

28 ESPECIES INVASORAS ACUÁTICAS Y CAMBIO CLIMÁTICO

Roberto Mendoza Alfaro,* Georgia Born-Schmidt,
Ignacio J. March Mifsut y Porfirio Álvarez Torres

RESUMEN / ABSTRACT	470
INTRODUCCIÓN	471
CAMBIO CLIMÁTICO	471
ALTERACIONES EN EL TRANSPORTE Y MECANISMOS DE INTRODUCCIÓN DE LAS ESPECIES	473
ESTABLECIMIENTO DE NUEVAS ESPECIES INVASORAS	474
ALTERACIÓN DE LOS IMPACTOS DE LAS ESPECIES INVASORAS EXISTENTES	480
ALGAS INVASORAS	481
CORONA DE ESPINAS	482
FLORACIONES ALGALES NOCIVAS	482
ENFERMEDADES	484
ALTERACIÓN DE LA DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES INVASORAS	485
EVENTOS METEOROLÓGICOS EXTREMOS	485
ESCAPES	486
BASURA	487
CORRIENTES	487
ALTERACIÓN DE LA EFICACIA DE LAS ESTRATEGIAS DE CONTROL	488
REFERENCIAS	489

* Autor para recibir correspondencia: <roberto.mendoza@yahoo.com>

Mendoza, R., G. Born-Schmidt, I.J. March y P. Álvarez. 2014. Especies invasoras acuáticas y cambio climático, en R. Mendoza y P. Koleff (coords.), *Especies acuáticas invasoras en México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, pp. 469-495.

RESUMEN

El cambio climático y las invasiones biológicas son procesos clave que se retroalimentan y afectan la biodiversidad global; por un lado, el cambio climático favorece la dispersión y el establecimiento de las especies, lo que agrava sus impactos y hace más difícil su control, mientras que las especies invasoras pueden influenciar la magnitud de los impactos del cambio climático, al alterar la estructura y función de los ecosistemas. Las importantes alteraciones causadas al ambiente por el cambio climático han exacerbado las invasiones biológicas mediante diferentes mecanismos. *a)* El cambio climático no solo ha provocado un incremento sustancial en el transporte de las especies, aumentando así la presión del propágulo, sino que también ha contribuido a la introducción de especies exóticas en nuevos hábitats al eliminar barreras biogeográficas. *b)* El incremento de la temperatura contribuye a la supervivencia de las especies exóticas al aumentar su habilidad competitiva y velocidad de propagación, favoreciendo así la colonización de nuevos hábitats. *c)* El calentamiento global hará más vulnerables a algunas de las especies nativas, poniéndolas en desventaja ante las especies invasoras que bajo estas condiciones podrán tener un crecimiento más rápido. Por ejemplo, los ciclos de vida de los patógenos y los parásitos podrían ser más cortos, volviéndose más infecciosos. Por otra parte, el efecto conjunto del aumento de la temperatura y la acidificación perturbarán ecosistemas clave como los arrecifes de coral, dando lugar a invasiones de macroalgas. El aumento de la temperatura también favorecerá la creación de zonas muertas y de florecimientos algales nocivos. *d)* La mayor frecuencia de eventos meteorológicos extremos y los cambios en la circulación oceánica continuarán contribuyendo con la expansión del área de repartición natural de varias especies acuáticas. *e)* Será necesario adaptar las medidas de control a los escenarios previstos para el cambio climático, así como las estrategias de restauración y particularmente de financiamiento, ya que la magnitud de las invasiones producto de los eventos extremos incrementará sin duda los costos de monitoreo y erradicación.

ABSTRACT

Climate change and biological invasions are key processes that reinforce each other and affect global biodiversity. On one hand, climate change favors the spread and establishment of exotic species, worsening their impacts and making their control more difficult; on the other hand, invasive species can increase the magnitude of impacts provoked by climate change by altering the structure and function of ecosystems. The significant changes to the environment caused by climate change have been exacerbating biological invasions through different mechanisms. a) Climate change has not only caused a substantial increase in the transport of species, increasing propagule pressure, but has also contributed to the introduction of alien species to new habitats due to the breakdown of different biogeographical barriers. b) Global warming is currently contributing to the survival of exotic species by increasing their competitive ability and their speed of dispersal, thus favoring the colonization of new habitats. c) Global warming will make some native species more vulnerable, putting them at a disadvantage against invasive species which under these conditions may have a faster growth. For example, pathogens and parasites will undergo shorter life cycles, thus becoming more infectious. Moreover, key ecosystems such as coral reefs are being disturbed by the combined effects of increased temperature and acidification, resulting in invasions of opportunistic macroalgae. The increase in temperature will also favor the creation of dead zones and the blooming of harmful microalgae. d) The increased frequency of extreme weather events and changes in ocean circulation will keep on contributing to the expansion of the native range of several aquatic species. e) There will be a strong need to adapt control measures to future climate change scenarios. In addition, restoration and, particularly, funding strategies will be needed as the magnitude of invasions caused by extreme events will certainly increase the costs of monitoring and eradication.

INTRODUCCIÓN

Los océanos y las aguas continentales tienen un papel significativo en la regulación del clima; sin embargo, desde hace tiempo se han visto intensamente afectados por el cambio climático. Durante los últimos años se han observado alteraciones importantes con profundas consecuencias para el ambiente, entre las que destacan pérdida de la cubierta de hielo en los polos, incremento en el nivel del mar, cambios en la productividad de los océanos y en la disponibilidad de recursos, alteración en el suministro y la calidad del agua, disrupción de los patrones climáticos estacionales y aumento en la intensidad de las tormentas (Herr y Galland, 2009). Adicionalmente, en las últimas cinco décadas los océanos han estado sujetos a una intensa sobreexplotación pesquera, daños al fondo marino debido a la pesca de arrastre y pérdida de hábitat como consecuencia de los esquemas de desarrollo costero (MA, 2005; Occhipinti-Ambrogi y Ambrogi, 2009). Por otra parte, el cambio climático también ha dado origen a la acidificación de los océanos (Orr *et al.*, 2005; Zeebe *et al.*, 2008; Guinotte y Fabry, 2008), la alteración de los patrones de circulación, cambios en la distribución espacial de las especies, cambios en la estructura de las comunidades y cambios fenológicos (Nye, 2010; Hannah, 2010). Como el resto de las especies, las invasoras también están respondiendo al cambio climático y sus respuestas, sin duda, tendrán importantes implicaciones ecológicas y económicas (Hellmann *et al.*, 2008).

