005	20 - >30	<ul style="list-style-type: none"> Arenas infralitorales (C) Mañel (C) Pradera <i>P. oceanica</i> (NC) 	2,5·10 ⁶
Isla Grosa ^b	X: 701918 Y: 4178066	2006	4 - 12	<ul style="list-style-type: none"> Algas fotófilas sobre roca (C) Pradera <i>P. oceanica</i> (NC) 	10 ⁶
C. Tiñoso ^c	X: 664377 Y: 4156507	2006	15 - 35	<ul style="list-style-type: none"> Algas fotófilas sobre roca (C) <i>P. oceanica</i> (C) Fondos blandos infra y circalitorales (C) 	9·10 ⁶
La Manga ^d	X: 703019 Y: 4182444	2007	26	<ul style="list-style-type: none"> Pradera <i>P. oceanica</i> (NC) Fondos blandos circalitorales (C) 	1-10
C. Negrete ^e	X: 694690 Y: 4160209	2007	25	<ul style="list-style-type: none"> <i>P. oceanica</i> (NC) Fondos blandos circalitorales (C) 	10 ⁶ -10 ⁷
C. Palos-Piles f ^f	X: 704908 Y: 4168839	2007	20	<ul style="list-style-type: none"> Algas fotófilas sobre roca (C) 	1
C. Palos-Is. Hormiga ^g	X: 707412 Y: 4170446	2007	23	<ul style="list-style-type: none"> Mañel (C) Algas fotófilas sobre roca (NC) Coralígeno (NC) 	1
C. Palos-La Barra ^h	X: 702854 Y: 4167341	2007	2-4	<ul style="list-style-type: none"> Algas fotófilas sobre roca (C) 	10 ⁶
C. Palos-Panchosos ⁱ	X: 702866 Y: 4166767	2007	7	<ul style="list-style-type: none"> Algas fotófilas sobre roca (C) 	4,5·10 ⁶

Figura 47. Expansión del alga en las costas murcianas 2005-2007. Fuente: Ruiz Fernández *et al.* (2007).

En 2006, Ould-Ahmed & Meinesz (2007), comunicaron su descubrimiento en la bahía de Argel (Argelia). Y, entre 2007 y 2008, el alga se encontró en varios puntos frente a la costa norte de Ceuta, en el estrecho de Gibraltar (Rivera-Ingraham *et al.*, 2010). En Andalucía, la primera observación de esta especie fue realizada en 2008 en la isla de Terreros (Almería) donde se cartografiaron alrededor de 4 ha (CMAOT, 2014a).

Un año más tarde apareció en Villaricos a unos 30 m de profundidad (Altamirano *et al.*, 2014) donde se encontraron más de 100 ha dentro del Parque Natural Marítimo-Terrestre de Cabo de Gata-Níjar, frente a El Calón y Punta Cala Infalible (CMAOT, 2014a).

Según la Agencia de Medio Ambiente Europea, la situación de *C. racemosa*, donde se incluye también *C. cylindracea*, en el año 2009 era la que se muestra en la Figura 48, aunque no se indican algunas localizaciones nuevas como Ceuta o Almería.

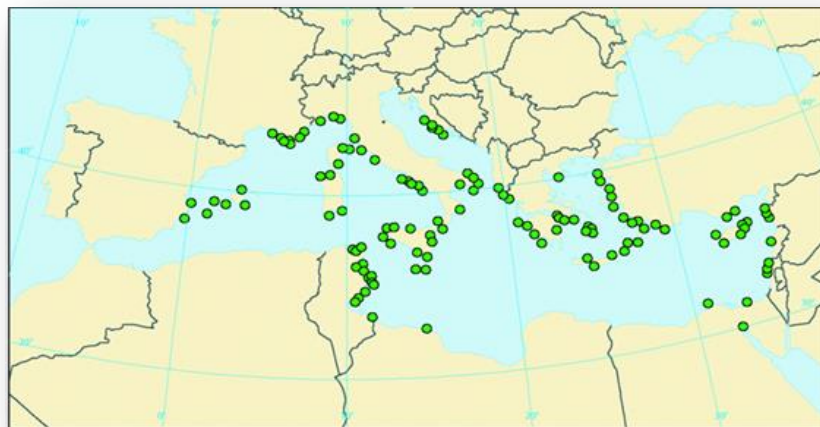


Figura 48. Situación de *Caulerpa racemosa* y *C. cylindracea* en el Mediterráneo en 2009. Fuente: EEA (2006).

Para 2009, *C. cylindracea* se encontraba ampliamente distribuida y de forma abundante en la isla de Quíos (Grecia) (Katsanevakis & Tsiamis, 2009). De hecho, parece ser que esto se produce alrededor de todas las islas griegas. En la Figura 49 se pueden observar, tanto las nuevas localizaciones de *C. cylindracea* en Grecia como las antiguas.

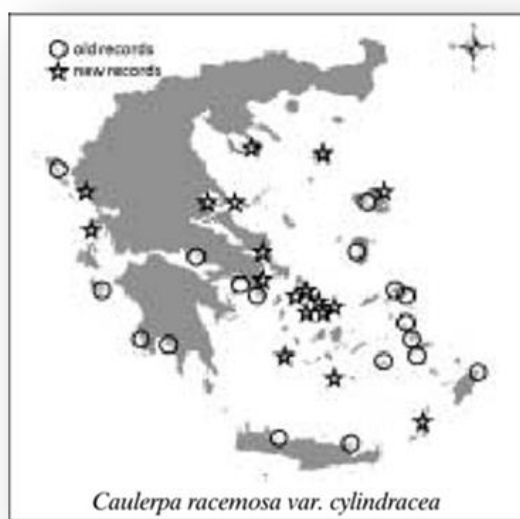


Figura 49. Distribución de *Caulerpa cylindracea* en las islas griegas. Las estrellas representan las nuevas localizaciones en 2009 y los círculos las anteriores. Fuente: Tsiamis *et al.* (2010).

En 2010, se descubrió una nueva población en el golfo de Arzew, en la costa oeste de Argelia (Bouiadjra *et al.*, 2010). Aunque según los autores la vía de introducción más probable fue el tráfico marítimo, en el golfo de Arzew podría haberse producido de manera natural ya que existen fuertes corrientes. En la zona de Salamandre (Figura 50), coexiste con praderas de *Posidonia oceanica*.

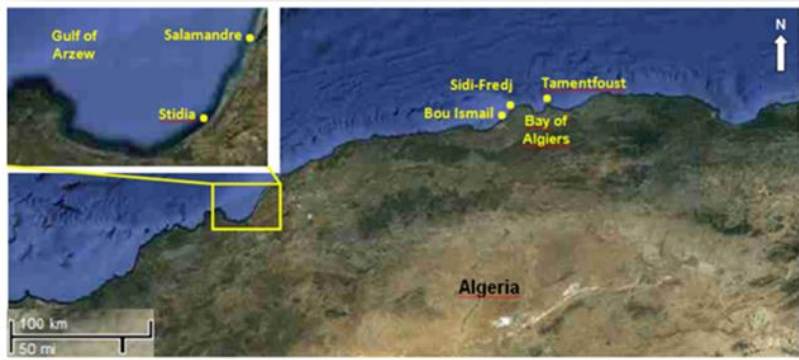


Figura 50. Localización geográfica de *Caulerpa cylindracea* en Argelia. El rectángulo indica la nueva zona donde se encuentra. Fuente: Bouiadjra *et al.* (2010).

Para este año, *C. cylindracea* había colonizado 15 países: a los mencionados anteriormente, se le unieron Marruecos, Montenegro, Albania y Argelia (Bouiadjra *et al.*, 2010).

- *Lophocladia lallemandii*

En 2001, *Lophocladia lallemandii* estaba distribuida por todo el mar Mediterráneo, a excepción de las regiones de Francia, Marruecos, mar Negro y de Azov (Gómez Garreta *et al.*, 2001) (Figura 51).

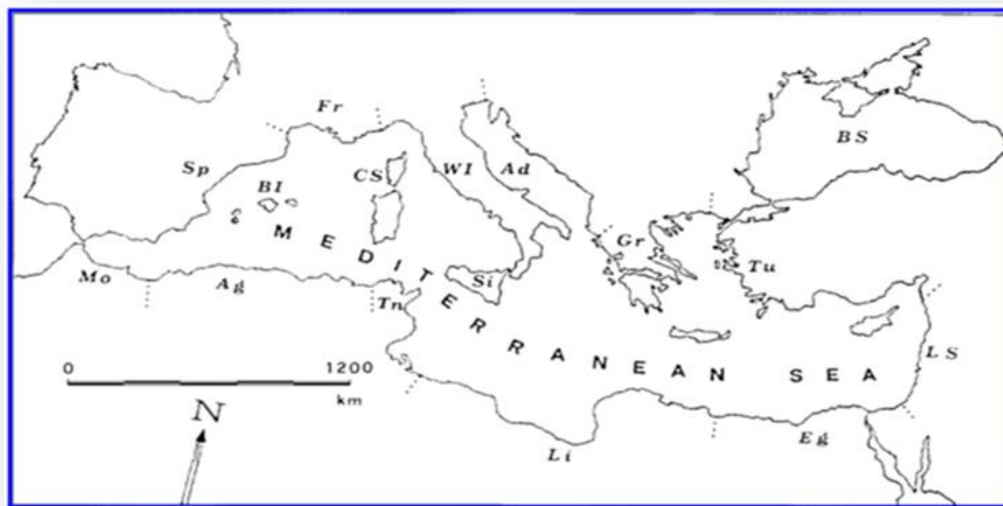


Figura 51. Regiones geográficas del mar Mediterráneo: (Sp) España, (BI) islas Baleares, (Fr) Francia, (CS) Córcega y Cerdeña, (WI) Oeste de Italia, (Si) Sicilia e islas adyacentes, (Ad) Mar Adriático, (Gr) Grecia, (BS) Mar Negro y Mar de Azov, (Tu) Turquía, (LS) Siria, Líbano e Israel, (Eg) Egipto, (Li) Libia, (Tn) Túnez, (Ag) Argelia y (Mo) Marruecos. Fuente: Gómez Garreta *et al.* (2001).

En este mismo año se localizó por primera vez en las islas Favignana, Levanzo y Marettimo, del archipiélago de Egadi (Italia) (Catra *et al.*, 2006). En 2003 se encontró en otro punto de la costa española, en el Parque Nacional Marítimo-Terrestre del archipiélago de Cabrera (islas Baleares) (Cebrian & Ballesteros, 2010). Aquí, el alga roja se encontraba ampliamente distribuida entre los 0 y 45 m de profundidad para el 2006, tapizando la mayoría de los hábitats.

Entre 2004-2005, Pancucci-Papadopoulou *et al.* (2005) confirmaron la existencia de *L. lallemandii* en aguas helenas. Sin embargo, la especie en esta zona no estaba establecida sino que se encontraba de manera casual, es decir, se detectó esporádicamente en una o dos localizaciones.

En 2006 se descubrió por primera vez en la Reserva Natural de las islas Columbretes (Castellón) (Kersting *et al.*, 2014), aunque de forma dispersa. Tras su descubrimiento, los autores llevaron a cabo un seguimiento de su evolución en la zona hasta el año 2012. *L. lallemandii* se propagó rápidamente y en tan sólo un año alcanzó casi un 20% de cobertura entre los 5-10 m de profundidad. En 2008 se había extendido por casi toda la bahía de Columbrete Grande alcanzando en algunas zonas una cobertura de hasta casi el 75%. Durante los años posteriores mantuvo su expansión y en 2012 se observó un comienzo en la colonización de las partes más someras, en un rango de 0-5 m de profundidad (Figuras 52 y 53).



Figura 52. Crecimiento de *Lophocladia lallemandii* en las islas Columbretes. Fuente: Kersting *et al.* (2014).

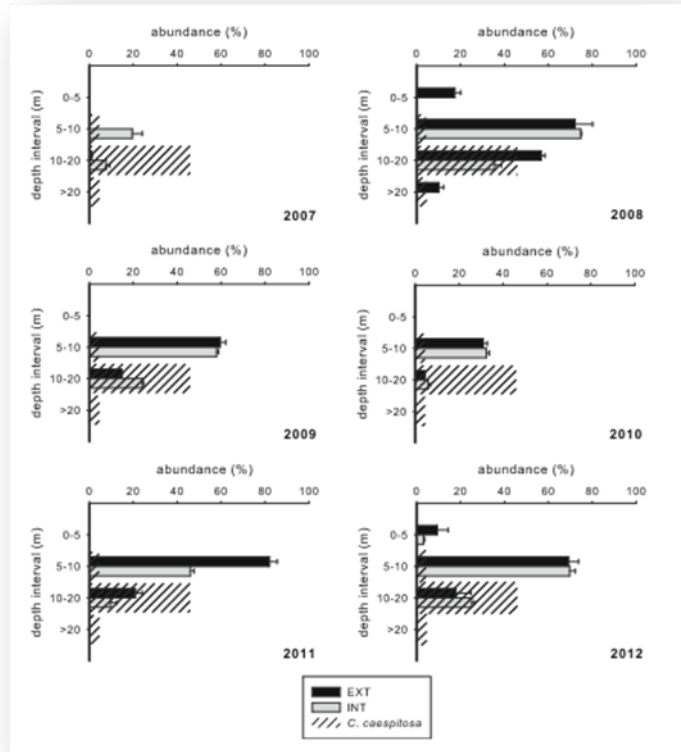


Figura 53. Cobertura anual de *Lophocladia lallemandii* en distintos intervalos de profundidad en las islas Columbretes durante el período 2007-2012. Fuente: Kersting *et al.* (2014).

