

INFLUENCIA DE LA MACROALGA INVASORA *Rugulopteryx okamurae* SOBRE LA MACROFAUNA ASOCIADA A SUSTRATOS SÉSILES DEL CORALÍGENO

Carlos Navarro Barranco
José Manuel Guerra García
Macarena Ros Clemente
Juan Moreira da Rocha



INSTITUTO DE ESTUDIOS CEUTÍES

2023

INFLUENCIA DE LA MACROALGA INVASORA
Rugulopteryx okamurae
SOBRE LA MACROFAUNA ASOCIADA A SUSTRATOS
SÉSILES DEL CORALÍGENO

Carlos Navarro Barranco
José Manuel Guerra García
Macarena Ros Clemente
Juan Moreira da Rocha



INSTITUTO DE ESTUDIOS CEUTÍES
CEUTA 2023

© Del texto, del autor, 2023.

© De la imágenes, sus autores, 2023.

Colección *Trabajos de Investigación*

Ciencias

El contenido de esta publicación procede de la Beca concedida por el Instituto de Estudios Ceutíes, perteneciente a la Convocatoria de Investigación de 2018.

© EDITA: INSTITUTO DE ESTUDIOS CEUTÍES

Apartado de correos 593 • 51080 Ceuta

Tel.: + 34 - 956 51 0017

E-mail: iec@ieceuties.org

www.ieceuties.org

Comité editorial:

Gabriel M^a Fernández Ahumada • José Luis Ruiz García

José María Campos Martínez • Santiago Ramírez Fernández

Fernando Villada Paredes • María Jesús Fuentes García

Jefe de publicaciones:

Saúl Yubero Hierro

Diseño y maquetación:

Enrique Gómez Barceló

Realización e impresión:

Papel de Aguas S.L. - Ceuta

ISBN: 978-84-18642-34-0

Depósito Legal: CE 10 - 2023

Quedan reservados todos los derechos:

Esta publicación no puede ser reproducida, ni en todo ni en parte, ni registrada en, ni tramitada por, sistema de recuperación de información, en ninguna forma ni por ningún medio, sea mecánico, fotoquímica, electrónico, magnético, electroóptico, por fotocopia, o cual otro, sin permiso previo del Instituto de Estudios Ceutíes.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	7
El coralígeno	7
Impacto de las invasiones biológicas en el coralígeno y la epifauna	11
El alga invasora <i>Rugulopteryx okamurae</i> en aguas del Estrecho	14
Objetivos.....	16
MATERIAL Y MÉTODOS.....	19
Diseño del muestreo y recolección de datos.....	19
Análisis estadístico	25
RESULTADOS	27
DISCUSIÓN	59
Citas de especial relevancia para la zona de estudio	59
Influencia de la identidad del hospedador en la epifauna asociada	64
Variabilidad espacial.....	68
Explorando el efecto de <i>R. okamurae</i> en la epifauna	69
CONCLUSIONES	75
AGRADECIMIENTOS	77
BIBLIOGRAFÍA.....	79
MATERIAL SUPLEMENTARIO	95

Responsable Principal del Proyecto

Carlos Navarro Barranco (Universidad de Sevilla)

Miembros del Equipo de Investigación

José Manuel Guerra García (Universidad de Sevilla)

Macarena Ros Clemente (Universidad de Sevilla)

Juan Moreira da Rocha (Universidad Autónoma de Madrid)

Investigadores colaboradores en el proyecto:

Dr. Free Espinosa (Universidad de Sevilla)

Dr. Jose Carlos García Gómez (Universidad de Sevilla)

Dra. María Altamirano (Universidad de Málaga)

Enrique Ostalé Valriberas (Estación de Biología Marina del Estrecho, Universidad de Sevilla)

Juan Sempere Valverde (Universidad de Sevilla)

Ioannis Rallis (Universidad de Sevilla)

Los resultados principales expuestos en la presente memoria están incluidos en el artículo “*Evaluating the vulnerability of coralligenous epifauna to macroalgal invasions*”, publicado en la revista *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* (2022), 31(9): 2305-2319.

INTRODUCCIÓN

El Coralígeno

Junto con las praderas de *Posidonia oceanica*, el coralígeno es el hábitat con la mayor concentración de biodiversidad de cuantos se encuentran en el Mar Mediterráneo (Boudouresque, 2004). Se trata de un hábitat de origen biogénico, formado por la acumulación de algas calcáreas incrustantes (Ballesteros, 2006). Aunque estas algas calcáreas son un elemento dominante en zonas someras y bien iluminadas, donde resisten bien los efectos del oleaje y la abrasión, las comunidades del coralígeno presentan una composición faunística y funcionamiento ecológico particular, ya que están situadas en zonas de mayor estabilidad ambiental, escasa iluminación y bajo hidrodinamismo. Estas condiciones se pueden dar también en determinados enclaves esciáfilos poco profundos, como cuevas o extraplomos, pero su extensión es mucho más limitada que la observada en el infralitoral inferior y el circalitoral (Giakoumi et al., 2013; Martin et al., 2014). La profundidad a la cual podemos encontrarnos estas comunidades depende de las características de cada región. Su rango batimétrico es más profundo en aquellas regiones con una mayor transparencia del agua, tal y como ocurre en el Mediterráneo oriental o en áreas insulares. En estas zonas, las algas calcáreas esciáfilas pueden encontrar luz suficiente para su desarrollo hasta los 120 metros de profundidad. En cambio, en el Estrecho de Gibraltar y otras regiones del Mediterráneo occidental la zona fótica no alcanza tales cotas batimétricas, por lo que su distribución se limita a zonas más someras (la transición entre comunidades fotófilas y esciáfilas se produce en torno a los 15-20 metros de profundidad) (Giakoumi et al., 2013; Espinosa et al., 2019).

La enorme diversidad de estos hábitats es a la vez causa y consecuencia de la elevada heterogeneidad de estos ambientes (García-Gómez et al., 2020a). Se pueden distinguir diferentes estratos o capas, el más basal de los cuales está compuesto por algas calcáreas generalmente pertenecientes a los géneros *Mesophyllum*, *Lithophyllum* o *Peyssonnelia* (Ballesteros, 2006). Sin embargo, a pesar del enorme



Figura 1. Comunidad del coralígeno en el Estrecho de Gibraltar. Entre las especies presentes se distingue la gorgonia *Paramuricea clavata*, el coral rojo (*Corallium rubrum*) y el coral naranja (*Astroides calycularis*), la ascidia *Clavelina dellavallei* o un pequeño banco de tres colas (*Anthias anthias*). Fotografía Manuel Maestre.

papel que desempeñan, este componente de la comunidad no constituye el elemento dominante ni en términos de biomasa ni número de especies. La atenuación de la luz en estas comunidades permite que las macroalgas fotófilas que dominan en zonas someras sean sustituidas por una rica comunidad de invertebrados sésiles; esponjas, cnidarios, briozoos, tunicados, anélidos, etc. Muchos de ellos son organismos incrustantes o de escaso porte, como las algas calcáreas antes mencionadas, mientras que otros presentan morfologías erectas y complejas (Figura 1). De este modo se crean diferentes estratos dentro de la comunidad bentónica, de manera análoga a los diferentes niveles que pueden observarse en un bosque en el medio terrestre. Además, muchos de ellos poseen estructuras de carbonato cálcico que contribuyen al crecimiento y la consolidación de la capa basal sobre la cual se asienta toda la comunidad.

En estrecha relación con estos organismos sésiles se encuentra una gran diversidad de organismos móviles; peces, equinodermos, moluscos, crustáceos... La elevada heterogeneidad del sustrato generado por las algas coralináceas y los invertebrados sésiles favorece la coexistencia en un espacio limitado de diferentes comunidades de organismos habitando microhábitats diferenciados. Finalmente, a diferencia de otras comunidades formadas por algas coralináceas en ambientes someros (ej. los “trottoir” de *Lithophyllum byssoides* en zonas mediolitorales), la estabilidad temporal de los ambientes más profundos donde proliferan estas comunidades permite que se desarrollen abundantes y complejas interacciones biológicas entre organismos (interacciones que actúan como motor de la biodiversidad y como principal fuerza que estructura el ecosistema) (Cocito, 2004; Ballesteros, 2006).

Además de actuar como importantes reservorios de diversidad específica y genética, el coralígeno también genera otros importantes servicios ecosistémicos: actúan como sumideros de carbono, son buenos indicadores de la calidad del agua y proveen de hábitat, alimento, zonas de cría, etc. para multitud de especies explotadas comercialmente (de Ville d’Avray et al., 2019) (Figura 2). También generan beneficios económicos a través de la industria del buceo recreativo, ya que se trata de uno de los hábitats más singulares y apreciados por los buceadores (Di Franco et al., 2009; Zunino et al., 2020). Sin embargo, existen numerosas fuentes de perturbación que ponen en juego la conservación de estos enclaves y los servicios ecosistémicos que ellos proveen. Entre las principales amenazas sobre las comunidades del coralígeno se encuentran; (i) la destrucción mecánica de estructuras calcáreas por el contacto con artes de pesca, buceadores o el fondeo de embarcaciones, (ii) mortalidades masivas de organismos asociadas a anomalías climáticas (aumento de la temperatura del agua, tormentas inusualmente violentas, alteración de las corrientes de agua, etc.), (iii) aumento de la tasa de sedimentación

ocasionada por acciones humanas en el litoral (regeneración de playas, construcción de infraestructuras costeras, vertidos urbanos y agrícolas, etc.), (iv) proliferación de epífitos y aumento de la actividad de organismos ramoneadores (ej. erizos) asociada al enriquecimiento en materia orgánica, (v) llegada de especies exóticas, (vi) debilitamiento de estructuras calcáreas causada por la acidificación oceánica, etc (Ballesteros, 2006; Piazzzi et al., 2012; Teixidó et al., 2013; Garrabou et al., 2019; Zunino et al., 2019). La mayoría de las principales especies ingenieras presentes en estos hábitats son muy sensibles a las perturbaciones debido a sus ciclos de vida lentos (alta longevidad, lentas tasas de crecimiento, reproducción poco frecuente y con baja tasa de reclutamiento) y estrechos márgenes de tolerancia a muchas variables ambientales (temperatura, sedimentación, irradiancia, etc) (Teixidó et al., 2011; Casas-Güell et al., 2015; Galli, 2015). Por todas estas razones (su elevado valor ecológico y su escasa resiliencia ante perturbaciones de origen antrópico), estos fondos se encuentran dentro de los hábitats protegidos de acuerdo con la Directiva Hábitats (92/43/CE) y la Convención de Barcelona

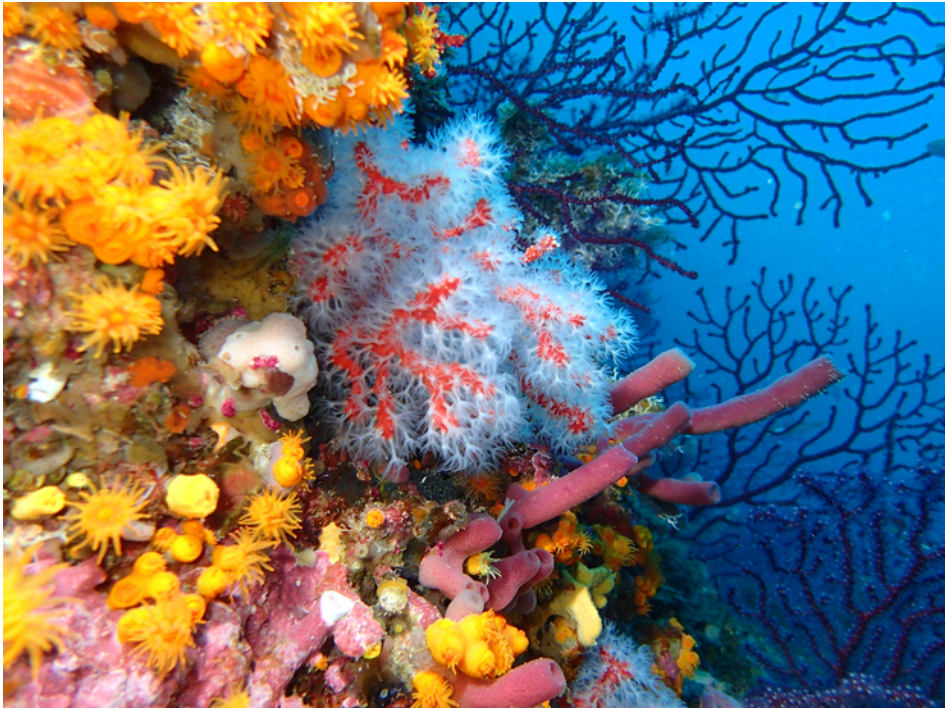


Figura 2. El coral rojo (*Corallium rubrum*), muy apreciado en joyería, ha sido recolectado durante milenios en el Mediterráneo. Junto a esta especie en la imagen aparecen el coral naranja (*Astroides calycularis*) y la esponja *Haliclona mediterranea*. Fotografía Manuel Maestre.

(SPA/BD, 1995), así como el “Plan de Acción para la Conservación de Hábitats Clave del Mediterráneo” promovida por Naciones Unidas (UNEP-MAP-RAC/SPA, 2017) y la “Lista Roja de Hábitats Marinos” de la Unión Europea (Gubbay et al., 2016). Todas estas estrategias e iniciativas coinciden en la creciente necesidad de mejorar nuestro conocimiento relativo a la composición y funcionamiento de estos ecosistemas, con especial atención al impacto generado por diferentes actividades antropogénicas.

Impacto de las invasiones biológicas en el coralígeno y la epifauna

La llegada y expansión de especies invasoras supone la segunda amenaza principal para la biodiversidad del planeta y, tal y como hemos comentado anteriormente, las comunidades del coralígeno no están exentas de esta amenaza (Ballesteros, 2006; Piazzzi et al., 2012). En ecosistemas costeros, las macroalgas exóticas suponen uno de los grupos con un mayor impacto debido al gran número de especies registradas (hasta el 40% de las especies marinas introducidas en algunas regiones corresponden a macroalgas), así como su enorme capacidad para dispersarse a nuevas regiones, monopolizar el espacio y alterar la composición y el funcionamiento de los ecosistemas nativos (Schaffelke et al., 2006) (Figura 3).

El número de especies de macroalgas invasoras detectadas en el coralígeno (donde la cantidad de luz disponible es más limitada) es mucho más reducido que el observado en ambientes someros. Sin embargo, algunas especies invasoras frecuentes en hábitats fotófilos del Mediterráneo tienen una alta plasticidad fisiológica en cuanto a su capacidad fotosintética, lo cual les permite colonizar de forma eficaz fondos más profundos (Belsher y Meinesz, 1995; Piazzzi et al., 2009). Este es el caso de, por ejemplo, las rodófitas *Asparagopsis taxiformis* (Delile) Trevisan y *Womersleyella setacea* (Hollenberg) Norris o la clorófita *Caulerpa cylindracea* Sonder (Raniello et al., 2006; de Caralt y Cebrián, 2013; Zanolla et al., 2015). Todas ellas tienen un demostrado impacto negativo sobre las poblaciones nativas, aunque las principales especies afectadas y los mecanismos a través de los cuales se genera el perjuicio (ej. competencia por el espacio, disminución de la luminosidad, incremento de las tasas de sedimentación) depende la especie invasora. Así, por ejemplo, *C. cylindracea* tiene un mayor impacto sobre especies incrustantes mientras que *W. setacea* afecta principalmente a especies cespitosas y erectas (Piazzzi y Balata, 2009; Piazzzi et al., 2012; de Caralt y Cebrián, 2013). Sin embargo, no existen estudios previos que evalúen la respuesta de la epifauna móvil del coralígeno ante la llegada de especies invasoras. Estos organismos que



Figura 3. Fondos rocosos fotófilos de Ceuta dominados por la especie invasora *Rugulopterix okamurae*.

habitan los pequeños intersticios del sustrato (endofauna) o se encuentra asociados a las especies sésiles (epifauna) componen aproximadamente el 60% de la biodiversidad de invertebrados presente en el coralígeno (Ballesteros, 2006). A pesar de ello, sus principales patrones de biodiversidad (composición faunística, dinámica espacial y temporal) y su papel en el funcionamiento ecológico de estos hábitats ha sido escasamente estudiado hasta la fecha. En relación con el impacto que la llegada de especies invasoras puede tener sobre la epifauna del coralígeno, la única información disponible para elaborar predicciones se basa en las respuestas observadas en estudios previos realizados en hábitats someros. Dado que la gran mayoría de los estudios coinciden en detectar un efecto negativo de las macroalgas invasoras sobre la comunidad nativa sésil (fanerógamas, macroalgas, invertebrados...) (Maggi et al., 2015), sería de esperar que dichos cambios en la estructura y composición en la comunidad sésil se tradujeran en alteraciones en la epifauna asociada. Sin embargo, esta no ha sido siempre la respuesta observada y los trabajos realizados en ambientes someros ponen de manifiesto la enorme variabilidad en las consecuencias ecológicas registradas y la complejidad de los procesos implicados

(Thomsen et al., 2014; Maggi et al., 2015). Factores tales como la complejidad morfológica, la abundancia de epífitos o el contenido en defensas químicas de la macroalga invasora tienen una enorme influencia a la hora de determinar el sentido y la magnitud de la respuesta por parte de la epifauna (Gestoso et al., 2010; Veiga et al., 2014; Suárez-Jiménez et al., 2017). Existen casos en los que la llegada de una macroalga invasora puede generar un aumento en la disponibilidad de recursos (hábitat, refugio, alimento), con lo que su presencia va acompañada de un aumento en la diversidad y abundancia de epifauna. Este es el caso, por ejemplo, de fondos arenosos o intermareales rocosos en los que la llegada de determinadas especies introducidas ha supuesto un incremento en la complejidad estructural del sistema y de la biodiversidad de epifauna (Thomsen et al., 2014; Ólaffson, 2017). En el caso opuesto, el desplazamiento de macroalgas nativas erectas por otras de menor complejidad o con alta concentración de metabolitos secundarios con carácter defensivo va frecuentemente acompañado de un empobrecimiento en la epifauna asociada. La respuesta de las comunidades, por tanto, es específica de la especie invasora y la comunidad invadida.

En ambientes someros dominados por macroalgas, la mayoría de las especies que componen la epifauna no son exclusivas de hospedadores concretos (Saarinen et al., 2018). Este carácter generalista favorece una mejor adaptación de estas comunidades ante las alteraciones producidas por la llegada de especies invasoras ya que, en estos casos, la disminución en la abundancia de determinados hospedadores puede ser compensada por otras especies funcionalmente equivalentes presentes en el sistema. Sin embargo, a diferencia de las macroalgas, los invertebrados sésiles sí presentan con frecuencia asociaciones específicas con la epifauna móvil (ej. especies simbiotes o comensales asociadas a esponjas, corales, anémonas, gorgonias, etc.) (Poore et al., 2000; Stella et al., 2010; Soler-Hurtado et al., 2018). Por otro lado, el desarrollo de estrategias y adaptaciones más especializadas entre organismos (interacciones específicas, especialización de los nichos, reparto de recursos, etc.) está favorecido en ambientes poco variables y, por tanto, más predecibles (Townsend, 2003). Por estas razones, es de esperar que la epifauna presente en el coralígeno (un hábitat diverso, estable y dominado por invertebrados sésiles) será igualmente diversa y estará compuesta por abundantes organismos especialistas, íntimamente asociados a hospedadores sésiles concretos. Determinar este grado de especialización es de vital importancia para poder evaluar la susceptibilidad de estas comunidades ante perturbaciones ambientales (Clavel et al., 2011).

El alga invasora *Rugulopteryx okamurae* en aguas del Estrecho

La primera cita del alga parda *Rugulopteryx okamurae* en aguas del Mediterráneo data del año 2002 en la laguna costera de Thau (Francia), y su llegada se asocia al cultivo de ostras japonesas [*Magallana gigas* (Thunberg, 1793)] (Verlaque et al., 2009). De hecho, la laguna de Thau ha sido denominada como una “isla biológica japonesa en el Mediterráneo” por el elevado número de especies de macroalgas procedentes del Pacífico noroccidental que alberga (Boudouresque et al., 2010). La posibilidad de una expansión secundaria de esta alga exótica a otras áreas del Mediterráneo y del Atlántico oriental se consideró muy alta debido al amplio rango de distribución de *R. okamurae* en su área nativa (abarca regiones templadas y cálidas del Pacífico oriental desde Filipinas hasta Corea), así como al tráfico intenso de cultivos de ostras entre instalaciones de acuicultura localizadas en Thau y otras regiones (Hwang et al., 2009; Verlaque et al., 2009). Tales predicciones resultaron acertadas y la especie fue posteriormente localizada a partir de 2015 en las costas españolas y marroquíes próximas al Estrecho de Gibraltar, donde rápidamente se ha convertido en la especie dominante en muchas zonas someras (Altamirano et al., 2016; El Aamri et al., 2018; García-Gómez et al., 2020b). En zonas rocosas bien iluminadas situadas entre los 10 y los 20 metros de profundidad, la especie puede alcanzar el 80-90% de cobertura, generando un profundo impacto ecológico y económico en la zona (desplazamiento de especies nativas, perjuicio sobre actividades pesqueras y turísticas, etc.) (Figura 4).

La especie presenta un amplio rango batimétrico que abarca desde el límite superior del infralitoral hasta los 40 metros de profundidad, presentando un alto nivel de ocupación del sustrato (superiores al 50% de cobertura) hasta los 30 metros de profundidad (García-Gómez et al., 2020b). Por tanto, la especie es capaz de colonizar de forma exitosa las comunidades del coralígeno presentes en el Estrecho de Gibraltar.

Evaluar el impacto generado por *R. okamurae* en las costas de Ceuta presenta un enorme interés por muy diversas razones. Por una parte, Ceuta se sitúa en un enclave muy particular desde el punto de vista biogeográfico, en la confluencia de tres provincias biogeográficas (Mediterránea, Lusitánica y Mauritánica) (Paternello et al., 2007; Guerra García et al., 2009) y los procesos locales que ocurren en esta región tienen importantes consecuencias en los patrones hidrológicos y biológicos de toda la cuenca mediterránea occidental (Macías et al., 2010, Naranjo et al., 2014). Además, desde el punto de vista de las invasiones biológicas, el Estrecho de Gibraltar es una región clave para monitorizar la llegada y expansión de especies exóticas, ya que es una de las principales vías de entrada de estas especies en el Mediterráneo (Ros et al., 2020). Se trata de una de las regiones con un tráfico ma-



Figura 4. Arribazón de *Rugulopteryx okamurae* próximo a la playa de Bolonia (Cádiz).

rítimo más intenso a nivel global, lo cual favorece enormemente la introducción de nuevas especies y, al mismo tiempo, el Estrecho de Gibraltar también es la puerta de entrada al Mediterráneo para un gran número de especies con afinidad por aguas más cálidas que están expandiendo su rango de distribución hacia latitudes más altas (un proceso conocido como “tropicalización de Mediterráneo”) (Drake y Lodge, 2004, Bianchi et al., 2013; Piniella y Walliser, 2013). En el caso de *R. okamurae*, el vector de introducción más probable de la especie en aguas del Estrecho parece ser el agua de lastre de las embarcaciones. La especie invasora fue detectada por primera vez en esta región en las costas de Ceuta en 2015 (Ocaña et al., 2016) y es aquí donde se han registrado sus mayores valores de cobertura y biomasa.