El cambio climático y las invasiones biológicas son procesos clave que afectan la biodiversidad global; sin embargo, sus efectos a menudo han sido considerados de manera separada a pesar de que hay razones científicas de peso para esperar que la tasa y dimensión de las invasiones biológicas se vean influenciadas por el cambio climático (Walther *et al.*, 2009). En efecto, además de contribuir al cambio en los patrones de dispersión de las especies nativas, el cambio climático facilitará el establecimiento y contribuirá a la extensión del área de distribución de las especies invasoras, aumentando además sus impactos (Stachowicz *et al.*, 2002; Britton *et al.*, 2010; Sorte *et al.*, 2010). Al mismo tiempo, las especies invasoras pueden tener influencia en la magnitud de los impactos del cambio climático, alterando la estructura de los ecosistemas y su función. Por ello se considera que la interacción de estos estresores puede exacerbar los efectos de cada uno (EPA, 2008), produciendo una retroalimentación positiva, en

la que el cambio climático crearía nuevos hábitats para las especies invasoras, y éstas harían subsecuentemente más vulnerables los ecosistemas a los efectos del cambio climático (McNeely, 2000). A pesar de que los efectos combinados del cambio climático y las invasiones biológicas aún no se comprenden bien, debido entre otras razones a las variaciones regionales climáticas y los rasgos particulares de las especies, las diferentes presiones del cambio climático en general y de las invasiones biológicas en particular deberían, en la medida de lo posible, ser consideradas de una manera más integral (EPA, 2008), particularmente ya que se espera que la biodiversidad global siga disminuyendo durante el siglo XXI (Pereira *et al.*, 2010).

Actualmente se han identificado importantes consecuencias del cambio climático en las invasiones biológicas (Hellmann *et al.*, 2008):

- 1] Alteraciones en el transporte y mecanismos de introducción de las especies
- 2] Establecimiento de nuevas especies invasoras
- 3] Alteración de los impactos de las especies invasoras ya existentes
- 4] Alteración en la distribución de las especies invasoras
- 5] Alteración en la eficacia de las estrategias de control hasta hoy empleadas

CAMBIO CLIMÁTICO

El calentamiento global representa quizá la más extendida de las amenazas a la biodiversidad del planeta, considerando su potencial para afectar áreas incluso muy alejadas de la presencia humana (Malcom *et al.*, 2006). Durante los 10 000 años posteriores a la última glaciación se han presentado variaciones climáticas sustanciales tanto en el ámbito local como en el regional; sin embargo, en la escala global, el clima permanecía relativamente estable. La magnitud del incremento en la temperatura desde la última glaciación, si bien fue muy importante, en particular respecto al incremento en los últimos 100 años, fue 10 veces menor de lo que se espera que sea en el futuro (Ning *et al.*, 2003; CEICC, 2008).

Las temperaturas superficiales globales promedio y las de la baja troposfera durante las últimas tres décadas han sido progresivamente más cálidas que en las anteriores, y la primera del siglo XXI ha sido la década más cálida que se ha registrado (Arndt *et al.*, 2010).

Existe un amplio consenso, a partir de los informes del Panel Intergubernamental de Cambio Climático (IPCC, 2007), de que, en ausencia de políticas de mitigación, se proyectan incrementos en la temperatura promedio globales de 2 a 5°C para el presente siglo. Este aumento en la temperatura estará asociado con efectos complejos, en otros aspectos del clima, como los patrones de precipitación y la frecuencia e intensidad de las tormentas, que tendrán efectos consecuentes sobre los ecosistemas naturales y la actividad humana (Emanuel, 2005; Webster *et al.*, 2005; Quiggin, 2009). El cambio climático está transformando los ecosistemas a escalas y ritmos extraordinarios; el incremento en la temperatura ya ha causado cambios extensos y significativos que han provocado la reorganización de los ecosistemas continentales y modificaciones en los ciclos del agua (CEICC, 2008).

El cambio climático y las invasiones biológicas son dos importantes factores de cambio que afectan la biodiversidad en distintos niveles y los servicios de los ecosistemas. Los cambios en las condiciones climáticas

de las décadas recientes han traído como consecuencia la alteración de la dinámica de las poblaciones de las especies nativas y de esta manera también se ha modificado su área de distribución geográfica, así como la estructura y composición de las comunidades y el funcionamiento de los ecosistemas (Parmesan, 2006). De manera similar, el cambio climático puede influir directamente en que las especies invasoras sean introducidas y también en sus probabilidades de establecimiento y naturalización. Aún más, los efectos indirectos del cambio climático pueden afectar algunos ecosistemas, haciéndolos más vulnerables a las especies invasoras y a sus efectos. En casos extremos, las invasiones relacionadas con el clima pueden llevar a la completa transformación de los ecosistemas en donde las especies invasoras dominen la función, la riqueza, o ambas, con la consecuente reducción de la diversidad de las especies nativas (Mack *et al.*, 2000; Walther *et al.*, 2009). Hobbs *et al.* (2006) describen estos casos extremos como ecosistemas nuevos o ecosistemas emergentes (Fig. 1).

