

LAS INVASIONES MARINAS: UN IMPORTANTE ELEMENTO DE CAMBIO GLOBAL

Celia Olabarria y Elsa Vázquez

Departamento de Ecoloxía e Bioloxía Animal, Facultade de Ciencias Experimentales, Universidade de Vigo, Campus Lagoas-Marcosende, Vigo, 36310, España. email: colabarria@uvigo.es

ANTECEDENTES

Aunque las invasiones pueden resultar de la dispersión natural (Vermeij 1991), la mayoría de ellas son causadas por el ser humano debido a una amplia variedad de actividades. Las invasiones biológicas constituyen una parte importante del llamado “cambio global” que sufre nuestro planeta, contribuyendo de forma considerable a la pérdida de biodiversidad y de los servicios de los ecosistemas (Wonham y Carlton 2005). De hecho, el creciente reconocimiento de las especies invasoras como una cuestión del desarrollo ambiental sostenible se manifiesta de manera explícita en la Convención de las Naciones Unidas sobre Diversidad Biológica (CDB). El artículo 8 (h) del CDB insta a los países firmantes a “evitar que se introduzcan, a controlar o erradicar las especies exóticas que amenacen a los ecosistemas, los hábitats o las especies”. Esto fue ratificado en la Sexta Conferencia de las Partes en la reunión de La Haya en 2002 en la que se aboga explícitamente por la acción para prevenir y mitigar los impactos de las especies exóticas invasoras en la Decisión VI/ 23 (<https://www.cbd.int/decision/cop/?id=7197>).

En el siglo pasado la investigación científica sobre las invasiones biológicas se ha centrado principalmente en ecosistemas terrestres, dulceacuícolas y en islas, con poca atención a los ambientes marinos (Carlton 2011). Sin embargo, las diferencias intrínsecas entre los organismos marinos y terrestres, y también entre los procesos estructurales y funcionales de ambos tipos de hábitats, hacen difícil la extrapolación de las conclusiones derivadas de los estudios en ecosistemas terrestres a los ecosistemas marinos (Gessner y col. 2004). Por ejemplo, los organismos marinos suponen una mayor diversidad filogenética con algunas formas de vida únicas como filtradores

bentónicos con un estilo de vida sésil, pero con dispersión larvaria planctónica. Además, las barreras a la dispersión por lo general son más débiles y el flujo de energía y materia relativamente rápido dentro y entre los hábitats de los ecosistemas marinos (Giller 2004).

En la actualidad, el transporte y la introducción intencional y accidental de especies marinas en nuevas regiones se percibe como una de las principales amenazas a la diversidad biológica y un problema global puesto que la introducción de especies no nativas se ha detectado en los océanos de todo el mundo (Reise et al. 1999, Robinson y col. 2005). De hecho, en las últimas décadas, la tasa de nuevas introducciones se ha incrementado de manera exponencial en relación con el aumento de las actividades humanas en el medio marino y el comercio global. Hoy en día, miles de especies se mueven alrededor de los océanos del mundo a través del transporte marítimo, la acuicultura y el comercio de especies ornamentales para acuarios, y algunas de estas especies son capaces de establecerse con éxito en las comunidades nativas receptoras (Carlton y Geller 1993).

Entre los ecosistemas marinos, las zonas costeras y los estuarios se consideran corredores naturales de dispersión ya que son particularmente vulnerables a las invasiones biológicas debido a la incidencia de numerosos vectores de introducción y las actividades humanas en estas áreas (por ejemplo, transformación de los hábitats, el enriquecimiento de nutrientes, la producción de la acuicultura, el comercio marítimo) (Ruiz et al. 1999). Aproximadamente unas 400 especies no nativas se han encontrado en las costas de los Estados Unidos, más de 70 en aguas costeras de Australia, y alrededor de 1400 en las costas de Europa, la mayoría de ellas en las últimas décadas (Katsanevakis y col. 2013).

EI PROCESO DE INVASIÓN

Las etapas de invasión incluyen el transporte, la colonización, el establecimiento, la dispersión local/regional, y un aumento en la abundancia, donde las características funcionales del invasor van a reaccionar e interactuar con las condiciones ambientales y con las especies existentes en el hábitat receptor. Para ello la especie tiene que pasar una serie de filtros abióticos y bióticos (Richardson y col. 2000). En función de los filtros que debe sobrepasar podemos definir estas fases (Figura 1). La **introducción** se

refiere a la fase en que los propágulos sobrepasan una barrera geográfica (continental o intercontinental). Muchas especies introducidas sobreviven como **casuales**, pero no logran mantener poblaciones estables en el tiempo. La naturalización empieza cuando las barreras ambientales no evitan la supervivencia de la especie introducida y cuando dicha especie consigue una reproducción regular. Entonces podemos considerar que la especie está **naturalizada**. Algunos autores indican que al menos la especie tiene que haberse establecido en al menos una localidad por un período de 25 años para que se considere “efectivamente naturalizada”. En esta fase la población es suficientemente grande para que la aleatoriedad ambiental provoque su extinción. La **invasión**, es decir, la propagación en áreas distintas a los sitios de introducción requiere que la especie supere barreras de dispersión dentro de la nueva región, y que supere factores bióticos y abióticos del área en general. Muchas especies invadirán hábitats perturbados, y la invasión de hábitats “prístinos” supondrá nuevamente que la especie supere la resistencia planteada por una categoría diferente de factores.

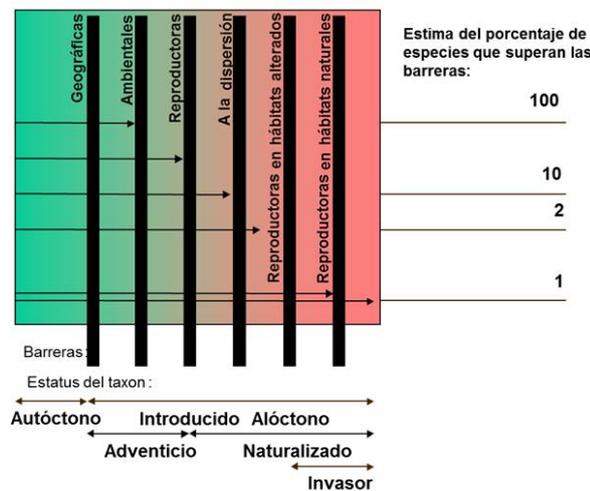


Figura 1. Una representación esquemática de las principales barreras que limitan la propagación de las especies introducidas (basado en Richardson y col. 2000).

PROCESOS DETERMINANTES DEL ÉXITO DE UNA ESPECIE INVASORA

Entre los factores que determinan el éxito de una invasión están las características específicas de la especie invasora, el número y la frecuencia de las introducciones (la presión de propágulos) y la susceptibilidad a la invasión de la comunidad nativa (Lonsdale 1999). Las especies invasoras, a menudo, tienen una mayor tasa de crecimiento y capacidad reproductora, una mayor plasticidad fenotípica, y una mayor facilidad para la hibridación.

Una de las primeras explicaciones que se barajó para explicar la relación entre una especie invasora y la comunidad nativa receptora fue la “**resistencia biótica**” (Elton 1958). Esta hipótesis sugirió que las comunidades receptoras más diversas serían más resistentes a la invasión. Como mecanismo que subyace a esta relación se ha propuesto que en las comunidades con altos niveles de diversidad se utilizan casi todos los recursos disponibles y, por lo tanto, no habrá ningún nicho ecológico libre en la comunidad de acogida para que el invasor se establezca. Sin embargo, los resultados contradictorios entre los estudios experimentales y observacionales a diferentes escalas espaciales han abierto el debate sobre el papel de la diversidad en la prevención de invasiones. En este sentido, la “**Teoría de recursos fluctuantes**” (Davis y col. 2000) sugiere que la susceptibilidad de una comunidad a la invasión cambia a medida que la cantidad de recursos no utilizados fluctúa, es decir, una comunidad se vuelve más susceptible a la invasión cada vez que la disponibilidad de recursos (la diferencia entre la oferta y la captación de recursos brutos de recursos) aumenta.

Independientemente de la relación entre la diversidad, la disponibilidad de recursos y la susceptibilidad de las comunidades a la invasión, las interacciones entre las especies tales como la depredación, el herbivorismo o la competencia son factores clave para limitar el éxito de las especies invasoras, además del contexto medio ambiental (Kimbrow y col. 2013). Pero no solo las interacciones negativas, sino también las interacciones positivas, tales como la facilitación, pueden ser claves en el proceso de invasión, especialmente en ambientes altamente estresados (Zarnetske y col. 2013). Dentro de las interacciones bióticas se ha prestado especial atención al papel de los enemigos naturales en el éxito de las invasiones. Así la “**hipótesis de la liberación del enemigo**” (Keane y Crawley 2002) establece que la ausencia de enemigos naturales de la especie introducida en su nuevo rango de distribución, debido a la falta de

reconocimiento como presas por parte de los depredadores o por su sabor desagradable, favorece el aumento de su distribución y abundancia.