Por otro lado, los fondos marinos de Ceuta son un enclave idóneo donde estudiar las comunidades del coralígeno ya que, como se ha comentado anteriormente, es posible encontrar este hábitat a profundidades considerablemente más someras que en otras regiones del Mediterráneo (Guerra-García, 2001; Ocaña y Ramos, 2009; Espinosa et al., 2014). Este hecho facilita enormemente el estudio “in situ” de estas comunidades por parte de los investigadores; son más fácilmente accesibles y por más tiempo. Además, son muy pocos los datos disponibles en la literatura sobre la biodiversidad y ecología del coralígeno en esta región, muy próxima al límite de distribución de este hábitat (Giakoumi et al., 2013; Espinosa et al., 2019).

Objetivos

El objetivo fundamental del presente estudio es el de evaluar la respuesta de la epifauna móvil presente en el coralígeno de Ceuta ante la expansión de *Rugulopteryx okamurae*, mediante la caracterización y comparación de la fauna asociada a sustratos nativos y al alga invasora. Un mayor grado de solapamiento entre sustratos en la composición y estructura de la comunidad asociada puede considerarse como un indicador de una alta capacidad de la epifauna nativa para adaptarse a las nuevas circunstancias. Si, por el contrario, tan solo una pequeña fracción de la comunidad presente en sustratos nativos es capaz de colonizar de forma exitosa el alga invasora, el riesgo de pérdida de biodiversidad asociada a la expansión de *R. okamurae* será más elevado. Un trabajo previo, realizado igualmente en la costa de Ceuta, comparó la fauna asociada a *R. okamurae* y a la macroalga nativa *Dictyota dichotoma* en fondos someros (0-5 metros de profundidad) (Navarro-Barranco et al., 2019). Dicho estudio puso de manifiesto la capacidad del alga invasora para albergar una rica comunidad de fauna móvil (en términos de diversidad, riqueza de especies y número de individuos). Dadas las particularidades expuestas anteriormente para las comunidades del coralígeno

(dominancia de invertebrados sésiles, estabilidad ambiental, etc.), el número de interacciones especializadas en este hábitat será presumiblemente elevado y, por tanto, el impacto generado por la proliferación de macroalgas invasoras sobre la epifauna móvil en estos ambientes será negativo.

Adicionalmente, con este estudio también se pretende profundizar en el conocimiento de la macrofauna móvil asociada a los fondos rocosos de la costa ceutí. Al margen de algunos trabajos realizados con crustáceos caprélidos (Guerra-García, 2001; Guerra-García y Takeuchi, 2002), los pequeños invertebrados de los fondos profundos del Estrecho de Gibraltar en general y de Ceuta en particular han sido escasamente estudiados, por lo que es de esperar que el presente trabajo aporte nuevas citas que amplíen el inventario de especies marinas conocidas para esta región.

MATERIAL Y MÉTODOS

Diseño del muestreo y recolección de datos

La recolección de las muestras se llevó a cabo entre los días 10 y el 14 de abril de 2019. Se seleccionaron 3 zonas de estudio, una de ellas en la Bahía Norte y situada a 21 metros de profundidad (Ciclón de Fuera; $35^{\circ} 54' 14''\text{N}$, $5^{\circ} 18' 5''\text{O}$) y dos de ellas situadas en la Bahía Sur; Sarchal ($35^{\circ} 52' 55''\text{N}$, $5^{\circ} 17' 56''\text{O}$; 26 metros de profundidad) y Pineo ($35^{\circ} 52' 11''\text{N}$, $5^{\circ} 19' 00''\text{O}$; 35 metros de profundidad) (Figura 5).

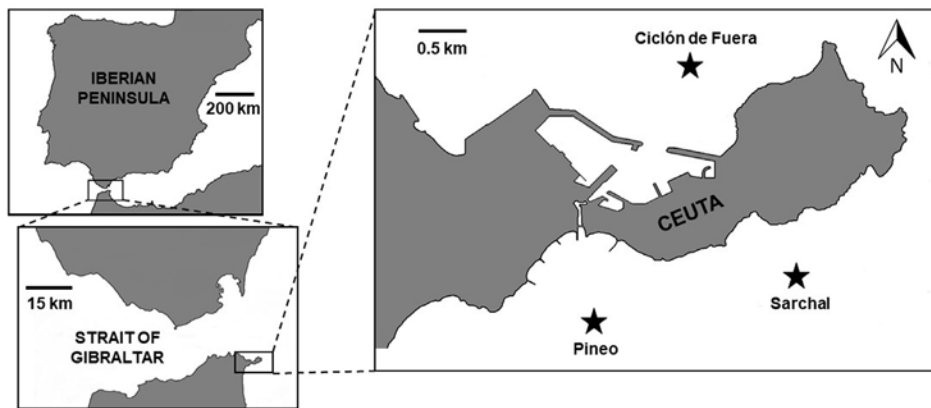


Figura 5. Área de estudio, mostrando las tres localidades muestreadas.

En esta zona, la transición entre una comunidad dominada por algas fotófilas por una comunidad característica del precoralígeno o coralígeno ocurre entre los 20 y 25 metros de profundidad. Las principales especies sésiles que dominaban los fondos duros muestreados son las esponjas, *Ircinia* spp. o *Dysidea avara* (Schmidt, 1862), los cnidarios *Eunicella singularis* (Esper, 1791) (Figura 6), *Eudendrium* spp.



Figura 6. Detalle de un ejemplar de gorgonia perteneciente al género *Eunicella*

y *Astroides calycularis* (Pallas, 1766), briozoos como *Pentapora fascialis* (Pallas, 1766) y *Myriapora truncata* (Pallas, 1766), ascidias pertenecientes a los géneros *Alcyonium* y *Aplidium*, así como macroalgas esciáfilas [*Mesophyllum alternans* (Foslie) Cabioch y Mendoza, *Peyssonnelia* spp.] (Guerra-García, 2001; Ocaña y Ramos, 2009). Además de la especie invasora *R. okamurae*, los tres sustratos dominantes nativos en estos fondos y que han sido recolectados en este estudio son:

Spongia lamella (Schulze, 1879). Se trata de una esponja masiva, de color variable (grisáceo, marrón claro, tonos rojizos...) y forma de “oreja de elefante” o copa, fijada al sustrato en su parte central (Figura 7).

Su tamaño suele oscilar entre los 10 y 20 centímetros de diámetro, pero de forma excepcional puede alcanzar tamaños de hasta un metro de diámetro (Pronzato, 1999). La mayor parte de las citas de la especie en el Mediterráneo se refieren a esta especie como *Spongia agaricina* pero estudios posteriores han demostrado que la distribución de la genuina *S. agaricina* se limita al Océano Índico, mientras que todas las citas mediterráneas corresponden a *S. lamella*. Por su carácter elástico, se trata de una de las pocas especies explotadas de manera comercial en el Mediterráneo para su uso tradicional como esponja de baño o recientemente como elemento decorativo (Pronzato y Manconi, 2008). Muchas de sus poblaciones en el Mediterráneo se han visto gravemente afectadas por la sobreexplotación, la alteración del hábitat y enfermedades. De hecho, recientes análisis genéticos muestran claras evidencias de una reducción significativa del

tamaño de las poblaciones en la mayor parte de su rango de distribución, con la única excepción de las poblaciones consideradas en Ceuta (Dailianis et al., 2011; Pérez-Portela et al., 2015). Esta zona es, por tanto, de una especial importancia para la conservación de la especie debido al buen estado de sus poblaciones (la especie presenta aquí los valores más altos de diversidad genética registrados y su abundancia aún es muy alta en fondos rocosos umbríos) y su relativo aislamiento (no existen poblaciones próximas y su conectividad genética con otras poblaciones más distantes parece ser muy reducido) (Dailianis et al., 2011; Pérez-Portela et al., 2015). Por otro lado, aunque previos estudios apuntan la capacidad de *S. lamella* para albergar una rica comunidad de organismos asociados (Noyer et al., 2010; Pérez-Portela et al., 2015), no se han realizado estudios en profundidad de la epifauna asociada a esta especie.

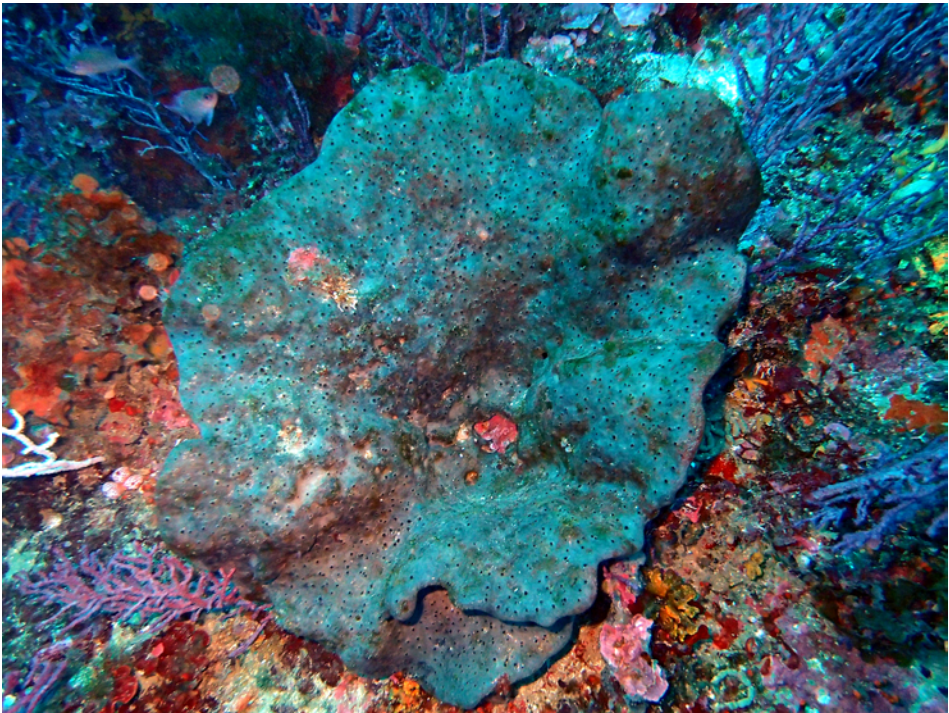


Figura 7. Ejemplar de *Spongia lamella* en la estación de Sarchal.

Paramuricea clavata (Risso, 1826) es un antozoo de morfología arborescente, con ramificaciones irregulares en un único plano (Figura 8). Esta gorgonia de color variable (generalmente con tonos rojizos, violáceos o amarillos) está ampliamente

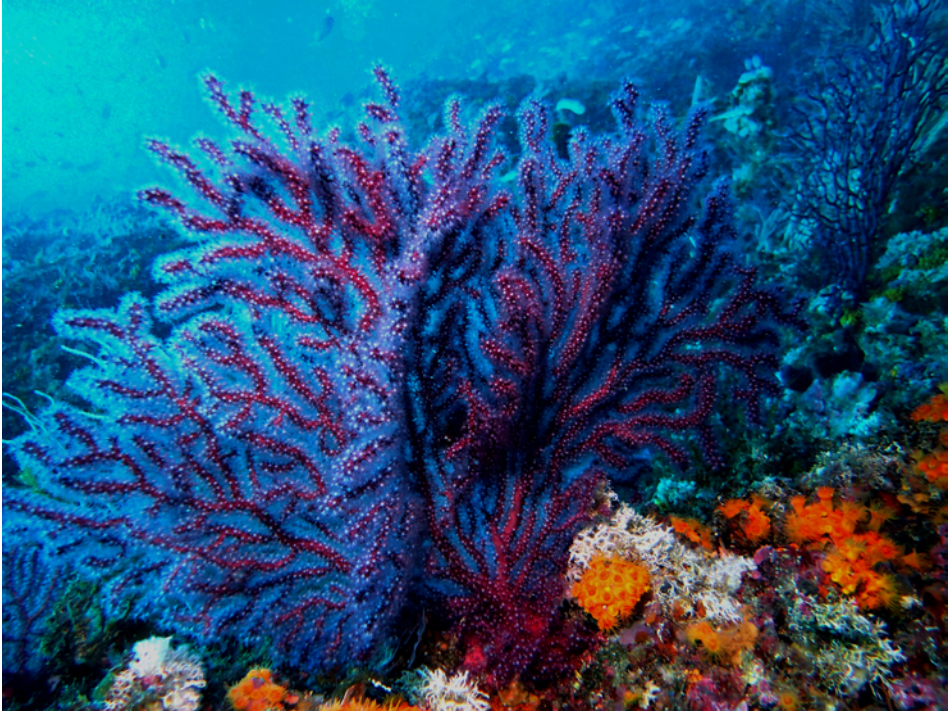


Figura 8. Ejemplares de *Paramuricea clavata*.

distribuida por el Atlántico oriental, el Mediterráneo occidental y el Mar Adriático en fondos rocosos situados entre los 10 y los 100 metros de profundidad (Linares et al., 2007). Se trata de una de las especies más características del coralígeno y desempeña un papel fundamental en el funcionamiento y el mantenimiento de la biodiversidad de estos hábitats (Ballesteros, 2006). Incrementa la complejidad tridimensional del medio, favoreciendo la diversidad de nichos y especies en todos sus estratos. Su presencia condiciona el hidrodinamismo a pequeña escala, lo cual tiene influencia en una enorme variedad de procesos como la tasa de sedimentación, reclutamiento, disponibilidad de nutrientes, etc. (Ponti et al., 2014, Valisano et al., 2016, Verdura et al., 2019). Además, *P. clavata* potencia la resiliencia de estas comunidades, favoreciendo la abundancia de algas calcáreas y dificultando la expansión de especies invasoras (Ponti et al., 2014). Tiene una alta longevidad y un lento crecimiento, lo cual la hace muy susceptible a diferentes perturbaciones antropogénicas (ej. roturas provocadas por buceadores y artes de pesca, calentamiento climático, etc) (Linares et al. 2007; Verdura et al., 2009). En el Estrecho de Gibraltar, *P. clavata* es una de las especies dominantes en cuanto a porcentaje de cobertura en fondos rocosos circalitorales ($\approx$ 30 metros de pro-

fundidad), especialmente sobre sustratos verticales (García-Gómez et al., 2020a). A diferencia de lo observado para *S. lamella*, el eje Almería/Orán no supone una importante barrera para el flujo genético entre las poblaciones del Estrecho y el Mar de Alborán con las presentes en otras regiones del Mediterráneo (Mokhtar-Jamaï et al., 2011). En cuanto a su fauna asociada, algunos trabajos realizados en el Estrecho de Gibraltar han explorado la especificidad de las relaciones entre *P. clavata* y su fauna asociada, resultando en algunos casos en la descripción de especies nuevas (Guerra-García, 2001; Conradi et al., 2004). Sin embargo, estos trabajos están centrados en grupos concretos, siendo muy escasos los trabajos que caracterizan el conjunto de la fauna móvil asociada a estas gorgonias (Valisano et al., 2016; Ponti et al., 2016).

Sphaerococcus coronopifolius Stackhouse, 1797. Esta rodófito de color rojo intenso se fija al sustrato a través de un disco basal, del cual salen los ejes principales que se ramifican de manera dicotómica (Rodríguez-Prieto et al., 2013) (Figura 9). Puede alcanzar los 25 cm de longitud y se encuentra en fondos rocosos



Figura 9. Ejemplar de *Sphaerococcus coronopifolius* en la estación de Ciclón de Fuera.

umbríos del Atlántico y el Mediterráneo, siendo un elemento común del coralígeno (Ballesteros, 2006; Rodríguez-Prieto et al., 2013). A pesar del interés que ha despertado esta especie por la alta concentración de compuestos antimicrobianos, antivirales y antitumorales que contiene (Bouhlal et al., 2011; Rodrigues et al., 2015; Pinteus et al., 2015), muchos aspectos relacionados con la biología de la especie aún son desconocidos (Abdelahad et al., 2016). En relación con su fauna asociada, tan solo existen algunos datos referentes a las especies de caprellidos asociados a *S. coronopifolius* en aguas del Estrecho (Guerra-García et al., 2002).

Cuatro réplicas de cada una de estas especies hospedadoras (*R. okamurae*, *S. coronopifolius*, *S. lamella* y *P. clavata*) fueron recolectadas en cada estación de muestreo (Ciclón de Fuera, Sarchal y Pineo). Cada réplica consistía en un ejemplar (o colonia, para el caso de *P. clavata*) de un volumen similar en todos los casos, los cuales eran en primer lugar introducidos en el interior de un recipiente de plástico para minimizar la pérdida de epifauna y a continuación cortados por su base. Las muestras eran transportadas al laboratorio, donde la fauna asociada a cada réplica era separada del sustrato por medio de una serie de enjuagues con agua dulce sobre un tamiz de 500 μm . Los ejemplares de *S. lamella* eran previamente divididos en pequeñas porciones de aproximadamente 8 cm^3 para facilitar la separación de la fauna móvil presente en el interior del sistema acuífero de la esponja. El volumen de cada réplica de sustrato fue calculado en base al desplazamiento de un volumen conocido de agua tras introducir al hospedador en una probeta graduada. Siguiendo el mismo criterio propuesto por Sánchez-Moyano et al. (2010) para la caracterización de la epifauna asociada, se tuvo en cuenta toda la fauna móvil, así como los organismos solitarios sésiles o sedentarios de moluscos y poliquetos. Toda la fauna asociada fue preservada en alcohol al 70%, separada a nivel de grandes grupos y posteriormente contabilizada tras ser identificada a nivel de resolución más bajo posible (preferiblemente a nivel de especie). La riqueza de especies (S) y la abundancia total de individuos (referida al número total de individuos por litro de sustrato) fue determinada para cada réplica. Los valores de *beta* diversidad (expresados como el número total de especies divididos por el número medio de especies por réplica) también fueron determinados para cada especie hospedadora. El grupo trófico al que pertenecía cada una de las especies dominantes en la epifauna (aquellas que representaban más de 2% de la abundancia total) fue establecido en base a estudios previos analizando el contenido estomacal y el comportamiento de dichas especies (Fauchald y Jumars, 1979; Jones y Smaldon, 1988; Gambi et al., 2000; Rueda et al., 2009; Gofas et al., 2011; Guerra-García et al. 2014). En aquellos casos en los que no existía información específica previa, la categoría trófica de la especie fue asignada de acuerdo con los datos existentes para el mismo género o familia.

Análisis estadístico

Las diferencias entre hospedadores y estaciones de muestreo en la riqueza de especies (S) y el número total de individuos fue evaluada por medio de un análisis de la varianza (ANOVA) con los siguientes factores: Hospedador (Ho), un factor fijo con 4 niveles (*R. okamurae*, *S. coronopifolius*, *S. lamella* y *P. clavata*) y Localidad (Lo), un factor aleatorio y ortogonal con 'Ho' con tres niveles (cada una de las estaciones de muestreo seleccionadas) (nivel de replicación = 4). Dichos análisis univariantes fueron realizados con el software GMAV5 (Underwood et al. 2002). Antes de realizar dichos análisis se comprobó la normalidad y la homogeneidad de los datos mediante test de Kolmogorov-Smirnov y Cochran, respectivamente. Cuando no se cumplía el requisito de homocedasticidad, los datos fueron transformados aplicando la raíz cuadrada. Finalmente, cuando el análisis ANOVA detectaba diferencias significativas para un factor ($p < 0.05$), el origen y sentido de dichas diferencias eran exploradas por medio de test SNK (Student-Newman-Keuls) (Underwood, 1997).

Las diferencias en la estructura de la epifauna (teniendo en cuenta la composición de especies y su abundancia respectiva) fueron analizadas por medio de un análisis PERMANOVA (*permutation multivariate analyses of variance*) siguiendo el mismo diseño estadístico de dos factores descrito anteriormente. Dichos análisis parten de la matriz de similitud de Bray-Curtis, obtenida usando tanto datos de abundancia no transformados como datos de presencia/ausencia. En el primer caso los patrones espaciales estarán fundamentalmente determinados por las especies dominantes, mientras que los resultados obtenidos partiendo de datos de presencia/ausencia proporcionarán información de la influencia de los factores considerados (especie hospedadora y estación de muestreo) sobre la composición de especies, independientemente de la mayor o menor abundancia de cada una de ellas. Aquellos factores que resulten significativos de acuerdo con el análisis general serán examinados posteriormente mediante comparaciones por pares de los distintos niveles del factor. En esos casos, debido al bajo número de permutaciones posibles, se consideró la *p* de Monte Carlo (Anderson et al., 2008). De manera adicional, se llevaron a cabo análisis PERMDISP (*permutational analyses of multivariate dispersion*) para examinar la homogeneidad de varianzas de la epifauna presente en diferentes especies hospedadoras. También se realizaron análisis nMDS (*non-parametric multidimensional scaling ordination*) usando datos no transformados y de presencia/ausencia para visualizar las relaciones de similitud en la epifauna obtenida en cada una de las réplicas. Todos estos análisis multivariantes se realizaron con el paquete PRIMER v.6 + PERMANOVA (Clarke y Gorley, 2001; Anderson et al., 2008).

Se realizó un diagrama de Venn con el objetivo de identificar y visualizar el número de especies exclusivamente presentes en un único hospedador y en cada combinación de hospedadores posibles (es decir, aquellas especies compartidas únicamente por una pareja de hospedadores, un trio de hospedadores o presentes en todos los sustratos considerados en el estudio). Para este análisis, aquellas especies que presentaban abundancias muy bajas (menos de tres individuos) no fueron consideradas por no ser informativas (ej. una especie para la cual solo se ha detectado un individuo obviamente solo estará presente en un único hospedador, sin que ello sea un indicador fiable de una posible relación específica entre esa especie móvil con dicho sustrato). Este mismo criterio ha sido utilizado previamente por Carvalho et al., (2014) para evaluar la especificidad por el hospedador de especies asociadas.

RESULTADOS

Un total de 3410 individuos pertenecientes a 137 taxones diferentes fueron identificados a lo largo de todo el estudio. Ocho filos de organismos estaban representados: Annelida, Arthropoda, Chaetognata, Chordata, Echinodermata, Mollusca, Nemertea y Platyhelminthes. Arthropoda fue el filo más diverso en cuanto a número de especies (55 especies diferentes) y el dominante en cuanto al número de ejemplares [44% de la abundancia total (AT)], seguida por Mollusca (21% AT y 42 especies) y Annelida (31% AT y 30 especies). Mientras que el porcentaje de especies perteneciente a cada filo se mantuvo relativamente constante entre diferentes hospedadores (Figura 10), los datos de abundancia sí reflejaron claras diferencias: si bien aproximadamente el 50% de la epifauna en las dos macroalgas (*R. okamurae* y *S. coronopifolius*) y la esponja (*S. lamella*) correspondía a artrópodos, los anélidos eran el grupo dominante en *P. clavata* (un patrón claramente determinado por la enorme abundancia de la especie *Haplosyllis chamaeleon* Laubier, 1960 en esta gorgonia) (Tabla 1, Figura 10). Dentro de Arthropoda, las especies más abundantes eran los anfípodos *Phtisica marina* Slabber, 1769 (8% del total de artrópodos), *Stenothoe dollfusi* Chevreux, 1887 (7%) (Figura 11), *Stenothoe monoculoides* (Montagu, 1813) (4%), *Apherusa* sp. (4%), *Caprella acanthifera* Leach, 1814 (3%), *Pseudoprotella phasma* (Montagu, 1804) (3%) y el isópodo *Cymodoce* sp. (5%). En cuanto a los moluscos encontrados, *Rissoella opalina* (Jeffreys, 1848), *Tricolia deschampsii* Gofas, 1993 y *Jujubinus ruscurianus* (Weinkauff, 1868) representaron el 40%, 10% y 9.5% de la abundancia total de moluscos, respectivamente (Figura 12). Los poliquetos dominantes fueron *H. chamaeleon* y *Amphiglena mediterranea* (Leydig, 1851), los cuales suponían el 66% y 11% de los anélidos totales, respectivamente. En la tabla 1 se indican todos los taxones encontrados, junto a su abundancia media en cada uno de los hospedadores y estación de muestreo.