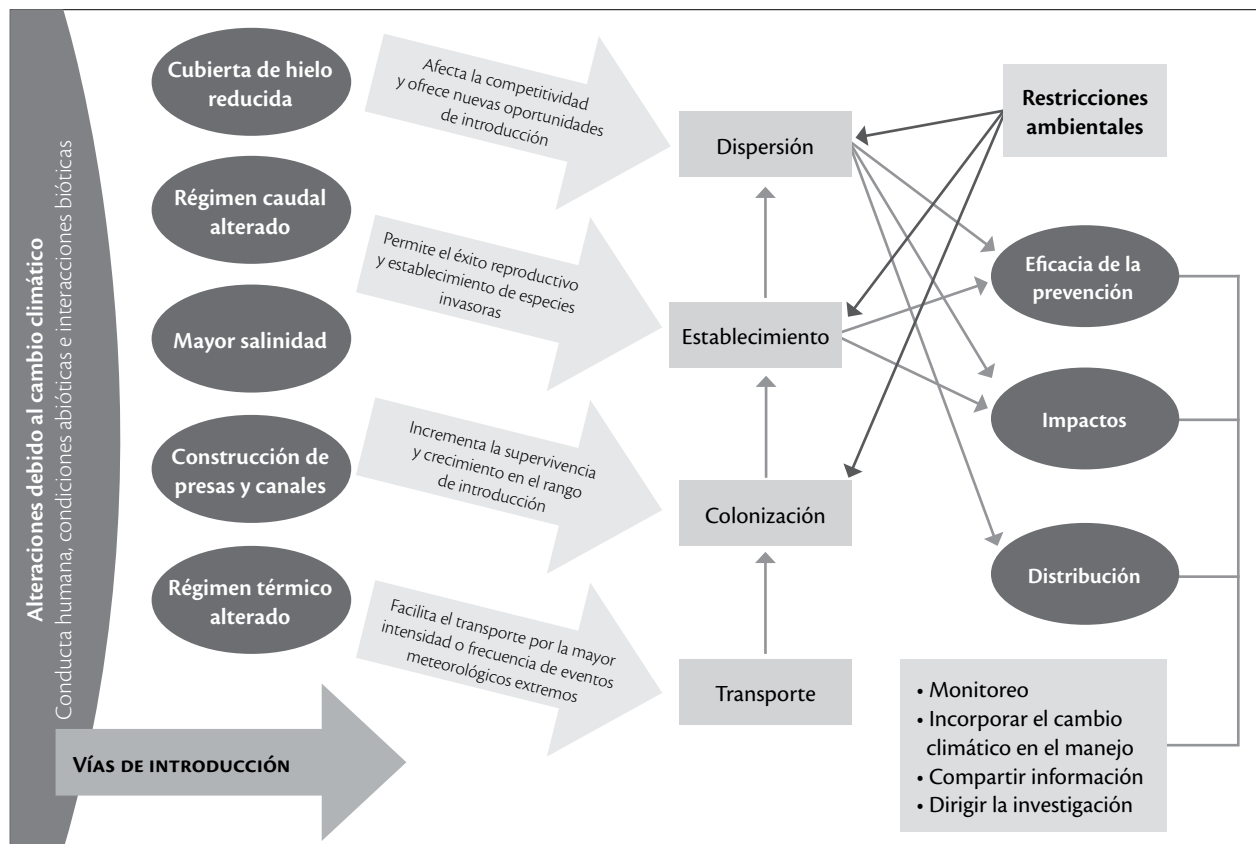


Figura 1. Influencia del cambio climático sobre el proceso de invasión y necesidades de adaptar las medidas de manejo (modificado de Walther *et al.*, 2009; Rahel y Olden, 2008; Hellmann *et al.*, 2008).

ALTERACIONES EN EL TRANSPORTE Y MECANISMOS DE INTRODUCCIÓN DE LAS ESPECIES

Uno de los cambios importantes en la historia reciente que puede alterar la dinámica de los ecosistemas es el incremento en el transporte de especies, que permite superar las barreras biogeográficas (Cohen y Carlton, 1998). A esto se debe sumar el efecto del cambio climático que podría remover barreras naturales, lo que puede favorecer la introducción de especies que posiblemente se volverán invasoras en los nuevos hábitats (EPA, 2008). Una de las más claras evidencias de estos cambios ha sido obtenida por el Registro Continuo de Plancton (*Continuous Plankton Recorder - CPR*) que registró la aparición de la diatomea del Pacífico, *Neodenticula seminae*, en el Atlántico noroeste, por primera vez en 800 000 años, la cual migró por arriba de Canadá de un océano a otro, debido al rápido derretimiento del hielo del Ártico en 1998 (Reid *et al.*, 2007). Ésta no sería la primera especie que cruza, ya que se reportó la presencia en el Atlántico del copépodo del Pacífico, *Calanus marshallae* (Sundt y Melle, 1998), el cual tuvo un desplazamiento transártico debido al derretimiento de hielo. De la misma manera, existe la hipótesis de que *Pseudocalanus moultoni* se desplazó de un océano a otro y luego fue transportada por la corriente del Atlántico Norte hasta alcanzar las costas de Noruega (Staurland Aarbakke, *et al.*, 2011). De hecho, múltiples especies de plancton de latitudes tropicales y subtropicales fueron registradas en 2012 por primera vez en Noruega (Bjorklund *et al.*, 2012). El desplazamiento de especies de un océano a otro puede causar la reorganización de las comunidades, afectando potencialmente muchas especies, lo que podría incluso tener repercusiones económicas al afectar las pesquerías (Corbin, 2007; Allison *et al.*, 2009; Cochrane *et al.*, 2009). Lamentablemente, considerando que continuará derritiéndose el hielo del Ártico, ya se ha pensado en nuevas rutas navieras para ahorrar tiempo y distancia (TRB, 2008), sin considerar los posibles daños ambientales (e.g., nuevos puertos, derrames de químicos, agua de lastre, etc.) y el acceso de especies a los dos océanos (Walther *et al.*, 2009). Canadá en particular podría recibir más especies exóticas que antes, debido a un posible decremento del transporte por el canal de Panamá y a un aumento de la navegación por aguas canadienses. Aunque el Ártico es inhabitable para muchas especies, su baja biodiversidad, por un lado, y su alta sensibilidad a distur-

bios, por otro, lo vuelve ecológicamente vulnerable (Chircop, 2007).

Junto con la remoción de barreras físicas se espera que el cambio climático tenga efectos profundos sobre la dinámica de las especies invasoras en todo el planeta. Ya que un gran cúmulo de especies alcanzan nuevas regiones por medio de los medios de transporte humanos y considerando que el clima alterará en el futuro los patrones de transporte, es muy probable que se incrementen la presión del propágulo de especies potencialmente invasoras. La presión podría aumentar por diversas razones, entre las que se encuentran la creación de nuevas rutas de transporte, rutas que permanecerán abiertas más tiempo, transportes más frecuentes en un menor lapso debido a la ocurrencia de eventos extremos, un mayor tráfico entre diferentes regiones o debido a la mayor supervivencia de los propágulos durante el transporte. De esta manera, el cambio climático podría vincular regiones geográficas previamente separadas y al mismo tiempo podría afectar los procesos biológicos asociados al transporte marítimo (Helmman *et al.*, 2008). Por otra parte, el transporte va a tender a ser alterado ya que probablemente con el cambio climático se modifiquen los destinos comerciales y turísticos. También existe el riesgo de alargar las temporadas de navegación, por ejemplo en los Grandes Lagos, en donde está previsto que, a pesar del deshielo, los niveles de los lagos bajen, lo que impedirá que los barcos transporten mucha carga, por lo que será necesario extender la temporada de navegación (TRB, 2008), con el riesgo de verter mayores volúmenes de agua de lastre y transportar un mayor número de organismos bioincrustantes. De la misma manera, se establecerá la conexión de cuencas geográficamente distintas por medio de la construcción de canales y presas para superar los problemas de escasez de agua como resultado del cambio climático, lo que también contribuirá a aumentar el área de distribución de las especies (Walther *et al.*, 2009).