IMPACTOS DE LAS INVASIONES

A pesar de la relativamente alta frecuencia de las invasiones en los ecosistemas marinos, hay pocos estudios que hayan abordado el efecto en su funcionamiento. En general los efectos son dependientes del contexto, variando entre los hábitats y entre las diversas comunidades (Ricciardi y col. 2013). Además de los efectos negativos, también algunas especies invasoras pueden tener efectos positivos, aunque probablemente éstos hayan sido infra-estimados (Katsanevakis y col. 2014). Por ejemplo, en zonas marinas y costeras que han sido modificadas profundamente por el cambio climático y las actividades humanas, las especies introducidas invasoras podrían tener más posibilidades de persistir que las nativas, y así proveer con diferentes servicios ecosistémicos (Katsanevakis y col. 2014). A menudo las especies introducidas tienen un impacto neutro en el ecosistema receptor (Sax y Gaines 2003), aunque en algunas ocasiones los impactos son fuertes, pudiendo alterar el flujo de energía entre los grupos tróficos, las interacciones entre las especies, la productividad (Wikström y Hillebrand 2012), y otros aspectos de la estructura de la comunidad (Carlton 1996). En algunos casos las especies no nativas pueden desplazar a las especies nativas, especialmente cuando la especie introducida es resistente a plagas o enfermedades, que puede haber traído ella misma, u ocupar el mismo nicho ecológico que una especie nativa, pero con mayor eficacia.

De especial interés es el caso de las especies no nativas que funcionan como **ingenieros de ecosistemas** (es decir, especies que modifican las condiciones físicas y/o ambientales de un hábitat, según Jones y col. 1994), ya que pueden afectar notablemente a la estructura y el funcionamiento del ecosistema (Sax y col. 2007). En ciertos casos, las especies introducidas que funcionan como ingenieras pueden crear nuevos hábitats con un papel clave en el funcionamiento del ecosistema, papel que de otra forma se podría perder en ecosistemas degradados donde las especies nativas no son capaces de persistir (Katsanevakis y col. 2014). Otra de las consecuencias más preocupantes, aunque no solo derivada de las invasiones, es la homogenización biótica (Olden y col. 2004). Debido al hecho de que los diferentes organismos desempeñan un

papel único en el funcionamiento de los ecosistemas, la modificación de la estructura de las comunidades (es decir, el cambio en el número y la especie) puede tener efectos importantes en su funcionamiento (Byrnes y col. 2007).

Otro tipo de efecto es la **hibridación y la contaminación genética** cuando ciertas especies no nativas que llegan a naturalizarse pueden intercambiar material genético con especies nativas, pudiendo amenazar la persistencia de estas últimas. Esto es particularmente destacable en el caso de algunas especies endémicas o relictas. Este tipo de procesos genéticos ha sido bien descrito en *Spartina densiflora* (Ayres y col. 2008), una planta invasora de marismas que ha desplazado por alteración genética y/o hibridación a especies autóctonas del mismo género en diversas zonas de Estados Unidos e Inglaterra.

Sin embargo, no solo podemos hablar de impactos ecológicos, sino también de impactos económicos derivados de la pérdida de los servicios ecosistémicos, de los problemas relacionados con la salud humana, o de las pérdidas económicas asociadas con efectos en infraestructuras productivas o en turismo, por ejemplo. Se estima que las **pérdidas económicas** asociadas a las invasiones biológicas **suponen el 5% de la economía mundial** (Pimentel 2011).

LAS INVASIONES EN EL CONTEXTO DE CAMBIO CLIMÁTICO

Junto con el cambio climático, las invasiones biológicas son un componente importante del cambio global en los ecosistemas costeros (Hoegh-Guldberg y Bruno 2010). Además de sus efectos directos, el cambio climático y las invasiones biológicas pueden interactuar de diversas maneras, tanto directa como indirectamente (Crain y col. 2008) y, por ello, la investigación ecológica debería tener como objetivo prioritario determinar sus efectos interactivos.

El cambio climático puede modificar la distribución de las especies y la disponibilidad de los recursos, induciendo las invasiones biológicas (Occhipinti-Ambroggi 2007). El cambio también puede afectar a las especies no nativas mediante la alteración de las comunidades nativas y las condiciones ambientales del hábitat invadido (Thomsen y col. 2011). Un calentamiento de las aguas puede promover la colonización y la propagación de especies no nativas (Stachowicz y col. 2002), requiriéndose así una menor presión de propágulos para una efectiva invasión. Los

resultados de un reciente metaanálisis llevado a cabo por Sorte y colaboradores (2013) concluyen que las especies no nativas tendrían una ventaja inicial respecto a las especies nativas a los cambios climáticos moderados. También ante un incremento en la frecuencia e intensidad de fenómenos extremos, tales como las olas de calor, las especies invasoras podrían tener ventaja respecto a las especies nativas. Por ejemplo, en un estudio reciente, basado en un trabajo experimental en mesocosmos, se encontró que la especie de bivalvo invasor, el mejillón *Xenostrobus securis* (Lamarck, 1819) que ha colonizado las Rías Baixas (NO España), es más resistente a una ola de calor que la especie de interés comercial *Mytilus galloprovincialis*. No obstante, también se constató que la presencia de la especie invasora mejora la respuesta fisiológica de *M. galloprovincialis* Lamarck 1819 bajo condiciones de estrés térmico (Olabarria y col. 2016), por lo tanto un efecto positivo de la especie invasora sobre la nativa.

La reducción en el pH que acompaña al incremento de la temperatura del agua también puede tener profundas implicaciones para los procesos fisiológicos en muchos organismos marinos (por ejemplo, la reducción del metabolismo de proteínas, Pörtner y col. 2005). Estos cambios en la fisiología pueden afectar de manera desproporcionada a los diversos organismos, con efectos más negativos en las especies nativas que en las no nativas (Gestoso y col. 2016).

No sólo el cambio climático, sino también otras presiones antropogénicas como son la sobrepesca, la eutrofización, la pérdida de hábitat, la contaminación o están afectando a los diversos ecosistemas marinos. En tales escenarios, las especies no nativas pueden tomar ventaja. Por ejemplo, en la laguna de Venecia, las temperaturas más cálidas en combinación con los altos niveles de contaminación orgánica e inorgánica han facilitado la introducción y establecimiento de diversas algas invasoras, que han llegado a ser dominantes (Occhipinti-Ambrogi y Savini 2003).

CASOS DE ESTUDIO DEL CARIBE

Aunque los mecanismos de transferencia de las especies son los mismos en las latitudes templadas y las tropicales, hay un mayor conocimiento de los patrones y los procesos de las invasiones en las latitudes templadas. Esta disparidad puede ser el resultado del escaso número de investigaciones sobre invasiones en las zonas

tropicales en comparación a las regiones templadas. Es posible que la dispersión de especies hacia el trópico haya sido limitada como consecuencia del nivel relativamente bajo de las actividades humanas (y, por lo tanto, las oportunidades para transferencia de especies) que han estado presentes históricamente (Torchin y Ruiz 2014). Por otra parte, los trópicos pueden ser menos susceptibles a las invasiones que las regiones templadas porque ofrecen una mayor resistencia biótica (ver Sax 2001).

Aunque los ecosistemas del Caribe se han visto amenazados por las bioinvasiones de manera similar que el resto del mundo, solamente se han comenzado a ver como un problema para la biodiversidad de la región desde comienzos de este siglo XXI. A pesar de esta amenaza falta mucha información y la que existe, en algunos casos, carece de rigor (rev. en Pauchard y col. 2011), debido en parte a la grave situación económica de muchos países de la zona.

En la región caribeña y el Golfo de México se conocen unas 127 especies invasoras de las cuales 64 se consideran perjudiciales, y 28 de ellas con alto potencial invasor (Tabla 1) (Molnar y col. 2008, Mendoza y col. 2014).

Tabla 1. Lista del número de especies invasoras para la Región del Caribe incluyendo el Golfo de México (fuente de datos Molnar y col. 2008).