Tabla 1. Abundancia de todas las especies encontradas en el presente estudio (media $\pm$ error estándar) en cada combinación de hospedador y estación de muestreo (n = 4).

	RUGULOPTERYX		SPHAEROCOCCUS		SPONGIA		PARAMURICEA		
	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo
ARTHROPODA									
Amphipoda									
<i>Abludomelita gladiosa</i> (Spence Bate, 1862)	194 ± 160			5 ± 5			1 ± 1		
<i>Amphitopsis</i> <i>cf. depressa</i> (Schiecke, 1976)							2 ± 2	13 ± 13	61 ± 38
<i>Aora spinicornis</i> Afonso, 1976	90 ± 32		19 ± 19	21 ± 21	9 ± 9	22 ± 22			
<i>Apherusa</i> sp.	23 ± 14	73 ± 42	153 ± 89	23 ± 10	144 ± 53	104 ± 34		46 ± 27	78 ± 42
<i>Apocorophium acutum</i> (Chevreux, 1908)			19 ± 19		26 ± 26	96 ± 87			
<i>Apolochus neapolitanus</i> (Della Valle, 1893)	85 ± 13	12 ± 12		100 ± 21	13 ± 13				7 ± 7

	RUGULOPTERYX			SPHAEROCOCCUS			SPONGIA			PARAMURICEA		
	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo
<i>Caprella acanthifera</i> sensu lato Leach, 1814	9 ± 9	239 ± 121	157 ± 60	4 ± 4	69 ± 41	99 ± 47	3 ± 3	4 ± 3		25 ± 25	7 ± 7	
<i>Caprella erethizon</i> Mayer, 1901	28 ± 28			14 ± 14						83 ± 83		
<i>Caprella santosrosai</i> Sánchez-Moyano, Jiménez-Martín & García-Gómez, 1995		77 ± 43					3 ± 3	3 ± 3				
<i>Caprella</i> sp.							5 ± 5					
<i>Cressa cristata</i> Myers, 1969	88 ± 66	82 ± 66	44 ± 27	124 ± 59	41 ± 30	54 ± 54		1 ± 1			76 ± 48	
<i>Colomastix pusilla</i> Grube, 1861									16 ± 10			
<i>Coxischyrocerus inexpectatus</i> (Ruffo, 1989)	9 ± 9		19 ± 19	8 ± 5	176 ± 81	162 ± 91					36 ± 14	
<i>Dexamine spinosa</i> (Montagu, 1813)	9 ± 9											

	RUGULOPTERYX			SPHAEROCOCCUS			SPONGIA			PARAMURICEA		
	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo
<i>Erichthonius</i> cf. <i>argenteus</i> Krapp-Schickel, 1993	28 ± 28		158 ± 59	28 ± 28		6 ± 6		9 ± 9	31 ± 31	38 ± 38	15 ± 15	
<i>Gammaropsis maculata</i> (Johnston, 1828)		111 ± 111	78 ± 34		13 ± 13					38 ± 38	30 ± 19	
<i>Gammaropsis sophiae</i> (Boeck, 1861)											45 ± 33	
<i>Guerneia coalita</i> (Norman, 1868)				28 ± 28								
<i>Hyale</i> sp.				5 ± 5								
<i>Iphimedia</i> sp.	37 ± 37			36 ± 26	19 ± 19	31 ± 24						
<i>Leucothoe spinicarpa</i> (Abildgaard, 1789)	19 ± 19				16 ± 16		6 ± 4	23 ± 11	59 ± 33	52 ± 31	16 ± 16	6 ± 6
<i>Lembos</i> sp.								18 ± 18			58 ± 33	
Lysianassidae	14 ± 14	14 ± 14									19 ± 12	

	RUGULOPTERYX		SPHAEROCOCCUS		SPONGIA		PARAMURICEA	
	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal
<i>Lysianassina longicornis</i> (Lucas, 1846)								42 ± 42
<i>Microjassa cumbrensis</i> (Stebbing & Robertson, 1891)		14 ± 14			19 ± 19			456 ± 288 80 ± 43
<i>Pedoculina garciagomezi</i> Sánchez-Moyano, Carballo & Estacio, 1995	9 ± 9	13 ± 13	17 ± 17	4 ± 4				
<i>Peltocoxa marioni</i> Catta, 1875		129 ± 36		20 ± 15	53 ± 45	6 ± 6		
<i>Photis</i> sp.		25 ± 25						19 ± 12
<i>Pleonexes helleri</i> (Karaman, 1975)		13 ± 13		4 ± 4				
<i>Phthisica marina</i> Slabber, 1769	310 ± 71	158 ± 68	238 ± 71	2 ± 2	203 ± 60	72 ± 24	2 ± 2	12 ± 8 163 ± 116 189 ± 165
<i>Pseudoprotella phasma</i> (Montagu, 1804)	446 ± 278			17 ± 17	13 ± 13		5 ± 5	6 ± 6 97 ± 56 5 ± 5

	RUGULOPTERYX			SPHAEROCOCCUS			SPONGIA			PARAMURICEA		
	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo
<i>Stenothoe dolflusi</i> Chevreux, 1887	83 ± 53	575 ± 495	33 ± 33	14 ± 14	182 ± 143					328 ± 110	15 ± 15	
<i>Stenothoe</i> cf. <i>eduardi</i> Krapp-Schickel, 1975		54 ± 39		5 ± 5						75 ± 75	44 ± 36	
<i>Stenothoe monoculodes</i> (Montagu, 1813)	56 ± 32	14 ± 14		215 ± 91	19 ± 19							
<i>Stenothoe</i> sp.		548 ± 466			6 ± 6						46 ± 46	
<i>Synchelidium haplocheles</i> (Grube, 1864)									18 ± 18			
Isopoda												
<i>Astacilla mediterranea</i> Koehler, 1911	14 ± 14				34 ± 24					61 ± 44	5 ± 5	
<i>Austrofilius mediterraneus</i> Castello, 2002										25 ± 25	47 ± 47	

	RUGULOPTERYX			SPHAEROCOCCUS			SPONGIA			PARAMURICEA		
	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo
<i>Boreosignum</i> aff. <i>maltinii</i> (Schiecke & Fresi, 1972)												5 ± 5
<i>Cymodoce</i> sp.	347 ± 190	13 ± 13		311 ± 178	9 ± 9						45 ± 30	
<i>Dynamene</i> cf. <i>magnitorata</i> Holdich, 1968	28 ± 28											
<i>Gnatia dentata</i> (G. O. Sars, 1872)		13 ± 13					3 ± 3			31 ± 31		
<i>Janira maculosa</i> Leach, 1814	9 ± 9	26 ± 15					13 ± 7	20 ± 7	97 ± 29	100 ± 100		
<i>Stenosoma nadejda</i> (Rezig, 1989)				21 ± 21			9 ± 5					
<i>Paranthura nigropunctata</i> (Lucas, 1846)		17 ± 17		8 ± 8	13 ± 13			11 ± 11			16 ± 16	
<i>Uromunna</i> sp.	187 ± 71	28 ± 28	25 ± 25		13 ± 13							22 ± 15
Tanaidacea												

	RUGILOPTERYX			SPHAEROCOCCUS			SPONGIA			PARAMURICEA		
	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo
<i>Chondrocheila savignyi</i> (Kroyer, 1842)	71 ± 25	14 ± 14		56 ± 29			1 ± 1			96 ± 71	97 ± 40	
<i>Tanais dulongii</i> (Audouin, 1826)	14 ± 14				13 ± 13		6 ± 6				75 ± 50	
Cunacea												
<i>Cumella</i> cf. <i>limicola</i> Sars, 1870							1 ± 1					
<i>Nannastacus unguiculatus</i> (Bate, 1859)	53 ± 31	76 ± 33	108 ± 18		25 ± 25				18 ± 18	25 ± 25	32 ± 20	
Harpacticoida												
Harpacticoida indet.	1177 ± 654	678 ± 269	253 ± 128	112 ± 54	300 ± 169	11 ± 11	15 ± 7	1 ± 1	15 ± 9	31 ± 31	665 ± 320	45 ± 33
Ostracoda												
Ostracoda indet	153 ± 105	0	19 ± 19	29 ± 12	38 ± 38	0	0	1 ± 1	6 ± 6	0	96 ± 25	20 ± 20
Pantopoda												

	RUGULOPTERYX		SPHAEROCOCCUS		SPONGIA		PARAMURICEA	
	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal
cf <i>Achelia</i> sp.	116 ± 49	106 ± 41	31 ± 18	18 ± 13	16 ± 16		26 ± 15	
cf. <i>Callipallene</i> sp.	148 ± 59	13 ± 13	28 ± 28	14 ± 14	53 ± 45	2 ± 2	25 ± 25	38 ± 24
NEMERTEA								
Nemertea indet.		14 ± 14			16 ± 16	13 ± 13	14 ± 14	5 ± 5
PLATYHELMINTHES								
Platyhelminthes indet.	83 ± 83							
MOLLUSCA								
Heterobranchia								
Heterobranchia sp. 1	34 ± 24			212 ± 116	110 ± 30	142 ± 120	3 ± 3	
Heterobranchia sp. 2	9 ± 9							
Heterobranchia sp. 3							59 ± 27	63 ± 32
Bivalvia								

	RUGULOPTERYX			SPHAEROCOCCUS			SPONGIA			PARAMURICEA	
	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal Pineo
<i>Gregariella semigranata</i> (Reeve, 1858)									11 ± 11		
<i>Heteranomia squamula</i> (Linnaeus, 1758)		145 ± 65	39 ± 39	44 ± 26	2 ± 2	19 ± 12				51 ± 35	
<i>Hiattella arctica</i> (Linnaeus, 1767)		37 ± 26			4 ± 4	19 ± 12		6 ± 6	6 ± 6	26 ± 15	
<i>Kellia</i> cf. <i>suborbicularis</i> (Montagu, 1803)										5 ± 5	
<i>Limaria loscombi</i> (G. B. Sowerby I, 1823)		9 ± 9			18 ± 13	13 ± 13				34 ± 20	
<i>Musculus costulatus</i> (Risso, 1826)				31 ± 18	42 ± 42					124 ± 65	11 ± 7
<i>Musculus subpictus</i> (Cantraine, 1835)										7 ± 7	

	RUGULOPTERYX		SPHAEROCOCCUS		SPONGIA		PARAMURICEA	
	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal
<i>Palliolum incomparabile</i> (Risso, 1826)	14 ± 14			28 ± 11	17 ± 11	11 ± 11	47 ± 47	5 ± 5
<i>Parvicardium scriptum</i> (Bucquoy, Dautzenberg & Dollfus, 1892)	12 ± 12	17 ± 17		6 ± 6		9 ± 9	25 ± 25	19 ± 12
<i>Pteria hirundo</i> (Linnaeus, 1758)								10 ± 10
<i>Talochlamys multistriata</i> (Poli, 1795)						6 ± 6		
Gastropoda								
<i>Alvania fischeri</i> (Jeffreys, 1884)							13 ± 13	
<i>Alvania zylensis</i> Gofas & Warén, 1982	9 ± 9		19 ± 19					
<i>Barleeia</i> cf. <i>unifasciata</i> (Montagu, 1803)							31 ± 31	16 ± 16

	RUGULOPTERYX			SPHAEROCOCCUS			SPONGIA			PARAMURICEA		
	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo
<i>Bittium reticulatum</i> (da Costa, 1778)	9 ± 9			9 ± 9			9 ± 9					
<i>Calliostoma zizyphinum</i> (Linnaeus, 1758)	125 ± 73	26 ± 15		14 ± 14						57 ± 26		
<i>Chauvetia mamillata</i> (Risso, 1826)	28 ± 28											
<i>Chauvetia</i> sp.	176 ± 79	28 ± 28		36 ± 26	13 ± 13				31 ± 31	7 ± 7		
<i>Chrysallida</i> sp. 1 Carpenter, 1856			25 ± 25			13 ± 7						
<i>Chrysallida</i> sp. 2 Carpenter, 1856											16 ± 16	
<i>Gibberula</i> sp. 1 Swainson, 1840	93 ± 61		19 ± 19									
<i>Gibberula</i> sp. 2 Swainson, 1840		28 ± 28										
<i>Granulina occulta</i> (Monterosato, 1869)										21 ± 21		

	RUGULOPTERYX			SPHAEROCOCCUS			SPONGIA			PARAMURICEA		
	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo
<i>Jujubinus</i> cf. <i>dispar</i> Curini-Galletti, 1982										25 ± 25		
<i>Jujubinus ruscurianus</i> (Weinkauff, 1868)	565 ± 253	67 ± 53	28 ± 28	100 ± 44	25 ± 25	6 ± 6	2 ± 2				67 ± 50	
<i>Mitrella broderipii</i> (G. B. Sowerby I, 1844)											22 ± 15	
<i>Mitrella</i> sp. Risso, 1826	97 ± 57				13 ± 13							
<i>Mitromorpha wilhelminae</i> (van Aartsen, Menkhorst & Gittenberger, 1984)	14 ± 14											
<i>Ocinebrina aciculata</i> (Lamarck, 1822)	13 ± 13	31 ± 18				6 ± 6						
<i>Pusillina inconspicua</i> (Alder, 1844)				22 ± 12	9 ± 9	29 ± 18		2 ± 2	9 ± 9		13 ± 13	
<i>Raphitoma</i> sp. Bellardi, 1847	9 ± 9											

	RUGULOPTERYX			SPHAEROCOCCUS			SPONGIA			PARAMURICEA		
	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo
<i>Rissoa</i> sp. Desmarest, 1814	14 ± 14						31 ± 31					
<i>Rissoella opalina</i> (Jeffreys, 1848)	622 ± 333	835 ± 614	371 ± 189	25 ± 15	1175 ± 746	195 ± 67	14 ± 14	21 ± 19	21 ± 17		67 ± 40	
<i>Setia pulcherrima</i> (Jeffreys, 1848)				14 ± 14	13 ± 13				46 ± 27	13 ± 13	5 ± 5	
<i>Setia</i> sp. 1 H. Adams & A. Adams, 1852	24 ± 24			75 ± 75			6 ± 6					
<i>Setia</i> sp. 2 H. Adams & A. Adams, 1852				13 ± 13								
<i>Skeneopsis</i> sp. Iredale, 1915				28 ± 28								
<i>Tricola entomocheila</i> Gofas, 1993	76 ± 31			127 ± 36	91 ± 55	40 ± 23	6 ± 6			20 ± 20		
<i>Tricola deschampsii</i> Gofas, 1993	122 ± 48	19 ± 19	459 ± 298	6 ± 6	5 ± 5	25 ± 25						

	RUGULOPTERYX			SPHAEROCOCCUS			SPONGIA			PARAMURICEA		
	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo
ANNELIDA												
<i>Harmothoe</i> spp.	120 ± 79		33 ± 20	60 ± 54					6 ± 6	76 ± 13		29 ± 29
<i>Lepidonotus clava</i> (Montagu, 1808)	14 ± 14			25 ± 25				2 ± 2				
<i>Eumida sanguinea</i> (Oersted, 1843)							3 ± 3	1 ± 1		52 ± 31		
Phyllodocidae indet.									6 ± 6			
<i>Chrysopetalum debile</i> (Grube, 1855)			17 ± 17								28 ± 28	
<i>Syllidia armata</i> Quatrefages, 1866					13 ± 13							
<i>Autolytus</i> spp.	65 ± 53			51 ± 39			3 ± 3				50 ± 24	
<i>Eurysyllis tuberculata</i> Ehlers, 1864	46 ± 28	26 ± 15								50 ± 50		
<i>Exogone verugera</i> (Claparède, 1868)								1 ± 1				

	RUGULOPTERYX			SPHAEROCOCCUS			SPONGIA			PARAMURICEA		
	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo
<i>Haplosyllis chamaeleon</i> Laubier, 1960										94 ± 60	840 ± 143	4746 ± 1238
<i>Haplosyllis spongicola</i> (Grube, 1855)	9 ± 9		12 ± 12				29 ± 10	10 ± 3	35 ± 20			
<i>Odontosyllis ctenostoma</i> Claparède, 1868				2 ± 2		13 ± 13						
<i>Salvatoria clavata</i> (Claparède, 1863)			24 ± 14									
<i>Sphaerosyllis pirifera</i> Claparède, 1868	9 ± 9		14 ± 14			25 ± 25		1 ± 1	33 ± 25	25 ± 25	64 ± 37	
<i>Eusyllis assimilis</i> Marenzeller, 1875	28 ± 28											
<i>Syllis columbretensis</i> (Campoy, 1982)	131 ± 77		26 ± 15	32 ± 27		25 ± 25		2 ± 2		56 ± 33	85 ± 37	
<i>Syllis hyalina</i> Grube, 1863								7 ± 6		21 ± 21		
<i>Syllis krohni</i> Ehlers, 1864	28 ± 28									25 ± 25		

	RUGULOPTERYX			SPHAEROCOCCUS			SPONGIA			PARAMURICEA		
	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo
<i>Trypanosyllis coeliaca</i> Claparède, 1868	9 ± 9											
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin & Milne Edwards, 1833)	204 ± 72	40 ± 13	39 ± 24	143 ± 88	25 ± 25		11 ± 9	3 ± 3	31 ± 31	19 ± 12		
<i>Lysidice ninetta</i> Audouin & Milne Edwards, 1833							3 ± 3	1 ± 1	3 ± 3			21 ± 14
<i>Dipolydora armata</i> (Langerhans, 1880)									3 ± 3			
<i>Polydora hoplura</i> Claparède, 1868					16 ± 16							
<i>Amphitrite</i> sp.					50 ± 50		4 ± 4					
Terebellidae indet. (juveniles)	56 ± 32			97 ± 97		24 ± 17				19 ± 12		
<i>Amphiglena mediterranea</i> (Leydig, 1851)	692 ± 413	185 ± 64	33 ± 33	106 ± 95	214 ± 97	71 ± 71	7 ± 5	11 ± 11	25 ± 25	178 ± 41		

	RUGULOPTERYX			SPHAEROCOCCUS			SPONGIA			PARAMURICEA		
	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo
<i>Branchiomma bombyx</i> (Dalyell, 1853)		42 ± 42	25 ± 25	14 ± 14	25 ± 25		3 ± 3	32 ± 20	50 ± 50	22 ± 15		
<i>Fabricia stellaris</i> (Müller, 1774)				5 ± 5			5 ± 3	3 ± 3	50 ± 47	80 ± 50		
Sabellidae indet.					9 ± 9							
Serpulidae indet.	42 ± 27			14 ± 14					21 ± 21	69 ± 28		
ECHINODERMATA												
<i>Antedon</i> sp. (juveniles)										29 ± 17		
<i>Asteroides</i> indet. (juveniles)	39 ± 24	64 ± 12			72 ± 29							
<i>Echinoidea</i> indet. (juveniles)	99 ± 38	26 ± 15	17 ± 17		35 ± 20					64 ± 37	5 ± 5	
<i>Amphipholis squamata</i> (Delle Chiaje, 1828)	491 ± 230	76 ± 43		28 ± 28	51 ± 36		2 ± 2		125 ± 125	170 ± 84		
<i>Ophiothrix fragilis</i> (Abildgaard in O.F. Müller, 1789)					25 ± 25		3 ± 3	11 ± 4	24 ± 17			

	RUGULOPTERYX			SPHAEROCOCCUS			SPONGIA			PARAMURICEA		
	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo	Ciclón	Sarchal	Pineo
CHAETOGNATHA												
Chaetognatha indet.												
6 ± 6												
CHORDATA												
Branchiostoma lanceolatum (Pallas, 1774)												
14 ± 14												

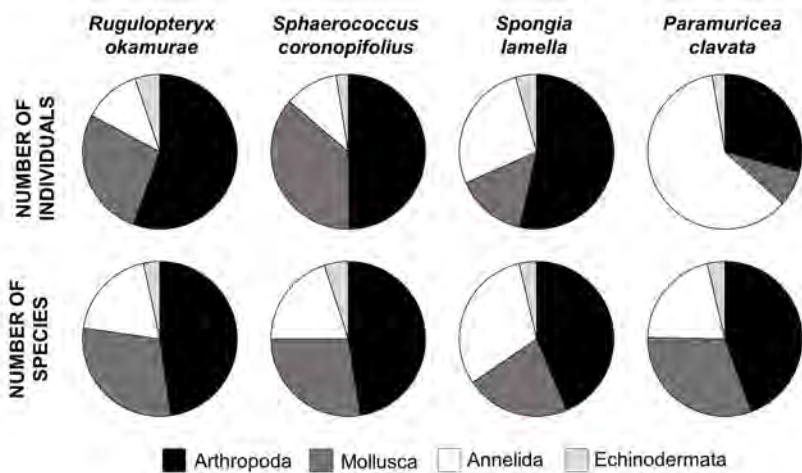


Figura 10. Dominancia expresada en número de individuos y número de especies de cada filo en cada hospedador. Chaetognata, Chordata, Nemertea y Platyelminthes no están incluidos en la figura ya que, en conjunto, constituyen menos del 0.5% de la abundancia total.



Figura 11. Ejemplar de *Stenothoe dollfusi* con detalle del segundo gnatópodo con su característica inserción semicircular en la palma del propodio (A).

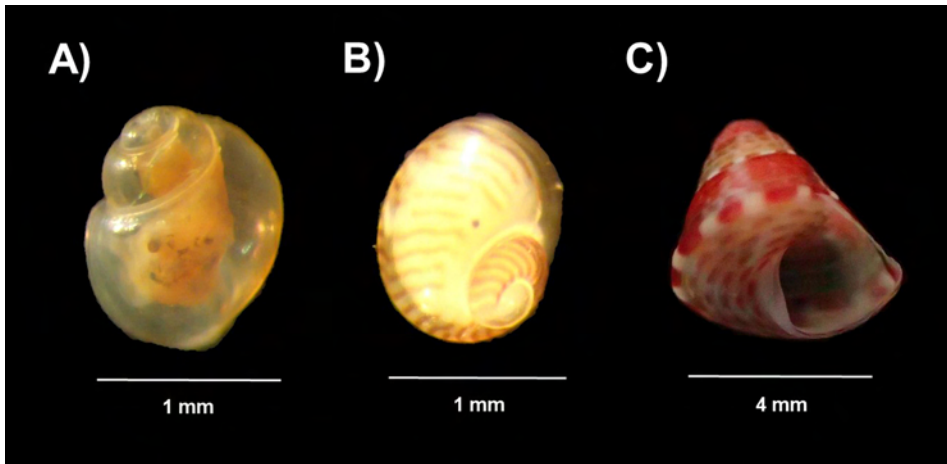


Figura 12. Ejemplares de *Rissoella opalina* (A), *Tricolia deschampsi* (B) y *Jujubinus ruscurianus* (C).

Por su parte, la tabla 2 tan solo refleja las especies dominantes en cada hospedador y proporciona información sobre el grupo trófico al cual pertenece cada especie y la contribución de dicho hospedador a la abundancia total de la especie (valores muy altos en esta columna para una determinada especie implican que su distribución está fundamentalmente asociada a esa especie concreta de hospedador). La mayoría de las especies dominantes son detritívoras, la cual es una estrategia alimenticia relevante en todos los hospedadores pero especialmente en las dos especies de macroalgas consideradas (*R. okamurae* y *S. coronopifolius*), donde también es relevante la herbivoría. Sin embargo, estas dos estrategias pierden relevancia en las dos especies de invertebrados sésiles considerados (*S. lamella* y *P. clavata*), donde cobran mayor importancia la omnivoría (en la esponja) y el parasitismo (en la gorgonia) (Figura 13).