En otras ocasiones el cambio de temperatura favorecerá la supervivencia de los organismos no sólo durante el transporte, sino también una vez introducidos en la región receptora. Éste es, por ejemplo, el caso de los cladóceros onicópodos invasores *Cercopagis pengoi*, *Evadne anonyx*, *Podonevadne trigona*, *Cornigerius maeoticus* y *C. bicornis* de origen ponto-caspiano (mar Negro, mar de Azov y mar Caspio), y cuya introducción en el Báltico se atribuye a que el cambio climático facilitó el proceso. Por la región de procedencia, estas

especies son eurihalinas, lo que facilitó su rápida adaptación; además, el intenso tráfico en la región pontocaspiana ha resultado en numerosas invasiones, por lo que las especies estarían preadaptadas y dicha región fungiría como donadora secundaria (Panov *et al.*, 2007). Es también el caso del caracol gasterópodo norteamericano *Ferrissia fragilis*, que regularmente habita en temperaturas cálidas, a pesar de lo cual invadió el río Pripyat en Bielorrusia. Esta especie inicialmente se encontró en Europa central y Europa del norte, en donde pudo sobrevivir gracias a que se introdujo en presas que recibían agua de enfriamiento de las plantas nucleares (Semenchenko y Laenko, 2008). Este organismo es hermafrodita (Dillon y Herman, 2008) y aunque en su lugar de origen habita en aguas cálidas y templadas, sus huevos son capaces de resistir temperaturas frías (Son, 2007), lo que ha contribuido a su rápida expansión en Europa y recientemente en las islas Azores (Raposeiro *et al.*, 2011). Otras especies invasoras, como *Crepidula fornicata*, de origen americano, muestran un gradiente de abundancia que disminuye hacia el norte de Europa. Estos moluscos invasores han alcanzado biomasa de 150 000 toneladas durante el periodo de 1996-2004 en Francia (bahía del Mont-Saint Michel) (Blanchard, 2009), pero la invasión no ha prosperado en otras localidades debido a los inviernos fríos en Alemania, Dinamarca y Noruega, lo que sugiere que de haber inviernos más suaves, a causa del calentamiento global, se aseguraría su supervivencia y progresaría la invasión (Thieltges *et al.*, 2004). No se debe descartar que cambiará la demanda de especies ornamentales y comerciales en función de su resistencia al clima. Dentro de este contexto está previsto que se extiendan los cultivos de diferentes especies tropicales (Rahel y Olden, 2008).

Desafortunadamente, de manera regular son comunes los escapes de las operaciones acuícolas y ante los escenarios de cambio climático se espera que los escapes aumenten (Padilla y Williams, 2004).

Finalmente, se ha documentado que para sobrevivir en el medio en donde recientemente han sido introducidas varias especies exóticas desarrollan diferentes adaptaciones comportamentales; por ejemplo, al confrontar a una especie nueva, los individuos de algunas especies de *Cherax* refinan sus patrones de agresión. Así, al enfrentar dos especies de acociles australianos, *Euastacus armatus* y *Cherax destructor* (lámina 28.1), se observó que este último ejecutaba un golpe de quelípodo muy estilizado, con lo que ga-

naba todas las peleas con la otra especie (Hazlett, 2007). También es común la adaptación fisiológica, como la expresión de proteínas de choque calórico que permiten a los organismos tener rangos de temperatura más amplios y soportar temperaturas más elevadas que las especies nativas (Zerebecki y Sorte, 2011). Y en ocasiones muestran impresionantes adaptaciones morfológicas que les permiten persistir en los nuevos hábitats, como el pez león (*Pterois volitans*) (lámina 28.2), que presenta un camuflaje de rayas rojas y blancas para confundirse en los arrecifes; espinas en forma de tentáculos que lo hacen verse más grande e imponente y que contienen un potente veneno; apéndices sobre los ojos (en forma de pequeños gusanos), con los que pueden cubrir sus ojos y boca confundiendo a las presas; una vejiga natatoria que le permite permanecer completamente inmóvil en la columna de agua y realizar rápidos movimientos al acercarse la presa (Belvalkar, 2012). Un caso particularmente interesante es el de la medusa *Phyllorhiza punctata*, originaria de la región indo-pacífica. Esta especie fue introducida en el Atlántico vía el canal de Panamá desde hace más de 45 años y, por anomalías hidrográficas, en el año 2000 las corrientes la transportaron al golfo de México. Esta medusa invasora prosperó a tal grado que en un área de cerca de 150 km² en el golfo de México se estimó una población de 5.3 millones de medusas, que provocaron pérdidas de millones de dólares por atascar las redes de pesca de camarón y por la depredación de huevos y larvas de especies de alto valor para las pesquerías comerciales (Graham *et al.*, 2003).

ESTABLECIMIENTO DE NUEVAS ESPECIES INVASORAS

El cambio climático puede favorecer el establecimiento de nuevas especies invasoras por medio de tres mecanismos. En primer lugar, las especies que actualmente no pueden persistir en un lugar por restricciones climáticas podrán ser cada vez más capaces de sobrevivir y colonizar la zona. En segundo lugar, las especies recién llegadas a una nueva zona que pueden tolerar el clima podrán tener mayores posibilidades de superar las restricciones bióticas para su crecimiento y establecer poblaciones permanentes, aun en escenarios de cambio climático. En tercer lugar, las especies exóticas establecidas podrían volverse invasoras si el cambio climático aumenta su capacidad competitiva o su velocidad de propagación (Hellmann *et al.*, 2008).