	Número de especies invasoras	Número de especies invasoras dañinas
Bermudas	5	1
Bahamas	5	1
Caribe Este	10	5
Grandes Antillas	14	6
Caribe Sur	16	9
Caribe Suroeste	12	8
Caribe Oeste	9	5
Golfo de México	11	6
Florida	45	23
TOTAL	127	64

En esta revisión nos centraremos en 6 casos de estudio, especialmente importantes para la zona del Caribe, con diferentes implicaciones tanto ecológicas como socioeconómicas.

La medusa *Phyllorhiza punctata* Lendelfeld, 1884

A pesar de que esta medusa originaria de Australia y del sudeste Asiático tiene una bien documentada historia de invasiones en mares tropicales y subtropicales, se desconoce el mecanismo por el cual ocurrió la llegada al golfo (Bolton y Graham 2004). La hipótesis actual más plausible es que esta especie fue introducida en el Atlántico desde el Océano Pacífico a través del Canal de Panamá hace alrededor de 45 años, y varios informes indican que una población críptica pudo haber existido en el norte del Golfo desde 1993. Sin embargo, es desde el verano del año 2000 cuando se han registrado llegadas masivas de la medusa al norte del Golfo de México. Es posible que esta población críptica ya establecida, facilitada por condiciones oceanográficas periódicas entre las regiones o por transporte de escifistomas (fase polipoide después de la metamorfosis de la larva plánula) bentónicos en los cascos de los barcos, pueda dar lugar de forma periódica a las proliferaciones masivas. Esta especie supone una amenaza para las pesquerías de camarón y cangrejo del Golfo de México, puesto que podría alimentarse de los huevos y larvas de peces, cangrejos y camarones, con repercusiones económicas importantes. Aunque el efecto sobre huevos y larvas está todavía por determinar (Martin 2000), el mayor impacto es la obstrucción de las redes de pesca de camarón, lo que causa pérdidas de millones de dólares anuales. También podría tener un efecto indirecto sobre la producción de zooplancton a través de cambios en las propiedades físico-químicas de agua (Graham y col. 2003).

El coral sol *Tubastrea coccinea* Lesson, 1829

Este coral escleractinio, originario del Indo-Pacífico, está ampliamente distribuido por las regiones tropicales de los océanos Pacífico y Atlántico (recopilado en Precht y col. 2014). En el Caribe se encuentra ampliamente distribuido incluyendo el Golfo de México, Florida y Bahamas sobre todo formando parte de la comunidad de *fouling* encontrándose en puertos, plataformas de gas, cascos de embarcaciones, boyas, arrecifes artificiales entre los 0,3 y los 37 m de profundidad (Cairns 2000). Las citas de esta especie fuera de estos sustratos artificiales tanto en arrecifes como en otros sustratos naturales son escasas (Fenner 2001). De todas formas la colonización de sustratos naturales puede producirse tal y como ya ocurrió en el santuario marino de Flower Garden Banks, en las costas de Luisiana, dónde se documentó *T. coccinea* en 2002 (Sammarco y col. 2004), aunque no se espera que se expanda debido a la alta cobertura coralina (Aronson y col. 2005). Sin embargo, en zonas con baja cobertura coralina podría establecerse y colonizar los arrecifes tal y como pasó en Geyer Bank, de

donde desde 2004 se han estado sacando colonias del coral invasor y ha incrementado su abundancia en más de un orden de magnitud en menos de 5 años (Precht y col. 2014). Un estudio reciente muestra como esta especie produce sustancias químicas que sirven de defensa ante peces depredadores o que inhiben el asentamiento de competidores potenciales, algas o invertebrados (Lages y col. 2010). En Brasil se ha visto que esta especie puede provocar la deformación y necrosis de especies de coral formadoras de arrecifes (Ptecht y col. 2014).

Una vez establecido en la zona a la que llega, fundamentalmente pegado en el casco de los barcos o plataformas petrolíferas (Cairns 2000), tiene una gran capacidad invasora ya que es capaz tanto de producir larvas planctónicas con alta capacidad de dispersión como reproducirse asexualmente. Además probablemente el calentamiento del mar en la región haya facilitado su expansión hacia el norte (Precht y col. 2014). El descenso del pH no afecta al crecimiento por lo que esta especie podría tener alguna ventaja sobre otros corales escleractinios frente a la acidificación oceánica (Margolin 2012). Por todo ello, ya hace más de 10 años que ha sido considerado como una importante amenaza para el ecosistema de la región (Fenner y Banks 2004).

El mejillón verde *Perna viridis* (Linnaeus, 1758)

El mejillón verde asiático ha sido introducido en el Caribe, Norteamérica, Sudamérica y Japón a través de las aguas de lastre y de los cascos de los barcos. Fue citado por primera vez en Norteamérica en la Bahía de Tampa, Florida, en 1999 (Benson y col. 2001) y desde entonces ha colonizado muchas zonas del Caribe, provocando cambios en la estructura de la comunidad nativa (GISD 2016).

Su éxito como especie invasora se debe a que soporta un amplio rango de temperatura (11-32 °C) y de salinidad (18-33). Sin embargo, un estudio experimental reciente con organismos de Florida indica que esta especie podría estar limitada por la salinidad, lo que le conferiría a la ostra nativa *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791) una ventaja competitiva en zonas estuarinas, las cuales experimentan períodos agudos de baja salinidad (McFarland y col. 2013).

Se fija a cualquier tipo de sustrato duro tanto natural como artificial causando graves pérdidas por el coste de la limpieza en los puertos, boyas, cascos de las embarcaciones o tuberías. Ha colapsado tuberías de agua en complejos industriales y en los túneles de condensación de las plantas de energía en Florida. En las tuberías de los complejos industriales se elimina haciendo pasar agua con cloro por las

instalaciones, agua a presión, o agua caliente, todos ellos métodos costosos y, algunos, perjudiciales para el medio ambiente. Del resto de los sustratos artificiales se elimina rascando manualmente o con chorros a presión también con elevados costes.

Es una especie comestible por lo que una medida para mitigar la invasión es su comercialización después de haber pasado por controles sanitarios ya que pueden acumular toxinas y metales pesados.

El pez león *Pterois volitans* (Linnaeus, 1758)

A pesar de los numerosos registros en el Mar Caribe y en el Golfo de México de peces ornamentales marinos no nativos, presumiblemente provenientes de acuarios, las invasiones generalizadas son raras (USGS-NAS <https://nas.er.usgs.gov/>). Sin embargo, uno de ellos, el pez león originario del Indo-Pacífico, está causando numerosos daños en los ecosistemas de la región y está considerado como una de las principales amenazas globales a la biodiversidad (Sutherland y col. 2010).

Los primeros ejemplares en el Atlántico americano fueron detectados en la costa de Carolina del Norte a comienzo de este siglo XXI (Whitfield y col. 2002) escapados de un acuario (Semmens y col. 2004). Su expansión fue rapidísima alcanzando Bahamas y Rhode Island (aunque estas últimas parece que no son poblaciones permanentes), todo el Caribe y Brasil en una década (Schofield 2010). Se han citado en todo tipo de hábitats desde muy someros hasta los 300 m de profundidad (Albins y Hixon 2013, Côté y col. 2013, Cure y col. 2014).

Varias características de la biología del pez león facilitan esta gran capacidad para convertirse en una especie invasora: presenta altas tasas de crecimiento (Pusack y col. 2016), soporta altas densidades de población (Green y Côté 2009, Dahl y Patterson 2014), es resistente a los parásitos (Sikkel y col. 2014), presenta variedad de hábitos alimenticios (rev. Hixon et al 2016) y una elevada capacidad de reproducción (Cure y col. 2014). Además la ausencia de depredadores en los lugares invadidos debido a su potente veneno permite un rápido crecimiento de las poblaciones (Albins 2013).

Es un voraz y eficaz depredador de larvas y juveniles de peces nativos como meros o pargos (Green y col. 2012, Albins y Hixon 2013) y de peces como los peces cirujano y loro que mantienen limpias de algas las superficies de los corales (rev. Hixon y col. 2016). También se alimenta de invertebrados cuando escasean los peces (Côté y col. 2013, Dahl y Patterson 2014). Un trabajo experimental realizado durante 5 semanas con parches artificiales de arrecife en Bahamas mostró que un ejemplar de

esta especie puede reducir hasta en un 79% el reclutamiento de peces (Albins y Hixon 2008).

Lo más preocupante del paradigmático caso del pez león es que se cree que la fuente de la invasión fueron unas 10 hembras, lo que demuestra que con muy pocos individuos fundacionales puede producirse una gran catástrofe (Whitfield y col. 2002). Por eso es importantísimo establecer un sistema de alerta temprana para prevenir otra invasión.