Tabla 2. Especies dominantes en cada uno de los hospedadores sésiles considerados (independientemente del sitio de muestreo) y el grupo trófico al que pertenecen. Solo se muestran aquellas especies con una abundancia superior al 2% en cualquiera de los hospedadores. Los valores de dominancia se expresan como % de abundancia de una determinada especie en relación a la abundancia total de epifauna en ese hospedador. La contribución a la abundancia total se mide como la abundancia de la especie en ese hospedador en relación al total de la abundancia de dicha especie observada en todo el estudio. Ho = Hospedadores; H = Herbívoro; D = Detritívoro; C = Carnívoro; O = Omnívoro; P = Parásito; U = Desconocido.

Ho	Especies asociadas	Dominancia (%) en el hospedador	Contribución (%) del hospedador a la abundancia total de la especie	Grupo trófico
Rugulopteryx	<i>Rissoella</i> cf. <i>opalina</i> (Jeffreys, 1848)	12.55	44	H
	<i>Amphiglena mediterranea</i> (Leydig, 1851)	5.59	50	D
	<i>Stenothoe dollfusi</i> Chevreux, 1887	4.08	48	C
	<i>Jujubinus ruscurianus</i> (Weinkauff, 1844)	4.12	60	D
	<i>Phtisica marina</i> Slabber, 1769	4.02	33	D
	<i>Stenothoe</i> sp.	3.92	83	O
	<i>Amphipholis squamata</i> (Delle Chiaje, 1828)	3.43	50	D
	<i>Pseudoprotella phasma</i> (Montagu, 1804)	3.04	67	D
	<i>Cymodoce</i> sp.	2.75	39	H
	<i>Caprella acanthifera</i> Leach, 1814	2.65	58	D
Sphaerococcus	<i>Rissoella</i> cf. <i>opalina</i> (Jeffreys, 1848)	15.54	41	H
	<i>Tricolia deschampsii</i> Gofas, 1993	6.51	79	H
	<i>Stenothoe monoculoides</i> (Montagu, 1813)	6.4	93	O
	<i>Heterobranchia</i> sp.1.	5.71	94	U
	<i>Cymodoce</i> sp.	4.57	56	H
	<i>Amphiglena mediterranea</i> (Leydig, 1851)	4.00	31	D
	<i>Apherusa</i> sp.	3.89	56	D
	<i>Cressa cristata</i> Myers, 1969	3.77	56	O

Influencia de la macroalga invasora *Rugulopteryx okamurae*

Ho	Especies asociadas	Dominancia (%) en el hospedador	Contribución (%) del hospedador a la abundancia total de la especie	Grupo trófico
Sphaerococcus	<i>Coxischyrocerus inexpectatus</i> (Ruffo, 1959)	3.77	86	D
	<i>Phtisica marina</i> Slabber, 1769	2.97	21	D
	<i>Apolochus neapolitanus</i> (Della Valle, 1893)	2.86	78	C
	<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin & Milne Edwards, 1833)	2.29	42	H
	<i>Stenothoe dollfusi</i> Chevreux, 1887	2.06	17	C
Spongia	<i>Janira maculosa</i> Leach, 1814	13.36	91	O
	<i>Leucothoe spinicarpa</i> (Abildgaard, 1789)	13.34	77	C
	<i>Amphithopsis depressa</i> Schiecke, 1976	8.19	100	D
	<i>Haplosyllis spongicola</i> (Grube, 1855)	8.62	91	P
	<i>Rissoella cf. opalina</i> (Jeffreys, 1848)	7.76	6	H
	<i>Ophiothrix fragilis</i> (Abildgaard in O.F. Müller, 1789)	3.45	80	O
	<i>Branchiomma bombyx</i> (Dalyell, 1853)	3.02	39	D
	<i>Colomastix pusilla</i> Grube, 1861	2.16	100	U
	<i>Sphaerosyllis pirifera</i> Claparède, 1868	2.16	33	O
	<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin & Milne Edwards, 1833)	2.16	11	H
Paramuricea	<i>Haplosyllis chamaeleon</i> Laubier, 1960	54.25	100	P
	<i>Phtisica marina</i> Slabber, 1769	3.98	42	D
	<i>Microjassa cumbrensis</i> (Stebbing & Robertson, 1891)	3.66	94	D
	<i>Stenothoe dollfusi</i> Chevreux, 1887	2.65	34	C

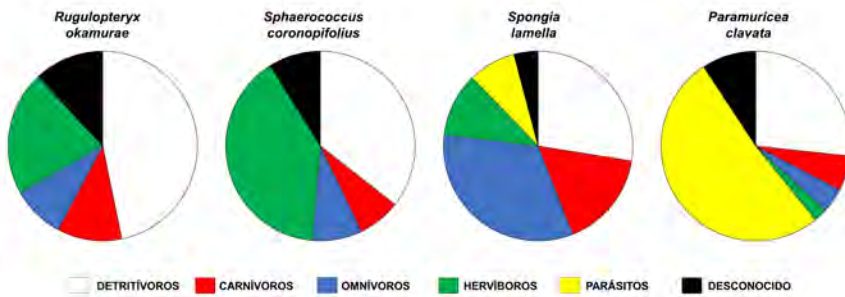


Figura 13. Porcentaje de individuos pertenecientes a diferentes grupos tróficos en cada una de las especies hospedadoras consideradas.

De acuerdo a los resultados obtenidos en los análisis ANOVA, la interacción entre los factores “Hospedador” y “Localidad” fue significativa en aquellos análisis realizados considerando el número de especies y abundancia de ejemplares, lo cual refleja la ausencia de un patrón constante en las diferencias observadas entre hospedadores (Tabla 3). Es decir, pueden existir diferencias significativas en la abundancia o diversidad de epifauna presente en diferentes hospedadores, pero estas diferencias no son constantes en diferentes estaciones de muestreo. De esta forma, la invasora *R. okamurae* presentó un número significativamente superior de ejemplares al observado en los otros hospedadores nativos en Ciclón de Fuera, pero estas diferencias no fueron significativas en las otras localidades. En cuanto al número de especies, de nuevo *R. okamurae* presentó valores similares a los del resto de hospedadores en dos de las localidades y tan solo en Ciclón de Fuera sus valores fueron superiores a los observados en invertebrados sésiles (*P. clavata* y *S. lamella*) pero similares a los de la macroalga nativa (*S. coronopifolius*) (Figura 14, Tabla 3).

Influencia de la macroalga invasora *Rugulopteryx okamurae*

Tabla 3. Resultados del ANOVA de dos factores realizado para los parámetros abundancia (número de individuos por litro de hospedador; datos transformados por la raíz cuadrada) y riqueza de especies (número de especies por réplica). El factor hospedador (Ho) contaba con los niveles *Rugulopteryx okamurae* (RO), *Sphaerococcus coronopifolius* (SC), *Spongia lamella* (SL) y *Paramuricea clavata* (PC). El factor Localidad (Lo) contaba con los niveles Ciclón de Fuera, Sarchal y Pineo. g.l. = Grados de libertad; MC = Media cuadrática; * = $P < 0.05$; ** = $P < 0.01$; *** = $P < 0.001$; n.s. = no significativo. (n=4).

Fuente de variación	d.f.	Abundancia			Riqueza de especies		
		MC	F	P	MC	F	P
Ho	3	6134.72	4.05	*	398.31	1.6	n.s.
Lo	2	341.53	1.36	n.s.	580.69	10.3	***
Ho x Lo	6	1214.48	4.85	**	249.24	4.42	**
Residuos	36	250.43			56.38		

Análisis SNK para pares de niveles del factor “Hospedador” en cada localidad							
<i>Ciclón de Fuera:</i>	RO > (SC = PC) > SL	(RO = SC) > (SL = PC)					
<i>Sarchal:</i>	(RO = SC = PC) > SL	SC > SL; PC > SL					
<i>Pineo:</i>	PC > (RO = SC = SL)	RO = SC = SL = PC					

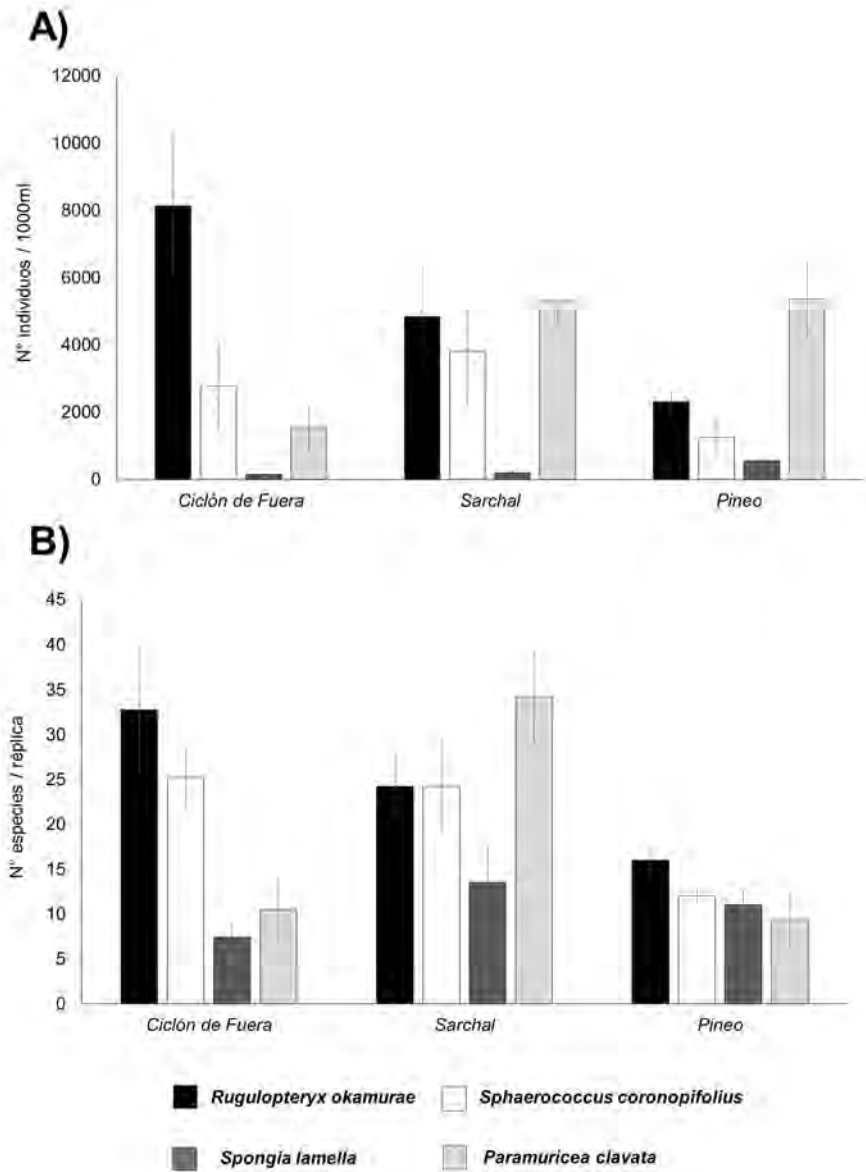


Figura 14. Abundancia (número de individuos por litro de hospedador) (A) y riqueza de especies (número de especies por réplica) (B) de la epifauna presente en cada hospedador y estación de muestreo. Los datos se expresan como valores medios $\pm$ Error estándar. (n= 4).

Tabla 4. Resultados de los análisis PERMANOVA basados en la similitud de Bray Curtis de los datos de epifauna no transformados y transformados por presencia/ausencia. Ho = Hospedador; Lo = Localidad; Res = Residual. g.l. = grados de libertad; MC = Media cuadrática; perm = número de permutaciones; RO = *Rugulopteryx okamurae*; SC = *Sphaerococcus coronopifolius*; SL = *Spongia lamella*; PC = *Paramuricea clavata*; ** = $P < 0.01$; *** = $P < 0.001$.

Fuente de variación	Datos no transformados					Presencia/Ausencia			
	g.l.	MC	Pseudo-F	P	perm	MC	Pseudo-F	P	perm
Ho	3	16762	3.0766	**	9893	14240	3.989	**	9910
Lo	2	7890.3	3.1667	***	9848	7525.2	3.849	***	9868
Ho x Lo	6	5448.2	2.1866	***	9716	3569.2	1.826	***	9820
Res	36	2491.6				955.2			
Análisis pair wise analizando las diferencias entre pares de niveles del factor “Ho” en cada localidad									
Ciclón de Fuera:		PC ≠ (RO & SC)		PC ≠ (RO & SC)					
Sarchal:		(RO = SC) ≠ PC ≠ SL		(RO = SC) ≠ (PC = SL)					
Pineo:		(RO = SC) ≠ PC ≠ SL		RO ≠ SC ≠ SL ≠ PC					
Análisis PERMDISP analizando las diferencias en la dispersión entre pares de niveles del factor “Ho”									
No significativo				(SL = PC) > (RO = SC)					

Al igual que lo observado en los análisis ANOVA previos, los resultados obtenidos en los análisis PERMANOVA (realizados tanto con datos no transformados como de presencia/ausencia) reflejaron una influencia significativa de la interacción “Ho x Lo”. Sin embargo, a diferencia de lo observado en los análisis previos, en este caso las diferencias entre hospedadores observadas si mantenían un patrón claro y constante en todas las estaciones estudiadas. Tanto la composición de especies (datos de presencia/ausencia) como la estructura de la comunidad epifaunal (datos no transformados) presente en *R. okamurae* era similar a la observada en *S. coronopifolius*. Por otro lado, tanto la macroalga invasora como nativa mostraban diferencias en los dos parámetros considerados con los dos invertebrados sésiles (la esponja y la gorgonia) en todas las zonas de estudio (con la única excepción de *S. lamella* en Ciclón de Fuera) (Tabla 4).

En cuanto a la heterogeneidad de varianzas observada en los diferentes hospedadores, de nuevo se observan variaciones entre las dos macroalgas con respecto a los invertebrados sésiles. Los análisis PERMDISP reflejaron una heterogeneidad de varianzas significativamente mayor en la composición de especies presentes en los dos invertebrados sésiles en comparación con las macroalgas (Tabla 4). Los valores de similitud entre replicas dentro de cada estación de muestreo y entre pares de estaciones de muestreo para cada hospedador (proporcionados por los análisis PERMANOVA) apuntan en el mismo sentido: La similitud dentro de una misma localidad o entre localidades es claramente mayor cuando consideramos la epifauna presente en macroalgas que en el caso de los invertebrados sésiles (Figura 15).

Igualmente, los valores de *beta* diversidad y los resultados nMDS proporcionan evidencias que apoyan estas mismas conclusiones. Por un lado, *Rugulopteryx okamurae* mostró los valores más bajos de *beta* diversidad (3.7) seguidos de *S. coronopifolius* (4), *P. clavata* (4.6) y *S. lamella* (5.6). Por otra parte, la ordenación de las muestras en el gráfico nMDS también refleja una mayor dispersión de las réplicas pertenecientes a los invertebrados sésiles que aquellas otras pertenecientes a macroalgas (Figura 16). Esta figura también apoya los resultados obtenidos en el PERMANOVA en relación con las diferencias entre hospedadores en la estructura y composición de la comunidad: Hay una clara segregación de las muestras de acuerdo al tipo de hospedador, de modo que las macroalgas nativa e invasora albergan una epifauna diferente de la encontrada en la esponja y la gorgonia (Figura 16).

Influencia de la macroalga invasora *Rugulopteryx okamurae*

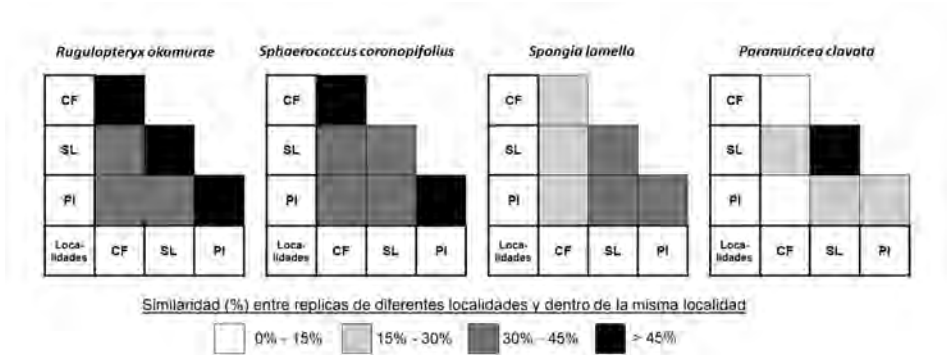


Figura 15. Valores de similitud entre réplicas dentro de una misma estación de muestreo y entre pares de estaciones de muestreo para cada una de los hospedadores considerados. Estos valores son proporcionados por los análisis PERMANOVA realizados con datos no transformados.

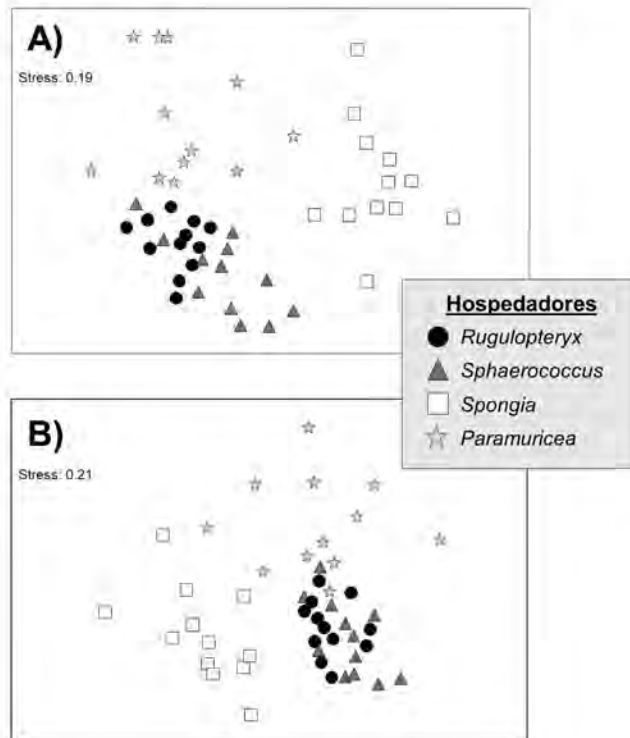


Figura 16. nMDS comparando la epifauna asociada a cada especie hospedadora. Los análisis reflejan tanto la similitud entre réplicas atendiendo a la estructura de la comunidad (datos no transformados, A) y composición de especies (datos de presencia/ausencia, B).

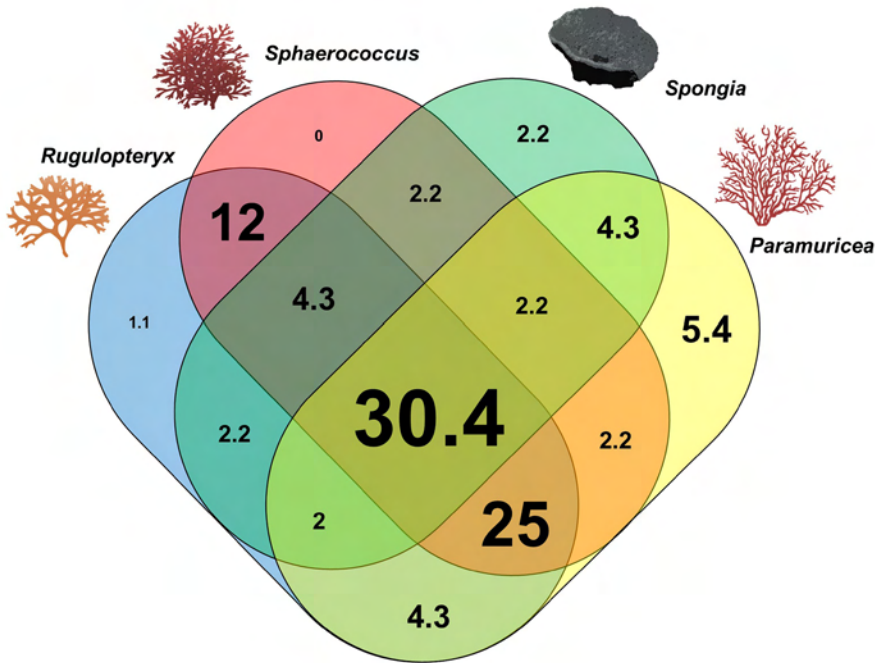


Figura 17. Diagrama de Venn mostrando el porcentaje del número total de especies asociadas distribuidas en cada combinación de hospedadores sésiles. Tal y como se ha descrito en la sección de metodología, aquellas especies con una abundancia o frecuencia de aparición muy bajas no están representadas en esta figura.

Por último, el diagrama de Venn (Figura 17) mostró que la mayoría de las especies que componen la fauna asociada identificadas en el presente estudio tenían un carácter generalista, estando presentes en la mayoría de los sustratos considerados: un 64% de las especies estaban presentes en 3 o más hospedadores. En concreto, un 30.4% de las especies estaban presentes en todos los hospedadores y un 25% más eran compartidas por *R. okamurae*, *S. coronopifolius* y *P. clavata*. Aunque pocas especies fueron encontradas exclusivamente en un único hospedador, estos organismos especialistas estaban en su inmensa mayoría asociados a invertebrados sésiles (*P. clavata* o *S. lamella*). Dentro de este grupo se encontraban los anfípodos *Colomastix pusilla* Grube, 1861 y *Amphithopsis* cf. *depressa* Schiecke, 1976 (ambos asociados a *S. lamella*) o *Gammaropsis sophiae* (Boeck, 1861) (exclusivamente asociado a *P. clavata*). Aunque *Haplosyllis chamaeleon* fue la especie más abundante en todo el estudio, únicamente fue encontrada en

asociación con *P. clavata*, estando presente en más del 80% de las réplicas de la gorgonia y alcanzando abundancias máximas de casi 300 individuos por colonia de hospedador. Algunas especies estaban presentes en varios hospedadores pero mostraban una clara “preferencia” por algunos de ellos. Este es el caso de, por ejemplo, *Haplosyllis spongicola* (Grube, 1855) y *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard in O.F. Müller, 1789), ambas especies principalmente asociadas a la esponja, o *Stenothoe monoculoides*, presente en las dos macroalgas aunque el 93% de los individuos estaban asociados a *S. coronopifolius* (Tabla 2).

DISCUSIÓN

Citas de especial relevancia para la zona de estudio

Entre los grupos faunísticos considerados, los crustáceos anfípodos son, sin duda, el que presenta un mayor número de estudios previos en el litoral ceutí. Es por ello que, salvo algunas pocas excepciones, la gran mayoría de las especies aquí identificadas ya han sido previamente citadas en la región.

La familia Caprellidae ha sido estudiada de manera exhaustiva en la costa de Ceuta por Guerra-García y colaboradores, incluyendo sus fondos coralígenos, para los cuales se han descrito algunas especies nuevas para la ciencia asociadas a hidrozoos (ej. *Caprella ceutae*, *Caprella monai*) (Guerra-García et al., 2001; Guerra-García y Takeuchi, 2002). Entre las especies más interesantes de esta familia observadas en este estudio nos encontramos:

- *Caprella erethizon*. Se trata de una especie poco común, citada principalmente en costas más septentrionales (Reino Unido y costa Atlántica de Francia). Aunque no se ha encontrado en otras zonas cercanas del Estrecho de Gibraltar ni en el resto de la Península Ibérica, la costa de Ceuta alberga poblaciones relativamente importantes de este caprellido aunque restringidas al coralígeno (la especie no está presente en aguas más someras).
- *Caprella santosrosai*. Esta especie fue descrita en 1995 a partir de ejemplares de la Bahía de Algeciras (Sánchez-Moyano et al., 1995). Hasta la fecha ha sido encontrada en un escaso número de localidades, aunque asociada a un variado número de hospedadores (briozoos, antozoos, anélidos, macroalgas, esponjas) (ver Plicanti et al., 2017 para una recopilación de las citas de la especie). Su carácter generalista en cuanto al substrato parece verse confirmado por la presencia de la especie en macroalgas invasoras como *R. okamurae* (presente estudio) o *C. cylindracea* (Vázquez-Luis et al., 2009). Parece que las poblaciones de Ceuta son ligeramente distintas morfológicamente de las de la Bahía de Algeciras (Guerra-García y Takeuchi, 2002), pero podría atribuirse a

variabilidad intraespecífica ya que las diferencias no son tan importantes como para separar dos especies.