Las actividades humanas, principalmente el movimiento de organismos asociado con el transporte transoceánico por buques y navíos pesqueros, han propiciado la redistribución de un gran número de organismos marinos en los últimos cinco siglos. Muchas encuestas biológicas posdataron estos eventos de transporte, de tal manera que la distribución de muchas de estas especies, ahora cosmopolitas, ha sido interpretada como el resultado de procesos naturales, subestimando el papel de los humanos en la alteración de los patrones de la diversidad natural y la distribución de los organismos marinos a lo largo de las costas del mundo (Carlton, 1989). Y a pesar de que muchas de estas inoculaciones presumiblemente fallarán debido a un clima inhóspito en la región receptora, el cambio climático podría revertir esta dificultad (Chapman, 2000). En efecto, la presencia de “nuevas” especies no significa que van a tener automáticamente un establecimiento exitoso (Walther *et al.*, 2009); sin embargo, la mayor parte de las especies invasoras presenta diferentes estrategias reproductivas que les confieren ventaja sobre las especies nativas (McMahon, 2002).

La temperatura del agua es una de las variables clave en los ecosistemas acuáticos pues los hábitats de los peces están sumamente limitados por la temperatura y el oxígeno disuelto (Coutant, 1985; Stefan *et al.*, 2001). La temperatura del agua, además de influir profundamente en el ciclo de vida, fisiología y comportamiento de los organismos acuáticos, puede alterar el hábitat físico disponible para las especies, sobre todo mediante la estratificación y heterogeneidad dentro de un sistema. Adicionalmente, los peces e invertebrados, al ser poiquiloterms, dependen de su termorregulación comportamental para modificar su temperatura interna, *i.e.*, requerirán moverse en la columna de agua para encontrar su óptimo térmico (Nevermann y Wurtsbaugh, 1994; Brio, 1998). De esta manera, los patrones espacio-temporales de temperatura, así como los gradientes, proveen una gran variedad de hábitats térmicos, para cuya explotación han evolucionado diferentes especies de la biota acuática.

Además de los cambios físicos, el cambio climático esta alterando los ecosistemas y los ciclos de vida de las especies. Las fronteras de los rangos geográficos de las especies están determinadas en parte por la interacción de la tolerancia térmica y el comportamiento de las especies con el clima local. Los efectos potenciales del cambio climático sobre estas fronteras incluyen la expansión, contracción o movimiento de los

rangos de las especies, pero también el descenso de las poblaciones de algunas especies y cambios en sus ciclos reproductivos (EPA, 2008; Hannah, 2010).

Décadas de investigación en ecología y fisiología han documentado que las variables climáticas son generadores primarios de cambio de las distribuciones y la dinámica del plancton y los peces marinos (Hays *et al.*, 2005; Roessig *et al.*, 2004; Rijnsdorp *et al.*, 2009). Las tendencias de calentamiento están asociadas con el movimiento de las especies tropicales hacia zonas más templadas (Parmesan, 2006). Así, se esperan cambios en la distribución hacia los polos en las regiones donde la temperatura se ha venido incrementando. Muchos de estos cambios en la distribución potencial de las especies se traducirán en extinciones locales y al desplazarse las especies a otros lugares se presentaran nuevas colonizaciones (Chu *et al.*, 2005; Pereira *et al.*, 2010). En relación con esto se han documentado cambios profundos en la distribución del fitoplancton y zooplancton, y actualmente los picos de biomasa se están presentando en meses en los que normalmente no se presentaban (Hays *et al.*, 2005; Richardson y Schoeman, 2004). Estos cambios en la temporalidad de la reproducción o abundancia pueden favorecer a ciertas especies sobre otras, con consecuencias negativas potenciales para los ecosistemas acuáticos (Winder y Schindler, 2004). A esto se puede añadir que varias especies invasoras han mostrado tener un rango más amplio de tolerancia a la temperatura, en comparación con las especies nativas (Dukes y Mooney, 1999; Hellmann *et al.*, 2008).

Un ejemplo es la aparición en 1977 en las costas europeas de la diatomea *Coscinodiscus wailesii*, con base en datos del Registrador Continuo de Plancton. La abundancia de esta diatomea coincidió con un periodo llamado la “gran anomalía de salinidad” del Atlántico europeo y un corto periodo de bajas temperaturas (valores negativos del índice de oscilación del Atlántico norte) (Gómez, 2008). A esta diatomea originalmente sólo se le encontraba en los océanos Pacífico e Índico. Se presume que llegó a Europa por agua de lastre y desde 1977 se ha expandido a todas las islas británicas y el mar del Norte; también se le ha encontrado en las costas de Japón y Estados Unidos. De manera contrastante, esta especie se encontró en Brasil en aguas menos salinas, pero con temperaturas más elevadas (Fernandes *et al.*, 2001). Esta especie tiene la particularidad de no ser bien ingerida por el zooplancton, lo que explica el éxito que puede tener después de las invasiones. *C. wailesii* ha

tenido efectos negativos en las operaciones pesqueras por la producción de copiosas cantidades de mucus que taponan las redes de pesca. También reduce considerablemente la visibilidad para los buzos y actualmente se ha convertido en un miembro dominante de las comunidades fitoplanctónicas, en donde compite con especies nativas (Reid *et al.*, 2009). A juzgar por su euritermia, eurihalinidad y amplia distribución, esta especie tiene el potencial de ser introducida hacia el sur y el norte del planeta en los siguientes años (Fernandes *et al.*, 2001). En paralelo, Nehring (1998) reporta el establecimiento de 16 especies de fitoplancton de latitudes menores en el mar del Norte, argumentando que su establecimiento está relacionado con los inviernos suaves de los últimos 10 años. En el mismo sentido, varias especies exóticas se han estado estableciendo en el Mediterráneo como un proceso continuo favorecido por los patrones de circulación del estrecho de Gibraltar, lo que ha permitido la persistencia y dispersión de especies como *Chaetoceros coarctatus* y *Proboscia indica* (Gómez, 2008), varias especies de peces como *Hemiramphus far* y *Parexocoetus mento* (Dulcic y Grbec, 2000) e invertebrados como el cangrejo invasor *Percnon gibbesi* (Thessalou-Legaski *et al.*, 2006; Azzurro *et al.*, 2011).