El pez doncella real *Neopomacentrus cyanomos* (Bleeker, 1856)

Un ejemplo reciente es el del pez doncella real procedente del Indo-Pacífico tropical, muy común en todos los acuarios ornamentales y que fue encontrado en 2013 en los arrecifes del Golfo de México al sur de Veracruz (González-Gándara y de la Cruz-Francisco 2014) en elevado número lo que sugiere que ya existe una población estable y, probablemente con un alto potencial de expansión (Johnston y Akins 2016). Aunque no se sabe con precisión el vector de esta especie, se supone que larvas o los juveniles de esta especie podrían venir en el agua de lastre de barcos provenientes de la región del Indo-Pacífico (González-Gándara y de la Cruz-Francisco 2014). Sin embargo, Robertson y colaboradores (2016) indican que es poco probable que esta especie haya sido introducida por este vector, y apuntan a las plataformas petrolíferas como uno de los vectores potenciales de introducción. La alta tolerancia de esta especie a bajas salinidades y ambientes de alta turbidez le podría conferir una ventaja a la hora de colonizar los arrecifes de zonas someras próximos a la desembocadura de los ríos (González-Gándara y de la Cruz-Francisco 2014). Esta especie está reemplazando a la especie nativa *Chromis multilineata* (Guichenot, 1853) en los arrecifes de coral del sur de Veracruz.

Otros de los peces ornamentales marinos reportados en esta región son el pez cirujano amarillo, *Zebrasoma flavescens* (Bennet, 1828), mero pantera o mero jorobado, *Cromileptes altivelis* (Valenciennes, 1828), y el mero moteado, *Cephalopholis argus* Schneider, 1801, aunque parece que no han establecido poblaciones reproductoras (USGS-NAS <https://nas.er.usgs.gov/>) (Semmens y col. 2004).

La macroalga invasora *Caulerpa brachypus f. parvifolia* (Harvey) A.B. Cribb, 1958

Esta especie, registrada previamente en el Pacífico oeste, ha invadido los arrecifes de coral en Florida donde se registró por primera vez en mayo de 2001, aunque posteriormente incrementó su abundancia y cobertura, con máximos en el año 2003. Además está presente en diversas islas del Caribe como las Bahamas, Cuba, Puerto Rico etc. Su rápida expansión se debe a la propagación vegetativa a partir de la fragmentación y la dispersión vía la corriente de Florida (Lapointe y Bedford 2010). No se descarta, al igual que otras especies de *Caulerpa*, que presente reproducción sexual. Las especies del género *Caulerpa* no suelen ser abundantes en arrecifes de coral oligotróficos y se consideran indicadores de enriquecimiento de nutrientes de origen natural y/o antropogénico. De hecho múltiples líneas de evidencia apoyan la hipótesis de que las fuentes de nutrientes terrestres pueden ser un factor clave en la invasión de esta especie, junto con la ausencia de herbívoros específicos (Lapointe y Bedford 2010).

Los individuos de esta especie crecen mucho durante el invierno, y pueden desplazar a otros organismos de los arrecifes ocupando el espacio de otras algas con tasas de crecimiento menores e incluso de invertebrados sésiles, tales como esponjas y gorgonias (Lapointe y Bedford 2010).

El caso del sargazo, ¿una invasión?

En el Caribe las arribazones en pequeña escala de sargazos pelágicos, que crecen y se reproducen sin contacto con el fondo en mares oligotróficos del Atlántico Norte, fundamentalmente de la especie *Sargassum fluitans* (Børgesen) Børgesen, 1914 y en menor medida de *Sargassum natans* (Linnaeus) Gaillon, 1828, son habituales en otoño y principios de invierno. Los arribazones son importantes desde un punto de vista ecológico ya que en ellas se establecen especies de pequeños crustáceos como anfípodos y copépodos que son el alimento principal de muchas larvas y juveniles de peces y otros crustáceos. También su degradación aporta nutrientes a las aguas costeras, y contribuyendo a los ciclos biogeoquímicos de las playas. Otra especie del género *Sargassum* es *S. muticum* (Yendo) Fensholt, 1955, invasora en muchos mares del mundo, pero ésta, a diferencia de las anteriores, crece enraizada en aguas someras soltándose durante las tormentas pudiendo llegar también como arribazones.

En Junio de 2011 comenzó una llegada masiva de sargazo a las costas del Caribe, Golfo de México, África Occidental y Brasil en cantidades de las que no se tenía

registro histórico (Gower y col. 2013, Schell y col. 2015). Este evento terminó en el verano de 2012 (Schell y col. 2015). Pero en Abril de 2014 comenzó otra llegada masiva de sargazo que persistió durante todo 2015 (MercoPress 2015) causando de nuevo importantísimas pérdidas económicas sobre todo para el sector turístico.

Todavía no está claro el origen de estas miles de toneladas de macroalgas. El Mar de los Sargazos es una vasta región delimitada por las corrientes del Giro Subtropical del Atlántico Norte (Smetacek y Zingon 2013) y tradicionalmente se ha considerado como la fuente del sargazo de arribazón en la región caribeña. También se han detectado por satélite masas de sargazo en el Golfo de México en 2005 (Gower y col. 2006) sugiriendo esta área como una zona de crecimiento. El aporte de nutrientes necesarios para su crecimiento en esta zona provendría del Río Misisipi (Gower y King 2011) por lo que un incremento de éstos por descargas fluviales pueden hacer que se incremente la biomasa (Lapointe 1995).

Sin embargo Schell y colaboradores (2015) apuntan a que estas arribazones masivas provienen de la región de recirculación NorEcuatorial frente a las costas de Brasil como sugieren sus muestreos, además de observaciones de satélite de masas de sargazo (Gower y col. 2013) y modelos explicativos del origen de los arribazones (Johnson y col. 2013). El masivo crecimiento frente a las costas de Brasil del año 2011 podrían deberse a los aportes del Amazonas aunque la conexión permanece incierta (Gower y col. 2013).

El problema de los arribazones masivos de los sargazos no es solo las pérdidas económicas por la caída del turismo sino también ecológico. Puede ocurrir una modificación temporal de la línea de la costa ya que el oleaje ya no va a romper contra la playa sino que la ola o bien rompe antes de llegar a la costa debido a las masas de sargazo que flotan frente a la playa o bien rompe contra la masa de sargazo de la playa eliminando arena justo en la franja infralitoral.

MEDIDAS DE CONTROL Y GESTIÓN DE LAS INVASIONES

Volviendo al esquema inicial de las fases del proceso de invasión, se pone de manifiesto que la lucha contra las invasiones se puede realizar en cada una de las etapas del proceso (Bax y col. 2001, Leung y col. 2008). La estrategia de prevención y las medidas de control se deberían fundamentar íntegramente sobre los principios orientadores del Convenio sobre Diversidad Biológica recogidos en la resolución COP-

CBD VI/23 (CBD, 2002). Dos son los principios fundamentales, **el enfoque de precaución** (CBD Principio orientador 1) y **el enfoque jerárquico en tres etapas** (CBD Principio orientador 2). El primer principio indica que la falta de certidumbre científica acerca de las diversas consecuencias de una invasión no debería utilizarse como una razón para aplazar o para no adoptar medidas adecuadas de erradicación, contención y control. El segundo principio indica que para enfrentarse a las invasiones tenemos tres posibilidades de gestión:

1. Prevención
2. Detección temprana y erradicación inmediata
3. Minimización del impacto si la erradicación falla (contención y control).

Sin embargo, las distintas opciones de mitigación presentan inconvenientes:

1. Responden a una aproximación reactiva, ya que se ponen en marcha en una fase secundaria del proceso invasivo (fase post-colonización).
2. El período de latencia de una especie (intervalo de tiempo transcurrido entre la llegada de la especie y su proceso expansivo), así como el carácter críptico en algunos casos, o el bajo número de individuos introducidos, influyen en la capacidad de detección de una invasión.
3. Evaluar el impacto real y potencial de una invasión (posibles efectos en cascada) es una tarea difícil pero necesaria para elegir las medidas de gestión que se deben adoptar.
4. La erradicación, es efectiva en estadios tempranos ya que, una vez que una especie se ha establecido, es muy difícil llevarla a cabo y generalmente sólo en áreas relativamente limitadas. El control sólo minimiza el problema, no lo elimina, siendo además una opción que requiere un esfuerzo constante y continuado en el tiempo. Ambas opciones presentan además costes muy elevados.