En 2007, *L. lallemandii* se encontraba ampliamente distribuida en algunas zonas del mar Mediterráneo, como Malta, Gozo y Comino (Sciberras & Schembri, 2007). Además, en muchas ocasiones, se hallaba sobre praderas de *Posidonia oceanica* como en las islas Baleares (Ballesteros *et al.*, 2007).

La situación del alga para el año 2009 no mejora. En algunas localizaciones, sigue extendiéndose a lo largo de kilómetros de costa. En Grecia, a tres localizaciones que se tenían hasta la fecha, se le unieron cinco nuevas (Figura 54).



Figura 54. Distribución de *Lophocladia lallemandii* en las costas Griegas en 2009. Las estrellas representan las nuevas localizaciones en 2009 y los círculos las anteriores. Fuente: Tsiamis *et al.* (2010).

3.6.3. Situación de las especies en la actualidad

- *Caulerpa taxifolia*

En 2010 *Caulerpa taxifolia* se encontraba en prácticamente todo el mar Mediterráneo, incluyendo la costa norte del mar Adriático (Croacia y Albania) (Zenetos *et al.*, 2010). De las cuatro subregiones incluidas en la Figura 55, *C. taxifolia* se consideraba establecida en tres de ellas. Es decir, se encontraba de manera libre, reproduciéndose y manteniéndose sin la ayuda o el apoyo del ser humano. Estas tres subregiones eran el Mediterráneo occidental, central y el mar Adriático.

Western Mediterranean	Central Mediterranean including the Ionian Sea	Adriatic Sea	Eastern Mediterranean (the Aegean-Levantine - Marmara Seas)
Tyrrhenian Sea	Greek Ionian Sea	Italian Adriatic Sea	Greek Aegean Sea
Ligurian Sea	Italian Ionian Sea	Slovenia	Turkish Aegean Sea
Sardinia	Albanian Ionian Sea	Croatia	Sea of Marmara
Corsica	Apulian Sea	Montenegro	South Turkey
France	South East Sicily	Albanian Adriatic Sea	Cyprus
Monaco	Malta		Syria
Spain	South Tunisia		Lebanon
Balears	Libya		Palestine Authority
Gibraltar			Israel
Morocco			Egypt
Algeria			
North Tunisia			
West Sicily			

Figura 55. Lista de países y sectores costeros incluidos dentro de las cuatro subregiones en el Mediterráneo. Fuente: Zenetos *et al.* (2010).

Sin embargo, a finales del período anterior comenzó una fase de colapso y recesión en muchas localizaciones que continuó en este. En el mar de Liguria se produjo una reducción global en la propagación y abundancia de *C. taxifolia*, donde desapareció de la mayoría de las áreas colonizadas originalmente (Montefalcone *et al.*, 2015).

Según Zenetos *et al.* (2012), en 2012 se encuentra en todas las subregiones mediterráneas (Figura 55). Sin embargo, al igual que *L. lallemandii*, no actúa como invasora en todas ellas. El distinto comportamiento entre subregiones puede tener múltiples explicaciones, por ejemplo:

1. Diferencia entre el tiempo de introducción y de observación.

2. Variaciones en las condiciones climáticas.
3. Habilidad por parte de las comunidades nativas para competir con las invasoras.

En el mapa de distribución de 2016 para *C. taxifolia* según el EASIN (*European Alien Species Information Network*) se pueden observar con claridad las zonas en las que su expansión ha sido mayor: costas de Mónaco, Francia, Italia, Sicilia, islas Baleares y Croacia (Figura 56).

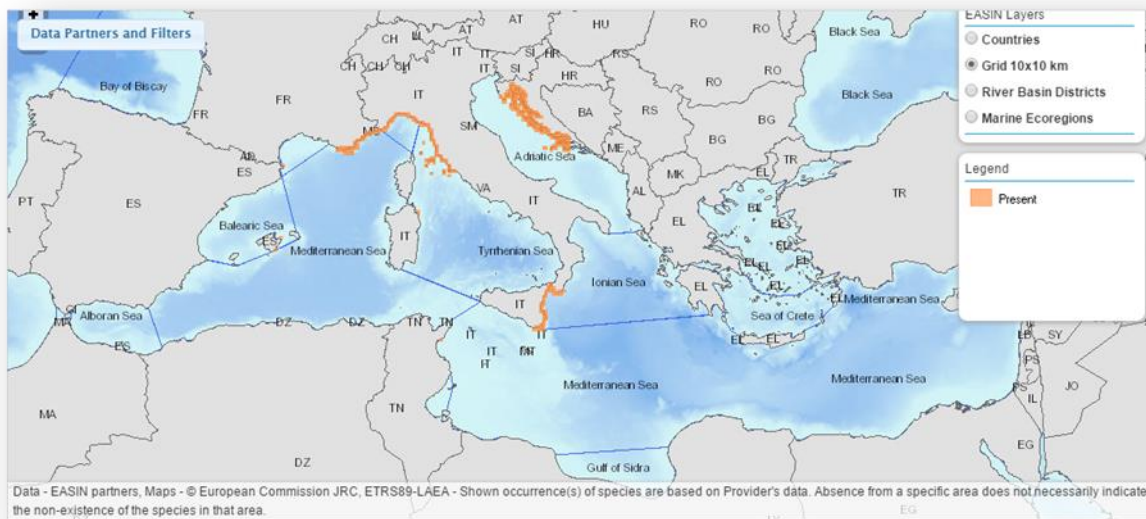


Figura 56. Distribución actual de *Caulerpa taxifolia* en el mar Mediterráneo. Fuente: EASIN (2016a).

En la actualidad *C. taxifolia* está ampliamente distribuida en el noroeste mediterráneo, siendo Francia e Italia los países que más sufren las consecuencias de su colonización, pues en ellos es donde mayor expansión ha alcanzado.

- *Caulerpa cylindracea*

En 2010, *C. cylindracea* se encontraba ampliamente distribuida por todo el mar Mediterráneo, es decir, establecida en todas las subregiones mediterráneas (Figura 55): oriental, central, occidental, y mar Adriático (Zenetos *et al.*, 2010).

En 2012 el alga seguía expandiéndose. En julio de ese año, se encontró en Apella, Kárpato (Tsiamis *et al.*, 2015), una isla situada en el mar Egeo, entre Creta y Rodas. También se descubrió en el Parque Nacional Marino de Zakynthos (Grecia) (Kapiris *et al.*, 2014) y en Punta Javana (Almería) (CMAOT, 2014a) (Figura 57). A pesar de los intentos de erradicación de la especie en Andalucía, a finales del 2013, la especie invasora ocupaba ya una extensión de tal

magnitud que hacía imposible su erradicación.

En julio de 2013 se observó en las costas de Creta (Grecia), sin embargo, los autores señalaron que sólo se encontraba en dos localizaciones y que no parecía mostrar signos de agresiva invasividad (Bilecenoglu *et al.*, 2013).



Figura 57. *Caulerpa cylindracea* sobre arena y hojas muertas de *Posidonia oceanica* en Punta Javana (Almería) en 2012. Fuente: CMAOT (2014a).

En verano de 2014 se encontró por primera vez en el LIC de los Bajos de Roquetas (Almería) y en septiembre en los Escullos (CMAOT, 2014b). En esta ocasión se llevó a cabo un intento de erradicación pues la mancha era de aproximadamente 1m². Sin embargo, en 2015 reaparecieron algunos talos que se intentaron eliminar de nuevo (CMAOT, 2015) pero no se han encontrado referencias sobre los resultados obtenidos.

En diciembre de 2014 se localizó la especie en el Parque Natural del Estrecho (Tarifa) (CMAOT, 2014b). Un año después se confirmó su existencia con un par de manchas de alrededor 1m², por lo que se llevó a cabo un intento de erradicación (CMAOT, 2015). Sin embargo, la especie siguió expandiéndose alrededor de las costas andaluzas. En 2015, aparecieron nuevas colonias en otras localidades como Gualdalmesí, punta Paloma (Cádiz) y en la playa del Zapillo de la capital almeriense (CMAOT, 2015).

Actualmente, las poblaciones de *C. cylindracea* que se localizan en las costas de Andalucía se encuentran en pleno proceso de expansión. Sin embargo, se ha producido una disminución de la extensión y la densidad del alga en puntos como el Calón o Loza del Payo (Almería) (CMAOT, 2015) (Figura 58). Esta regresión sin una causa evidente también se ha notificado en otras especies del género (Iveša *et al.*, 2006).

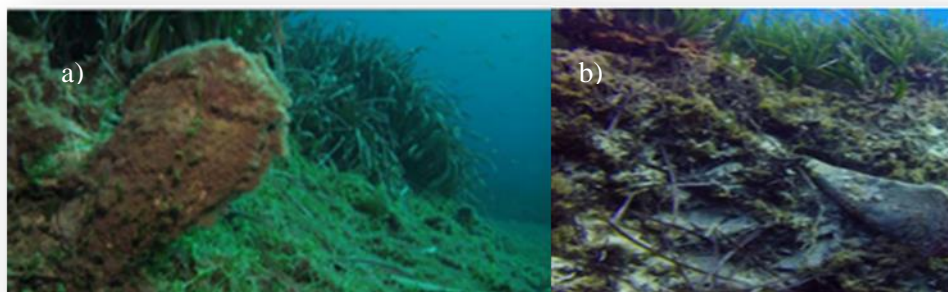


Figura 58. Regresión aparente de *Caulerpa cylindracea* en isla de Terreros: a) *C. cylindracea* ocupando un borde de pradera de posidonia en 2013; b) Detalle del mismo punto en 2015. Fuente: CMAOT (2015).

A través del EASIN (*European Alien Species Information Network*) se puede observar la situación actual de la especie en todo el Mediterráneo (Figura 59).

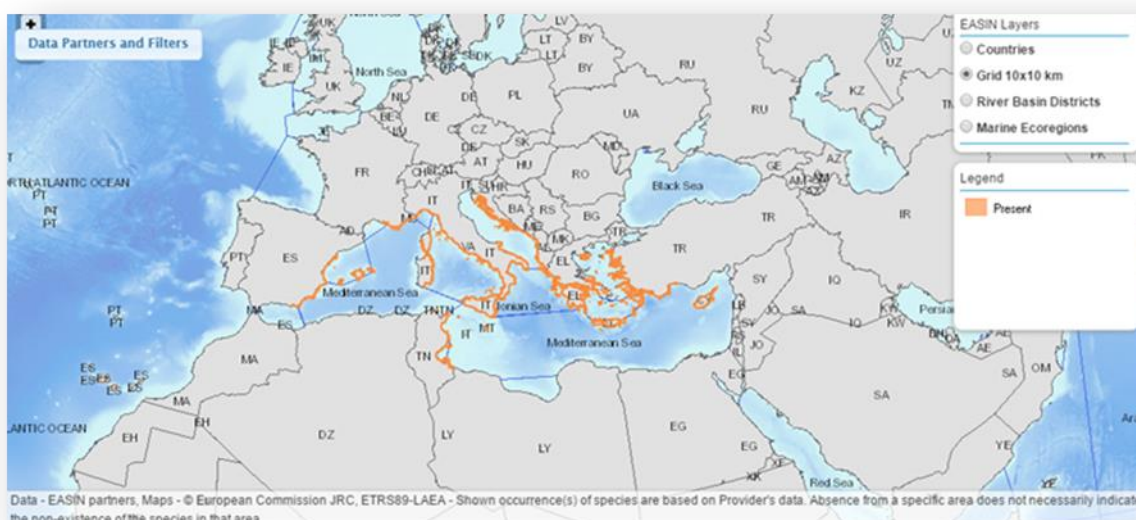


Figura 59. Distribución actual de *Caulerpa cylindracea* en el mar Mediterráneo. Fuente: EASIN (2016b).

- *Lophocladia lallemandii*

Lophocladia lallemandii, como *Caulerpa taxifolia* y *C. cylindracea*, estaba ampliamente distribuida por toda la cuenca mediterránea en el año 2010. Se encontraba establecida en todas las subregiones del Mediterráneo (Figura 55) (Zenetos *et al.*, 2010). Sin embargo, estos autores señalaron que sólo se comportaba como invasora en la subregión occidental mediterránea y que se la consideraba potencialmente invasora en las demás subregiones.

En 2011, en una prospección de costas de Montenegro y Albania (mares Adriático y Jónico), se descubrió por primera vez *L. lallemandii* en las costas de Albania (Katsanevakis *et al.*, 2011) (Figura 60).