Otro ejemplo claro ha sido descrito por Stachowicz *et al.* (2002) en Nueva Inglaterra, quienes compararon durante varios años los registros semanales de invertebrados marinos sésiles con las variaciones interanuales en la temperatura del agua para determinar el efecto del cambio climático en el éxito de la dispersión de las especies invasoras. Estos autores observaron que especies introducidas de ascidias (*Botrylloides diegensis*) llegaban a establecerse más temprano que las especies nativas durante los años con inviernos más cálidos, teniendo así la ventaja de incrementar la magnitud de poblaciones y volviéndose dominantes sobre las especies nativas.

En las regiones templadas donde las comunidades de peces están dominadas por especies de aguas frías (óptimo fisiológico $<20^{\circ}\text{C}$), las temperaturas actuales proveen un filtro eficaz que evita el establecimiento de especies templadas (óptimo fisiológico 20 a 28°C) y especies tropicales (óptimo fisiológico $>28^{\circ}\text{C}$) (Britton *et al.*, 2010). Pero, a medida que se incrementen las temperaturas, este filtro disminuirá y se incrementará la oportunidad de que estos peces introducidos se establezcan, ya que aumentará su capacidad competitiva y su potencial reproductivo (Hellmann *et al.*, 2008; Graham y Harrod, 2009). Un incremento en las temperaturas globales resultaría en la expansión hacia

los polos de las especies tropicales en Norteamérica, Europa y Asia, y una expansión hacia el sur de las especies circuntropicales en Australia y América del Sur (Roessig *et al.*, 2004; Ficke *et al.*, 2005). Los modelos bioclimáticos actuales de las áreas de distribución de diversos organismos también sugieren migraciones hacia los polos, con promedios de desplazamiento para los peces demersales de 4 km/año en ciertas regiones, mientras que se prevé que las migraciones proyectadas para las especies pelágicas sean más rápidas, debido a la mayor movilidad de éstas y los mayores cambios en las condiciones de la superficie de los océanos. Incluso, la velocidad de estas migraciones podría ser el doble en los escenarios de alto rango de cambio climático (A1B) en comparación con los escenarios de bajo rango, lo que sugiere que la reducción de las emisiones de gases de efecto invernadero proporcionarían más tiempo para que las especies se adaptaran (Pereira *et al.*, 2010).

Se han documentado las migraciones de varias especies marinas y dulceacuícolas hacia los polos, algunas de las cuales se han vuelto invasoras. Por ejemplo, el mejillón azul del Mediterráneo, *Mytilus galloprovincialis*, tiene una mayor tolerancia a las temperaturas cálidas y los altos niveles de salinidad que el mejillón nativo de California, *Mytilus trossulus*, por lo que al migrar hacia el norte ha venido desplazando a la especie nativa (Braby y Somero, 2006). Por otra parte, Hubert (1988) presenta evidencias de la expansión potencial de la lobina (*Micropterus* spp.) a mayores altitudes en Wyoming, en diferentes escenarios de cambio climático. Eaton y Scheller (1996) también pronostican que el rango de las lobinas se extenderá en una proporción de 30% hacia el norte. En el mismo sentido, se ha pronosticado que por cada grado centígrado que se incrementa la temperatura el bagre (*Ictalurus punctatus*) se podría desplazar 250 km hacia el norte; esta expansión iría acompañada de una retracción del rango desde el sur (McCauley y Beiting, 1992; Rahel y Olden, 2008). Se han hecho igualmente predicciones de expansión de rango de cerca de 500 km para varias especies (percas, carpas, lobinas) con incrementos de 4 a 5°C en Canadá (Shuter y Post, 1990; Minns y Moore, 1995), y de otras (lucio y lucioperca) que tendrán consecuencias negativas para las pesquerías (Meisner *et al.*, 1987; Minns y Moore, 1992). Otros estudios se han enfocado en documentar las consecuencias de estas expansiones de rango sobre las comunidades lacustres de peces nativos. Estos estudios prevén una

gama de efectos negativos sustanciales, incluyendo la extirpación local de varios ciprinidos y el descenso en las poblaciones de depredadores tope nativos, particularmente las truchas de lago (*Salvelinus namaycush*) (Van der Zanden *et al.*, 1999; MacCrae y Jackson 2001; Jackson y Mandrak 2002). Esto se debe a que este tipo de especies utilizan como refugio térmico el hipolimnion, la densa capa de agua que se encuentra en el fondo de los lagos térmicamente estratificados.

Normalmente, es la capa más fría en el verano y la más cálida en el invierno, ya que estando en el fondo se encuentra aislada de la influencia del viento –contrariamente al epilimnion, la capa superior– y recibe poca luz como para que ocurra fotosíntesis. El hipolimnion está sujeto a la anoxia, ya que en esta capa se depositan detritus y sedimentos de las capas superiores que al descomponerse consumen oxígeno (LaBounty y Burns, 2007). Sin embargo, cuanto más se prolongue la estratificación, por el calentamiento global, menor será el intercambio de oxígeno con el epilimnion. De

tal manera que cuando la demanda de oxígeno en el hipolimnion excede el suministro se presentan condiciones hipóxicas. Esto limita severamente el hábitat en primavera y verano, ya que el aumento de las temperaturas ambientales incrementa el grosor del epilimnion y causa un descenso acelerado en las concentraciones de oxígeno del hipolimnion (Ficke *et al.*, 2005) (Fig. 2). Cuando los refugios térmicos se reducen en tamaño, los peces se aglomeran en un menor volumen de agua, en donde factores como la rápida disminución de oxígeno, la baja disponibilidad de presas, el estrés y la probabilidad de un aumento en la transmisión de enfermedades se hacen presentes (Coutant, 1985). Este principio también es aplicable a los peces introducidos fuera de sus rangos de temperatura óptimos (Ficke *et al.*, 2005). Esto tendría enormes repercusiones en las poblaciones nativas de peces como el salmón kokane (*Oncorhynchus nerka*), que no podrán utilizar el epilimnion para refugiarse de sus depredadores si esta capa se calienta demasiado y, al contrario, favorecería a espe-