Por el contrario, la prevención:

1. Responde a una aproximación proactiva en un estadio previo al proceso de colonización.
2. La prevención es la forma más eficiente y económica de enfrentarse al problema ya que, al evitar la entrada de la especie no nativa invasora, se eliminan desde un principio las potenciales consecuencias ecológicas,

- económicas y sanitarias derivadas de su presencia así como los gastos relacionados con su manejo.
3. Los costes directos e indirectos asociados a un sistema de prevención son menos elevados en comparación con las pérdidas económicas infligidas como consecuencia de una invasión biológica.
 4. La adopción de una estrategia de prevención dirigida a los mecanismos de transferencia (vectores) constituye el elemento clave para limitar la entrada tanto de especies *diana* como de todas aquellas *no diana* asociadas al vector.

Debido a que la **prevención** es la clave para reducir la introducción y la propagación de las especies invasoras, la **primera prioridad** es tomar el mayor número de medidas posibles para reducir las invasiones a través de todas las rutas de entrada. Todas las posibles vías de entrada y vectores deberían poder ser inspeccionados. Debido a las dificultades existentes para elevar la tasa de control al 100 %, el esfuerzo debe dirigirse a optimizar los recursos mediante una estrategia de prevención que se fundamente en medidas directas e indirectas.

La elaboración de una buena **legislación** y la adhesión a diversos tratados y convenios internacionales es crucial para la prevención. En este sentido, algunos países toman medidas especialmente encaminadas a evitar la propagación de enfermedades o plagas que afecten a la agricultura, ganadería o a la salud humana. En el caso de las invasiones marinas, también existen diversos acuerdos internacionales. Un acuerdo de especial interés es la “**Convención Internacional para el Control y Manejo del Agua de Lastre y Sedimentos de los Buques – 2004**”. Después de más de 14 años de complejas negociaciones entre la Organización Marítima Internacional (OMI) los Estados miembros, la Convención Internacional para el Control y la Gestión del Agua de Lastre y los Sedimentos (Convenio BWM) fue adoptada por consenso en una Conferencia Diplomática celebrada en la sede de la OMI en Londres el 13 de febrero de 2004 . La regla D-3 del Convenio BWM requiere que los sistemas de gestión del agua de lastre utilizados para cumplir con la Convención deben ser aprobados por la Administración teniendo en cuenta las directrices para la aprobación de sistemas de gestión del agua de lastre (G8) (<http://www.imo.org/en/OurWork/Environment/BallastWaterManagement>).

Además cada país, a través de una **adecuada regulación**, tiene que ejercer un **estricto control de la entrada** de todas las mercancías susceptibles de introducir especies no nativas, incrementando la vigilancia de dichas mercancías y formando a los

agentes implicados en la vigilancia y control de este tipo de comercio. Por ejemplo, la importación de ostras procedentes del Mediterráneo provocó la expansión de la especie de mejillón invasor *X. securis*. Así, el establecimiento y la aplicación de medidas de control de fronteras y de **cuarentena** es la acción preventiva más importante que pueden tomar los países para evitar o limitar la introducción de especies invasoras. Por otro lado, la elaboración de **listas de especies** donde las especies se cataloguen en función de su potencial invasor puede ayudar a establecer estos controles. Estos listados deberían ir acompañados de una serie de medidas sancionadoras.

Otra acción directa clave es el **control y seguimiento de zonas susceptibles de invasión**. La realización de un análisis previo para establecer un mapa de puntos de entrada clasificados según un gradiente de riesgo dependiendo de la intensidad de tráfico de vectores, y sinergia con otros factores, y teniendo en cuenta la proveniencia de los mismos (zonas de mayor o menor riesgo). Un punto importante de control son las **zonas portuarias**, ya que debido al tráfico marítimo intenso, se pueden convertir en zonas “susceptibles de invasión”, prestando atención especial a las estructuras artificiales tales como los pantalanés, los rompeolas, las escolleras, etc., puesto que pueden funcionar como corredores de dispersión para las especies invasoras (Bulleri y col. 2008). Esta acción requerirá de una buena planificación y de personal previamente entrenado.

Dentro de las **medidas indirectas**, la herramienta clave es la **educación ambiental**. Numerosas disposiciones internacionales, comunitarias o estatales relativas a la biodiversidad, reconocen el valor de la educación ambiental como una herramienta de prevención imprescindible para dar a conocer a determinados sectores, o bien al público general, o a colectivos concretos, las causas, problemas y soluciones posibles para minimizar los riesgos derivados de las invasiones biológicas. **Charlas divulgativas** destinadas a colectivos concretos, tales como a estudiantes de secundaria y primaria, a diversos sectores productivos y al público en general son una buena herramienta de concienciación. Por ejemplo, en el sector pesquero y acuicultura es imprescindible que los destinatarios conozcan los riesgos del abuso del cultivo de especies que puedan afectar a las poblaciones autóctonas, el uso de sustancias *antifouling* contaminantes o la liberación al medio de especies que causen impacto en las cadenas tróficas. Se deberán dar a conocer las regulaciones que prohíben estas prácticas. Del mismo modo, es preciso fomentar la prevención de escapes de especies no nativas y favorecer prácticas como, por ejemplo, la acuicultura ecológica.

Igualmente, es importante dar a conocer los códigos de buenas prácticas que existen en la actualidad en este sector. Por ejemplo, el Código Europeo de Buenas Prácticas para la Pesca Sostenible y Responsable, adoptado en septiembre de 2003, en cuanto a la acuicultura, detalla que se tratarán de evitar las interacciones negativas con el medioambiente, entre las que pueden incluirse las actividades con especies no nativas con potencial invasor.

Asimismo, la distribución de **folletos informativos** en agencias turísticas, zonas portuarias, colegios, etc., puede ayudar a mejorar la concienciación del público respecto a la temática de las especies invasoras. En centros turísticos también se pueden impartir cursos de formación básica y protocolos de actuación para que los turistas notifiquen la presencia de especies invasoras. Asimismo, el desarrollo de diversos tipos de **contenidos educativos**, asequibles tanto para niños como para adultos (ej. Comics, cuadernos), son una herramienta fundamental para la concienciación de la sociedad sobre las especies invasoras. Un ejemplo de interés es el material didáctico desarrollado por investigadores brasileño sobre el coral sol (http://www.brbio.org.br/wp-content/uploads/2015/11/Gibi_PCS2015.pdf).

En el proceso de divulgación y educación es esencial la creación de **bases de datos**, actualizables y de libre consulta, sobre las especies exóticas invasoras y favorecer el intercambio de información y los foros de discusión, para facilitar la solución de los problemas derivados de las invasiones biológicas. Es importante, asimismo, fomentar en **el colectivo científico**, la participación en labores de difusión sobre los contenidos en que se esté investigando y la colaboración con otras entidades para implicar a la población en labores de investigación a través de programas de voluntariado o similares, que permitan a los participantes experimentar el trabajo que se realiza para combatir las invasiones biológicas. Los educadores medioambientales y formadores, deberían ser previamente informados y capacitados respecto al problema de las invasiones biológicas, para lograr a través suyo un mayor alcance de la difusión de los problemas que causan. Esto puede conseguirse mediante la celebración de **encuentros y talleres**.

Un protocolo de **detección temprana** permite que, inmediatamente después de aparecer una especie invasora, ésta sea detectada y se tomen las medidas para proceder a su control. Para una adecuada detección temprana es fundamental la vigilancia continua. Se necesitan métodos capaces de detectar especies a un bajo nivel

de densidad para asegurar la efectividad de dicha herramienta de gestión. Además del seguimiento y monitoreo de puntos de alta susceptibilidad a la invasión, el uso de las **nuevas tecnologías** puede servir de ayuda. Impulsar la participación ciudadana en el uso de estas tecnologías puede ser una medida eficaz y muy económica. Por ejemplo, el desarrollo de **aplicaciones para móviles** que permiten al usuario, mediante fotos, identificar las especies invasoras y notificar del lugar exacto de avistamiento. En este momento de detección, deben existir mecanismos que permitan una actuación rápida y deben existir fondos y personal formado en las Administraciones.