- *Pedoculina garciagomezi*. Descrita también en 1995 (Sánchez-Moyano et al., 1995), parece tratarse de una especie endémica del Estrecho de Gibraltar (tan solo ha sido citada en la Bahía de Algeciras y en las costas de Ceuta). Pasa fácilmente desapercibida debido a su pequeño tamaño y su cuerpo frecuentemente recubierto de detritus.

En cuanto al resto de anfípodos no caprellóideos (tradicionalmente denominados gammáridos), todos los estudios previos han sido realizados en ambientes someros. A pesar de ello, la mayoría de las especies han sido citadas previamente en Ceuta. Entre las excepciones encontramos algunas especies relativamente comunes que, si bien no habían sido citadas en la ciudad autónoma, si han sido citadas en zonas próximas del Estrecho (Sánchez-Moyano, 1998; Conradi et al., 2000; Guerra-García et al., 2009; 2012). Este es el caso de *Stenothoe dollfusi*, *Leucothoe spinicarpa*, *Abludomelita gladiosa*, *Microjassa cumbrensis*, *Colomastix pusilla* o *Lyssianassina longicornis* (Figura 18). Otras especies, como *Gammaropsis sophiae*, presentan una amplia distribución a lo largo del Mediterráneo y el Atlántico oriental, pero su presencia en el Estrecho y su capacidad para asociarse a invertebrados sésiles no había sido documentada hasta la fecha.

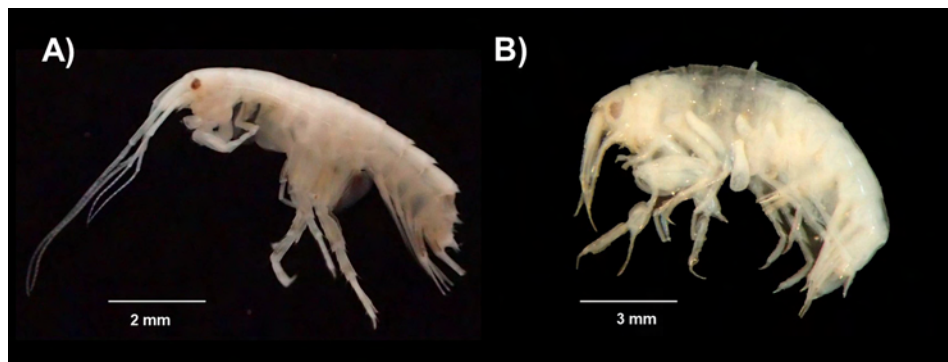


Figura 18. Vista lateral de *Abludomelita gladiosa* (A) y *Leucothoe spinicarpa* (B).

Cressa cristata o *Peltocoxa marioni* no habían sido previamente citadas en la costa ceutí hasta fechas muy recientes (Navarro-Barranco et al., 2019) (Figura 19). Tanto en dicho estudio previo como en este trabajo se encontraron presentes en *R. okamurai* y macroalgas nativas. Ambas especies están consideradas como

endémicas del Mediterráneo, marcando por tanto estas citas su límite de distribución occidental conocido hasta la fecha.

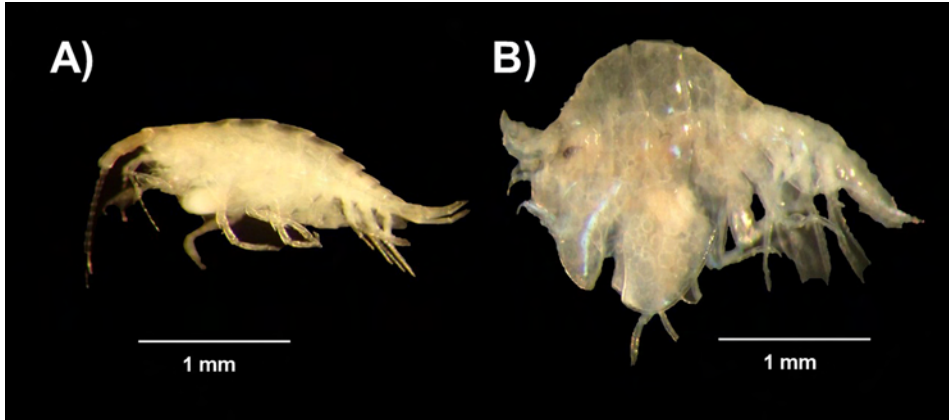


Figura 19. Vista lateral de *Cressa cristata* (A) y *Peltocoxa marioni* (B).

La presencia del género *Amphithopsis* tiene una mayor relevancia. El género cuenta únicamente con dos especies, *A. depressa* y *A. longicaudata*, ambas exclusivamente asociadas a esponjas aunque con distribuciones muy alejadas: *A. longicaudata* se localiza en aguas mucho más septentrionales (Noruega, Groenlandia, Ártico canadiense...) mientras que *A. depressa* está restringida únicamente a regiones más orientales del Mediterráneo (Ruffo, 1982-1993; Vader, 1984; Weisshappel, 2001). Los ejemplares aquí observados concuerdan con la descripción de *A. depressa* en los principales caracteres diagnósticos, aunque una identificación más precisa requiere de un mayor número de ejemplares o en mejor estado de conservación (ninguno de los ejemplares presenta el total de pares de antenas, pereiópodos, urópodos...). La presencia de *Amphithopsis* en el Estrecho supone un incremento considerable en el rango de distribución del género y, de confirmarse la presencia de *A. depressa*, supondría una de las primeras citas tras su descripción en 1976 y la más occidental hasta la fecha.

En cuanto a los crustáceos isópodos, de nuevo la mayoría de los taxones identificados en el presente estudio (por ejemplo, *Cymodoce*, *Gnathia*, *Stenosoma*, *Janira*) corresponden a especies bien conocidas y ampliamente citadas en la región (Figura 20). Sin embargo, el presente trabajo si aporta citas interesantes para algunas especies; la presencia de *Austrofilius mediterraneus* en varios ejemplares de *P. clavata* situados en la Bahía Sur supone la primera cita de la especie tras su descripción original en las Islas Columbretes y la primera del género en las costas de Ceuta (Castelló, 2002) (Figura 20C). Por su parte, *Boreosignum* aff.

maltini ha sido citada en la Isla de Alborán pero, de confirmarse la identificación de esta especie, se trataría de la primera cita del género para las costas de Ceuta y la segunda para el territorio español (Castelló, 2012).

La malacofauna identificada en este estudio también revela la presencia en el coralígeno de Ceuta de muchas especies interesantes, poco comunes en las costas andaluzas pero con poblaciones aparentemente abundantes en el hábitat y región estudiada. Este es el caso de los bivalvos *Talochlamys multistriata*, *Palliolium incomparabile* o *Heteranomia squamula*, con una distribución amplia en el Atlántico aunque muy raras en las costas andaluzas y mediterráneas (la última tan solo ha sido citada en la Isla de Alborán) (Gofas et al., 2011; Ferrera de Castro et al., 2018) (Figura 21). Todos los ejemplares observados de estas especies eran individuos juveniles, por lo que parece que los substratos considerados les pueden servir como zonas de reclutamiento en las primeras fases de vida.

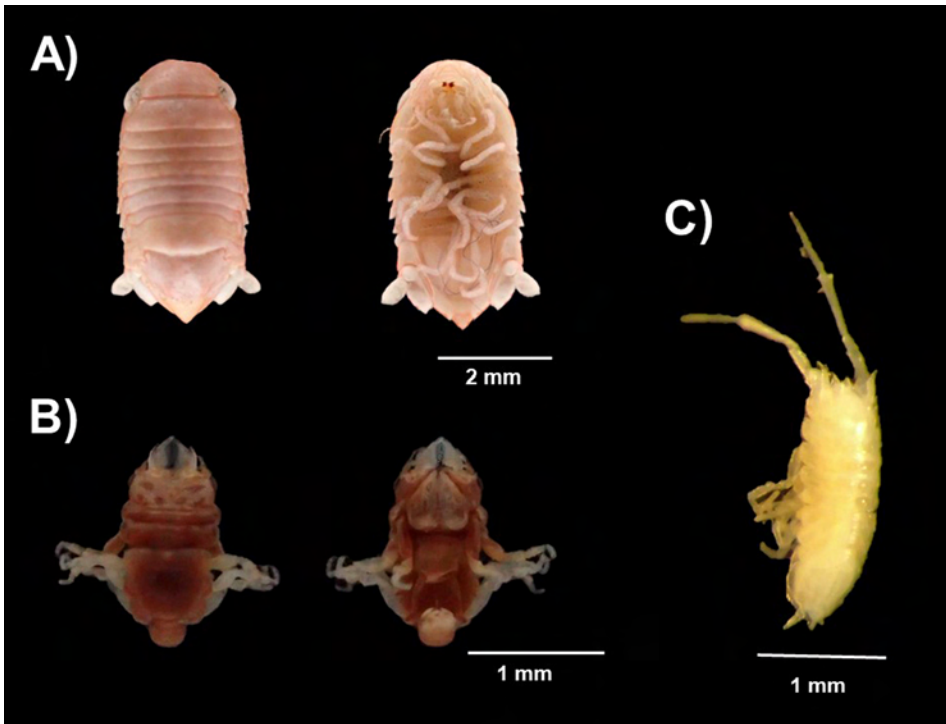


Figura 20. Vista dorsal y ventral de *Cymodoce* sp. (A) y *Gnathia dentata* (B). Vista dorsal de *Austrofilius mediterraneus* (C).

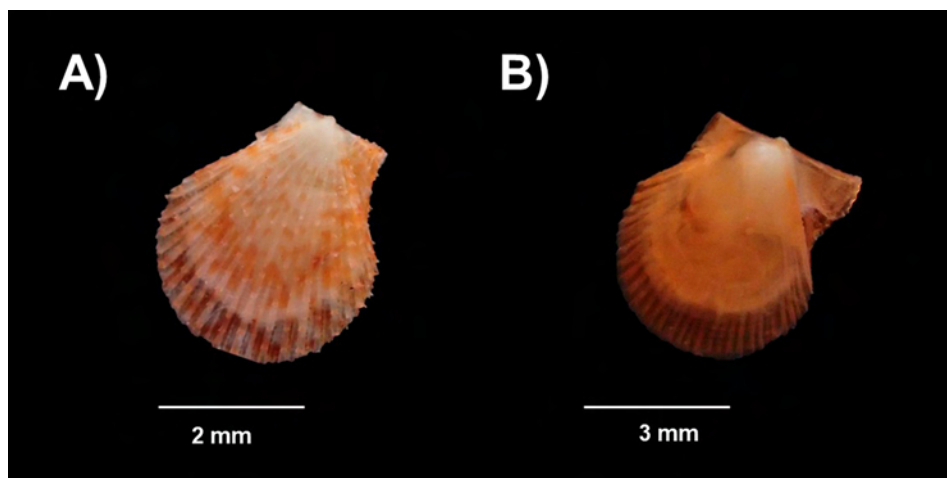


Figura 21. Vista dorsal de *Talochlamys multistriata* (A) y *Palliolum incomparabile* (B).



Figura 22. Ejemplar de *Haplosyllis chamaeleon*.

Muchas de las especies de poliquetos identificadas en el coralígeno de Ceuta ya han sido previamente citadas en esta localidad, tanto asociadas a fondos sedimentarios situados en el interior del puerto (Guerra-García y García-Gómez, 2004) como en ambientes naturales de la Bahía Norte y Sur (Parapar et al., 1993). En cualquier caso, aquellas especies que no han sido citadas en las costas de Ceuta son comunes en las costas de la Península y han sido identificadas en aguas del Estrecho (ej. Sardá, 1985, 1988). La única excepción realmente interesante es la de *Haplosyllis chamaeleon*, la especie más abundante en todo el estudio (Figura 22). Tradicionalmente considerada como un endemismo mediterráneo y exclusivamente asociada a *P. clavata*, la especie ha sido posteriormente encontrada también en aguas atlánticas asociado a la gorgonia *Paramuricea grayi* (Jonhson, 1961) (Lattig y Martin, 2009). Aunque el número de citas de la especie es muy reducido, la distribución de esta especie parece estar claramente vinculada con la presencia de su hospedador basibionte. La población de *H. chamaeleon* observada en Ceuta supone una de las más abundantes observadas hasta la fecha, siendo esta una localidad idónea donde realizar futuros estudios que pretendan profundizar en la naturaleza de la estrecha relación entre el poliqueto y la gorgonia.

Influencia de la identidad del hospedador en la epifauna asociada

Los resultados aquí obtenidos indican que la epifauna asociada a ejemplares de *R. okamurae* no está empobrecida (en término de número de ejemplares o de especies) en comparación con la observada en otros sustratos nativos en las costas de Ceuta. Además, la fauna asociada presente en el alga invasora no es diferente en términos de estructura de la comunidad o composición de especies de la observada en la macroalga nativa *S. coronopifolius*. Sin embargo, la epifauna asociada a los invertebrados sésiles considerados (*S. lamella* y *P. clavata*) si muestran una estructura y composición claramente diferente de la presente en las dos macroalgas. Estos resultados apuntan en la misma dirección que el trabajo previamente realizado en las costas de Ceuta comparando la fauna asociada a *R. okamurae* y el alga parda *Dictyota dichotoma*: *R. okamurae* puede desempeñar un papel funcional equivalente al de otras macroalgas nativas de porte o morfología similar (Navarro-Barranco et al., 2019). Por otro lado, estos resultados también apoyan la hipótesis inicial planteada: la epifauna asociada a especies hospedadoras invasoras es diferente de la presente en invertebrados sésiles nativos y, por tanto, el impacto potencial de *R. okamurae* sobre la biodiversidad de los ecosistemas bentónicos puede ser muy elevado en ambientes dominados por invertebrados sésiles (como es el caso del coralígeno).

La naturaleza trófica de la interacción entre la epifauna y el hospedador será un factor clave que determine la composición y características (ej. el carácter especialista o generalista) de dicha comunidad asociada. Nuestros resultados reflejan que la epifauna móvil presente en el coralígeno de Ceuta está dominada por especies generalistas. Se trata en su mayoría de especies detritívoras que pueden encontrarse en una amplia variedad de macrófitos, invertebrados sésiles (briozoos, ascidias, esponjas, cnidarios, etc.) o incluso sustratos blandos. Este es el caso de, por ejemplo, los crustáceos *Pseudoprotella phasma*, *Phtisica marina*, *Caprella acanthifera*, *Apherusa* sp., *Coxischyrocerus inexpectatus* (Ruffo, 1959), así como el molusco *Jujubinus ruscurianus* o el poliqueto *Amphiglena mediterranea* (Ruffo, 1982-1993; Conradi et al., 1997; Tena et al., 2000; Guerra-García y García-Gómez, 2001, Guerra García et al., 2002, 2013, 2014; Gofas et al., 2011). Para estas especies, el hospedador actúa fundamentalmente como un lugar de “anclaje” y refugio frente a los depredadores. Por esta razón, las principales características que determinan la adecuación o la calidad del hospedador para la fauna asociada serán atributos físicos como la complejidad estructural del sustrato y, por ello, diferentes especies hospedadoras (ya sean nativas o invasoras) con morfologías similares podrán jugar un papel ecológico similar, albergando una fauna asociada compuesta por las mismas especies generalistas (Suárez-Jiménez et al., 2017; Lutz et al., 2019). Sin embargo, tal y como se ha comprobado en el trabajo previo centrado en la epifauna de *R. okamurae* en Ceuta, la complejidad morfológica de un sustrato no explica por si sola la composición de la epifauna y mucho menos es capaz de predecir el mayor o menor impacto de un alga invasora sobre la biodiversidad asociada a sustratos sésiles (Navarro-Barranco et al., 2019). Aun presentando una fauna mayoritariamente generalista en cuanto a su especificidad por el sustrato, macroalgas tan similares en morfología como *Dyctiota dichotoma* y *R. okamurae* pueden presentar una composición de especies diferente. Sorprendentemente, en ese caso concreto la abundancia y el número de especies era significativamente superior en la especie invasora *R. okamurae* que en la nativa *D. dichotoma*, indicando que otros factores como el contexto ambiental (ej. la abundancia relativa de una y otra especie en el entorno) o la presencia de defensas químicas en el hospedador probablemente tienen una influencia importante a la hora de determinar su fauna asociada (Navarro-Barranco et al., 2019).

A diferencia de las especies detritívoras, las cuales dependen principalmente de la morfología del hospedador, los atributos más relevantes para la epifauna herbívora son la carga epífita y la palatabilidad del alga hospedadora (Bologna y Heck, 1999; Viejo, 1999; Gestoso et al., 2012). Aunque los herbívoros constituyen uno de los grupos tróficos dominantes en cuanto a número de ejemplares en las dos macroalgas consideradas (Figura 13), esto es debido a la elevada abundancia que

presentan algunas pocas especies pertenecientes a géneros como *Rissoella*, *Tricolia* o *Cymodoce* (Steneck y Watling, 1982; Arrontes, 1990; Gofas et al., 2011). La escasez de especies herbívoras puede estar relacionada con la alta producción de metabolitos secundarios por parte tanto de *R. okamurae* como *S. coronopifolius*, los cuales actúan como repelentes contra epífitos sésiles y especies herbívoras (Kurata et al., 1988; Piazza et al., 2011; Pinteus et al., 2015). Incluso en su rango nativo, *R. okamurae* es consumido por un relativamente bajo número de organismos (Agatsuma et al., 2005) y, en este caso, el porcentaje de especies herbívoras también es claramente inferior en la macroalga invasora (Figura 13). Además, de manera específica, muchas de las principales especies herbívoras/omnívoras registradas parecen mostrar una clara preferencia por *S. coronopifolius*. Este es el caso de *Tricolia deschampsii* o *Stenothoe monoculoides*, con un 79% y un 93% de sus ejemplares presentes en *S. coronopifolius* respectivamente. Trabajos previos realizados en la Bahía de Algeciras mostraban la respuesta clara de *S. monoculoides* ante cambios en la naturaleza del sustrato (Sedano et al., 2020). En este caso, las evidentes diferencias entre *S. coronopifolius* y *R. okamurae* en la abundancia de herbívoros podrían estar relacionadas con la falta de mecanismos de respuesta y adaptación por parte de estos consumidores frente a las estrategias de defensa de la especie invasora. Esta hipótesis va en línea con la conocida “*Novel Weapon Hypothesis*”, de acuerdo a la cual, las macroalgas invasoras están en ventaja frente a especies nativas ya que las primeras poseen defensas (químicas, estructurales, etc.) más novedosas y, por tanto, más efectivas para disuadir a sus consumidores (Cacabelos et al., 2010; Enge et al., 2012).

Estas defensas aleloquímicas también pueden ser efectivas frente a especies depredadoras pelágicas (fundamentalmente peces) que se alimentan de los pequeños organismos asociados a estas macroalgas (Hay et al., 1990). De hecho, el número de especies de peces y la frecuencia con la que estas se encuentran alimentándose de invertebrados presentes en *R. okamurae* es muy baja (observación personal). De esta forma, aunque el número de herbívoros observado en la especie invasora es escaso, *R. okamurae* puede actuar como un refugio de mejor calidad (en comparación con macroalgas nativas) para otros grupos que componen la fauna móvil. Esta explicación ha sido propuesta para explicar la mayor abundancia de epifauna asociada a *R. okamurae* en comparación con la presente en *D. dichotoma* (Navarro-Barranco et al., 2019) y también podría aplicarse en este caso para la mayor abundancia de muchas especies, fundamentalmente detritívoras, en *R. okamurae* en comparación con *S. coronopifolius*. Este es el caso de, por ejemplo, *Abludomelita gladiosa*, *Pseudoprotella phasma*, *Nannastacus unguiculatus*, *Achelia* sp., *Heteranomia squamula* o *Jujubinus ruscarius* (Tabla 1). En cualquier caso,

se trata de especies que presentan una mayor abundancia sobre *R. okamurae* pero que, en ningún caso, se encuentran exclusivamente asociadas a este sustrato.

El presente trabajo también arroja la presencia en el coralígeno de Ceuta de un buen número de especies comensales, especializadas en vivir en asociación con esponjas. Entre ellas están los anfípodos *Colomastix pusilla*, *Ampithopsis* cf. *depressa* y *Leucothoe spinicarpa* (Abildgaard, 1789; Ruffo, 1982; Navarro-Barranco et al., 2016), todas ellas encontradas prácticamente en exclusiva en *S. lamella*. Asociados a esta esponja también se han encontrado más del 80% de los ejemplares del poliqueto *Haplosyllis spongicola* y la ofiura *Ophiotrix fragilis* (Tabla 1). La primera de ellas es una especie frecuente en más de 40 especies de esponjas en todo el mundo, de las cuales el poliqueto obtiene su alimento (Lattig, 2007; Lattig y Martin, 2009). En el caso de *Ophiotrix fragilis*, los ejemplares adultos no suelen estar asociados con esponjas pero estas parecen desempeñar un papel clave en los estados larvarios del equinodermo: Los pequeños reclutas suelen concentrarse en torno a la esponja, pero aún no está del todo claro las ventajas (alimenticias, defensivas) proporcionadas por este sustrato (Turón et al., 2000).

Por último, entre las especies principalmente asociadas a *P. clavata* en este estudio están los anfípodos *Gammaropsis sophiae* o *Microjassa cumbrensis* (Stebbing y Robertson, 1891). Estas especies pueden encontrarse en una gran variedad de sustratos (macrófitos, fondos arenosos, etc.) (Ruffo, 1989) aunque a menudo muestran una mayor abundancia asociados a gorgonias (Kumagai y Aoki, 2003; Carvalho et al., 2014). Sin embargo, el mejor ejemplo de relación específica entre epifauna y *P. clavata* es proporcionado por el poliqueto *Haplosyllis chamaeleon*. La coloración del poliqueto coincide con exactitud con el color del hospedador, de cuyos tejidos blandos puede alimentarse el poliqueto (Martin et al., 2002). La intensidad de la infestación observada en este trabajo (con valores superiores al centenar de ejemplares de *H. chamaeleon* en una sola colonia de gorgonia) son muy superiores a los valores máximos indicados en estudios previos, los cuales rondan la decena de poliquetos por colonia de hospedador (Martin et al., 2002; Molodtsova et al., 2016). Concentraciones de ejemplares tan altas, junto con la presencia de individuos en el interior de la cavidad gástrica de los pólipos sugieren un comportamiento parásito o comensal por parte de estas especies (Martin et al., 2002).

De acuerdo a todos estos resultados, los patrones aquí observados apoyan las conclusiones previas propuestas por Birdsey et al. (2012), las cuales sugieren que la epifauna detritívora apenas desarrollará relaciones especializadas con las especies hospedadoras sésiles sobre las que se asientan, mientras que el desarrollo de estas

interacciones especializadas será mucho más común cuando los hospedadores implicados sean usados como recurso alimenticio por parte de la epifauna.