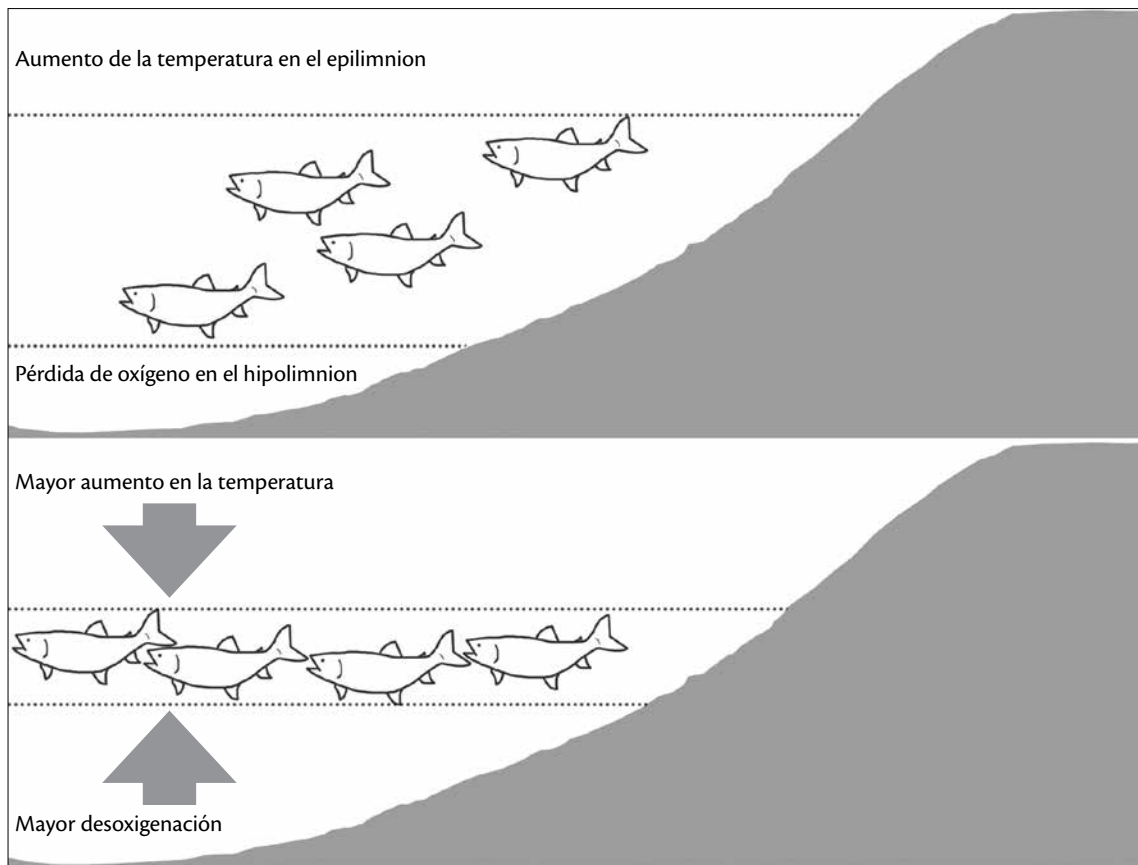


Figura 2. Esquema que muestra cómo el cambio climático puede restringir la disponibilidad de hábitats pelágicos para muchas especies, debido a los requerimientos de temperatura y oxígeno para cada una (Fuente: Coutant, 1985).

cies nativas como la perca amarilla (*Perca fluviatilis*), que expandirían su rango al ampliarse su hábitat térmico por las temperaturas globales. Su posible expansión hacia el norte causa preocupación, porque esta especie se ha comportado como invasora en otras regiones en donde se ha introducido (Ficke *et al.*, 2005; Graham y Harrod, 2009). Esta preocupación se extiende hacia otras especies depredadoras como la lobina, cuya migración hacia el norte causaría la extinción de 25 000 poblaciones de ciprinidos nativos (*Phoxinus* spp., *Pimephales promelas*, *Margariscus margarita*) en Ontario (Jackson y Mandrak, 2002). Y también existe inquietud en torno a otro tipo de especies sumamente competitivas como las tilapias, que presentan una alta tolerancia a diferentes causas de estrés ambientales, con alto potencial de crecimiento, omnívoros y con gran resistencia a las enfermedades (Chervinski, 1982), que ya están establecidas en lugares tan al norte como Georgia e incluso Carolina del Norte (Wilson, 2008) y que en escenarios de cambio climático fácilmente se podrían desplazar más al norte. Sobre este aspecto ha sido mencionado que el cambio climático muy probablemente facilitará que algunas especies no nativas y no invasoras desarrollen poblaciones invasoras (Dukes y Mooney, 1999; Hellmann *et al.*, 2008). Este tipo de migraciones hacia los polos implicaría la extinción de especies que habitan en ambientes aislados. La capacidad de las especies dulceacuícolas para moverse hacia los polos será más limitada que en el ambiente marino, debido a la naturaleza linear de muchos ecosistemas dulceacuícolas, lo que será particularmente marcado en aquellas cuencas con una configuración este-oeste (Pereira *et al.*, 2010). Otras poblaciones se verían impedidas para migrar por las estructuras creadas por el hombre, como las presas, y posiblemente no resistirían los cambios de temperatura. Finalmente, las especies del círculo ártico como el coregónido blanco (*Coregonus nasus*), el cisco del Ártico (*Coregonus autumnalis*) y el char del Ártico (*Salvelinus alpinus*), que son estenotermos obligados de aguas frías, no serían capaces de migrar a ninguna parte cuando las temperaturas alcanzan condiciones subóptimas, por lo que se han pronosticado extinciones regionales en los peces del Ártico (Wrona *et al.*, 2004; Chu *et al.*, 2005; Graham y Harrod, 2009).

Por otra parte, Eaton y Scheller (1996), al analizar el hábitat térmico de 57 especies de peces epicontinentales en Estados Unidos en un escenario de cambio climático con el doble de bióxido de carbono de

las emisiones actuales, estimaron que el hábitat de 26 especies de climas fríos y templados se reduciría en casi 50%, mientras que el hábitat para las especies subtropicales se reduciría en sólo 14.2%. Otra estimación similar proyecta una reducción de 36% para las especies de climas fríos, 15% para las especies templadas y un aumento de 31% para las especies subtropicales (Mohsen *et al.*, 2003).