La erradicación en fases tempranas puede realizarse de tres modos:

1. **Control físico:** incluye los métodos mecánicos de retirada como son el arranque de algas manualmente, o con mecanismos de succión manuales o dragas con mecanismos de succión que cubren superficies amplias. En algunos casos, se ha eliminado algas de superficies amplias cubriéndolas con plásticos negros de PVC o yute, ej. *Caulerpa taxifolia* (M.Vahl) C.Agardh, 1817 (Creese y col. 2004). En el caso de animales, se pueden capturar de los organismos con redes, nasas, etc.
2. **Control químico:** aunque existen tratamientos químicos capaces de matar a prácticamente cualquier ser vivo, la especificidad suele ser bastante baja. Numerosos productos pueden actuar sobre cierto tipo de organismos de un modo y sobre otros organismos de manera muy diferente, por lo que con frecuencia los efectos son difíciles de predecir. Uno de los éxitos más espectaculares fue el uso de cloro y sulfato de cobre para erradicar por completo el mejillón invasor *Mytilopsis sallei* (Récluz, 1849) de tres puertos deportivos en Darwin, en el norte de Australia (McEnulty y col. 2001). Asimismo, el uso de “biobullets” partículas microscópicas en las que se encapsula cloruro de potasio, ha resultado efectivo en la eliminación del mejillón cebra *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771). El uso de estas micropartículas es un método efectivo ya que son filtradas e ingeridas por los mejillones fácilmente (Aldridge y col. 2006). En el caso de las macroalgas, se han utilizado diversos compuestos tóxicos (cobre, cloro, ácido acético, herbicidas comerciales, peróxido de hidrógeno, agentes anti-incrustantes, etc.). Un problema importante con los tratamientos químicos en el medio marino es que cualquier compuesto tóxico se diluye fácilmente y la concentración se reduce rápidamente, aumentando el tiempo de contacto requerido para la

mortalidad completa. Por lo tanto, muchos intentos para eliminar macroalgas invasoras con productos químicos no han conseguido erradicarlas (Creese y col. 2004). También en Australia se ha tratado de erradicar *C. taxifolia*, con notable éxito, utilizando el choque osmótico, bien añadiendo sal o agua dulce. Esta técnica se considera que tiene mínimos impactos negativos en el ecosistema.

3. Control biológico: El control biológico es considerado aquí en su sentido más amplio, incluyendo el uso de enemigos naturales (depredadores, parásitos), de sustancias de origen biológico o de la alteración de procesos biológicos. El uso de agentes biológicos debe someterse a rigurosos análisis de riesgos, ya que se trata, por lo general, de especies potencialmente invasoras. La dependencia depredador-presa o parásito-huésped debe ser muy específica. Además, las medidas para evitar que el agente biológico se extienda fuera del área de trabajo deben de ser estrictas, ya que la acción que es deseable en una zona, puede no serlo en otra. Se han propuesto diversos métodos de biocontrol, aunque ninguno exento de problemática. En el caso de la estrella de mar *Asterias amurensis* Linnaeus, 1758, nativa de Asia e invasora en aguas de Tasmania, se propuso como agente de control el ciliado *Orchitophrya stellarum* Cépède, 1907, puesto que afecta negativamente a la reproducción de los machos. Sin embargo, este ciliado no muestra alta especificidad por el hospedador, lo que podría causar la infección de otras especies de estrellas. En el caso de la planta invasora de marismas, *Spartina alterniflora* Loisel, se ha propuesto como biocontrol el insecto *Prokelisia marginata* (Van Duzee, 1897), cuya ecología, evolución y gestión se conoce relativamente bien (Secord 2003).

Como último recurso está la estrategia de **minimización o contención** del impacto. Una vez la especie está instalada en el nuevo área los esfuerzos se dirigirán a reducir su impacto en las especies nativas y en el ecosistema. Las actividades de mitigación pueden no afectar directamente a la especie invasora, sino que se enfocan en los taxones nativos afectados que poseen un alto valor comercial o alto valor de conservación. Este enfoque puede aplicarse a varios niveles. Su forma más extrema implica la reubicación de especies en peligro a ecosistemas donde la especie invasora está ausente o ya erradicada. La mitigación puede ser una labor extensiva y costosa, y puede ser tratada como una medida intermedia que es tomada junto con la erradicación, contingencia y control. En algunos casos también se puede valorizar la

especie invasora abriendo mercados para nuevos productos (alimento, cosméticos, farmacéuticos, combustibles, etc.).

MEDIDAS DE GESTIÓN EN LOS CASOS DEL PEZ LEÓN Y LA ARRIBAZÓN DE SARGAZO

Medidas públicas participativas como los torneos de pesca del **pez león**, 69 torneos en la región caribeña desde 2010 a 2015, (Barbour y col. 2011, Frazer y col. 2012, Morris 2012) han resultado bastante exitosas aunque solo son efectivos cuando la población de peces león está bien establecida para que sean atractivos a los participantes (Malpica-Cruz y col. 2016). También la participación de diversos clubs de buceo ha permitido que muchos buceadores, previamente entrenados en el uso de diversas técnicas (redes de vinilo, nylon, bolsas plásticas), hayan contribuido a la eliminación de un gran número de efectivos de esta especie. Estas medidas junto con la pesca artesanal y el sacrificio directo han conseguido reducir drásticamente las poblaciones aunque no eliminarlo; hasta el momento es la única medida de gestión recomendada (Dahl y col. 2016). Otra medida que ha resultado ser efectiva en Belize es la introducción de este pez en el mercado como alimento de consumo humano (Chapman y col. 2016) pudiendo, además, aliviar la presión sobre otras pesquerías sobre-explotadas en la zona y potencialmente ofrecer una forma accesible de medio de vida alternativo para las flotas de pequeña escala existente. Asimismo, la impartición de talleres de formación a voluntarios con el objeto de explicar cómo recoger datos de calidad es esencial y clave en el proceso de seguimiento de esta especie (Morris 2012).

Respecto al arribazón de **sargazo** lo único que se puede hacer a corto plazo es eliminarlo de la playa, aunque el problema continúa por la dificultad que supone la colocación de esas toneladas de algas, muchas veces mezcladas con arena y con alto contenido en sal. Valorizar esas algas destinándolas a plantas de compostaje como se realiza en Galicia con el alga verde *Ulva* que se saca de los bancos marisqueros, o a usos industriales sobre todo para la industria alimentaria y farmacéutica sería la mejor opción. A largo plazo, las medidas de gestión tienen que ser a escala global para evitar el aporte de nutrientes de origen antropogénico por los ríos si se demuestra que esta es la causa de la masiva proliferación.

REFERENCIAS

- Albins MA, Hixon MA (2008) Invasive Indo-Pacific lionfish (*Pterois volitans*) reduce recruitment of Atlantic coral-reef fishes. *Mar Ecol Prog Ser* 367: 233-238.
- Albins MA, Hixon MA (2013) Worst case scenario: potential long-term effects of invasive predatory lionfish (*Pterois volitans*) on Atlantic and Caribbean coral-reef communities. *Environ Biol Fish* 96 (10–11): 1151–1157.
- Aldridge DC, Elliott P, Moggridge GD. 2006. Microencapsulated BioBullets for the control of biofouling zebra mussels. *Environ. Sci. Technol* 40: 975–979.
- Aronson RB, Precht WF, Murdoch JTT, Robbart ML (2005) Long-term persistence of coral assemblages on the Flower Garden Banks, northwestern Gulf of Mexico: implications for science and management. *Gulf Mex Sci* 23: 84–94.
- Ayres DR, Grotkopp E, Zaremba K, Sloop CM, Blum MJ, Bailey JP, Anttila CK, Strong DR (2008) Hybridization between invasive *Spartina densiflora* (Poaceae) and native *S. foliosa* in San Francisco Bay, California, USA. *Am J Bot* 95: 713-719.
- Bax N, Carlton JT, Mathews-Amos A, Haedrich RL, Howarth FG, Purcell JE, Rieser A, Gray A (2001) The control of biological invasions in the world's oceans. *Conserv Biol* 15: 1234-1246.
- Benson AJ, Marelli DC, Frischer ME, Danforth JM, Williams JD (2001) Establishment of the green mussel, *Perna viridis* (Linnaeus 1758) (Mollusca: Mytilidae) on the West Coast of Florida. *J Shellfish Res* 20 (1): 21-29.
- Bolton TF, Graham WM (2004) Morphological variation among populations of an invasive jellyfish. *Mar Ecol Prog Ser* 278 (7): 125-139.
- Bulleri F, Bruno JF, Benedetti-Cecchi L (2008) Beyond competition: incorporating positive interactions between species to predict ecosystem invasibility. *PLoS Biology*, 6: e162.
- Byrnes JE, Reynolds PL, Stachowicz JJ (2007) Invasions and extinctions reshape coastal marine food webs. *Plos One* 2: e295.
- Cairns DS (2010) A revision of the shallow-water azooxanthellate Scleractinia of the western Atlantic. *Stud Nat Hist Caribb Reg* 75: 1–240.
- Carlton JT (1996) Marine bioinvasions: The alteration of marine ecosystems by non-indigenous species. *Oceanography* 9:36-43.
- Carlton JT (2011) The Inviolable Sea? Charles Elton and Biological Invasions in the World's Oceans. In: Richardson DM (ed) *Fifty Years of Invasion Ecology: The Legacy of Charles Elton*. Wiley-Blackwell, West Sussex, UK, pp 25-33.
- Carlton JT and Geller JB (1993) Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organisms. *Science* 261: 78–82.
- Chapman JK, Anderson LG, Gough CLA, Harris AR (2016) Working up an appetite for lionfish: A market-based approach to manage the invasion of *Pterois volitans* in Belize. *Mar Policy* 73 (1): 256-262.
- Côté IM, Green SJ, Morris JA Jr, Akins JL, Steinke D (2013) Diet richness of invasive Indo-Pacific lionfish revealed by DNA barcoding. *Mar Ecol Prog Ser* 472: 249–256.