Figura 60. Izquierda, puntos de muestreo realizados en el mar Adriático y el mar Jónico. Derecha, probabilidad de encontrar *L. lallemandii* en la zona. Fuente: Katsanevakis *et al.* (2011).

Aunque *L. lallemandii* estaba ya presente en el mar Adriático (Croacia e Italia), era la primera vez que se hallaba en el sureste.

En 2012, la especie fue descubierta en el Parque Nacional Marino de Zakynthos, al oeste del mar Jónico (Grecia) (Kapiris *et al.*, 2014) al sur de Albania. A lo largo de este año, *L. lallemandii* comenzó a extenderse desde Almería, llegando a la localidad de Cocedores (Murcia), donde se encontró abundantemente distribuida, y a la isla de Terreros de manera puntual (CMAOT, 2014b). Sin embargo, parece que no presentó variaciones en esta zona para 2015, pues en el informe final de resultados de ese año de la Junta de Andalucía no se incluyó nueva información acerca de esta especie.

Lo mismo ocurrió en las islas Egadi (Italia), donde según Mannino *et al.* (2016) no se incluyeron nuevos registros de la especie durante 2015 (Figuras 61 y 62).



Figura 61. Situación geográfica de las islas Egadi en Italia. Fuente: Mannino *et al.* (2016).

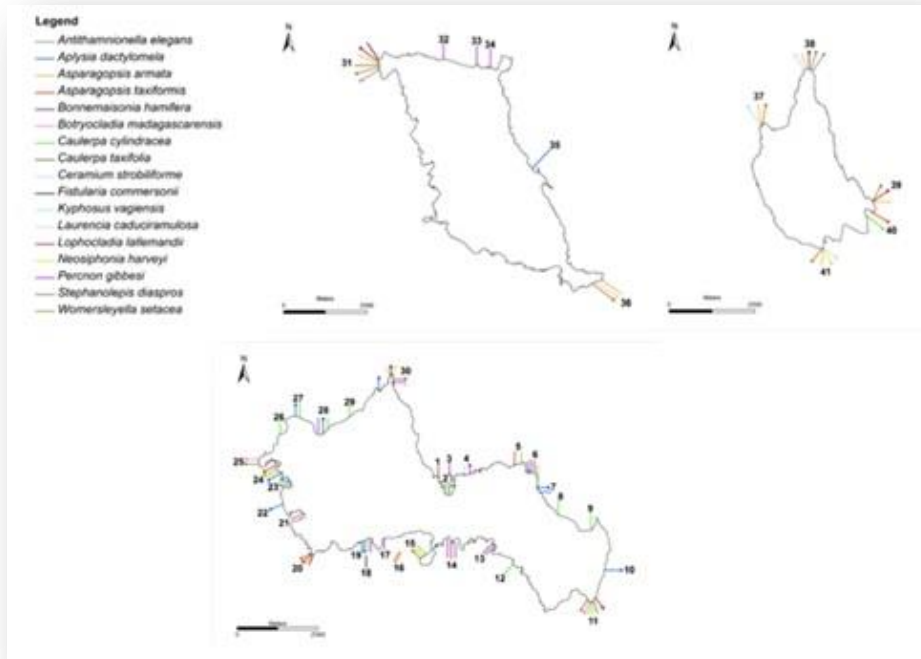


Figura 62. Localizaciones conocidas de especies invasoras en las islas Egadi donde se incluyen *Lophocladia lallemandii*, *Caulerpa taxifolia* y *C. cylindracea*. Las líneas representan datos publicados y las líneas que terminan en círculo, datos sin publicar. Fuente: Mannino *et al.* (2016).

Según EASIN (*European Alien Species Information Network*) la situación actual de *L. lallemandii* en el Mediterráneo es la que se muestra en la figura 63.

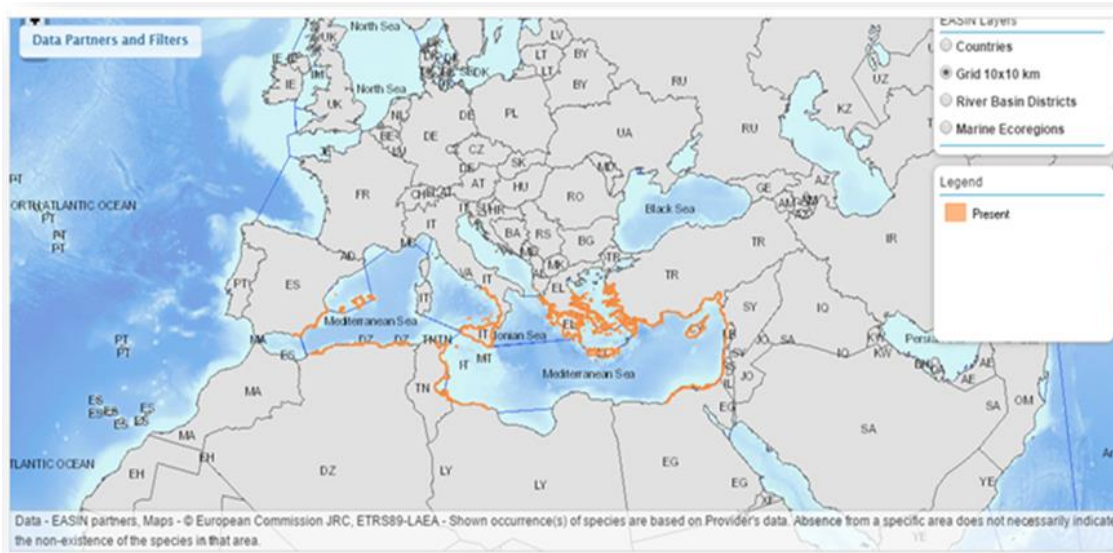


Figura 63. Distribución actual de *Lophocladia lallemandii* en el mar Mediterráneo. Fuente: EASIN (2016c).

4. Síntesis del conocimiento sobre *Caulerpa taxifolia*, *Caulerpa cylindracea* y *Lophocladia lallemandii* en el mar Mediterráneo

En la actualidad existen alrededor de un millar de especies marinas exóticas en el mar Mediterráneo (Zenetos *et al.*, 2012). Entre éstas hay que destacar *Caulerpa taxifolia*, *C. cylindracea* y *Lophocladia lallemandii*, ya que están incluidas en la lista de las 100 especies con mayor potencial invasor (Streftaris & Zenetos, 2006). Es interesante señalar que estas tres algas se encuentran también establecidas en todas las regiones del mundo con clima mediterráneo (Zenetos *et al.*, 2010). Su alto potencial invasor hace necesario que las administraciones pongan el foco de atención en estas especies. Un mayor y mejor conocimiento sobre la situación de estas invasoras, que ponen en peligro la integridad de ecosistemas tan importantes como las praderas de posidonia, facilitará en un futuro tomar medidas que permitan su conservación. En definitiva, investigadores y gestores deben trabajar conjuntamente para superar este reto eficazmente.

4.1. Cómo han evolucionado los focos de las tres especies a lo largo del tiempo

- Siglo XX

El período que transcurre para las tres algas desde su descubrimiento hasta finales del siglo XX está marcado por una gran dispersión de las mismas. Si bien es cierto que en estos años las tres algas difieren mucho en su capacidad de expansión, todas ellas finalizan este período habiendo logrado la colonización de una buena parte del mar Mediterráneo.

En el caso de *Caulerpa taxifolia*, a finales del s. XX se encuentra distribuida por toda la zona noroeste del mar Mediterráneo. Su expansión durante estos años se produce de manera muy rápida. Desde su liberación del acuario en 1984 (Jousson *et al.*, 1998) ha formado más de 68 colonias (Meinesz *et al.*, 1998) y se ha distribuido por las aguas de cuatro países: Mónaco, Francia (Meinesz & Hesse, 1991), Italia (Meinesz *et al.*, 1993), España (Grau *et al.*, 1998) y Croacia (Pecarevič *et al.*, 2013). Durante este período aparecen regularmente distintas publicaciones con cartografía asociada en un intento de monitorear su expansión (Montefalcone *et al.*, 2015).

Con respecto a *Caulerpa cylindracea*, es difícil corroborar en torno a esta fecha la situación de la especie, pues hasta el momento se seguían incluyendo localizaciones de las variedades de *C. racemosa*. Sin embargo, de las tres especies de algas presentadas, en este período es la que sin duda alcanza una mayor extensión. Tan solo una década después su descubrimiento, *C. cylindracea* se encuentra en las aguas de Libia (Nizzamudin, 1991), Túnez (Hamza *et al.*, 1995), Turquía (Çinar *et al.*, 2005), Grecia (Panayotidis & Montesanto, 1994), Italia (Cantasano, 2000), Chipre (Katsanevakis *et al.*, 2009), Francia (Verlaque *et al.*, 2000), Malta (Sciberras & Schembri,

2007) y España (Ballesteros *et al.*, 1999). Otras fuentes apuntan que también se encontraba presente en países como Egipto o el Líbano (Cossu & Gazale, 1997), sin embargo, debido a la falta de capacidad de contrastar dichas informaciones, estas localizaciones no se incluyen en el trabajo.

Por último, *Lophocladia lallemandii* parece presentar dos etapas diferenciadas dentro de este período. Por un lado, existen referencias que datan su introducción a principios del s. XX (Ribera & Boudouresque, 1995; Mannino *et al.*, 2016). Y por otro lado, parece que la especie no muestra un carácter fuertemente invasor hasta finales del siglo (Patzner, 1998). *L. lallemandii* es el alga que se introduce con mayor anterioridad en el Mediterráneo. Sin embargo, en sus primeras citas no se especifica una tendencia invasora y, de hecho, las referencias disponibles distan mucho entre sí temporalmente (Petersen, 1918; Aleem, 1948; Furnari & Scammacca, 1970; Soto & Conde, 1989). En la década de los 90 parece que cambia esta tendencia y es entonces cuando se expande a un ritmo mucho mayor y con una clara tendencia invasora (Patzner, 1998). A finales de este período, el alga roja se encuentra ampliamente distribuida en la parte oriental del Mediterráneo y en algunas zonas occidentales como Argelia, Cerdeña, Italia, España y Malta (Cormaci *et al.*, 1997).

- Desde el año 2000 al 2010

Durante estos años comienzan a mostrarse tendencias bien distintas entre las tres algas.

Caulerpa taxifolia experimenta un fuerte desarrollo en las zonas donde habita. Se produce, sobre todo al comienzo del período, una gran dispersión del alga en países como Francia, Italia y España (Meinesz *et al.*, 2001). En estos el área que ocupa se incrementa en varios kilómetros cuadrados, alcanzando casi el doble de su ocupación en Francia, donde pasa de 77,4 km² a 122,7 km² entre 2001 y 2004 (Streftaris & Zenetos, 2006). Sin embargo, en otras localizaciones como algunos puntos de Croacia, el alga sufre un período de regresión sin motivo aparente (Iveša *et al.*, 2006), dado que otras colonias cercanas y bajo las mismas condiciones no presentan estas variaciones. Al final del período, se conocen distintas localizaciones del alga donde comienza a disminuir e incluso a desaparecer (Meinesz *et al.*, 2010). De hecho, solo se descubre una nueva colonia en el mar Mediterráneo en 2009 en Sicilia (Meinesz *et al.*, 2010). Según la bibliografía consultada, parece ser que la especie entra en una fase de colapso.

Por el contrario, *Caulerpa cylindracea* experimenta una dispersión a gran escala por todo el mar Mediterráneo. De hecho, algunos autores apuntan a que se trata del mayor evento provocado por una especie marina invasora (Piazzi *et al.*, 2005). Al comienzo de este período, *C. cylindracea* alcanza la costa peninsular española en Alicante (Ruiz Fernández *et al.*, 2007) y rápidamente se extiende a otros puntos de la península llegando a las costas de Andalucía unos años más tarde (CMAOT, 2014b). Además, se descubre en el océano Atlántico, concretamente en

las islas Canarias (Verlaque *et al.*, 2004). Durante todo el período se acontecen nuevas localizaciones y en los puntos donde ya concurría se producen incrementos de cobertura y densidad (Borg *et al.*, 2004). A finales del período, había colonizado las costas de 15 países (Bouiadjra *et al.*, 2010).

El comportamiento de *Lophocladia lallemandii* es también diferente al de las anteriores. Al comienzo de este período ya se encuentra ampliamente distribuida por todo el Mediterráneo, a excepción de algunas zonas como las costas de Francia o Marruecos (Gómez Garreta *et al.*, 2001). En algunos puntos experimenta un fuerte desarrollo, como en la Reserva Natural de las islas Columbretes (Castellón) donde en tan sólo un año alcanza una cobertura del fondo marino de un 20% (Kersting *et al.*, 2014). Sin embargo, no se han encontrado referencias que señalen una fuerte expansión en otras zonas del Mediterráneo, por ejemplo, en la zona oriental. A principios de este período siguen apareciendo nuevos focos esporádicos, por ejemplo, en Grecia (Pancucci-Papadopoulou *et al.*, 2005). Esta situación en las islas griegas cambia a finales de este período, pues *L. lallemandii* se extiende rápidamente por otros puntos (Tsiamis *et al.*, 2010).