Variabilidad espacial

Los estudios previos que han explorado la variabilidad espacial de las comunidades del coralígeno han proporcionado evidencias claras de un patrón contrapuesto a diferentes escalas espaciales: Mientras que la heterogeneidad espacial es muy alta a pequeña escala, las comunidades son muy homogéneas cuando se comparan localidades muy distantes (separadas por decenas o cientos de kilómetros) unas de otras (Ferdeghini et al., 2000; Terlizzi et al., 2007; Casas-Güell et al., 2015). La explicación de estas diferencias radica en los diferentes factores que actúan a una y otra escala: por un lado, la heterogeneidad del substrato a pequeña escala determina una distribución parcheada de los organismos. En cambio, la relativa estabilidad de las condiciones ambientales a mayor escala hace que la diferencias en las condiciones físicoquímicas entre localidades no ejerzan un papel tan relevante a este nivel (Casas-Güell et al., 2015). A escalas espaciales mayores, son factores y procesos biológicos como la tasa de crecimiento, la competencia o los patrones de sucesión los que tienen una mayor relevancia a la hora de determinar la estructura de la comunidad y, dada la estabilidad de estos ambientes, son las mismas especies perennes y de lento crecimiento las que terminan por dominar la comunidad en la mayoría de las localidades (Casas-Güell et al., 2015; Fava et al., 2016).

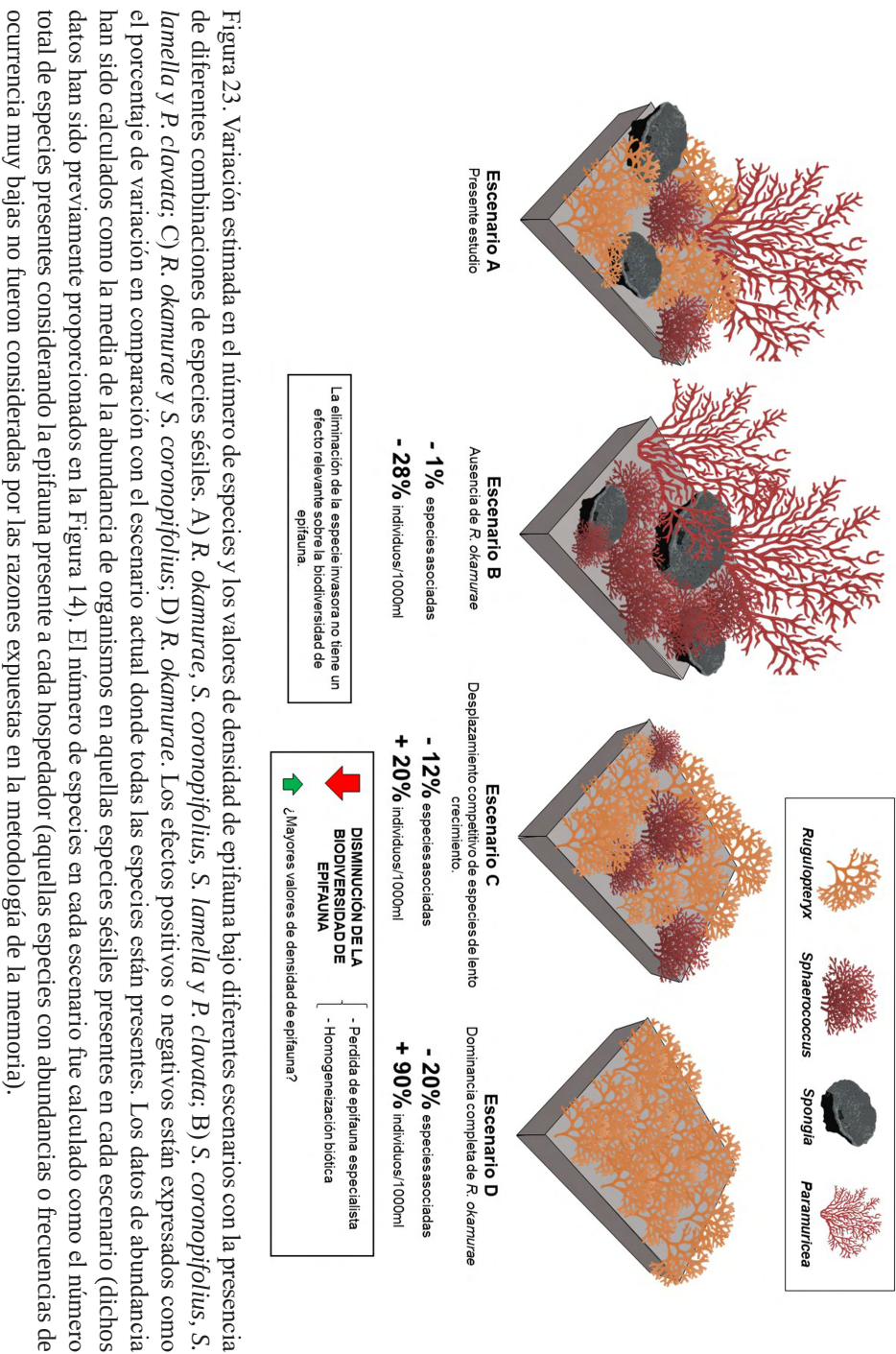
Sin embargo, aunque este patrón ha sido bien documentado para la comunidad sésil (algas perennes, cnidarios, briozoos, tunicados, esponjas, etc.), la fauna móvil presenta ciclos de vida muy diferentes, con esperanzas de vida más cortas y tasas de colonización y reemplazo muchos más rápidas (Taylor, 1998; Navarro-Barranco et al., 2015). El mayor dinamismo y rapidez en las respuestas de estas comunidades a los cambios ambientales podría favorecer un mayor grado de heterogeneidad cuando se compare la estructura de la epifauna del coralígeno en diferentes localidades de estudio y, por ende, una mayor biodiversidad global de estas comunidades. Nuestros resultados únicamente apoyan estas predicciones cuando se considera la epifauna asociada a invertebrados sésiles: la fauna asociada tanto a la esponja *S. lamella* como a la gorgonia *P. clavata* mostraban mucha heterogeneidad tanto dentro de la misma zona de estudio como entre diferentes localidades. Por el contrario, la epifauna presente en las dos macroalgas consideradas (especialmente en *R. okamurae*) mostraron una baja heterogeneidad espacial, lo cual puede estar causado por el alto número de especies generalistas en estos hospedadores; estas especies suelen estar más ampliamente distribuidas que organismos especialistas ya que pueden lidiar con un margen mayor de condiciones ambientales (Devictor

et al., 2008). Por tanto, la expansión de *R. okamurae* y el desplazamiento de otros invertebrados sésiles que ello conlleva, puede suponer una pérdida de la *beta* diversidad y el progresivo reemplazo de una epifauna altamente especializada por una comunidad dominada por especies comunes de carácter generalista. Este empobrecimiento y homogeneización de la comunidad, tanto desde un punto de vista taxonómico como funcional, puede conducir a una (i) alteración de las funciones, productividad y servicios ecosistémicos proporcionados por estos sistemas y (ii) una reducción de la resiliencia de estos hábitats (McKinney y Lockwood, 1999; Olden, 2006; Clavel et al., 2011). Esta posible homogeneización biótica en la epifauna como consecuencia de la llegada de especies invasoras ya ha sido propuesta en previos estudios (Thomsen et al., 2016; Navarro-Barranco et al., 2018), aunque son necesarios futuros trabajos para evaluar estos fenómenos y sus consecuencias ecológicas en profundidad.

Explorando el efecto de *R. okamurae* en la epifauna

En la figura 23 se resumen los principales efectos (de acuerdo a nuestros datos) en relación al número de especies y densidad de individuos bajo diferentes escenarios simplificados. No es posible elaborar una predicción precisa de las consecuencias ecológicas que la llegada y expansión de *R. okamurae* pueda tener en estos sistemas tan complejos, pero una evaluación en profundidad de los datos y patrones obtenidos si ofrece una estimación del sentido y magnitud de la respuesta de la epifauna, así como de los principales factores implicados (por ejemplo, la relevancia de diferentes tipos de hospedadores en el mantenimiento de la biodiversidad global del sistema).

El escenario A representa el estado actual de la comunidad, en el que coexisten las 4 especies sésiles consideradas. Resulta imposible saber el estado de la comunidad epifaunal previo a la llegada de *R. okamurae*, ya que no existen estudios previos que exploren comunidades prístinas (no invadidas) en la región con las cuales comparar. Teniendo esto en cuenta, la comparación entre el estado A y el hipotético estado B (en el que *R. okamurae* no está presente) nos es útil no tanto para evaluar la pérdida de biodiversidad asociada a la llegada de *R. okamurae*, sino para poner de manifiesto la contribución prácticamente nula de *R. okamurae* a la biodiversidad global de epifauna. Tal y como se observa en la figura 8, cuando se compara el escenario A con el escenario B (por tanto, no se considera la fauna aportada por *R. okamurae*), apenas existe un descenso en el número de especies asociadas presente. Este es el patrón esperado (estudios previos apuntan en la misma dirección) debido a la falta de un proceso coevolutivo entre la epifauna nativa con hospedadores introducidos: ninguna especie nativa estará



presente de manera exclusiva en *R. okamurae*. Ello no implica que las especies sésiles introducidas no puedan incrementar el inventario de especies locales, lo cual a menudo ocurre por su acción facilitadora de nuevas especies exóticas (un proceso conocido como “*invasional meltdown*”) (Simberloff y Von Holle, 1999; Rennó et al., 2018). Sin embargo, entre la epifauna observada en este estudio no se ha identificado ninguna especie introducida asociada a *R. okamurae* (ni a ningún otro sustrato del coralígeno).

El escenario C plantea una situación en la que la expansión de *R. okamurae* implica el desplazamiento competitivo de invertebrados sésiles de lento crecimiento como *S. lamella* y *P. clavata*, pero permite la coexistencia de otras macroalgas erectas como *S. coronopifolius*. Se trata este de un escenario plausible, ya que estudios previos reflejan que los invertebrados sésiles del coralígeno tienen una alta sensibilidad y una lenta tasa de recuperación frente a las perturbaciones (Ballesteros, 2006). En concreto, entre los demostrados impactos que pueden tener las algas introducidas sobre las esponjas y cnidarios del coralígeno nos encontramos la reducción de la tasa de crecimiento, supervivencia y esfuerzo reproductivo, necrosis de los tejidos, etc. (Cebrian et al., 2012; de Caralt y Cebrian, 2013; Sempere et al. datos no publicados). Estos impactos son los suficientemente graves como para comprometer la persistencia de las poblaciones de esponjas y cnidarios (Cebrian et al., 2012; de Caralt y Cebrian, 2013). Nuestros resultados sugieren que un mayor desplazamiento (y en última instancia la extinción local) de estos invertebrados sésiles tendría un efecto significativo en la composición de especies y un impacto negativo en la biodiversidad de epifauna. Estos invertebrados sésiles tienen la mayor abundancia de epifauna especialista y los valores más altos de heterogeneidad espacial. Es por ello que, tal y como se ha comentado anteriormente, la eliminación de estos organismos hospedadores resultaría en una homogeneización biótica y un incremento de la dominancia de especies oportunistas.

Especialmente relevantes pueden ser los impactos ecológicos asociados al declive de las poblaciones de gorgonias, debido a la elevada influencia que tienen estos ingenieros del ecosistema en el medio circundante. Tal y como se ha comentado previamente, *P. clavata* es una de las especies más paradigmáticas del coralígeno y tiene un efecto muy relevante en las condiciones abióticas del sistema, su composición biótica y su dinámica temporal: reduce la velocidad de la corriente y la intensidad lumínica, favorece el asentamiento de partículas finas, compite por el alimento con otros suspensívoros e intercepta propágulos de muchas especies, etc. (Gili y Coma, 1998; Scinto et al., 2009; Cerrano et al., 2010; Ponti et al., 2014; Valisano et al., 2016; Verdura et al., 2019) (Figura 24).



Figura 24. Ejemplar de *Paramuricea clavata* en la estación de Sarchal.

Además, hemos de tener en cuenta que la diversidad de fauna asociada a *P. clavata* observada en este estudio puede estar infravalorada debido al pequeño tamaño de las colonias muestreadas. Las colonias de mayor tamaño no fueron incluidas en el estudio con el objetivo de homogeneizar el tamaño de las muestras recolectadas de cada uno de los hospedadores y debido a la alta longevidad de estos ejemplares adultos (las colonias de mayores dimensiones pueden alcanzar edades de hasta 50-100 años) (Linares et al., 2007). Sin embargo, estudios previos apuntan la relación significativa entre el tamaño y morfología de la colonia y el número de especies y organismos que alberga (Abele y Patton, 1976; Carvalho et al., 2014). Por tanto, es de esperar que dichos ejemplares de *P. clavata* de mayor edad y dimensiones posean valores más altos de biodiversidad asociada.

El escenario D (un desplazamiento competitivo de todas las especies erectas por parte de *R. okamurae*) parece poco plausible. A diferencia de los invertebrados sésiles de lento crecimiento, muchas macroalgas erectas tienen rasgos que favorecen su coexistencia con especies invasoras (Piazzi y Ceccherelli, 2006; Klein y Verlaque, 2009). Especies pioneras, oportunistas o con crecimiento vegetativo pueden subsistir gracias a su capacidad para colonizar rápidamente los espacios

vacíos creados por perturbaciones ambientales o el retroceso temporal de las especies introducidas (Airolidi, 2000; Piazzzi y Ceccherelli, 2006). Otros autores, por su parte, sugieren que son las especies de macroalgas perennes y especializadas las que tendrán una mayor posibilidad de sobrevivir a estos procesos de invasión debido a su menor grado de solapamiento de nicho con las especies introducidas (frecuentemente de carácter generalista) (Epstein, 2019). Resulta difícil establecer patrones generales en cuanto a la respuesta de especies concretas de macroalgas nativas ante la llegada de especies introducidas, aunque un efecto negativo sobre la mayoría de ellas y en la mayoría de hábitats es la consecuencia más probable y la más observada (Maggi et al., 2015). En el caso de *S. coronopifolius*, su elevada capacidad para colonizar nuevos sustratos en etapas iniciales de sucesión y propagarse mediante reproducción asexual parecen jugar a su favor a la hora de adaptarse a las perturbaciones. Sin embargo, los efectos negativos sobre esta especie asociados a la expansión del alga invasora *C. cylindracea* han sido documentados tanto en ambientes someros como profundos (Piazzzi y Balata, 2008). Por tanto, dada la elevada capacidad de *R. okamurae* para monopolizar el sustrato (con valores superiores al 90% de cobertura en algunas áreas) (García-Gómez et al., 2020b), la exclusión competitiva de macroalgas erectas *a priori* dominantes en el medio no puede descartarse.

En estos casos, la respuesta de la epifauna generalmente asociada a macroalgas ante la expansión de *R. okamurae* es difícil de predecir, aunque nuestros datos sugieren una disminución adicional de la biodiversidad (Figura 23). Sin embargo, incluso en este escenario, *R. okamurae* parece capaz de proporcionar un hábitat adecuado para la mayoría de las especies que componen la epifauna. Aunque un 80% de las especies identificadas eran capaces de colonizar este nuevo sustrato, es posible argumentar que, para muchas de estas especies, *R. okamurae* puede estar actuando como un hospedador de baja calidad y que la persistencia de gran parte de esta epifauna dependerá del mantenimiento en las inmediaciones de otros sustratos nativos más idóneos. En este sentido, sería recomendable establecer estudios de monitorización temporal, de forma que se evalúe la capacidad de *R. okamurae* para mantener poblaciones de estas especies generalistas a largo plazo. En cualquier caso, nuestros datos no parecen apoyar esta posibilidad ya que la mayoría de las especies presentes en las dos macroalgas consideradas muestran abundancias similares. De hecho, los valores de densidad promedio suelen ser mayores en el alga invasora que en la nativa (escenario C y D en Figura 23), aunque los resultados de ANOVA no detectaban diferencias significativas en este parámetro (esto es probablemente debido a la alta variabilidad entre réplicas y estaciones de muestreo). De estos resultados podría incluso deducirse que la expansión de *R. okamurae* podría tener un efecto positivo sobre la densidad de epifauna. Esta no

es una hipótesis descabellada ya que, como se ha comentado en la introducción, la llegada de una especie invasora puede favorecer a determinadas especies nativas (proporcionando alimento o hábitat, reduciendo la competencia o la depredación, etc.) e incluso incrementar la biodiversidad de determinados sistemas (Rodríguez, 2006; Wright et al., 2014; Thomsen et al., 2016). Sin embargo, esto ocurre principalmente en hábitats degradados o poco productivos, donde la llegada de la especie invasora favorece el aumento de la complejidad (Vázquez-Luis, 2009; Gribben et al., 2013; Ramus et al., 2017). Por su parte, el coralígeno es un hábitat extraordinariamente diverso, complejo y bien estructurado, y el presente estudio únicamente abarca una pequeña proporción de la epifauna presente. Por ejemplo, queda aún por evaluar la respuesta de la fauna presente en los estratos más basales de macroalgas (las macroalgas bioconstructoras que son esenciales para el mantenimiento del sistema y la pequeña fauna móvil que habita en esos intersticios). Por otra parte, también quedan por analizar los efectos en cascada que las alteraciones en la epifauna pueden tener sobre el resto de la comunidad y el funcionamiento del ecosistema. Por ejemplo, independientemente del efecto positivo o negativo sobre la densidad de epifauna, *R. okamurae* puede alterar la disponibilidad de alimento para aquellos niveles tróficos más altos que tienen a la epifauna como su principal recurso alimenticio (los datos anteriormente discutidos sugieren que *R. okamurae* puede estar disminuyendo la disponibilidad de este recurso). La estructura trófica de la epifauna asociada a *R. okamurae* es claramente diferente de la observada en sustratos nativos (mayor dominancia de especies detritívoras y menos número de omnívoros, herbívoros, parásitos y carnívoros), lo cual tendrá unas repercusiones desconocidas aunque probables en la dinámica trófica bentónica. De nuevo, sería necesario llevar a cabo estudios específicos y monitorizaciones a largo plazo, ya que la alteración de los procesos ecológicos frecuentemente no genera respuestas de carácter inmediato, siendo necesarios periodos de tiempo más amplios para detectar las consecuencias de dichas perturbaciones.

CONCLUSIONES

El presente trabajo proporciona claras evidencias de la falta de equivalencia funcional entre *R. okamurae* y otros hospedadores sésiles nativos presentes en la costa de Ceuta. De acuerdo con nuestros resultados, la mayoría de las especies que componen la epifauna parecen poco vulnerables a la expansión de *R. okamurae*, lo cual probablemente esté relacionado con el carácter generalista de estas especies y su rápida dinámica poblacional. No obstante, la epifauna más especializada parece incapaz de adaptarse a la presencia de este nuevo substrato y, por tanto, se verá negativamente afectada por la llegada de la especie invasora. Estas interacciones muy específicas ente hospedadores y su fauna asociada es más común en invertebrados sésiles, los cuales son, además, los hospedadores que contribuyen en mayor medida a la heterogeneidad espacial en las comunidades epifaunales. Por todo ello, el desplazamiento competitivo de invertebrados sésiles por parte de *R. okamurae* presumiblemente conducirá a una pérdida de biodiversidad de fauna asociada y una homogeneización espacial de estas comunidades. Estos resultados deben ser tenidos en cuenta por las autoridades locales y otros organismos competentes a la hora de diseñar estrategias de gestión encaminadas a la conservación del coralígeno.

Sin embargo, es necesario un mejor conocimiento de la biología de la fauna asociada y de su papel en el funcionamiento del ecosistema es necesario para desarrollar estimas fiables de la respuesta de la epifauna del coralígeno (y de estos hábitats en su conjunto) ante invasiones biológicas. En el contexto concreto de la invasión del coralígeno por parte de *R. okamurae*, algunas líneas de investigación recomendables abarcarían el estudio de la respuesta de los organismos incrustantes y la endofauna, así como estudios experimentales que exploren la protección que ofrece *R. okamurae* frente a especies que depredan sobre la epifauna. Esta última se trata de una aproximación que permitiría empezar a dilucidar los posibles efectos en cascada que la llegada de *R. okamurae* puede tener sobre la dinámica trófica del sistema. Por otro lado, la presencia de comunidades del coralígeno en otras zonas del Mar de Alborán aún no invadidas por *R. okamurae* (o aún en una fase inicial del proceso de invasión) proporcionan una buena oportunidad para desarrollar

estudios temporales comparativos que monitoricen la respuesta de estos hábitats ante la llegada y expansión del alga invasora.

AGRADECIMIENTOS

El presente estudio ha sido financiado por el “Instituto de Estudios Ceutíes: Ayudas a la Investigación 2018”. Los autores también agradecen a José Manuel Ávila y Javier Ibáñez (WATERGAMES S. L. U.) por su colaboración durante la recogida de muestras y su estancia en la Estación de Biología Marina del Estrecho.

BIBLIOGRAFÍA

- Abele, L.G. y Patton W.R. (1976). The size of coral heads and the community ecology of associated decapods crustaceans. *Journal of Biogeography*, 3, 35–47.
- Abdelahad, N., Barbato, F., O’Heir, S., Frantini, F., Valletta, A., Ninivaggi, L. y Alfinito, S. (2002). Reproduction of *Sphaerococcus coronopifolius* (Gigartinales, Rhodophyta) in Natural Populations of the Lazio Coasts (Central Italy) and in Culture. *Cryptogamie Algologie*, 37(4), 265–272.
- Agastsuma, Y., Kuwahara, Y. y Taniguchi, K. (2005). Life cycle of *Dilophus okamurai* (Phaeophyceae) and its associated invertebrate fauna in Onagawa Bay, Japan. *Fisheries Science*, 71, 1107–1114.
- Airolidi, L. (2000). Responses of algae with different life histories to temporal and spatial variability of disturbance in subtidal reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 195, 81–92. <https://doi.org/10.3354/meps195081>
- Altamirano, M., de La Rosa Álamos, J. y Martínez Medina, F.J. (2016). Arribazones de la especie exótica *Rugulopteryx okamurai* (E.Y. Dawson) I.K. Hwang, W.J. Lee y H.S. Kim (Dictyotales, Ochrophyta) en el Estrecho de Gibraltar: primera cita para el Atlántico y España. *Algas*, 52, 20.
- Anderson, M.J., Gorley, R.N. y Clarke, K.R. (2008). *PERMANOVA + for PRIMER. Guide to software and statistical methods*. PRIMER-E Ltd, Plymouth.
- Arrontes, J. (1990). Diet, food preference and digestive efficiency in intertidal isopods inhabiting macroalgae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 139(3), 231–249. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(90\)90149-7](https://doi.org/10.1016/0022-0981(90)90149-7)
- Ballesteros, E. (2006). Mediterranean coralligenous assemblages: A synthesis of present knowledge. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 44, 123–195.