- Crain CM, Kroeker K, Halpern BS (2008) Interactive and cumulative effects of multiple human stressors in marine systems. *Ecol Lett* 11: 1304–1315.
- Creese RG, Davis AR, Glasby TM (2004) Eradicating and Preventing the Spread of *Caulerpa taxifolia* in NSW. NSW Fisheries, Australia, Technical Report no 64, 124 pp.
- Cure K, McIlwain JL, Hixon MA (2014) Habitat plasticity in native Pacific red lionfish *Pterois volitans* facilitates successful invasion of the Atlantic. *Mar Ecol Prog Ser* 506: 243–253.
- Dahl KA, Patterson WF (2014) Habitat-specific density and diet of rapidly expanding invasive red lionfish, *Pterois volitans*, populations in the northern Gulf of Mexico. *PLOS ONE* 9: e105852.
- Dahl KA, Patterson WF, Snyder RA (2016) Experimental assessment of lionfish removals to mitigate reef fish community shifts on northern Gulf of Mexico artificial reefs. *Mar Ecol Prog Ser* 558: 207–221.
- Davis MA, Grime JP, Thompson K (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *J Ecol* 88: 528–534.
- Elton CS (1958) *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London.
- Fenner D (2001) Biogeography of three Caribbean corals (Scleractinia) and a rapid range expansion of *Tubastraea coccinea* into the Gulf of Mexico. *Bull Mar Sci* 69: 1175–1189.
- Fenner D, Banks K (2004). Orange cup coral *Tubastraea coccinea* invades Florida and the Flower Garden Banks, Northwestern Gulf of Mexico. *Coral Reefs* 23: 505–507.
- Gessner MO, Inchausti P, Persson L, Raffaelli DG, Giller PS (2004) Biodiversity effects on ecosystem functioning: insights from aquatic systems. *Oikos* 104: 419–422.
- Gestoso I, Arenas F, Olabarria C (2016). Ecological interactions modulate responses of two intertidal mussel species to changes in temperature and pH. *J Exp Mar Biol Ecol* 474: 116–125.
- Giller PS, Hillebrand H, Berninger U-G, Gessner MO, Hawkins S, Inchausti P, Inglis C, Leslie H, Malmqvist B, Monaghan MT, Morin PJ, O’Mullan G (2004) Biodiversity effects on ecosystem functioning: emerging issues and their experimental test in aquatic environments. *Oikos* 104: 423–436.
- Global Invasive Species Database (2016) Species profile: *Perna viridis*. Downloaded from <http://www.iucngisd.org/gisd/speciesname/Perna+viridis> on 04-11-2016.
- González-Gándara C, de la Cruz-Francisco V (2014) Unusual record of the Indo-Pacific pomacentrid *Neopomacentrus cyanomos* (Bleeker, 1856) on coral reefs of the Gulf of Mexico. *BiolInvasions Rec* 3(1): 49–52.
- Gower J, Hu C, Borstad G, King S (2006) Ocean color satellites show extensive lines of floating *Sargassum* in the Gulf of Mexico. *IEEE T Geosci Remote* 44: 3619–3625.
- Gower J, King S (2011) Distribution of floating *Sargassum* in the Gulf of Mexico and Atlantic Ocean mapped using MERIS. *Int J Remote Sens* 32: 1917–1929.
- Gower J, Young E, King S (2013) Satellite images suggest a new *Sargassum* source region in 2011. *Remote Sens Lett* 4 (8): 764–773.

- Graham WM, Martin DL, Felder DL, Asper VL, Perry HM (2003) Ecological and economic implications of a tropical jellyfish invader in the Gulf of Mexico. *Biol Invasions* 5(1-2): 53-69.
- Green SJ, Côté IM (2009) Record densities of Indo-Pacific lionfish on Bahamian coral reefs. *Coral Reefs* 28(1): 107.
- Green SJ, Akins JL, Maljković A, Côté IM (2012) Invasive lionfish drive Atlantic coral reef fish declines. *PLoS One* 7(3): e32596.
- Hixon MA, Green SJ, Albins MA, Akins JL, Morris JAJr (2016) Lionfish: a major marine invasion. *Mar Ecol Prog Ser* 558: 161–165.
- Hoegh-Guldberg O, Bruno JF (2010) The impact of climate change on the world's marine ecosystems. *Science* 328: 1523-1528.
- Johnson D, Ko D, Franks J, Moreno P, Sánchez-Rubio G (2013) The *Sargassum* invasión of the eastern Caribbean and dynamics of the equatorial North Atlantic. *Proceedings of the 65th Annual Gulf and Caribbean Fisheries Institute Conference, November 5–9, 2012. Gulf and Caribbean Fisheries Institute, Santa Marta, Columbia, pp 102-103.*
- Johnston MW, Akins JL (2016) The non-native royal damselfish (*Neopomacentrus cyanomos*) in the southern Gulf of Mexico: An invasion risk? *Mar Biol* 163: 12.
- Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- Katsanevakis S, Gatto F, Zenetos A, Cardoso AC (2013) How many marine aliens in Europe? *Manag Biol Invasions* 4: 37–42.
- Katsanevakis S, Wallentinus I, Zenetos A, Leppäkoski, E, Çinar ME, Öztük B, Grabowski M, Golani M, Cardoso AC (2014). Impacts of invasive alien marine species on ecosystem services and biodiversity: a pan-European review. *Aquat Invasions* 9 (4): 391-423
- Keane RM, Crawley MJ (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends Ecol Evol* 17: 164–170.
- Kimbro DL, Cheng BS, Grosholz ED (2013) Biotic resistance in marine environments. *Ecol Lett* 16:821–833.
- Lages BG, Fleury BG, Pinto AC, Creed JC (2010) Chemical defenses against generalist fish predators and fouling organisms in two invasive ahermatypic corals in the genus *Tubastraea*. *Mar Ecol* 31: 473-482.
- Lapointe BE (1995) A comparison of nutrient-limited productivity in *Sargassum natans* from neritic vs. oceanic waters of the Western North Atlantic Ocean. *Limnol Oceanogr* 40(3): 625-633.
- Lapointe BE, Bedford BJ (2010) Ecology and nutrition of invasive *Caulerpa brachypus* f. *parvifolia* blooms on coral reefs off southeast Florida, U.S.A. *Harmful Algae* 9: 1-12.
- Leung KMY, Dudgeon D (2008) Ecological risk assessment and management of exotic organisms associated with aquaculture activities. En Bondad-Reantaso JRA, Subasinghe RP (codos), *Understanding and applying risk analysis in aquaculture. FAO Fisheries Report no 519, Roma, FAO, pp. 67-100.*
- Lonsdale WM (1999) Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80: 1522-1536.