- Situación actual

La cinética de expansión en los últimos años entre las distintas especies es claramente diferente. Mientras que *Caulerpa cylindracea* se mantiene en una constante propagación, *C. taxifolia* parece que entra en una fase de colapso y recesión. *L. lallemandii* sigue distribuyéndose de manera más uniforme sin el alto potencial invasor de *C. cylindracea*, pero sin muestra aparente de recesión como *C. taxifolia*.

Actualmente *C. taxifolia* se encuentra en todas las subregiones del Mediterráneo pero no se presenta como especie invasora en todas ellas (Zenetos *et al.*, 2010). De hecho, la zona más perjudicada es la occidental, donde originalmente se introdujo la especie. En el mapa de distribución aportado por EASIN (Figura 56) se puede apreciar claramente que *C. taxifolia* se ha extendido de forma más abundante en esta parte del Mediterráneo. Esto puede tener multitud de explicaciones, como la diferencia entre la fecha de introducción y de su primera observación (Zenetos *et al.*, 2012), pues se dispersó rápidamente mientras no hubo ninguna acción de control. Sin embargo, debe de considerarse que la fama alcanzada por esta especie permitió una mayor presión por parte de los grupos de interés a las autoridades que se vieron de alguna manera forzadas a tomar medidas al respecto, aunque fuera tarde (Genovesi, 2005). Las acciones de control y erradicación realizadas sobre esta especie han contribuido a disminuir su expansión. Por ejemplo, en California, donde el alga no se encontraba ampliamente distribuida se consiguió erradicar por completo (De Poorter, 2009) y en otras zonas se ha controlado su expansión, como en Francia e Italia (Montefalcone *et al.*, 2015). No obstante, los intentos de control en el Mediterráneo occidental fallaron debido a que la especie se encontraba establecida cuando las acciones de erradicación comenzaron (Minchin *et al.*, 2005). Sin embargo, gracias a la

información distribuida por parte de la comunidad científica, se han realizado prospecciones en otros puntos del Mediterráneo con objeto de localizar la especie (Consejería de Medio Ambiente, 2006). Esto ha servido, por un lado para poder erradicar al alga en estadios tempranos de invasión, cuando todavía era posible (De Poorter, 2009) y en otros casos para localizar a otras especies invasoras (Piazzi *et al.*, 1994) (Figura 64).



Figura 64. *Plocamopherus ocellatus* Rüppell y Leuckart, especie invasora encontrada gracias al seguimiento de *Caulerpa taxifolia*. Fuente: Thessalou-Legaki (2012).

Actualmente, *C. taxifolia* presenta una regresión natural y está desapareciendo en muchos lugares donde históricamente se encontraba como en aguas francesas, islas Baleares o Italia (Montefalcone *et al.*, 2015). Según Meinesz *et al.* (2010) esto puede deberse a las fluctuaciones de temperatura en el agua. Si fuera así, en un escenario donde el cambio climático produzca un incremento en la temperatura del mar Mediterráneo, se podría facilitar de nuevo la propagación de la especie.

C. cylindracea se encuentra aún en fase de expansión. En los primeros años desde su introducción, la especie no fue objeto de estudios a largo plazo que describieran su propagación (EEA, 2006). Sin embargo, esta situación cambió y en Andalucía, por ejemplo, cada año se lleva a cabo un seguimiento de especies invasoras en sus costas desde el año 2004 (CMAOT, 2014b) donde se incluye *C. cylindracea* desde su descubrimiento en las costas andaluzas. Actualmente, se pueden encontrar multitud de referencias donde se especifica que la especie sigue en proceso de expansión (Meinesz *et al.*, 2010; Montefalcone *et al.*, 2015). El mapa de distribución aportado por EASIN muestra que se extiende por la mayoría de las costas del Mediterráneo (Figura 59). Sólo en la costa norte africana parece que la especie aún no se encuentra ampliamente distribuida, aunque ya se conocen distintos focos en Túnez (Hamza *et al.*, 1995), Libia (Nizzamudin, 1991) y Argelia (Bouiadjra *et al.*, 2010). Esto sugiere que, durante los próximos años, observaremos una propagación de la especie en estas costas, como ha sucedido anteriormente en otras, ya que presenta una gran capacidad de reproducción sexual y asexual que comúnmente se asocia a su mayor éxito de colonización frente a otras especies (Montefalcone *et al.*, 2015).

C. cylindracea, al no presentar la misma fama que *C. taxifolia*, recibió una menor atención al comienzo de su introducción (Klein & Verlaque, 2008). Este déficit de atención mediática

puede ser consecuencia de que se confundiera a la especie invasora con variedades de *C. racemosa* en la zona oriental que no presentaban un fuerte carácter invasor. Esto, unido a su mayor éxito en la reproducción, permitió que la especie colonizara distintos puntos donde a posteriori fue imposible llevar a cabo un intento de erradicación.

Por otro lado, Montefalcone *et al.* (2015) sostienen que *C. cylindracea*, en su fase de expansión, posee una tasa de crecimiento más lenta que *C. taxifolia* al comienzo de esta fase y que después experimenta una rápida y abundante colonización consistente con su alto potencial invasor. Esta pequeña diferencia temporal entre una y otra, podría explicar por qué las primeras referencias del alga como especie invasora se produjeron unos años más tarde que las de *C. taxifolia*, ya que según Hamza *et al.* (1995) ambas fueron introducidas en el Mediterráneo con una diferencia de un año.

Lophocladia lallemandii en la actualidad solo se presenta como especie invasora al oeste del mar Mediterráneo (Zenetos *et al.*, 2010). En las demás subregiones se la considera una especie potencialmente invasora. Esto contrasta con el último registro de *L. lallemandii* en el mar Adriático, donde se encuentran nuevas localizaciones del alga al sur del mismo (Katsanevakis *et al.*, 2011), mostrando claramente una tendencia invasora. En Andalucía, el alga ha experimentado una expansión reciente desde el año 2012 (CMAOT, 2014b). Sin embargo, parece que la especie se encuentra en una fase de estancamiento, pues tanto en Andalucía (CMAOT, 2015) como en las islas Egadi (Italia) (Mannino *et al.*, 2016) su situación durante 2015 no se ha modificado. Este estado de estancamiento puede deberse a multitud de factores como la temperatura del agua o la propia biología de la especie. Por ello son necesarias futuras investigaciones en un intento de esclarecer este hecho.

La introducción de *L. lallemandii* en el Mediterráneo es la más antigua de las tres especies. Durante sus primeras observaciones en ningún caso se la identificó como especie invasora, hasta su descubrimiento en las costas de Ibiza (Patzner, 1998). Sin embargo hay que tener en cuenta que la problemática ligada a las especies invasoras y por tanto la preocupación por informar sobre ellas como tales no surge hasta finales del s. XX. Además, al igual que *C. racemosa* ya se encontraba en el Mediterráneo sin ninguna referencia a su potencial invasor, lo que podría haber resultado en una falta de preocupación por parte de los grupos de interés, como la comunidad científica. Este comportamiento puede deberse a multitud de factores que afecten al potencial invasor de la especie. Sin embargo, dada la ausencia de datos concluyentes, deberían de realizarse estudios morfológicos y genéticos de la especie, como en el caso de *C. cylindracea* (Verlaque *et al.*, 2003), en un intento de esclarecer si podría tratarse de una nueva especie recientemente introducida (Zenetos *et al.*, 2010).

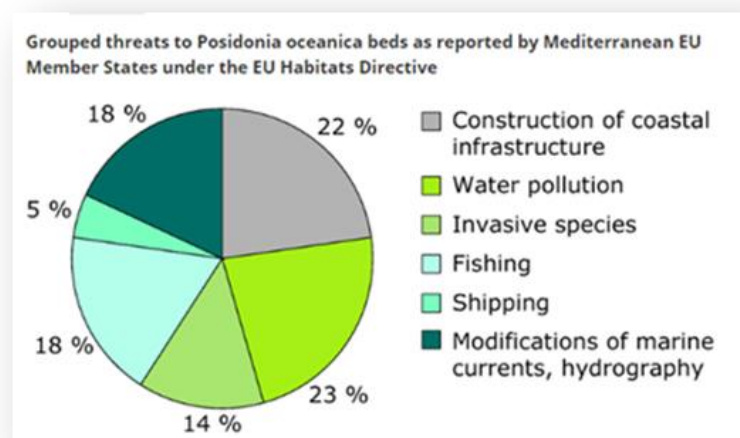
La gran extensión que ha alcanzado *L. lallemandii* en el Mediterráneo puede deberse, por un lado, al potencial invasor de la especie y, por otro, a la falta de información rigurosa. El alga presenta una alta capacidad de reproducción, por lo que se desaconsejan todos los intentos de

erradicación (MAGRAMA, 2013e). Por otro lado, existe una falta de información sobre la especie en localizaciones donde se mantiene en un estado de no invasidad, e incluso, en los hábitats naturales que ocupa. Los factores por los que el alga no presenta esta tendencia invasora podrían ayudar a su contención o erradicación en las zonas más afectadas. En mi opinión la bibliografía disponible en torno a esta especie es escasa en comparación con otras especies como las de *Caulerpa*. Esta falta de información disponible para la parte central y oriental del Mediterráneo puede ser debida a que *L. lallemandii* está considerada como especie potencialmente invasora en esta zona (Zenetos *et al.*, 2010) y no invasora como tal.

4.2. Acciones integrales para el freno a las invasiones

Las praderas de *Posidonia oceanica* del mar Mediterráneo representan un ecosistema único, con más de 6000 años de antigüedad (Duarte *et al.*, 2006). Estas tres algas suponen un serio problema para la conservación de hábitats endémicos como los que sostiene posidonia. De hecho, actualmente, las especies marinas invasoras se encuentran entre las mayores amenazas que afectan a las praderas de *P. oceanica* (Figura 65). Muchos macrófitos como *Caulerpa taxifolia* y *C. cylindracea* son especialmente preocupantes, debido a que pueden alterar el hábitat y con ello la estructura y funcionamiento de los ecosistemas invadidos, monopolizando el espacio y, en síntesis, actuando como ingenieros del ecosistema (Zenetos *et al.*, 2012). En los casos más graves, estas especies han llegado a dominar el espacio que ocupaba antes posidonia en pocos años (Argyrou *et al.*, 1999). A las presiones que ejercen estas especies invasoras sobre la fanerógama marina hay que añadir otras de origen antrópico más directo, como el vertido de aguas residuales mal tratadas o la pesca de arrastre, entre otras (Figura 65).

Figura 65. Amenazas sobre praderas de *Posidonia oceanica* reportadas por los países miembros de la Unión Europea. Fuente: EEA (2010).



Se ha demostrado que posidonia puede actuar como barrera natural contra estas especies cuando se encuentra en buen estado (Occhipinti-Ambrogi & Savini, 2003). Por tanto, una protección directa de las praderas y una mejora en el tratamiento de aguas residuales pueden mejorar el estado de posidonia, aunque ésta presente un éxito reproductivo más bajo (Piazzini *et al.*, 1999) que las especies con las que compite. Estas medidas se llevaron a cabo en la costa francesa (EEA, 2006), observándose que un 50% de las praderas se encontraban en retroceso en 1990. Tres años más tarde, este porcentaje se había reducido hasta un 27%, el 46% se hallaban estables y un 27% en estado de progresión.

Este ejemplo es una muestra más de que manteniendo los ecosistemas en un estado de conservación óptimo se aumenta la resiliencia de los mismos, es decir, su capacidad para recuperarse tras una perturbación importante (Gunderson, 2000). Por tanto, la prevención de entrada de especies invasoras implica, no solo vigilancia y actuar directamente sobre las invasoras, sino un marco de acción global que tienda a mantener un estado saludable de nuestros ecosistemas.

5. Conclusiones

1. Las especies marinas invasoras estudiadas ponen en peligro el mantenimiento de ecosistemas únicos, como el que sostiene *Posidonia oceanica*. En los casos más graves, han llegado a dominar el espacio que ocupaba antes posidonia en pocos años.
2. En vista de las características biológicas de *Posidonia oceanica*, que la hace ser menos competitiva que las algas invasoras, las tendencias del cambio climático para la zona y las presiones antrópicas a las que está sometida, la situación de las praderas de posidonia en el futuro es preocupante.
3. El éxito de las tres algas invasoras en la colonización del mar Mediterráneo se debe a tres factores principales y comunes a ellas. Por un lado, presentan una alta capacidad de diseminación y de reproducción que les permiten propagarse rápidamente, desaconsejándose la erradicación, en algunos casos, debido a la facilidad con la que se rompen sus filamentos. En segundo lugar, poseen una alta amplitud ambiental, colonizando una gran variedad de sustratos y hábitats. Por último, en la mayoría de las ocasiones, invaden ecosistemas degradados, cada vez más frecuentes en el Mediterráneo.
4. Las tres especies producen compuestos alelopáticos que facilitan su extensión, como lofocladinas o caulerpinas, que son tóxicos o dañinos para sus posibles consumidores y para otros organismos con los que compiten.
5. A su alta capacidad de expansión hay que unirle el que, en la mayoría de las ocasiones se han visto facilitadas en su dispersión por actividades humanas como el tráfico marítimo, la degradación de los ecosistemas y la pesca de arrastre. De otra forma no habrían alcanzado las costas de ciertas localizaciones como Andalucía o las islas Canarias.
6. La única especie que presenta actualmente una tendencia invasora en todo el mar Mediterráneo es *Caulerpa cylindracea*. Sin embargo, las tendencias de expansión más locales de *C. taxifolia* y *Lophocladia lallemandii* podrían modificarse debido a un aumento de las temperaturas como consecuencia del cambio climático, ya que las tres especies son propias de aguas cálidas. Por tanto, hay que continuar el seguimiento periódico de estas especies.
7. Deberían de llevarse a cabo futuras investigaciones en un intento de esclarecer, por un lado, la regresión aparente de *Caulerpa taxifolia*, por otro lado, el estudio de posibles medidas para el control de *C. cylindracea* y, por último, la determinación de *Lophocladia lallemandii* como una única especie de su género en el Mediterráneo y los factores que fomentan su potencial invasor en la parte mediterránea occidental.