- Belsher, T. y Meinesz, A. (1995). Deep-water dispersal of the tropical alga *Caulerpa taxifolia* introduced into the Mediterranean. *Aquatic Botany*, 51(1–2), 163–169. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(95\)00469-G](https://doi.org/10.1016/0304-3770(95)00469-G)
- Bianchi, C.N., Boudouresque, C.F., Francour, P., Morri, C., Paravicini, V., Templado, J. y Zenetos, A. (2013). The changing biogeography of the Mediterranean Sea: from the old frontiers to the new gradients. *Bolletino dei Musei e degli Istituti Biologici dell'Università di Genova*, 75, 81–84.
- Birdsey, E.M., Johnston, E.L. y Poore, A.G.B. (2012). Diversity and cover of a sessile animal assemblage does not predict its associated mobile fauna. *Marine Biology*, 159, 551–560.
- Bologna, P.A.X. y Heck, K.L. (1999). Macrofaunal associations with seagrass epiphytes relative importance of trophic and structural characteristics. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 242(1), 21–39. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(99\)00092-1](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(99)00092-1)
- Boudouresque, C.F. (2004). Marine biodiversity in the Mediterranean; status of species, populations and communities. *Travaux Scientifiques Du Parc National de Port-Cros*, 20, 97–146.
- Boudouresque, C.F., Klein, J., Ruitton, S. y Verlaque, M. (2010.) *Biological Invasion: The Thau Lagoon, a Japanese Biological Island in the Mediterranean Sea*. In: Copros, T. y Scouzic, D. (eds) *Global change: mankind-marine environment interactions*. Springer, Dordrecht. pp. 151–156
- Bouhlal, R., Haslin, C., Chermann, J.C., Collic-Jouault, S., Singuin, C., Simon, G., Cerantola, S., Riadi, H. y Bourgougnon, N. (2011). Antiviral Activities of Sulfated Polysaccharides Isolated from *Sphaerococcus coronopifolius* (Rhodophyta, Gigartinales) and *Boergeseniella thuyoides* (Rhodophyta, Ceramiales). *Marine Drugs*, 9(7), 1187–1209.
- Cacabelos, E., Olabarria, C., Incera, M. y Troncoso, J.S. (2010). Do grazers prefer invasive seaweeds? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 393, 182–187.
- Carvalho, S., Cúrdia, J., Pereira, F., Guerra-García, J.M., Santos, M.N. y Cunha, M.R. (2014). Biodiversity patterns of epifaunal assemblages associated with the gorgonians *Eunicella gazella* and *Leptogorgia lusitanica* in response to host, space and time. *Journal of Sea Research*, 85, 37–47. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2013.10.001>

- Casas-Güell, E., Teixidó, N., Garrabou, J. y Cebrian, E. (2015). Structure and biodiversity of coralligenous assemblages over broad spatial and temporal scales. *Marine Biology*, 3, 901–912. <https://doi.org/10.1007/s00227-015-2635-7>
- Castelló, J. (2002). A new species of Austrofilius (Crustacea, Isopoda, Janiridae) from the Western Mediterranean. *Scientia Marina*, 66(3), 257–264.
- Castelló, J. (2012). Isopods (Isopoda), excluding Epicaridea, from the oceanographic expeditions “Fauna III/IV” (MNCN) in the Levantine archipelagos of the Iberian Peninsula (Western Mediterranean”. *Crustaceana*, 85(11), 1281–1304.
- Cebrian, E., Linares, C., Marschal, C. y Garrabou, J. (2012). Exploring the effects of invasive algae on the persistence of gorgonian populations. *Biological Invasions*, 14(12), 2647–2656. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0261-6>
- Cerrano, C., Danovaro, A.R., Gambi, A.C., Pusceddu, A.A., Riva, A.A. y Schiaparelli, A.S. (2010). Gold coral (*Savalia savaglia*) and gorgonian forests enhance benthic biodiversity and ecosystem functioning in the mesophotic zone. *Biodiversity and Conservation*, 19, 153–167. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9712-5>
- Clarke, K.R. y Gorley, R.N. (2006). *PRIMER v6: User Manual/ Tutorial*. PRIMER-E Ltd, Plymouth.
- Clavel, J., Julliard, R. y Devictor, V. (2011). Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(4), 222–228. <https://doi.org/10.1890/080216>
- Cocito, S. (2004). Bioconstruction and biodiversity: their mutual influence. *Scientia Marina*, 68(S1), 137–144. <https://doi.org/10.3989/scimar.2004.68s1137>
- Conradi, M., Megina, C. y López-González, P.J. (2004). Sibling species of copepods in association with Mediterranean gorgonians. *Scientia Marina*, 68, 85–96.
- Conradi, M., López-González, P.J. y García-Gómez, J.C. (1997). The Amphipod Community as a Bioindicator in Algeciras Bay (Southern Iberian Peninsula) Based on a Spatio-Temporal Distribution. *Marine Ecology*, 18(2), 97–111. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1997.tb00430.x>
- Conradi, M., López-González, P.J., Cervera, J.L. y García-Gómez, J.C. (2000). Seasonality and spatial distribution of peracarids associated with the Bryozoan *Bugula neritina* in Algeciras Bay, Spain. *Journal of Crustacean Biology*, 20(2): 334–349.
- de Caralt, S. y Cebrian, E. (2013). Impact of an invasive alga (*Womersleyella setacea*) on sponge assemblages: Compromising the viability of future

- populations. *Biological Invasions*, 15(7), 1591–1600. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0394-7>
- de Ville d'Avray, L., Ami, D., Chenuil, A., David, R. y Féral, J.P. (2019). Application of the ecosystem service concept at a small-scale: The cases of coralligenous habitats in the North-western Mediterranean Sea. *Marine Pollution Bulletin*, 138, 160–170. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.10.057>
- Dailianis, T., Tsigenopoulos, S., Dounas, C. y Voultsiadou, E. (2011). Genetic diversity of the imperilled bath sponge *Spongia officinalis* Linnaeus, 1759 across the Mediterranean Sea: patterns of population differentiation and implications for taxonomy and conservation. *Molecular Ecology*, 20, 3757–3772.
- Devictor, V., Julliard, R. y Jiguet, F. (2008). Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos*, 117(4), 507–514. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16215.x>
- Di Franco, A., Milazzo, M., Baiata, P., Tomasello, A. y Chemello, R. (2009). Scuba diver behaviour and its effects on the biota of a Mediterranean marine protected area. *Environmental Conservation*, 36(1), 32–40. <https://doi.org/10.1017/S0376892909005426>
- Drake, J.M. y Lodge, D.M. (2004). Global hotspots of biological invasions: evaluating options for ballast-water management. *Proceedings of the Royal Society Ser B Biol.*, 271, 575–580.
- El Aamri, F., Idhalla, M. y Tamsouri, M.N. (2018). Occurrence of the invasive brown seaweed *Rugulopteryx okamurae* (EY Dawson) IK Wang, WJ Lee and HS Kim (Dictyotales, Phaeophyta) in Morocco (Mediterranean Sea). *MedFAR*, 1, 103–121.
- Enge, S., Nylund, G.M., Harder, T. y Pavia, H. (2012) An exotic chemical weapon explains low herbivore damage in an invasive alga. *Ecology*, 93(12), 2736–2745.
- Epstein, G., Hawkins, S.J. y Smale, D.A. (2019). Identifying niche and fitness dissimilarities in invaded marine macroalgal canopies within the context of contemporary coexistence theory. *Scientific Reports*, 9(1), 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-45388-5>.
- Espinosa, F., Navarro-Barranco, C., González, A.R., Maestre, M., García-Gómez, J.C., Benhoussa, A., Limam, A. y Bazairi, H. (2014). A combined approach to assessing the conservation status of Cap des Trois Fourches as a potential MPA: Is there a shortage of MPAs in the Southern Mediterranean? *Mediterranean Marine Science*, 15(3), 654–666 <https://doi.org/10.12681/mms.775>.

- Espinosa, F., Ostalé-Valriberas, E., Maestre, M., González, A. R., Ouerghi, A., Sghaier, Y.R. y Bazairi, H. (2019). Sighting of a red coral [*Corallium rubrum* (Linnaeus, 1758)] population living at Gibraltar Strait. *Regional Studies in Marine Science*, 29, 100641. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2019.100641>
- Fava, F., Ponti, M. y Abbiati, M. (2016). Role of recruitment processes in structuring coralligenous benthic assemblages in the northern Adriatic continental shelf. *PLoS ONE*, 11(10), e0163494 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0163494>
- Fauchald, K. y Jumars, P.A. (1979). The diet of worms; A study of polychaete feeding guilds. *Oceanography and Marine Biology: An annual Review*, 17, 193–284.
- Ferdegini, F., Acunto, S., Cocito, S. y Cinelli, F. (2000). Variability at different spatial scales of a coralligenous assemblage at Giannutri Island (Tuscan Archipelago, northwest Mediterranean). In: Jones, M.B., Azevedo, J.M.N., Neto, A.I., Costa, A.C. y Frias, A.M. (Eds.) *Island, Ocean and Deep-Sea Biology* Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-017-1982-7_3
- Ferrera de Castro, J.L., Sánchez Hernández, J., Ríos-Jiménez, F., Martínez-Chacón, M., Torres Alba, J.S. y Meneses Sores, V. (2018). *Guía de los Moluscos Marinos y Continentales del Campo de Gibraltar*. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio, Junta de Andalucía. Editorial Ornitor.
- Galli, G. (2015). *Modelling Mediterranean corals and coralligenous habitats*. PhD Thesis. Università degli Studi di Trieste.
- Gambi, M.C., Zupo, V., Buia, M.C. y Mazzella, L. (2000). Feeding ecology of *Platynereis dumerilii* (Audouin y Milne-Edwards) in the seagrass *Posidonia oceanica* system: The role of epiphytic flora (Polychaeta, Nereididae). *Ophelia*, 53, 189–202. Doi.10.1080/00785326.2000.10409449
- García-Gómez, J.C., González, A.R., Maestre, M.J. y Espinosa, F. (2020a). Detect coastal disturbances and climate change effects in coralligenous community through sentinel stations. *PlosOne*, 15(5): e0231641.
- García-Gómez, J.C., Sempere-Valverde, J., González, A.R., Martínez-Chacón, M., Olaya-Ponzone, L., Sánchez-Moyano, E., Ostalé-Valriberas, E. y Megina, C. (2020b). From exotic to invasive in record time: The extreme impact of *Rugulopteryx okamurae* (Dictyotales, Ochrophyta) in the strait of Gibraltar. *Science of the Total Environment*, 704, 135408. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135408>
- Garrabou, J., Gómez-Gras, D., Ledoux, G.B., Linares, C., Bensoussan, N. y López-Sendino, P. et al. (2019). Collaborative Database to Track Mass Mortality

- Events in the Mediterranean Sea. *Frontiers in Marine Science*, 6, 707. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00707>
- Gestoso, I.A., Olabarria, C.A. y Troncoso J.S. (2010). Variability of epifaunal assemblages associated with native and invasive macroalgae. *Marine and Freshwater Research*, 61, 724–731. <https://doi.org/10.1071/MF09251>
- Gestoso, I., Olabarria, C. y Troncoso, J.S. (2012). Effects of macroalgal identity on epifaunal assemblages: Native species versus the invasive species *Sargassum muticum*. *Helgoland Marine Research*, 66(2), 159–166. <https://doi.org/10.1007/s10152-011-0257-0>
- Giakoumi, S., Sini, M., Gerovasileiou, V., Mazor, T., Beher, J., Possingham, H.P., Abdulla, A., Çinar, M.E., Dendrinou, P., Gucu, A.C., Karamanlidis, A.A., Rodic, P., Panayotidis, P., Taskin, E., Jaklin, A., Voultsiadou, E., Webster, C., Zenetos, A. y Katsanevakis, S. (2013). Ecoregion-Based Conservation Planning in the Mediterranean: Dealing with Large-Scale Heterogeneity. *PLoS ONE*, 8(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0076449>
- Gili, J. M. y Coma, R. (1998). Benthic suspension feeders: Their paramount role in littoral marine food webs *Trends in Ecology and Evolution*, 13(8), 316–321. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01365-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01365-2)
- Gofas, S., Moreno, D. y Salas, C. (2011). *Moluscos marinos de Andalucía*. Universidad de Málaga, Junta de Andalucía.
- Gribben, P.E., Byers, J.E., Wright, J.T. y Glasby, T.M. (2013). Positive versus negative effects of an invasive ecosystem engineer on different components of a marine ecosystem. *Oikos*, 122(6), 816–824. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20868.x>
- Gubbay, S., Sanders, N., Haynes, J.A., Rodwell, J.R., Nieto, A., García-Criado, M., Beal, S., Borg, J., Kennedy, M., Micu, D., Otero, M., Saunders, G. y Calix, M. (2016). *European Red List of Habitats. Part 1. Marine Habitats*. <https://doi.org/10.2779/032638>
- Guerra-García, J.M. (2001). Habitat use of the Caprellidea (Crustacea: Amphipoda) from Ceuta. *Ophelia*, 55(1), 27–38. <https://doi.org/10.1080/00785236.2001.10409471>
- Guerra-García, J.M., Cabezas, M.P., Baeza-Rojano, E., Espinosa, F. y García-Gómez, J.M. (2009) Is the north side of the Strait of Gibraltar more diverse than the south side? A case study using the intertidal peracarids (Crustacea: Malacostraca) associated to the seaweed *Corallina elongata*. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 89, 387–397.

- Guerra-García, J.M., Corzo, J. y García-Gómez, J.C. (2002). Clinging behaviour of the Caprellidea (Amphipoda) from the Strait of Gibraltar. *Crustaceana*, 75(1), 41–50.
- Guerra-García, J.M. y García-Gómez, J.C. (2004). Polychaete assemblages and sediment pollution in a harbor with two opposing entrances. *Helgoland Marine Research*, 58:183–191.
- Guerra-García, J.M., Navarro-Barranco, C., Corzo, J., Cobos-Muñoz, V., García-Adiego, E.M., Giménez, F.S. y García-Gómez, J.C. (2013). An illustrated key to the soft-bottom caprellids (Crustacea: Amphipoda) of the Iberian Peninsula and remarks to their ecological distribution along the Andalusian coast. *Helgoland Marine Research*, 67(2), 321–336. <https://doi.org/10.1007/s10152-012-0324-1>
- Guerra-García, J.M., Ros, M., Izquierdo, D. y Soler-Hurtado, M.M. (2012). The invasive *Asparagopsis armata* versus the native *Corallina elongata*: Differences in associated peracarid assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 15, 416–417.
- Guerra-García, J.M., Sánchez-Moyano, J.E. y García-Gómez, J.C. (2001). Two new hairy species of *Caprella* (Amphipoda) from the Strait of Gibraltar, with a Redescription of *Caprella grandimana*. *Journal of Crustacean Biology*, 21(4), 1014–1030.
- Guerra-García, J.M. y Takeuchi, I. (2002). The Caprellidea (Crustacea: Amphipoda) from Ceuta, North Africa, with the description of three species of *Caprella*, a key to the species of *Caprella* and a biogeographical discussion. *Journal of Natural History*, 36, 675–713.
- Guerra-García, J.M., Tierno de Figueroa, J.M., Navarro-Barranco, C., Ros, M., Sánchez-Moyano, J.E. y Moreira, J. (2014). Dietary analysis of the marine Amphipoda (Crustacea: Peracarida) from the Iberian Peninsula. *Journal of Sea Research*, 85, 58–517. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2013.08.006>
- Hay, M., Duffy, J.E. y Fenical, W. (1990). Host-plant specialization decrease predation on a marine amphipod: an herbivore in plant's clothing. *Ecology*, 71, 733–743.
- Hwang, L.K., Lee, W.J., Kims, H.S. y De Clerk, O. (2009). Taxonomical reappraisal of *Dilophus okamurae* (Dictyotales, Phaephyta) from the western Pacific Ocean. *Phycologia*, 48, 1–12.
- Jones, M.B. y Smaldon, G. (1988). Aspects of the biology of a population of the cosmopolitan brittlestar *Amphipholis squamata* (Echinodermata) from

- the Firth of Forth, Scotland. *Journal of Natural History*, 23, 613–625, doi. 10.1080/00222938900770341
- Kim, H., Hawkins, L., Godbold, J., OH, C., Rho, H. y Hawkins, S. (2019). Comparison of nematode assemblages associated with *Sargassum muticum* in its native range in South Korea and as an invasive species in the English Channel. *Marine Ecology Progress Series*, 611, 95–110. <https://doi.org/10.3354/meps12846>
- Klein, J.C., y Verlaque, M. (2009). Macrophyte assemblage associated with an invasive species exhibiting temporal variability in its development pattern. *Hydrobiologia*, 636(1), 369–378. <https://doi.org/10.1007/s10750-009-9966-7>
- Kumagai, N.H. y Aoki, M.N. (2003). Seasonal changes in the epifaunal community on the shallow-water gorgonian *Melithaea flabellifera*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 83(6), 1221–1222. <https://doi.org/10.1017/S002531540300852X>
- Kurata, K., Suzuki, M., Shiraishi, K. y Taniguchi, K. (1988). Spatane-type diterpenes with biological activity from the brown alga *Dilophus okamurai*. *Phytochemistry*, 27(5), 1321–1324. [https://doi.org/10.1016/0031-9422\(88\)80185-7](https://doi.org/10.1016/0031-9422(88)80185-7)
- Lattig, P. y Martin, D. (2009). A taxonomic revision of the genus *Haplosyllis* Langerhans, 1887 (Polychaeta: Syllidae: Syllinae). *Zootaxa*, 1887(2220), 1–40. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2220.1.1>
- Lattig, P., San Martín, G. y Martin, D. (2007). Taxonomic and morphometric analyses of the *Haplosyllis spongicola* complex (Polychaeta: Syllidae: Syllinae) from Spanish seas, with re-description of the type species and descriptions of two new species. *Scientia Marina*, 71(3), 551–570. <https://doi.org/10.3989/scimar.2007.71n3551>
- Linares, C., Doak, D.F., Coma, R., Díaz, D. y Zabala, M. (2007). Life history and viability of a long-lived marine invertebrate: the octocoral *Paramuricea clavata*. *Ecology*, 88(4), 918–928. <https://doi.org/10.1890/05-1931>
- Lutz, M.L., Minchinton, T.E. y Davis, A.R. (2019). Differences in architecture between native and non-indigenous macroalgae influence associations with epifauna. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 514–515, 76–86. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2019.03.006>
- Macias, D., Echevarría, F., Bruno, M. y Garcia, C.M. (2010). *The Strait of Gibraltar: tides, topography and associated biological effects*. In Wright, L.L. (ed) Sea level rise, coastal engineering, shorelines and tides. Nova Publisher, New York.

- Maggi, E., Benedetti-Cecchi, L., Castelli, A., Chatzinikolaou, E., Crowe, T.P., Ghedini, G., Kotta, J., Lyons, D. A., Ravaglioli, C., Rilov, G., Rindi, L. y Bulleri, F. (2015). Ecological impacts of invading seaweeds: a meta-analysis of their effects at different trophic levels. *Diversity and Distributions*, 21(1), 1–12. <https://doi.org/10.1111/ddi.12264>
- Martin, C.S., Giannoulaki, M., De Leo, F., Scardi, M., Salomidi, M., Knittweis, L., Pace, M.L. et al. (2014). Coralligenous and maërl habitats: predictive modelling to identify their spatial distributions across the Mediterranean Sea. *Scientific Reports*, 4, 5073. <https://doi.org/10.1038/srep05073>
- Martin, D., Núñez, J., Riera, R. y Gil, J. (2002). On the associations between *Haplosyllis* (Polychaeta, Syllidae) and gorgonians (Cnidaria, Octocorallaria), with the description of a new species. *Biological Journal of the Linnean Society*, 77(4), 455–477. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2002.00117.x>
- McKinney, M.L. y Lockwood, J.L. (1999). Biotic homogenization: A few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution*, 14(11), 450–453. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01679-1](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01679-1)
- Mokhtar-Jamaï, K., Pascual, M., Ledoux, J.B., Coma, R., Féral, J.P., Garrabou, J. y Aurelle, D. (2011). From global to local genetic structuring in the red gorgonian *Paramuricea clavata*: the interplay between oceanographic conditions and limited larval dispersal. *Molecular Ecology*, 20(16), 3291–3305.
- Molodtsova, T.N., Britayev, T.A. y Martín, D. (2016). Cnidarians and their polychaete symbionts. In: Goffredo S, Dubinsky (eds.) *The Cnidaria, Past, Present and Future*. Springer International Publishing, Switzerland, pp: 387–413
- Naranjo, C., García-Lafuente, J., Sannino, G. y Sánchez-Garrido, J.C. (2014). How much do tides affect the circulation of the Mediterranean Sea? From local processes in the Strait of Gibraltar to basin-scale effects. *Progress in Oceanography*, 127, 108–116
- Navarro-Barranco, C., Guerra-García, J.M., Sánchez-Tocino, L., Ros, M., Florido, M. y García-Gómez, J.C. (2015). Colonization and successional patterns of the mobile epifaunal community along an environmental gradient in a marine cave. *Marine Ecology Progress Series*, 521, 105–115. <https://doi.org/10.3354/meps11126>
- Navarro-Barranco, C., Muñoz-Gómez, B., Saiz, D., Ros, M., Guerra-García, J.M., Altamirano, M., Ostalé-Valriberas, E. y Moreira, J. (2019). Can invasive habitat-forming species play the same role as native ones? The case of the exotic

- marine macroalga *Rugulopteryx okamurae* in the Strait of Gibraltar. *Biological Invasions*, 21(11), 3319–3334. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02049-y>
- Navarro-Barranco, C., Florido, M., Ros, M., González-Romero, P. y Guerra-García, J.M. (2018). Impoverished mobile epifaunal assemblages associated with the invasive macroalga *Asparagopsis taxiformis* in the Mediterranean Sea. *Marine Environmental Research*, 141, 44–52. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2018.07.016>
- Navarro-Barranco, C., Guerra-García, J.M., Sánchez-Tocino, L., Florido, M. y García-Gómez, J.C. (2016). Amphipod community associated with invertebrate hosts in a Mediterranean marine cave. *Marine Biodiversity*, 46(1), 105–112. <https://doi.org/10.1007/s12526-015-0328-6>
- Noyer, C. y Becerro, M. (2012). Relationship between genetic, chemical, and bacterial diversity in the Atlanto-Mediterranean bath sponge *Spongia lamella*. *Hydrobiologia*, 687, 85–99.
- Ocaña, O., Alfonso-Carrillo, J.M. y Ballesteros, E. (2016). Massive proliferation of a dictyotalean species (Phacophyceae, Ochrophyta) through the Strait of Gibraltar. *Revista de la Academia Canaria de Ciencias*, 28, 165–169.
- Ocaña, O. y Ramos, A. (2009). *Los paisajes sumergidos de la Región de Ceuta y su biodiversidad*. Fundación Museo del Mar de Ceuta. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Ólafsson, E. (2017). *Marine Macrophytes as Foundation Species*. CRC Press.
- Olden, J.D. (2006). Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography*, 33(12), 2027–2039. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01572.x>
- Paternello, T., Volckaert, F.A.M.J. y Castilho, R. (2007). Pillars of Hercules: Is the Atlantic-Mediterranean transition a phylogeographical break? *Molecular Ecology*, 16, 4426–4444.
- Parapar, J., San Martín, G., Urgorri, V., Besteiro, C. (1993). Anélidos poliquetos mesopsámicos de la costa de Ceuta (España). *Cahiers de Biologie Marine*, 34: 363–381.
- Pérez-Portela, R., Noyer, C. y Becerro, M.A. (2015). Genetic structure and diversity of the endangered bath sponge *Spongia lamella*. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 25, 365–379.
- Piazza, V., Roussis, V., Garaventa, F., Greco, G., Smyrniotopoulos, V., Vagias, C. y Faimali, M. (2011). Terpenes from the Red Alga *Sphaerococcus coronopifolius*

- Inhibit the Settlement of Barnacles. *Marine Biotechnology*, 13(4), 764–772. <https://doi.org/10.1007/s10126-010-9337-4>
- Piazzzi, L., Balata, D., Cecchi, E., Cinelli, F. y Sartoni, G. (2009). Species composition and patterns of diversity of macroalgal coralligenous assemblages in the north-western Mediterranean Sea. *Journal of Natural History*, 44(1–2), 1–22. <https://doi.org/10.1080/00222930903377547>
- Piazzzi, L. y Balata, D. (2008). The spread of *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* in the Mediterranean Sea: An example of how biological invasions can influence beta diversity. *Marine Environmental Research*, 65(1), 50–61. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2007.07.002>
- Piazzzi, L. y Balata, D. (2009). Invasion of alien macroalgae in different Mediterranean habitats. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9224-3>
- Piazzzi, L. y Ceccherelli, G. (2006). Persistence of biological invasion effects: Recovery of macroalgal assemblages after removal of *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 68(3–4), 455–461. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.02.011>
- Piazzzi, L. Gennaro, P. y Balata, D. (2012). Threats to macroalgal coralligenous assemblages in the Mediterranean Sea. *Marine Pollution Bulletin*, 64(12), 2623–2629. <https://doi.org/10.1016/J.MARPOLBUL.2012.07.027>
- Piniella, F. y Walliser, J. (2013). Maritime safety in the Strait of Gibraltar: taxonomy and evolution of emergencies rate in 200–2004 period. *Journal of Maritime Research*, 10, 25–30.
- Pinteus, S., Alves, C., Monteiro, H., Araújo, E., Horta, A. y Pedrosa, R. (2015). *Asparagopsis armata* and *Sphaerococcus coronopifolius* as a natural source of antimicrobial compounds. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 31(3), 445–451. <https://doi.org/10.1007/s11274-015-1797-2>
- Plicanti, A., Iacofano, D., Bertocci, I. y Lo Brutto, S. (2017). The amphipod assemblages of *Sabellaria alveolata* reefs from the NW coast of Portugal: An account of the present knowledge, new records, and some biogeographic considerations. *Marine Biodiversity*, 47, 521–534.
- Ponti, M., Grech, D., Mori, M., Perlini, R.A., Ventra, V., Panzalis, P.A. y Cerrano, C. (2016). The role of gorgonians on the diversity of vagile benthic fauna in Mediterranean rocky habitats. *Marine Biology*, 163, 120.