- Malpica-Cruz L, Chaves LCT, Côté IM (2016) Managing marine invasive species through public participation: Lionfish derbis as a case study. *Mar Policy* 74(1): 158-164.
- Margolin CL (2012) Interactive effects of water flow and light levels with decreasing pH on the growth and survival of tropical cnidarians. Open access diss., paper 919. Univ. of Miami, Miami, FL. http://scholarlyrepository.miami.edu/oa_dissertations/919.
- Martin JD (2000) Alien jellyfish invade Gulf of Mexico, pose problem. *Feedstuffs* 72(46): 41.
- McEnnulty FR, Bax NJ, Schaffelke B, Campbell ML (2001) A review of rapid response options for the control of ABWMAC listed introduced marine pest species and related taxa in Australian waters. Centre for Research on Introduced Marine Pests (CRIMP). Technical Report No. 23. 101pp.
- McFarland K, Donaghy L, Volety AK (2013) Effect of acute salinity changes on hemolymph osmolality and clearance rate of the non-native mussel, *Perna viridis*, and the native oyster, *Crassostrea virginica*, in Southwest Florida. *Aquat Invasions* 8(3): 299-310.
- Mendoza, R., G. Born-Schmidt, I.J. March y P. Álvarez. 2014. Especies invasoras acuáticas y cambio climático. En Mendoza R, Koleff P (coords.), *Especies acuáticas invasoras en México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, pp. 469-495.
- Mercopress (2015) *Sargassum* Bloom are Ruining Caribbean Beaches and Tourism Season. <http://en.mercopress.com/2015/08/12/sargassum-bloom-are-ruining-caribbean-beachesand-tourism-season>.
- Molnar JL, Gamboa RL, Revenga C, Spalding MD (2008) Assessing the global threat of invasive species to marine biodiversity. *Front Ecol Environ* 6: 485-492.
- Morris JA (2012) Invasive lionfish: A guide to control and management. Gulf and Caribbean Fisheries Institute Special Publication Series Number 1, Marathon, Florida, USA, 113 pp.
- Occhipinti-Ambrogi A (2007) Global change and marine communities: alien species and climate change. *Mar Pollut Bull* 55: 342-52.
- Occhipinti-Ambrogi A, Savini D (2003). Biological invasions as a component of global change in stressed ecosystems. *Mar Poll Bull* 46: 542-551.
- Olabarria C, Gestoso I, Lima FP, Vázquez E, Comeau L, Gomes F, Seabra R, Babarro JMF (2016) Response of two mytilids to a heatwave: the complex interplay of physiology, behaviour and ecological interactions. *PLOS ONE* 11: e0164330.
- Olden JD, Poff NL, Douglas MR, Douglas ME, Fausch KD (2004) Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends Ecol Evol* 19: 18-24.
- Pauchard A, Quiroz C, García R, Anderson CB, Kalin Arroyo MT (2011) Capítulo V, Invasiones biológicas en América Latina y el Caribe: tendencias en investigación para la conservación. En Simonetti J, Dirzo R (coords.), *Conservación biológica: perspectivas desde América Latina*. Editorial Universitaria Santiago de Chile, pp. 79-94.
- Pimentel D (2011) Biological invasions: economic and environmental costs of alien plant, animal, and microbe species. CRC Press, 463 pp.
- Pörtner HO, Langenbuch M, Michaelidis B (2005) Synergistic effects of temperature extremes, hypoxia, and increases in CO₂ on marine animals: From earth history to global change. *J Geophys Res* 110: 1-15.

- Precht WF, Hickerson EL, Schmahl GP, Aronson RB (2014) The invasive coral *Tubastraea coccinea* (Lesson, 1829): implications for natural habitats in the Gulf of Mexico and the Florida keys. *Gulf Mex Sc* (1–2): 55–59.
- Pusack TJ, Benkwitt CE, Cure K, Kindinger TL (2016) Invasive red lionfish (*Pterois volitans*) grow faster in the Atlantic Ocean than in their native Pacific Range. *Environ Biol Fish* 99: 571–579.
- Reise K, Gollasch S, Wolff W (1999) Introduced marine species of the North Sea coasts. *Helgol Mar Res* 52: 219–234.
- Ricciardi A, Hoopes M, Marchetti M, Lockwood J (2013) Progress toward understanding the ecological impacts of non native species. *Ecol Monogr* 83: 263–282.
- Richardson DM, Pyšek P, Rejmanek M, Barbour MG, Panetta FD, West CJ (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Divers Distrib* 6: 93–107.
- Robertson DR, Simoes N, Gutiérrez-Rodríguez C, Piñeiros VJ, Perez-España H (2016) An Indo-Pacific damselfish well established in the southern Gulf of Mexico: prospects for a wider, adverse invasion. *J Ocean Sci Found* 19: 1-17.
- Robinson TB, Griffiths CL, McQuaid C, Rius M (2005) Marine alien species of South Africa - status and impacts. *African J Mar Sci* 27: 297–306.
- Ruiz GM, Fofonoff P, Hines AH, Grosholz ED (1999) Non-indigenous species as stressors in estuarine and marine communities: Assessing invasion impacts and interactions. *Limnol Oceanogr* 44: 950–972.
- Sammarco PW, Atchison AD, Boland GS (2004) Expansion of coral communities within the northern Gulf of Mexico via offshore oil and gas platforms. *Mar Ecol Prog Ser* 280: 129–143.
- Sax DF (2001) Latitudinal gradients and geographic ranges of exotic species: implications for biogeography. *J Biogeogr* 28: 139–150.
- Sax DF, Gaines SD (2003) Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends Ecol Evol* 18: 561-566.
- Sax DF, Stachowicz JJ, Brown JH, Bruno JF, Dawson MN, Gaines SD, Grosberg RK, Hastings A, Holt RD, Mayfield MM, O'Connor MI, Rice WR (2007) Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends Ecol Evol* 22:465–471.
- Schell JM, Goodwin DS, Siuda ANS (2015) Recent *Sargassum* inundation events in the Caribbean: shipboard observations reveal dominance of a previously rare form. *Oceanography* 28(3): 8–10.
- Schofield PJ (2010) Update on geographic spread of invasive lionfishes (*Pterois volitans* [Linnaeus 1758] and *P. miles* [Bennett 1828]) in the Western North Atlantic Ocean, Caribbean Sea and Gulf of Mexico. *Aquat Invasions* 5 (Suppl 1): S117–S122.
- Secord D (2003) Biological control of marine invasive species: cautionary tales and land-based lessons. *Biol Invasions* 5: 117-131.
- Semmens BX, Buhle ER, Salomon AK, Pattengill-Semmens CV (2004) A hotspot of non-native marine fishes: evidence for the aquarium trade as an invasion pathway. *Mar Ecol Prog Ser* 266: 239–244.

- Sikkel PC, Tuttle LJ, Cure K, Coile AM, Hixon MA (2014) Low susceptibility of invasive red lionfish (*Pterois volitans*) to a generalist ectoparasite in both its introduced and native ranges. PLOS ONE 9: e95854.
- Smetacek V, Zingone A (2013) Green and golden seaweed tides on the rise. Nature 504: 84–88.
- Sorte CJB, Ibáñez I, Blumenthal DM, Molinari NA, Miller LK, Grosholz ED, Diez JM, D'Anotino CM, Olden JM, Jones SJ, Dukes JS (2013) Poised to prosper? A cross-system comparison of climate change effects on native and non-native species performance. Ecol Lett 16: 261–270.
- Stachowicz JJ, Terwin JR, Whitlatch RB, Osman RW (2002b) Linking climate change and biological invasions: Ocean warming facilitates nonindigenous species invasions. Proc Natl Acad Sci 99: 15497–15500.
- Sutherland WJ, Clout M, Côté IM, Daszak P, Depledge, MH, Fellman L, Fleishman E, Garthwaite R, Gibbons DW, de Lurio J, Impey AJ, Lickorish F, Lindemayer D, Madgwick J, Margerison C, Maynard T, Peck LS, Pretty J, Prior S, Redford KH, Sharlemann JPW, Spalding M, Watkinson AR (2010) A horizon scan of global conservation issues for 2010. Trends Ecol Evol 25: 1–7.
- Thomsen MS, Olden JD, Wernberg T, Griffin JN, Silliman BR (2011) A broad framework to organize and compare ecological invasion impacts. Environ Res 111: 899–908.
- Torchin MA, Ruiz GM (2014) Las invasiones marinas a través del Pacífico oriental: una revisión desde los trópicos hasta los polos. En Low Pfeng AM, Peters Recagno EM (coords.), Especies invasoras acuáticas: casos de estudio en ecosistemas de México. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, México, pp.15-31.
- USGS NAS (2015) United States Geological Survey—nonindigenous aquatic species database (USGS NAS). <http://nas.er.usgs.gov>.
- Vermeij G J (1991) When Biotas Meet: Understanding Biotic Interchange. Science 253: 5024–1099.
- Whitfield PE, Gardner T, Vives SP, Gilligan MR, Courtenay WR, Ray GC, Hare JA (2002) Biological invasion of the Indo-Pacific lionfish *Pterois volitans* along the Atlantic coast of North America. Mar Ecol Prog Ser 235: 289–297.
- Wikström S, Hillebrand H (2012) Invasion by mobile aquatic consumers enhances secondary production and increases top-down control of lower trophic levels. Oecologia 168: 175–186.
- Wonham M, Carlton JT (2005) Cool-temperate marine invasions at local and regional scales: the northeast Pacific Ocean as a model system. Biol Invasions 7(3): 369–392.