8. Sería esencial la realización de un estudio cartográfico de estas especies junto con otras que afectan a posidonia como *Acrothamnion preissii* para entender la verdadera presión que ejercen estas especies en su conjunto sobre la fanerógama.
9. Dado que la capacidad de estas especies disminuye cuando el ecosistema se encuentra en un buen estado, las acciones de gestión de estas invasiones no deben de focalizarse solo en la vigilancia, erradicación y control, sino que tienen que ir más allá, incluyendo el mantenimiento de dichos ecosistemas en estados de conservación óptimos. Es preciso centrarse en las causas del deterioro antes de actuar sobre los síntomas del mismo.

6. Referencias bibliográficas

- Akyol, O., Ünal, V. and Ceyhan, T. (2006). Occurrence of two Lessepsian migrant fish, *Oxyurichthys petersi* (Gobiidae) and *Upeneus pori* (Mullidae) from the Aegean Sea. *Cybium*, 30(4): 389–390.
- Aleem, A.A. (1948). The recent migration of certain indopacific algae from the red sea into the Mediterranean. *New Phytologist*, 47: 88–94.
- Altamirano, M., Andreakis, N., Souza-Egipsy, V., Zanolla, M. and de la Rosa, J. (2014). First record of *Caulerpa cylindracea* (Caulerpaceae, Chlorophyta) in Andalusia (Southern Spain). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 71(2): 1–9.
- Antolić, B., Žuljević, A., Despalatović, M., Grubelić, I. and Cvitković, I. (2008). Impact of the invasive green alga *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* on the epiphytic macroalgal assemblage of *Posidonia oceanica* seagrass rhizomes in the Adriatic Sea. *Nova Hedwigia*, 86(1-2): 155–167.
- Aragonés, L., Pagán, J.I., López, M.P. and García-Barba, J. (2016). The impacts of Segura River (Spain) channelization on the coastal seabed. *Science of The Total Environment*, 543: 493–504.
- Argüelles, L.C., García, Á.I., Orueta, J.F. and Zilletti, B. (2006). Especies Exóticas Invasoras: Diagnóstico y bases para la prevención y el manejo. Organismo Autónomo Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente. Dirección general de la Biodiversidad (Ed.). 288 p.
- Argyrou, M., Demetropoulos, A. and Hadjichristophorou, M. (1999). Expansion of the macroalga *Caulerpa racemosa* and changes in soft bottom macrofaunal assemblages in Moni Bay, Cyprus. *Oceanologica Acta*, 22: 517-528.
- Ballesteros, E., Cebrian, E. and Alcoverro, T. (2007). Mortality of shoots of *Posidonia oceanica* following meadow invasion by the red alga *Lophocladia lallemandii*. *Botanica Marina*, 50(1): 8–13.
- Ballesteros, E., Grau, A.M. and Riera, F. (1999). *Caulerpa racemosa* (Forsskál) J. Agardh (Caulerpales, Chlorophyta) a Mallorca. *Societat d'Historia Natural de Les Balears*, 42: 65–68.
- Bax, N., Williamson, A., Agüero, M., Gonzalez, E. and Geeves, W. (2003). Marine Invasive Alien Species : A Threat to Global Biodiversity. *Marine Policy*, 27: 313–323.

- Bazairi, H., Sghaier, Y.R., Benamer, I., Langar, H., Pergent, G., Bourass, E.M., Verlaque, M., Ben Soussi, J. and Zenetos, A. (2013). Alien marine species of Libya: First inventory and new records in El-Kouf National Park (Cyrenaica) and the neighbouring areas. *Mediterranean Marine Science*, 14(2): 451–462.
- Bianchi, C.N. and Morri, C. (2000). Marine biodiversity of the Mediterranean Sea: Situation, problems and prospects for future research. *Marine Pollution Bulletin*, 40(5): 367–376.
- Bilecenoglu, M., Alfaya, J.E.F., Azzurro, E., Baldaconi, R., Boyaci, Y.Ö., Circosta, V., Compagno, L.J.V., Coppola, F., Deidun, A., Durgham, H., Furucan, F., Ergüden, D., Fernández-Álvarez, F.Á., Gianguzza, P., Giglio, G., Gökoğlu, M., Gürlek, M., Ikhtiyar, S., Habasakal, H., Karachle, P.K., Katsanevakis, S., Koutsogiannopoulos, D., Lanfranco, E., Micarelli, P., Özvarol, Y., Peña-Rivas, L., Poursanidis, D., Saliba, J., Sperone, E., Tibullo, D., Tiralongo, F., Triperi, S., Turan, C., Vella, P., Yokes, M.B. and Zava, B. (2013). New Mediterranean marine biodiversity records (December, 2013). *Mediterranean Marine Science*, 14(2): 463–480.
- Bolton, J.J., Oyieke, H.A. and Gwada, P. (2007). The seaweeds of Kenya: Checklist, history of seaweed study, coastal environment, and analysis of seaweed diversity and biogeography. *South African journal of botany*, 73(1): 76–88.
- Borg, J.A., Dimech, M. and Schembri, P.J. (2004). Report on a survey of the marine infralittoral benthic habitats in the Dwejra / Qawra area (Gozo, Maltese Islands), made in August – September 2004. Survey commissioned by Nature Trust and the Malta Environment and Planning Authority. Ecoserv. Malta.
- Boudouresque, C.F., Jeudy de Grissac, A. and Meinesz, A. (1984). Relations entre le sédimentation et l'allongement des rhizomes orthotropes de *Posidonia oceanica* dans la baie d'Elbu (Corse). International Workshop on *Posidonia oceanica* Beds. GIS Posidonie publ., Francia, 1: 185-191.
- Boudouresque, C.F., Meinesz, A., Ribera, M.A. and Ballesteros, E. (1995). Spread of the green alga *Caulerpa taxifolia* (Caulerpales, Chlorophyta) in the Mediterranean: possible consequences of a major ecological event. *Scientia Marina*, 59 (Supl. 1): 21-29.
- Boudouresque, C.F. and Verlaque, M. (2002). Biological pollution in the Mediterranean Sea: Invasive versus introduced macrophytes. *Marine Pollution Bulletin*, 44(1), 32–38.
- Bouiadjra, B.B., Taleb, M.Z., Marouf, A., Benkada, M.Y. and Riadi, H. (2010). First record of the invasive alga *Caulerpa racemosa* (Caulerpales, Chlorophyta) in the Gulf of Arzew (western Algeria). *Aquatic Invasions*, 5(Supl. 1): 97–101.

- Box, A. (2008). Ecología de Caulerpales: Fauna y Biomarcadores. Tesis Doctoral.Univ. Islas Baleares. Inédita. 354 p.
- Box, A., Martin, D. and Deudero, S. (2010a). Changes in seagrass polychaete assemblages after invasion by *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* (Chlorophyta: Caulerpales): community structure, trophic guilds and taxonomic distinctness. *Scientia Marina*, 74(2): 317–329.
- Box, A., Sureda, A. and Deudero, S. (2009). Antioxidant response of the bivalve *Pinna nobilis* colonised by invasive red macroalgae *Lophocladia lallemandii*. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part C*, 149(4): 456–460.
- Box, A., Sureda, A., Tauler, P., Terrados, J., Marbà, N., Pons, A. and Deudero, S. (2010b). Seasonality of caulerpenyne content in native *Caulerpa prolifera* and invasive *C. taxifolia* and *C. racemosa* var. *cylindracea* in the western Mediterranean Sea. *Botanica Marina*, 53(4): 367–375.
- Box, A., Sureda, A., Terrados, J., Pons, A. and Deudero, S. (2008). Antioxidant response and caulerpenyne production of the alien *Caulerpa taxifolia* (Vahl) epiphytized by the invasive algae *Lophocladia lallemandii* (Montagne). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 364(1): 24–28.
- Broennimann, O. and Guisan, A. (2008). Predicting current and future biological invasions: both native and invaded ranges matter. *Biology Letters*, 4(5): 585–589.
- Bueno, J. B. (1989). Botánica: Vegetales Inferiores. Editorial Reverté, S. A. 757 p.
- Buia, M.C., Petrocelli, A. and Saracino, O.D. (1998). *Caulerpa racemosa* spread in the Mediterranean Sea: First record in the Gulf of Taranto. *Biologia Marina Mediterranea*, 5(1): 527-529.
- Bussotti, S., Conti, M., Guidetti, P., Martini, F., Matricardi, G., (1996). First record of *Caulerpa racemosa* (Forssk.) J. Agardh along the coast of Genoa (Northwestern Mediterranean). *Doriana*, 6: 1–5.
- Cantasano, N. (2000). Prima segnalazione di *Caulerpa racemosa* (Forsskål) J . Agardh sulla tirrenica calabrese. *Informatore Botanico Italiano*, 33: 327–329.
- Carruthers, T.J.B., Walker, D.I. and Huisman, J.M. (1993). Culture studies on two morphological types of *Caulerpa* (Chlorophyta) from Perth, western Australia, with a description of a new species. *Botanica Marina*, 36(6): 589–596.

- Catra, M., Alongi, G., Serio, D., Cormaci, M. and Furnari, G. (2006). The benthic algal flora on rocky substrata of the Egadi islands, a marine protected archipelago off the western coast of Sicily (Italy, Mediterranean Sea). *Nova Hedwigia*, 82(3-4): 489–538.
- Ceballos, G. (2003). Especies exóticas invasoras. *Medio Ambiente*, 44: 4.
- Cebrian, E. and Ballesteros, E. (2010). Invasion of Mediterranean benthic assemblages by red alga *Lophocladia lallemandii* (Montagne) F. Schmitz: Depth-related temporal variability in biomass and phenology. *Aquatic Botany*, 92(2): 81–85.
- Ceccherelli, G. and Campo, D. (2002). Different effects of *Caulerpa racemosa* on two co-occurring seagrasses in the Mediterranean. *Botanica Marina*, 45(1): 71–76.
- Ceccherelli, G. and Cinelli, F. (1998). Habitat effect on spatio-temporal variability in size and density of the introduced alga *Caulerpa taxifolia*. *Marine Ecology Progress Series*, 163: 289–294.
- 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. and Díaz, S. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405: 234–42.
- Çınar, M.E., Bilecenoglu, M., Öztürk, B., Katagan, T. and Aysel, V. (2005). Alien species on the coasts of Turkey. *Mediterranean Marine Science*, 6: 119–146.
- CMAOT, Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio (2014a). Informe sobre la presencia e intento de erradicación del alga exótica invasora *Caulerpa racemosa* en Punta Javana, Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar (Almería). Programa de Gestión Sostenible del Medio Marino Andaluz. Junta de Andalucía. 6 p.
- CMAOT, Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio (2014b). Informe final de resultados 2014. Programa de gestión sostenible del medio marino andaluz. Junta de Andalucía. 126 p.
- CMAOT, Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio (2015). Informe final de resultados 2015. Programa de gestión sostenible del medio marino andaluz. Junta de Andalucía. 126 p.
- Colautti, R.I. and MacIsaac, H.I. (2004). A neutral terminology to define “invasive” species. *Diversity and Distributions*, 10(2): 135–141.
- Conde, F., Flores-Moya, A., Soto, J., Altamirano, M. and Sánchez, A. (1996). Check-list of Andalusia (S. Spain) Seaweeds. III. Rhodophyceae. *Acta Botanica Malacitana*, 21: 7–33.