- Ponti, M., Perlini, R.A., Ventra, V., Grech, D. y Abbiati, M. (2014). Ecological Shifts in Mediterranean Coralligenous Assemblages Related to Gorgonian Forest Loss. *PLoS ONE* 9(7): e102782. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0102782>
- Poore, A.G.B., Watson, M.J., De Nys, R., Lowry, J.K. y Steinberg, P.D. (2000). Patterns of host use among alga- and sponge-associated amphipods. *Marine Ecology Progress Series*, 208, 183–196. <https://doi.org/10.3354/meps208183>
- Pronzato, R. y Manconi, R. (2008). Mediterranean commercial sponges: over 5000 years of natural history and cultural heritage. *Marine Ecology*, 29(2), 146–166.
- Pronzato, R., Sidri, M., Sorcier, M., Cappello, M. y Manconi, R. (1999). Sponge shape as a taxonomic carácter: the case of *Spongia officinalis* and *Spongia agaricina*. *Memoirs Queensland Museum*, 44, 456–461.
- Ramus, A.P., Silliman, B.R., Thomsen, M.S. y Long, Z.T. (2017). An invasive foundation species enhances multifunctionality in a coastal ecosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(32), 8580–8585. <https://doi.org/10.1073/pnas.1700353114>
- Raniello, R., Lorenti, M., Brunet, C. y Buia, M.C. (2006). Photoacclimation of the invasive alga *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* to depth and daylight patterns and a putative new role for siphonaxanthin. *Marine Ecology*, 27(1), 20–30.
- Rennó, R., Lorena, B., Tina, G.A., Jean, H., Vitule, J.R.S. y Jeschke, J.M. (2018). Structuring evidence for invasional meltdown: broad support but with biases and gaps. *Biological Invasions*, 20, 923–936. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1582-2>
- Rodrigues, S., Alves, C., Horta, A., Pinteus, S., Silva, J., Culioli, G., Thomas, O.P. y Pedrosa, R. (2015). Antitumor and Antimicrobial Potential of Bromoditerpenes Isolated from the Red Algae, *Sphaerococcus coronopifolius*. *Marine Drugs*, 13(2), 713–726.
- Rodriguez, L.F. (2006). Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when, and why these impacts occur. *Biological Invasions*, 8(4), 927–939. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-5103-3>
- Rodríguez-Prieto, C., Ballesteros, E., Boisset, F. y Afonso-Carillo, J. (2013). *Guía de las macroalgas y fanerógamas marinas del Mediterráneo Occidental*. Ediciones Omega, Barcelona. 656pp.
- Ros, M., Navarro-Barranco, C., González-Sánchez, M., Ostalé-Valriberas, E., Cervera-Currado, L. y Guerra-García, J.M. (2020). Starting the stowaway

- pathway: the role of dispersal behavior in the invasion success of low-mobile marine species. *Biological Invasions*, Doi. 10.1007/s10530-020-02285-7.
- Rueda, J.L., Gofas, S., Urra, J. y Salas, C. (2009). A highly diverse molluscan assemblage associated with eelgrass beds (*Zostera marina* L.) in the Alboran Sea. Micro-habitat preference, feeding guilds and biogeographical distribution. *Scientia Marina*, 73(4), 679–700. Doi. 10.3989/scimar.2009.73n4679.
- Ruffo, S. (1982-1993). *The Amphipoda of the Mediterranean*. Institut Oceanographique, Monaco.
- Saarinen, A., Salovius-Laurén, S. y Mattila, J. (2018). Epifaunal community composition in five macroalgal species – What are the consequences if some algal species are lost? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 207, 402–413. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.08.009>
- Sánchez-Moyano, J.E., García-Adiego, E.M., Estacio, F.J. y García-Gómez, J.C. (2010). Effect of environmental factor son the spatial distribution of the epifauna of the alga *Halopteris scoparia* in Algeciras Bay, Southern Spain. *Aquatic Ecology*, 34, 355–367.
- Sánchez-Moyano J.E., y García-Gómez J.C. (1998). The arthropod community, especially Crustacea, as a bioindicator in Algeciras Bay (Southern Spain) base on a spatial distribution. *Journal of Coastal Research*, 14(3), 1119–1133.
- Sánchez-Moyano, J.E., Jiménez-Martín J.A. y García-Gómez, J.C. (1995). *Caprella santosrosai* n. sp. (Amphipoda: Caprellidea) from the Strait of Gibraltar (Southern Spain). *Ophelia*, 43(3), 197–204.
- Sardá, R. (1985). Anélidos Poliquetos del Estrecho de Gibraltar. I- Amphinomida, Spintherida y Phyllodocida. *Miscellània Zoològica* 9: 65–78.
- Sardà, R. (1988). Fauna de anélidos poliquetos de la región del estrecho de Gibraltar, II. Datos cualitativos poblacionales de las diferentes facies algales. *Butlletí de la Institució Catalana d’Història Natural*, 55(7): 5–15.
- Schaffelke, B., Smith, J.E. y Hewitt, C.L. (2006). Introduced macroalgae: a growing concern. *Journal of Applied Phycology*, 18, 529–541.
- Scinto, A., Bertolino, M., Calcinai, B., Huete-Stauffer, C., Previati, M., Romagnoli, T. y Cerrano, C. (2009). Role of *Paramuricea clavata* forest in modifying the coralligenous assemblages. *Symposium on the Coralligenous and Other Calcareous Bio-Concretions of the Mediterranean Sea*, 136–140.
- Sedano, F., Navarro-Barranco, C., Guerra-García, J.M. y Espinosa, F. (2020). From sessile to vagile: Understanding the importance of epifauna to assess the

- environmental impacts of coastal defence structures. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 235, 106616. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106616>
- Simberloff, D. y Von Holle, B. (1999). Positive interactions of nonindigenous species: Invasional meltdown? *Biological Invasions*, 1(1), 21–32. <https://doi.org/10.1023/A:1010086329619>
- Soler-Hurtado, M.M., Megina, C. y López-González, P.J. (2018). Structure of gorgonian epifaunal communities in Ecuador (eastern Pacific). *Coral Reefs*, 37(3), 723–736. <https://doi.org/10.1007/s00338-018-1697-7>
- Stella, J.S., Jones, G.P. y Pratchett, M.S. (2010). Variation in the structure of epifaunal invertebrate assemblages among coral hosts. *Coral Reefs*, 29(4), 957–973. <https://doi.org/10.1007/s00338-010-0648-8>
- Steneck, R.S. y Watling, L. (1982). Feeding Capabilities and Limitation of Herbivorous Molluscs: A functional Group Approach. *Marine Biology*, 68, 299–319. <https://doi.org/10.1007/BF00409596>
- Suárez-Jiménez, R., Hepburn, C.D., Hyndes, G.A., McLeod, R.J., Taylor, R.B. y Hurd, C.L. (2017). The invasive kelp *Undaria pinnatifida* hosts an epifaunal assemblage similar to native seaweeds with comparable morphologies. *Marine Ecology Progress Series*, 582, 45–55. <https://doi.org/10.3354/meps12321>
- Taylor, R.B. (1998). Short-term dynamics of a seaweed epifaunal assemblage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 227(1), 67–82. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(97\)00262-1](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(97)00262-1)
- Teixidó, N., Casas, E., Cebrián, E., Linares, C. y Garrabou, J. (2013). Impacts on Coralligenous Outcrop Biodiversity of a Dramatic Coastal Storm. *PLoS ONE*, 8(1), 53742. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0053742>
- Teixidó, N., Garrabou, J. y Harmelin, J.G. (2011). Low Dynamics, High Longevity and Persistence of Sessile Structural Species Dwelling on Mediterranean Coralligenous Outcrops. *PLoS ONE*, 6(8), 23744. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023744>
- Tena, J., Capaccioni-Azzati, R., Torres-Gavila, F.J. y Garcia-Carrascosa, A.M. (2000). Polychaetes associated with different facies of the photophilic algal community in the Chafarinas archipelago (SW Mediterranean). *Bulletin of Marine Science*, 67(1), 55–72.
- Terlizzi, A., Anderson, M.J., Fraschetti, S. y Benedetti-Cecchi, L. (2007). Scales of spatial variation in Mediterranean subtidal sessile assemblages at different

- depths. *Marine Ecology Progress Series*, 332, 25–39. <https://doi.org/10.3354/meps332025>
- Thomsen, Mads S., Byers, J.E., Schiel, D.R., Bruno, J.F., Olden, J.D., Wernberg, T. y Silliman, B.R. (2014). Impacts of marine invaders on biodiversity depend on trophic position and functional similarity. *Marine Ecology Progress Series*, 495, 39–47. <https://doi.org/10.3354/meps10566>
- Thomsen, M., Wernberg, T., South, P. y Schiel, D. (2016). Non-native Seaweeds drive changes in Marine Coastal Communities Around the World. In Z. Hu y C. Fraser (Eds.), *Seaweed Phylogeography: Adaptation and Evolution of Seaweeds under Environmental Change*. Springer. https://doi.org/10.1007/978-94-017-7534-2_6
- Townsend, C.R., Begon, M. y Harper, J.L. (2003). *Essentials of ecology*. Wiley.
- Turon, X., Codinal, M., Tarjuelol, I. y Uriz, M.J. (2000). Mass recruitment of *Ophiothrix fragilis* (Ophiuroidea) on sponges: settlement patterns and post-settlement dynamics. *Marine Ecology Progress Series*, 200, 201–212.
- UNEP-MAP-RAC/SPA. (2017). *Action Plan for the conservation of the coralligenous and other calcareous Bio-concretions in the Mediterranean sea*. Regional Activity Centre for the Mediterranean.
- Underwood, A.J. (1997). *Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Underwood, A.J. (2002). *GMAV-5 for Windows: An Analysis of Variance Programme*. University of Sydney, Sydney.
- Vader, W. (1984). Notes on Norwegian marine Amphipoda 7. Amphipod associates of Geodia sponges in western Norway. *Faunia norvegica Series A*, 5, 16–21.
- Valisano, L., Notari, F., Mori, M. y Cerrano, C. (2016). Temporal variability of sedimentation rates and mobile fauna inside and outside a gorgonian garden. *Marine Ecology*, 37(6), 1303–1314. <https://doi.org/10.1111/maec.12328>
- Vázquez-Luis, M., Sanchez-Jerez, P. y Bayle-Sempere, J.T. (2009). Comparison between amphipod assemblages associated with *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* and those of other Mediterranean habitats on soft substrate. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 84(2), 161–170. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.04.016>
- Veiga, P., Rubal, M. y Sousa-Pinto, I. (2014). Structural complexity of macroalgae influences epifaunal assemblages associated with native and invasive species.

- Marine Environmental Research*, 101(1), 115–123. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2014.09.007>
- Verdura, J., Linares, C., Ballesteros, E., Coma, R., Uriz, M.J., Bensoussan, N. y Cebrian, E. (2019). Biodiversity loss in a Mediterranean ecosystem due to an extreme warming event unveils the role of an engineering gorgonian species. *Scientific Reports*, 9(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-41929-0>
- Verlaque, M., Steen, F. y De Clerck, O. (2009). *Rugulopteryx* (Dicyotales, Phaeophyceae) a new genus recently introduced to the Mediterranean. *Phycologia*, 48, 536–542.
- Viejo, R.M. (1999). Mobile epifauna inhabiting the invasive *Sargassum muticum* and two local seaweeds in northern Spain. *Aquatic Botany*, 64(2), 131–149. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(99\)00011-X](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(99)00011-X)
- Weissappel, J.B. (2001). Distribution and diversity of the hyperbenthic amphipod family Calliopiidae in the different seas around the Greenland-Iceland-Faeroe-Ridge. *Sarsia*, 86(2), 143–151.
- Wright, J.T., Byers, J.E., DeVore, J.L. y Sotka, E.E. (2014). Engineering or food? mechanisms of facilitation by a habitat-forming invasive seaweed. *Ecology*, 95(10), 2699–2706. <https://doi.org/10.1890/14-0127.1>
- Zunino, S., Canu, D.M., Zupo, V. y Solidoro, C. (2019). Direct and indirect impacts of marine acidification on the ecosystem services provided by coralligenous reefs and seagrass systems. *Global Ecology and Conservation*, 18, e00625. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00625>
- Zunino, S., Melaku Canu, D., Marangon, F. y Troiano, S. (2020). Cultural Ecosystem Services Provided by Coralligenous Assemblages and *Posidonia oceanica* in the Italian Seas. *Frontiers in Marine Science*, 6, 823. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00823>

MATERIAL SUPLEMENTARIO

Dos publicaciones científicas adicionales, una de ellas aun en fase de elaboración, también recogen algunos de los resultados obtenidos en el presente proyecto.

En la primera de ella, realizada en colaboración con los doctores Filipe Costa y Pedro Vieira de la Universidad de Minho (Portugal), se recogerán los resultados obtenidos de la secuenciación genética de muestras adicionales de epifauna recogidas en las mismas estaciones y sobre los mismos hospedadores mencionados en esta memoria. El objetivo de dicho trabajo es el de realizar un inventario completo de la biodiversidad de epifauna asociada presente en estos hábitats, así como comparar los resultados obtenidos siguiendo la metodología tradicional anteriormente expuesta y los proporcionados mediante técnicas moleculares.

La segunda publicación recoge los resultados obtenidos en el Trabajo de Fin de Grado de María Solís, centrado en la fauna de foraminíferos presente en las muestras recolectadas en el coralígeno de Ceuta. Este trabajo se ha realizado en colaboración con el experto en taxonomía de foraminíferos Guillem Mateu Vincens, investigador de la Universitat de les Illes Balears y se encuentra publicado en la revista *Regional Studies in Marine Science* (Distribution patterns of epibiotic macrobenthic foraminifera associated to coralligenous habitats of the Strait of Gibraltar, 2022, 49: 102096). A continuación se muestran fotografías al microscopio electrónico de algunas de las especies identificadas.

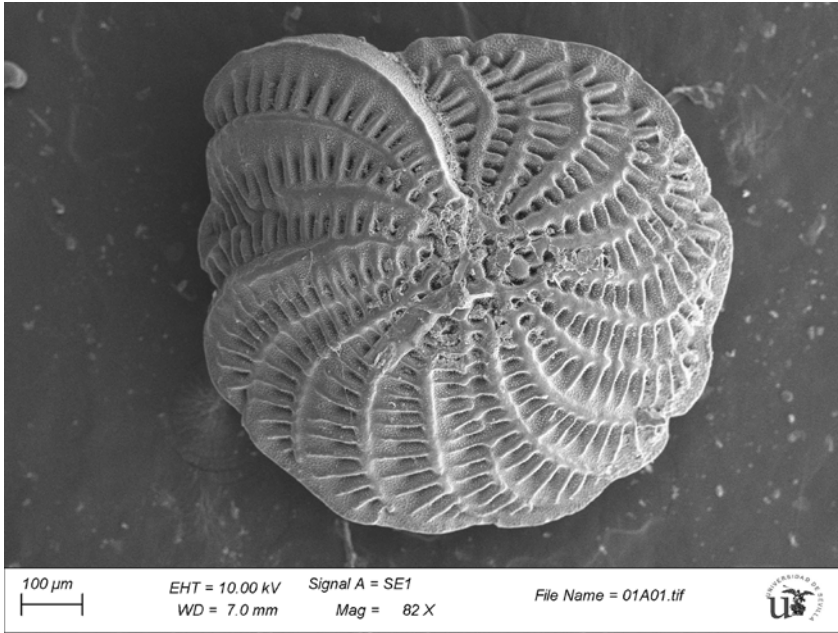


Figura S1. Vista de la cara espiral de un ejemplar de *Elphidium macellum*.

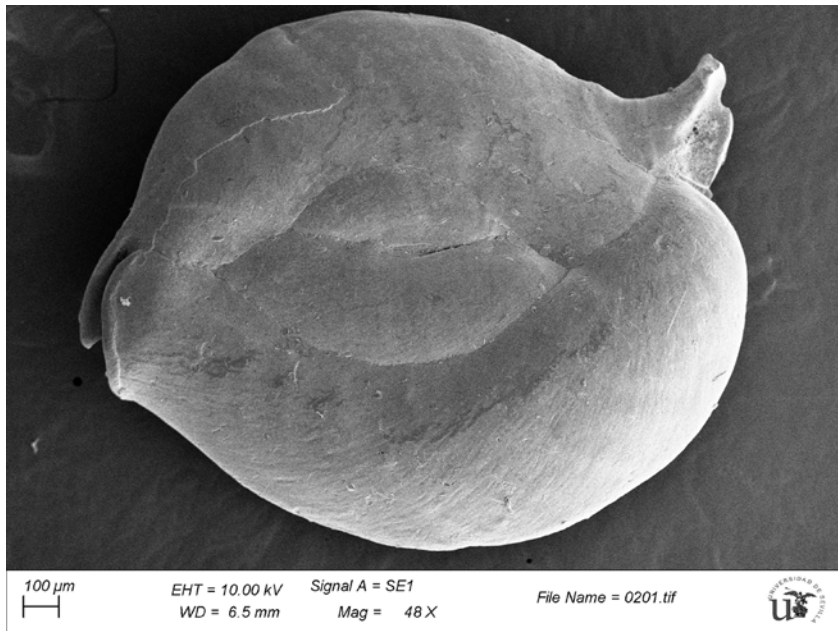


Figura S2. Ejemplar de *Massilina secans*.

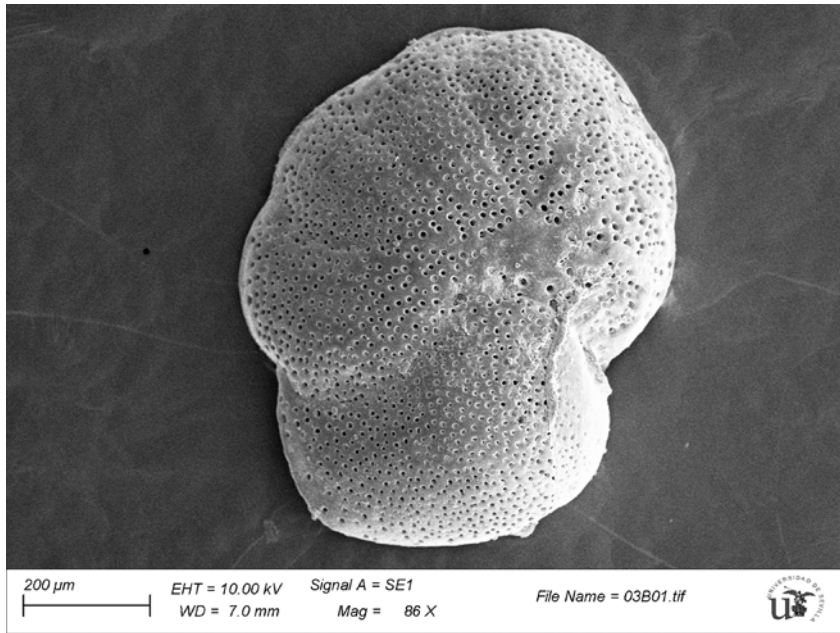


Figura S3. Vista de la cara espiral de un ejemplar de *Lobatula lobatula*.

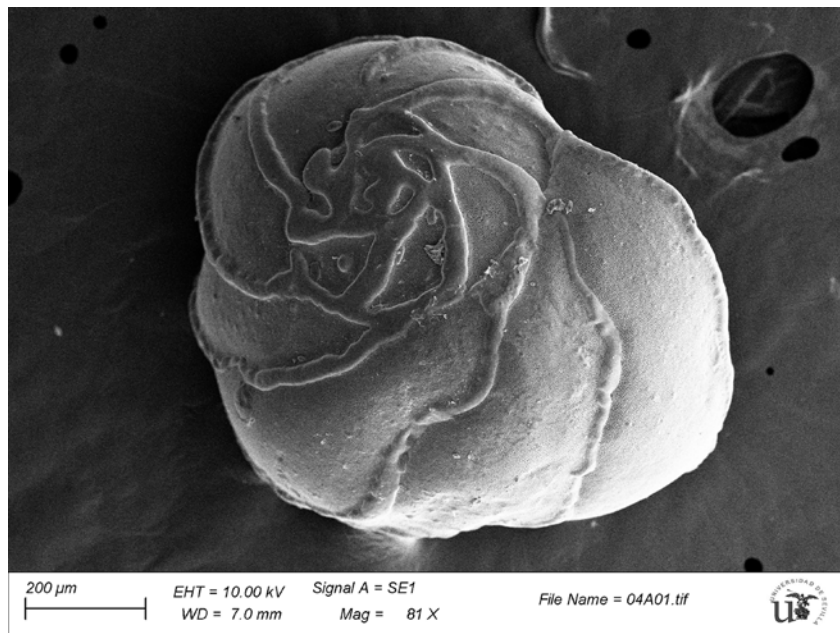


Figura S4. Vista dorsal de un ejemplar de *Poroeponides lateralis*.

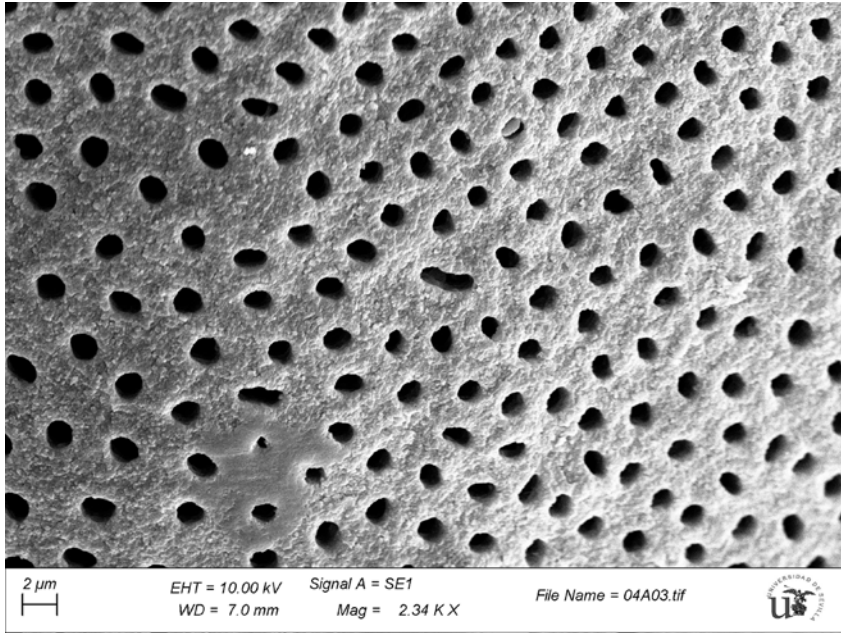


Figura S5. Detalle de las perforaciones en la pared externa de *Poroeponides lateralis*.