- Conde, J. (2015). Investigadores extremeños ponen cerco al camalote con el primer herbicida natural que seca la planta. http://www.eldiario.es/eldiarioex/sociedad/Investigadores-extremenos-camalote-herbicida-invasora_0_417159026.html.
- Consejería de Medio Ambiente (2006). Especies exóticas invasoras en Andalucía. Talleres provinciales 2004-2006. Junta de Andalucía. 411 p.
- Cormaci, M., Furnari, G., Scammacca, B., Serio, D., Pizzuto, F., Alongi, G. and Dinaro, R. (1992). La vegetazione marina di substrato duro dell'isola di Salina (Isole Eolie). *Accademia Gioenia Catania*, 25(339): 115–144.
- Cormaci, M. and Mota, G. (1985). Osservazioni su *Lophocladia lallemandii* (Mont.) Schmitz (Ceramiales, Rhodomelaceae) in coltura. *Bolletino dell'Accademia Gioenia di Scienze Naturali di Catania* 18: 797-808.
- Cormaci, M., Lanfranco, E., Borg, J. A., Buttigieg, S., Furnari, G., Micallef, S. A., Mifsud, C., Pizzuto, F., Scammacca, B. and Serio, D. (1997). Contribution to the knowledge of benthic marine algae on rocky substrata of the Maltese Islands (Mediterranean Sea). *Botanica Marina*, 40: 203–215.
- Cortés, J.D. (2012). Buceo profundo. <http://www.oceanos.com.mx/html/artbuceoprof.html>.
- Cossu, A. and Gazale, V. (1997). Sulla presenza di *Caulerpa racemosa* (Forsskäl) J. Agardh in Sardegna. Atti Convegno internazionale "Introduzione di nuove specie nel Mediterraneo e compatibilità con quelli presenti". Poseidon Pubblicazioni: 87-97.
- Crutzen, P.J. and Stoermer, E.F. (2000). The "Anthropocene". *Global Change Newsletter*, 41: 17–18.
- Davis, M. and Thompson, K. (2001). Invasion terminology: should ecologists define their terms differently than others? No, not if we want to be of any help! *Bulletin of the Ecological Society of America*, 82: 206.
- Den Hartog, C. (1970). The seagrasses of the world. *Tweede reeks Deel*, 59(1): 33.
- De Poorter, M. (2009). Marine menace: alien invasive species in the marine environment. Species Survival Commission (SSC). IUCN's Global Marine Programme. 30 p.
- Deudero, S., Box, A., Alós, J., Arroyo, N. L. and Marbà, N. (2011). Functional changes due to invasive species: Food web shifts at shallow *Posidonia oceanica* seagrass beds colonized by the alien macroalga *Caulerpa racemosa*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 93(2): 106–116.

- Deudero, S., Box, A., Vázquez-Luis, M. and Arroyo, N.L. (2014). Benthic community responses to macroalgae invasions in seagrass beds: Diversity, isotopic niche and food web structure at community level. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 142: 12–22.
- Dini, F. (1998). Insights into the ecotoxicological risk related to the rapid spreading of the pantropical green seaweed, *Caulerpa taxifolia*, along the mediterranean coasts. Proceedings of the Workshop on Invasive *Caulerpa* Species in the Mediterranean: 101–114. United Nations Environment Programme Mediterranean Action Plan. Heraklion, Creta. Grecia.
- Duarte, C.M. (1991). Allometric scaling of seagrass form and productivity. *Marine Ecology Progress Series*, 77(2-3): 289–300.
- Duarte, C.M. (2000). Marine biodiversity and ecosystem services: an elusive link. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 250: 117–131.
- Duarte, C.M. (2006). Cambio Global. Impacto de la actividad humana sobre el sistema Tierra. CSIC (Consejo Superior de Investigaciones Científicas). Colección Divulgación. Cyan, Proyectos y Producciones Editoriales, S. A. 167 p.
- Duarte, C.M., Fourqurean, J.W., Krause-Jensen, D. and Olesen, B. (2006). Dynamics of Seagrass Stability and Change. *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer Netherlands. 271-294 p.
- Dukes, J.S. and Mooney, H.A. (1999). Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology and Evolution*, 14(4): 135–139.
- Durán, C., Lanao, M., Pérez y Pérez, L., Chica, C., Anadón, A. and Touya, V. (2012). Estimación de los costes de la invasión del mejillón cebra en la cuenca del Ebro (periodo 2005-2009). *Limnetica*, 31(2): 213–230.
- Durand, C., Manuel, M., Boudouresque, C.F., Meinesz, A., Verlaque, M. and Le Parco, Y. (2002). Molecular data suggest a hybrid origin for the invasive *Caulerpa racemosa* (Caulerpales, Chlorophyta) in the Mediterranean Sea. *Journal of Evolutionary Biology*, 15(1): 122–133.
- EASIN, European Alien Species Information Network (2016a). <http://easin.jrc.ec.europa.eu/Data/Aggregations?lsid=urn:lsid:alien.jrc.ec.europa.eu:species:R02956:5.3>.
- EASIN, European Alien Species Information Network (2016b). <http://easin.jrc.ec.europa.eu/Data/Aggregations?lsid=urn:lsid:alien.jrc.ec.europa.eu:species:R18228:5.3>.

- EASIN, European Alien Species Information Network (2016c). <http://easin.jrc.ec.europa.eu/Data/Aggregations?lsid=urn:lsid:alien.jrc.ec.europa.eu:species:R08782:5.3>.
- EEA, European Environment Agency (2006). Priority issues in the Mediterranean environment. EEA Report No. 4/2006: 1– 88. Copenhagen.
- EEA, European Environment Agency (2010). Grouped threats to *Posidonia oceanica* beds as reported by Mediterranean EU Member States under the EU Habitats Directive. <http://www.eea.europa.eu/data-and-maps/figures/grouped-threats-to-posidonia-oceanica>.
- EUNIS, European Nature Information System (2015a). *Caulerpa racemosa* * (Forsskål) J. Agardh, 64472. European Nature Information System. European Environment Agency. 7 p.
- EUNIS, European Nature Information System (2015b). *Caulerpa taxifolia* * (M.Vahl) C. Agardh, 64476. European Nature Information System. European Environment Agency. 6 p.
- EUNIS, European Nature Information System (2015c). *Lophocladia lallemandii* * (Montagne) F.Schmitz, 64835. European Environment Agency. 5 p.
- Evans, J., Barbara, J. and Schembri, P.J. (2015). Updated review of marine alien species and other “newcomers” recorded from the Maltese Islands (Central Mediterranean). *Mediterranean Marine Science*, 16(1): 225–244.
- Francour, P., Pellissier, V., Mangialajo, L., Buisson, E., Stadelmann, B., Veillard, N., Meinesz, A., Thibaut, T. and De Vaugelas, J. (2009). Changes in invertebrate assemblages of *Posidonia oceanica* beds following *Caulerpa taxifolia* invasion. *Vie Et Milieu-Life and Environment*, 59(1): 31–38.
- Fried, G. (1990). *Biología*. McGraw-Hill Interamericana. 446 p.
- Furnari, G. and Scammacca, B. (1970). Flora algale dell’isola Lachea (Golfo di Catania). *Giornale Botanico Italiano*, 104: 137–164.
- Gambi M.C. and Terlizzi A. (1998). Record of a large population of *Caulerpa racemosa* (Forsskål) J. Agardh (Chlorophyceae) in the Gulf of Salerno (Southern Tyrrhenian Sea, Italy). *Biologia Marina Mediterranea*, 5(1): 553-556.
- Gennaro, P. and Piazzì, L. (2014). The indirect role of nutrients in enhancing the invasion of *Caulerpa racemosa* var *cylindracea*. *Biological Invasions*, 16(8): 1709–1717.
- Genovesi, P. (2005). Eradications of invasive alien species in Europe: a review. *Biological Invasions*, 7: 127–133.

- Gómez Garreta, A., Gallardo, T., Ribera, M.A., Cormaci, M., Furnari, G., Giaccone, G. and Boudouresque, C.F. (2001). Checklist of Mediterranean seaweeds. III. Rhodophyceae Rabenh. 1. Ceramiales Oltm. *Botanica Marina*, 44(5): 425–460.
- Grau, A.M., Darder, J., Massuti, E., Palmer, G., Nicolau, R. and Riera, F. (1998). Monitoring programme of the spreading of *Caulerpa taxifolia* in the Balearic Islands. Years 1995-1997. Proceedings of the Workshop on Invasive *Caulerpa* Species in the Mediterranean: 187-190. United Nations Environment Programme Mediterranean Action Plan. Heraklion, Creta. Grecia.
- Green, E.P. and Short, F.T. (2003). World atlas of seagrasses. University of California Press. 298 p.
- Gross, H., Goeger, D.E., Hills, P., Mooberry, S.L., Ballantine, D.L., Murray, T.F., Valeriote, F.A. and Gerwick, W.H. (2006). Lophocladines, bioactive alkaloids from the red alga *Lophocladia* sp. *Journal of Natural Products*, 69(4): 640–644.
- Guiry, M.D. (2001). Macroalgae of Rhodophycota, Phaeophycota, Chlorophycota, and two genera of Xanthophycota. En Costello, M.J. *et al.* (Eds.) (2001). European register of marine species: a check-list of the marine species in Europe and a bibliography of guides to their identification. Collection Patrimoines Naturels, 50. Publications scientifiques du Muséum National d'Histoire Naturelle. 20–38 p.
- Gunderson, L.H. (2000). Ecological resilience: in theory and application. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 31: 425–439.
- Hamel, G. (1926). Quelques algues rares ou nouvelles pour la flore méditerranéenne. *Bulletin du Museum national d'Histoire naturelle*, 32(6): 420.
- Hamza, A., Bradai, M.N., Ghorbel, M. and Abdelmouleh, A. (1995). New mentions of *Caulerpa racemosa* (Forsskal) J. Agardh in the Gabès Gulf (Tunisia). *Bulletin de l'Institut National des Sciences et Technologie de la Mer de Salammbô*, 22: 81-87.
- Harrison, R.J. (1989). España en los albores de la historia: iberos, fenicios y griegos. Nerea (Ed.). 268 p.
- Holmer, M., Marbà, N., Lamote, M. and Duarte, C.M. (2009). Deterioration of sediment quality in seagrass meadows (*Posidonia oceanica*) invaded by macroalgae (*Caulerpa* sp.). *Estuaries and Coasts*, 32(3): 456–466.
- Holon, F., Boissery, P., Guilbert, A., Freschet, E. and Deter, J. (2015). The impact of 85 years of coastal development on shallow seagrass beds (*Posidonia oceanica* L. (Delile)) in South

Eastern France: A slow but steady loss without recovery. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 165: 1–9.

Huvé, H. (1957). Sur une variété nouvelle pour la Méditerranée du *Caulerpa racemosa* (Forsskål) Agardh. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume*, 21: 67-73.

Infantes, E., Terrados, J. and Orfila, A. (2011). Assessment of substratum effect on the distribution of two invasive *Caulerpa* (Chlorophyta) species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 91(3): 434–441.

Invasive Species Specialist Group (2000). IUCN guidelines for the prevention of biodiversity loss caused by alien invasive species. International Union for Conservation of Nature. Approved by the 51st Meeting of the IUCN Council: 1–24. Gland Switzerland.

Iveša, L., Jaklin, A. and Devescovi, M. (2006). Vegetation patterns and spontaneous regression of *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh in Malinska (Northern Adriatic, Croatia). *Aquatic Botany*, 85(4): 324–330.

Joher Sais, S. (2009). Especies exóticas invasoras de la península ibérica. Acción especial REN2002-10059-E. http://invasiber.org/fitxa_detalls.php?taxonomic=2&id_fitxa=123.

Jousson, O., Pawlowski, J., Zaninetti, L., Meinesz, A. and Boudouresque, C.F. (1998). Molecular evidence for the aquarium origin of the green alga *Caulerpa taxifolia* introduced to the Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 172: 275–280.

Junta de Andalucía (2001). Conservación de las praderas de *Posidonia oceanica* en el Mediterráneo andaluz. LIFE09 NAT/E/534. 1-3 p.

Kapiris, K., Apostolidis, C., Baldacconi, R., Basusta, N., Bilecenoglu, M., Bitar, G., Bobori, D. C., Boyaci, Y. Ö., Dimitriadis, C., Djurović, M., Dulčić, J., Durucan, F., Gerovasileiou, V., Gökoğlu, M., Koutsoubas, D., Lefkadiou, E., Lipej, L., Marković, O., Mavrić, B., Özvarol, Y., Pesic, V., Petriki, O., Siapatis, A., Sini, M., Tibullo, D. and Tiralongo, F. (2014). New Mediterranean Marine biodiversity records (April, 2014). *Mediterranean Marine Science*, 15(1): 198–212.

Katsanevakis, S. and Tsiamis, K. (2009). Records of alien marine species in the shallow coastal waters of Chios Island (2009). *Mediterranean Marine Science*, 10(2): 99–107.

Katsanevakis, S., Tsiamis, K., Ioannou, G., Michailidis, N. and Zenetos, A. (2009). Inventory of alien marine species of Cyprus (2009). *Mediterranean Marine Science*, 10(2): 109–133.

- Katsanevakis, S., Zenetos, A., Mačić, V., Beqiraj, S., Poursanidis, D. and Kashta, L. (2011). Invading the adriatic: Spatial patterns of marine alien species across the ionian-adriatic boundary. *Aquatic Biology*, 13(2): 107–118.
- Kersting, D.K., Ballesteros, E., De Caralt, S. and Linares, C. (2014). Invasive macrophytes in a marine reserve (Columbretes Islands, NW Mediterranean): Spread dynamics and interactions with the endemic scleractinian coral *Cladocora caespitosa*. *Biological Invasions*, 16(8): 1599–1610.
- Kiparissis, S., Fakiris, E., Papatheodorou, G., Geraga, M., Kornaros, M., Kapareliotis, A. and Ferentinos, G. (2011). Illegal trawling and induced invasive algal spread as collaborative factors in a *Posidonia oceanica* meadow degradation. *Biological Invasions*, 13(3): 669–678.
- Klein, J. and Verlaque, M. (2008). The *Caulerpa racemosa* invasion: A critical review. *Marine Pollution Bulletin*, 56(2): 205–225.
- Klemm, C. (1996). Introductions of non-native organisms into the natural environment. *Nature and Environment*, No. 73. Council of Europe Publishing. 91 p.
- Komatsu, T., Meinesz, A. and Buckles, D. (1997). Temperature and light responses of alga *Caulerpa taxifolia* introduced into the Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 146(1-3): 145–153.
- Langar, H., Djellouli, A.S., Sellem, F. and El Abed, A. (2002). Extension of two *Caulerpa* species along the Tunisian coast. *Journal of Coastal Conservation*, 8(2), 163-167.
- Lemée, R., Pesando, D., Durandclement, M., Dubreuil, A., Meinesz, A., Guerriero, A. and Pietra, F. (1993). Preliminary survey of toxicity of the green alga *Caulerpa taxifolia* introduced into the Mediterranean. *Journal of Applied Phycology*, 5(5): 485–493.
- Lemée, R., Pesando, D., Issanchou, C. and Amade, P. (1997). Microalgae: A model to investigate the ecotoxicity of the green alga *Caulerpa taxifolia* from the Mediterranean Sea. *Marine Environmental Research*, 44(1): 13–25.
- MAGRAMA, Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente (2013a). *Aedes albopictus* Skuse, 1894. AEDALB/EEI/NC001. Catálogo Español de Especies Exóticas Invasoras. 5 p.
- MAGRAMA, Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente (2013b). *Caulerpa racemosa* (Forssk.) J.Agardh, 1873. CAURAC/EEI/AL003. Catálogo Español de Especies Exóticas Invasoras. 6 p.

- MAGRAMA, Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente (2013c). *Caulerpa taxifolia* (M.Vahl) C.Agardh, 1817. CAUTAX/EEI/AL004. Catálogo Español de Especies Exóticas Invasoras. 8 p.
- MAGRAMA, Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente (2013d). *Dreissena polymorpha* Pallas, 1771. DREPOL/EEI/NA006. Catálogo Español de Especies Exóticas Invasoras. 9 p.
- MAGRAMA, Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente (2013e). *Lophocladia lallemandii* (Montagne) F.Schmitz 1893. LOPLAL/EEI/AL013. Catálogo Español de Especies Exóticas Invasoras. 4 p.
- MAGRAMA, Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente (2014). 030512 - Praderas de *Posidonia oceanica*. 5 p.
- Mannino, A.M., Parasporo, M., Crocetta, F. and Balistreri, P. (2016). An updated overview of the marine alien and cryptogenic species from the Egadi Islands Marine Protected Area (Italy). *Marine Biodiversity*: 1-12.
- Marbà, N. (2009). Loss of seagrass meadows from the Spanish coast: Results of the *Praderas* project. En Duarte, C.M. (Ed.). *Global Loss of Coastal Habitats Rates, Causes and Consequences*. Fundación BBVA. 59-80 p.
- Marbà, N., Arthur, R. and Alcoverro, T. (2014). Getting turfed: The population and habitat impacts of *Lophocladia lallemandii* invasions on endemic *Posidonia oceanica* meadows. *Aquatic Botany*, 116: 76–82.
- Marbà, N. and Duarte, C.M. (1997). Interannual changes in seagrass (*Posidonia oceanica*) growth and environmental change in the Spanish Mediterranean littoral zone. *Limnography and Oceanography*, 42(5): 800–810.
- Marbà, N., Duarte, C.M., Holmer, M., Martínez, R., Basterretxea, G., Orfila, A., Jordi, A. and Tintoré, J. (2002). Effectiveness of protection of seagrass (*Posidonia oceanica*) populations in Cabrera National Park (Spain). *Environmental Conservation*, 29(04): 55.
- Marín-Guirao, L., Bernardeau-Esteller, J., Ruiz, J. M. and Sandoval-Gil, J.M. (2015). Resistance of *Posidonia oceanica* seagrass meadows to the spread of the introduced green alga *Caulerpa cylindracea*: assessment of the role of light. *Biological Invasions*, 17: 1989–2009.

- Meinesz, A., Belsher, T., Thibaut, T., Antolic, B., Mustapha, K. Ben, Boudouresque, C.F., Chiaverini, D., Cinelli, F., Cottalorda, J.M., Djellouli, A., El Abed, A., Orestano, C., Grau, A.M., Ivesa, L., Jaklin, A., Langar, H., Massuti-Pascual, E., Peirano, A., Tunesi, L., de Vaugelas, J., Zavodnik, N. and Žuljević, A. (2001). The introduced green alga *Caulerpa taxifolia* continues to spread in the Mediterranean. *Biological Invasions*, 3: 201–210.
- Meinesz, A., Chancollon, O. and Cottalorda, J.M. (2010). Observatoire sur l'expansion de *Caulerpa taxifolia* et *Caulerpa racemosa* en Méditerranée: Campagne janvier 2008 - juin 2010. Université Nice Sophia Antipolis, E.A. 4228 ECOMERS publ., 50 p.
- Meinesz, A., de Vaugelas, J., and Cottalorda, J.M. (1998). Situation générale de l'expansion de *Caulerpa taxifolia* en France et analyse des biotopes atteints. Proceedings of the Workshop on Invasive *Caulerpa* Species in the Mediterranean: 73-84. United Nations Environment Programme Mediterranean Action Plan. Heraklion, Crete. Grecia.
- Meinesz, A., de Vaugelas, J., Hesse, B. and Mari, X. (1993). Spread of the introduced tropical green alga *Caulerpa taxifolia* in northern Mediterranean waters. *Journal of Applied Phycology*, 5(2): 141–147.
- Meinesz, A. and Hesse, B. (1991). Introduction et invasion de l'algue tropicale *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée nord-occidentale. *Oceanologica Acta*, 14(4): 415–426.
- Minchin, D., Gollasch, S. and Wallentinus, I. (2005). Vector pathways and the spread of exotic species in the sea, prepared at the 25th meeting of the ICES Working Group on Introductions and Transfers of Marine Organisms. ICES Cooperative Research Report, No. 271: 1-25 International Council for the Exploration of the Sea. Denmark.
- Molenaar, H., Meinesz, A. and Thibaut, T. (2009). Alterations of the structure of *Posidonia oceanica* beds due to the introduced alga *Caulerpa taxifolia*. *Scientia Marina*, 73(2): 329–335.
- Montefalcone, M., Morri, C., Parravicini, V. and Bianchi, C.N. (2015). A tale of two invaders: divergent spreading kinetics of the alien green algae *Caulerpa taxifolia* and *Caulerpa cylindracea*. *Biological Invasions*, 17(9): 2717–2728.
- Mooney, H.A. and Cleland, E.E. (2001). The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(10): 5446–5451.
- Muros, E.R., Morán A.G., Almela E.D. and de Stephanis R. (2012). Manual didáctico para buceador experto en conservación de *Posidonia oceanica*. Proyecto LIFE09 NAT/ES/000534, CIRCE (Ed.) 96 p.

- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B. and Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853–8.
- Nizzamuddin, M. (1991). *The Green Algae of Libya*. Elga Publ., Bern. 230 p.
- Occhipinti-Ambrogi, A. and Savini, D. (2003). Biological invasions as a component of global change in stressed marine ecosystems. *Marine Pollution Bulletin*, 46(5): 542–551.
- ONU, Organización de las Naciones Unidas (1992). *Convenio sobre la Diversidad Biológica*. 30 p.
- Oprandi, A., Montefalcone, M., Vacchi, M., Coppo, S., Diviacco, G., Morri, C., Ferrari, M. and Bianchi, C.N. (2014). Combining modelling and historical data to define the status of *Posidonia oceanica* meadows. 5th Mediterranean Symposium on Marine Vegetation: 27–28. Univ. di Genova. Italia.
- Orfanidis, S., Panayotidis, P. and Stamitis, N. (2001). Ecological evaluation of transitional and coastal waters: a marine benthic macrophyte-based model. *Mediterranean Marine Science Journal*, 2: 45–65.
- Otero, M., Cebrian, E., Francour, P., Galil, B. and Savini, D. (2013). Monitoreo de especies marinas invasoras en áreas marinas protegidas (AMP) del Mediterráneo Estrategia y guía práctica para gestores. IUCN. 136 p.
- Ould-Ahmed, N. and Meinesz, A. (2007). First record of the invasive alga *Caulerpa racemosa* on the coast of Algeria. *Cryptogamie Algologie*, 28(3): 303–305.
- Panayotidis, P. (2006). On the enigmatic origin of the Mediterranean invasive *Caulerpa racemosa* (Caulercales, Chlorophyta). *Mediterranean Marine Science*, 7(1): 119–121.
- Panayotidis, P. and Montesanto, B. (1994). *Caulerpa racemosa* (Chlorophyta) on the Greek coasts. *Cryptogamie Algologie*, 15: 159–161.
- Panayotidis, P. and Žuljević, A. (2001). Sexual reproduction of the invasive green alga *Caulerpa racemosa* var. *occidentalis* in the Mediterranean Sea. *Oceanologica Acta*, 24(2): 199–203.
- Pancucci-Papadopoulou, M.A., Zenetos, A., Corsini-Foka, M. and Politou, C.Y. (2005). Update of marine alien species in Hellenic waters. *Mediterranean Marine Science*, 6(2): 147–158.
- Patzner, R.A. (1998). The invasion of *Lophocladia* (Rhodomelaceae, Lophotalieae) at northern coast of Ibiza (Balears, western Mediterranean Sea). *Bolletí de La Societat d'Història Natural de Balears*, 41: 75–80.

- Pearman, P.B., Guisan, A., Broennimann, O. and Randin, C.F. (2008). Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(3): 149–158.
- Pecarevič, M., Mikus, J., Bratos Cetinič, A, Dulčić, J. and Calič, M. (2013). Introduced marine species in Croatian waters (Eastern Adriatic Sea). *Mediterranean Marine Science*, 14(1): 224–237.
- Peirano, A. (1998). The problem of *Caulerpa taxifolia* in Liguria (NW Mediterranean Sea). Marine Research Centre. Proceedings of the Workshop on Invasive *Caulerpa* Species in the Mediterranean: 191–194. United Nations Environment Programme Mediterranean Action Plan. Heraklion, Creta. Grecia.
- Pereira, L. and Neto, J.M. (2014). Marine algae. Biodiversity, taxonomy, environmental assessment and biotechnology. Marine and Environmental Sciences Centre. Univ. de Coimbra. CRC Press. 398 p.
- Perrings, C. (2001). The economics of biological invasions. *Land Use and Water Resources Research*, 1(3): 1–9.
- Petersen, H.E. (1918). Algae (excluding calcareous algae). Report on the Danish Oceanographical Expeditions 1908–1910 to the Mediterranean and adjacent seas (Biology). Vol. 2:1–20. Copenhagen, Denmark.
- Peterson, A.T., Stewart, A., Mohamed, K.I. and Araújo, M.B. (2008). Shifting global invasive potential of European plants with climate change. *PLoS ONE*, 3(6): 1–7.
- Piazzzi, L., Acunto, S. and Cinelli, F. (1999). In situ survival and development of *Posidonia oceanica* (L.) Delile seedlings. *Aquatic Botany*, 63(2): 103–112.
- Piazzzi, L., Balata, D., Ceccherelli, G. and Cinelli, F. (2001a). Comparative study of the growth of the two co-occurring introduced green algae *Caulerpa taxifolia* and *Caulerpa racemosa* along the Tuscan coast (Italy, western Mediterranean). *Cryptogamie Algologie*, 22(4): 459–466.
- Piazzzi, L., Balata, D. and Cinelli, F. (2002). Epiphytic macroalgal assemblages of *Posidonia oceanica* rhizomes in the western Mediterranean. *European Journal of Phycology*, 37(1): 69–76.
- Piazzzi, L., Balestri, E. and Cinelli, F. (1994). Presence of *Caulerpa racemosa* in the north-western Mediterranean. *Cryptogamie Algologie*, 15(3): 183–189.

- Piazzì, L., Ceccherelli, G. and Cinelli, F. (2001b). Threat to macroalgal diversity: Effects of the introduced green alga *Caulerpa racemosa* in the Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series*, 210: 149–159.
- Piazzì, L., Meinesz, A., Verlaque, M., Akçali, B., Antolić, B., Argyrou, M., Balata, D., Ballesteros, E., Calvo, M., Cinelli, F., Cirik, S., Cossu, A., D'Archino, R., Djellouli, A.S., Javel, F., Lanfranco, E., Mifsud, C., Pala, D., Panayotidis, P., Peirano, A., Pergent, G., Petrocelli, A., Ruitton, S., Žuljević, A. and Ceccherelli, G. (2005). Invasion of *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* (Caulerpales, Chlorophyta) in the Mediterranean Sea: an assessment of the spread. *Cryptogamie, Algologie* 26(2): 189–202.
- Madl, P. and Yip, M. (2005). Literature review on the aquarium strain of *Caulerpa taxifolia*. Contribution for the 31st BUFUS Newsletter. University of Salzburg, Austria. <http://biophysics.sbg.ac.at/ct/caulerpa.htm>.
- Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R. and Morrison, D. (2000). Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience*, 50(1): 53–65.
- Rahel, F.J. and Olden, J.D. (2008). Assessing the effects of climate change on aquatic invasive species. *Conservation Biology*, 22(3): 521–533.
- Renoncourt, L. and Meinesz, A. (2001). Formation of propagules on an invasive strain of *Caulerpa racemosa* (Chlorophyta) in the Mediterranean Sea. *Phycologia*, 41(5): 533-535.
- Ribera, M. and Boudouresque, C. (1995). Introduced marine plants, with special reference to macroalgae: mechanisms and impact. *Progress in Phycological Research*, 11: 187-268.
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Dane, F. and West, C.J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6(2): 93–107.
- Rivera-Ingraham, G.A., García-Gómez, J.C. and Espinosa, F. (2010). Presence of *Caulerpa racemosa* (Forsskal) J. Agardh in Ceuta (Northern Africa, Gibraltar Area). *Biological Invasions*, 12(6): 1465–1466.
- Romero Zarco, C. (2001-2003). Prácticas de Biología marina: algas verdes macroscópicas. Universidad de Sevilla. <http://www.aloj.us.es/carronzar/algas/Caulerpales.htm>.
- Ruiz Fernández, J.M., Marín Guirao, L. and Ramos Segura, A. (2007). Expansión reciente del alga tropical invasora *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* (Caulerpales, Chlorophyta) en la costa mediterránea de la Región de Murcia . ANEXO III del Informe anual (2007) de la Red de Seguimiento de *Posidonia oceanica* de la Región de Murcia para el Servicio de Pesca y Acuicultura de la Comunidad Autónoma de la Región de Murcia. 1–16.

- Ruiz, J.M. and Romero, J. (2001). Effects of in situ experimental shading on the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Marine Ecology Progress Series*, 215: 107–120.
- Salomidi, M., Katsanevakis, S., Borja, Á., Braeckman, U., Damalas, D., Galparsoro, I., Mifsud, R., Mirto, S., Pascual, M., Pipitone, C., Rabaut, M., Todorova, V., Vassilopoulou, V. and Vega Fernández, T. (2012). Assessment of goods and services, vulnerability and conservation status of European seabed biotopes: A stepping stone towards ecosystem-based marine spatial management. *Mediterranean Marine Science*, 13(1): 49–88.
- Sanpere i Miquel, S. (1886). El lujo en las repúblicas comerciantes de Tiro y Cartago. Historia del lujo : su influencia en las costumbres públicas y privadas de los pueblos y en el desarrollo del arte. In Font y Torrents (Ed.). 506 p.
- Sciberras, M. and Schembri, P.J. (2007). A critical review of records of alien marine species from the Maltese Islands and surrounding waters (Central Mediterranean). *Mediterranean Marine Science*, 8: 41–66.
- Sghaier, Y.R., Mouelhi, S., Vazquez, M., Valle, C., Ramos-Espla, A.A., Astier, J.M., Verlaque, M. and Charfi-Cheikhrouha, F. (2016). Review of alien marine macrophytes in Tunisia. *Mediterranean Marine Science*, 17: 109-123.
- Silva, C., Basson, P. and Moe, R. (1996). Catalogue of the benthic marine algae of the Indian Ocean. Vol. 79. University of California Press. 1280 p.
- Simberloff, D., Martin, J., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D.A., Aronson, J., Courchamp, F., Galil, B., García-Berthou, E., Pascal, M., Pyšek, P., Sousa, R., Tabacchi, E. and Vilà, M. (2013). Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends In Ecology & Evolution*, 28: 58–66.
- Soto, J. and Conde, F. (1989). Catálogo florístico de las algas bentónicas marinas del litoral de Almería (Sureste de España). *Botanica Complutensis*, 15: 61–89.
- Storey, A.A., Quiroz, D., Beavan, N. and Matisoo-smith, E.A. (2011). Pre-Columbian chickens of the Americas : a critical review of the hypotheses and evidence for their origins. *Rapa Nui Journal*, 25: 5–19.
- Streftaris, N. and Zenetos, A. (2006). Alien marine species in the Mediterranean - the 100'Worst Invasives' and their impact. *Mediterranean Marine Science*, 7(1): 87–118.
- Sureda, A., Box, A., Terrados, J., Deudero, S. and Pons, A. (2008). Antioxidant response of the seagrass *Posidonia oceanica* when epiphytized by the invasive macroalgae *Lophocladia lallemandii*. *Marine Environmental Research*, 66(3): 359–363.

- Tejada, S., Deudero, S., Box, A. and Sureda, A. (2013). Physiological response of the sea urchin *Paracentrotus lividus* fed with the seagrass *Posidonia oceanica* and the alien algae *Caulerpa racemosa* and *Lophocladia lallemandii*. *Marine Environmental Research*, 83: 48–53.
- Thessalou-Legaki, M. (2012). New Mediterranean Biodiversity Records (December 2012). *Mediterranean Marine Science*, 13: 312–327.
- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., de Siqueira, M.F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A.T., Phillips, O.L. and Williams, S.E. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, 427: 145–148.
- Thuiller, W. (2005). Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology*, 11: 2234–2250.
- Tomas, F., Cebrian, E. and Ballesteros, E. (2011). Differential herbivory of invasive algae by native fish in the Mediterranean Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 92: 27–34.
- Tsiamis, K., Aydogan, Ö., Bailly, N., Balistreri, P. and Bariche, M. (2015). New Mediterranean Biodiversity Records (July 2015). *Mediterranean Marine Science*, 16(2): 472–488.
- Tsiamis, K., Montesanto, B., Panayotidis, P., Katsaros, C. and Verlaque, M. (2010). Updated records and range expansion of alien marine macrophytes in Greece (2009). *Mediterranean Marine Science*, 11(1): 61–79.
- UCM, Grupo de Investigación UCM n° 910801 (s.f.). Biodiversidad y Taxonomía de Plantas Criptógamas. Universidad Complutense de Madrid. http://escalera.bio.ucm.es/usuarios/criptogamas/plantas_criptogamas/materiales/algas/rhodophyta.html.
- UNEP, United Nations Environment Programme (1998). Proceedings of the Workshop on Invasive *Caulerpa* Species in the Mediterranean. United Nations Environment Programme Mediterranean Action Plan. MAP Technical Reports Series No. 125: 1–317. Heraklion, Crete. Grecia.
- Vázquez-Luis, M., Guerra-García, J.M., Sanchez-Jerez, P. and Bayle-Sempere, J.T. (2009). Caprellid assemblages (Crustacea: Amphipoda) in shallow waters invaded by *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* from southeastern Spain. *Helgoland Marine Research*, 63(2): 107–117.

- Verlaque, M. (1994). Inventaire des plantes introduites en Méditerranée: origines et répercussions sur l'environnement et les activités humaines. *Oceanologica Acta*, 17: 1–23.
- Verlaque, M., Alfonso-Carrillo, J., Gil-Rodríguez, M.C., Durand, C., Boudouresque, C.F. and Le Parco, Y. (2004). Blitzkrieg in a marine invasion: *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* (Bryopsidales, Chlorophyta) reaches the Canary Islands (north-east Atlantic). *Biological Invasions*, 6(2): 269–281.
- Verlaque, M., Boudouresque, C.F., Meinesz, A. and Gravez, V. (2000). The *Caulerpa racemosa* Complex (Caulerpales, Ulvophyceae) in the Mediterranean Sea. *Botanica Marina*, 43(1): 49–68.
- Verlaque, M., Durand, C., Huisman, J.M., Boudouresque, C.F. and Le Parco, Y. (2003). On the identity and origin of the Mediterranean invasive *Caulerpa racemosa* (Caulerpales, Chlorophyta). *European Journal of Phycology*, 38(4): 325–339.
- Vilá, M., Valladares, F., Traveset, A., Santamaría, L. and Castro, P. (2008). Invasiones biológicas. CSIC (Consejo Superior de Investigaciones Científicas) Colección Divulgación. Cyan, Proyectos y Producciones Editoriales, S. A. 215 p.
- Vitousek, P.M., D'Antonio, C., Loope, L. and Westbrooks, R. (1996). Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, 84: 468–478.
- Walther, G.R., Roques, A., Hulme, P.E., Sykes, M.T., Pyšek, P., Kühn, I., Zobel, M. Bacher, S., Botta-Dukát, Z., Bugmann, H., Czúcz, B., Dauber, J., Hickler, T., Jarošík, V., Kenis, M., Klotz, S., Minchin, D. Moora, M., Nentwig, W., Ott, J., Panov, V.E., Reineking, B., Robinet, C., Semchenko, V., Solarz, W., Thuiller, W., Vilà, M., Vohland, K. and Settele, J. (2009). Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends in Ecology and Evolution*, 24(12): 686–693.
- Webb, D. (1985). What are the criteria for presuming native status? *Watsonia*, 15: 231–236.
- Weitzmann, B., Garcia, M., Cebrian, E. and Ballesteros, E. (2009). Les invasions biològiques en el medi marí: exemples i impactes a la Mediterrània Occidental. *L'Atzavara*, 18: 39–49.
- Zenetos, A., Gofas, S., Verlaque, M., Çinar, M.E., García, J.E.R., Bianchi, C.N., Morri, C., Azzurro, E., Bilecenoglu, M., Frogliola, C., Siokou, I., Violanti, D., Sfriso, A., San Martín, G., Giangrande, A., Katagan, T., Ballesteros, E., Ramos-Esplá, A., Mastrototaro, F., Ocaña, O., Zingone, A., Gambi, M.C. and Streftaris, N. (2010). Alien species in the Mediterranean Sea by 2010. A contribution to the application of European Union's Marine Strategy Framework Directive (MSFD). Part I. Spatial distribution. *Mediterranean Marine Science*, 12(1): 381–493.

- Zenetos, A., Gofas, S., Morri, C., Rosso, A., Violanti, D., García Raso, J.E., Çinar, M.E., Almogi-Labin, A., Ates, A.S., Azzurro, E., Ballesteros, E., Bianchi, C.N., Bilecenoglu, M., Katsanevakis, S., Lipej, L., Mastrototaro, F., Mineur, F., Pancucci-Papadopoulou, M.A., Ramos-Esplá, A., Salas, C., San Martín, G., Sfriso, A., Streftaris, N. and Verlaque, M. (2012). Alien species in the Mediterranean Sea by 2012. A contribution to the application of European Union's Marine Strategy Framework Directive (MSFD). Part II. Introduction trends and pathways. *Mediterranean Marine Science*, 13(2): 328–352.
- Žuljević, A., Nikolić, V., Onofri, V., Srsen, P., Tefan, A. Ā., Kružić, P., Fabio, K., Obarčanin, A. and Petrić, M. (2007). Eradication of invasive alga *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* in National Park Mljet (Croatia). Rapport du 38^o Congres de la Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la Mer Mediterranée: 649. Estambul, Turquía.

7. Agradecimientos

Este trabajo no podría haberlo realizado sin el apoyo de ciertas personas que han estado día a día ahí. En primer lugar, quería agradecerse a mi familia, sobre todo, a mi madre. Ella es la persona que me ha enseñado a no rendirme nunca, que me ha dado los valores con los que sentirme orgullosa de quien soy, que me ha apoyado incondicionalmente en cada momento, aunque eso significara vivir a dos mil kilómetros de ella, y la persona sin la cual, hoy no estaría aquí. Este trabajo se lo debo a ella por ser la persona que siempre confió en mí.

En segundo lugar, quería agradecerse a mi pareja, un gran físico y mejor persona, sin el que no podría haber llegado hasta el final. Él ha sido un soporte fundamental durante todo el proceso, levantándome el ánimo, sacándome sonrisas cuando nadie más podía, convirtiendo mis pesados días en algo maravilloso y teniendo la paciencia suficiente de aguantarme, cuando ni yo me aguantaba a mí misma. Por eso se merece más que un agradecimiento.

Otra de las personas que han hecho posible este trabajo es, sin duda, mi tutora. Gracias a ella puedo sentirme orgullosa del resultado que hemos obtenido. Sé que no ha debido ser fácil trabajar con una persona sólo a través de email. En cualquier caso, he de agradecerle su paciencia infinita cuando me he agobiado y la rapidez con la que lo ha solucionado todo. Una gran científica y profesional en toda regla con la que me siento orgullosísima de haber trabajado que se merece, obviamente, más que un solo agradecimiento.

Por último, quería agradecerse también a todas las personas que me han facilitado el camino con sus consejos y su sabiduría. A J.G. porque fue una inspiración para mí. A mis compañeros porque también me han enseñado y han sido partícipes del mismo calvario. Y a E.B. por contestarme, cuando nadie más lo hizo, y facilitarme sus artículos. Muchas gracias a todos.