Este tipo de eventos también se está presentando en el medio marino. Varios invertebrados como el cirripedio *Megabalanus coccopoma*, el caracol de marismas *Creedonia succinea*, el mejillón verde *Perna viridis* y el cangrejo porcelana *Petrolisthes armatus*, provenientes del Caribe, han invadido recientemente el sureste y la costa atlántica de Estados Unidos, fenómeno al que se le ha denominado *Caribbean Creep*. Pero el fenómeno no está restringido a ese país, sino que se ha observado en todas las costas del mundo. Por otra parte no deben soslayarse la disminuciones drásticas de temperatura, como ocurrió en enero de 2010, asociadas a valores extremadamente negativos de la NAO (North Atlantic Oscillation), que resultaron en importantes mortalidades de especies exóticas y nativas en el sureste de Estados Unidos, incluyendo poblaciones de especies del *Caribbean Creep*, como *Perna viridis* y *Petrolisthes armatus* (Canning-Clode *et al.*, 2011).

Por otra parte, existen especies que aprovechan los cambios de temperatura que ya se están presentando en los océanos, producto del cambio climático contemporáneo. Éste es el caso de la invasión de peces arrecifales del océano Índico en el Atlántico tropical, en particular del góbido *Gnatholepis thompsoni* que, de acuerdo con Rocha *et al.* (2005), aprovechó los remolinos de aguas cálidas de cabo Agulhas que se mezclaron con la corriente fría de Benguela, lo que les permitió flanquear las condiciones frías de Sudáfrica que normalmente obstruyen los intercambios de los organismos de los océanos Atlántico e Índico.

Dentro de estos casos vale la pena considerar el de las migraciones documentadas de corales. Recientemente, dos especies de corales del género *Acropora* han ampliado sus áreas de distribución hacia el norte a lo largo de la costa este de Florida y en el norte del golfo de México. Primero, manchas de coral espacialmente extensas de *Acropora cervicornis* fueron descubiertas cerca de Fort Lauderdale, Florida, en 1998 (Vargas-Ángel *et al.*, 2003), donde no habían sido observados durante los años setenta y ochenta. Más recientemente, las colonias de coral *Acropora palmata* se

han observado tan al norte como Pompano Beach, en el norte del condado de Broward (Pretch y Aronson, 2004). También *A. palmata* fue visto por primera vez en 2002 en los arrecifes de Flower Garden Banks, en el norte del golfo de México. La repentina aparición de corales acropóridos del Caribe, muy al norte de su área de distribución previamente conocida, se asocia con un aumento decenal de la temperatura superficial del mar en el Atlántico occidental (Barnett *et al.*, 2001). Reyes Bonilla y Cruz Piñón (2002) hicieron predicciones para escenarios de calentamiento global a lo largo de la costa del Pacífico de México, sugiriendo que la riqueza de especies de corales aumentaría más en latitudes subtropicales. A lo largo del Pacífico oriental han sido identificadas recientemente ocho especies de coral al norte de sus áreas de distribución previamente conocidas, mientras que en la isla Lord Howe en Australia la llegada de seis especies se ha observado en la última década (Pretch y Aronson, 2004). Por otra parte, se ha previsto que si el cambio climático reduce las heladas episódicas que ocurren en el golfo de México, con el tiempo las comunidades de mangle rojo (*Rhizophora mangle*) migrarán más al norte de la bahía de Tampa. Igualmente, se prevé que el mangle negro (*Avicennia germinans*), de los mangles el más tolerante al frío, se extienda por toda la costa de Luisiana (McKee, 2004). Este tipo de desplazamientos hacia el norte del golfo de México se atribuye al aumento en la duración e intensidad de los días cálidos durante los otoños en los últimos 30 años, lo que podría ser un indicador temprano de la extensión de las condiciones tropicales hacia los polos en el norte del golfo de México (Fodrie *et al.*, 2010). De continuar estos desplazamientos se podría esperar el establecimiento de varias especies tropicales que encontrarían una fuente de alimento, refugio y sitios propicios para la reproducción en los arrecifes y manglares, lo que sin duda llevaría a la reorganización estructural de los ecosistemas acuáticos de Norteamérica.

Dentro de este contexto vale la pena señalar que el establecimiento de una especie puede tomar muchos años, hasta que las condiciones sean propicias para su reproducción y sobrevivencia. Tal es el caso del ostión japonés (*Crassostrea gigas*) (lámina 28.3), que tardó 17 años para establecerse en el mar de Wadden (al este del mar del Norte), en donde bastaron algunos veranos calurosos para que se pudiera reproducir (Diederich *et al.*, 2005). O el del mejillón cebra (*Dreissena polymorpha*), cuya distribución en el Báltico se limitó du-

rante 150 años a latitudes inferiores a los 60° N, hasta que en los años 1980-1990 logró establecerse en el golfo de Finlandia, cuando debido al aumento de la temperatura pudo desovar regularmente (Orlova y Panov, 2004).

A pesar de ser un factor crucial para determinar el éxito en el establecimiento, la temperatura del agua no es el único que actúa en las posibilidades de invasión (Britton *et al.*, 2010). Evidentemente existen otros factores, como los cambios en los patrones de precipitación, hidrología de los ríos y química del agua. Un factor importante en el establecimiento y prevalencia de las especies invasoras es la salinidad. Por ejemplo, en el océano Atlántico la salinidad ha venido aumentando, particularmente entre los 40° N y los 40° S; estos cambios se atribuyen a la evaporación por el incremento en la temperatura (Boyer *et al.*, 2005). Esto último ha tenido repercusiones en las aguas continentales adyacentes al golfo de México y es el caso del río Bravo, que se ha venido salinizando desde hace tiempo por esta causa, así como por el control del flujo que se ha ejercido, principalmente con la creación de presas (Mendoza *et al.*, 2011). Esto ha provocado condiciones para el establecimiento de especies exóticas no dulceacuícolas. Así, las recolecciones de peces del bajo río Bravo de los últimos 138 años sugieren dos comunidades faunísticas autóctonas. Una de aguas arriba, compuesta en su mayor parte de especies de agua dulce, y la otra es una comunidad de aguas abajo integrada por una mezcla de los elementos más abundantes de aguas arriba y especies más estuarinas. Sin embargo, recolecciones hechas por Edwards y Contreras-Balderas (1991) a principios de los años noventa en el bajo río Bravo indican que han ocurrido fuertes alteraciones en estas comunidades de peces. La fauna aguas arriba perdió muchos de sus componentes característicos de agua dulce, y formas exóticas o estuarinas reemplazaron las especies nativas dulceacuícolas. La fauna de aguas abajo tiene menos taxones de agua dulce por el reemplazamiento de especies estuarinas y marinas. Los autores informan de 20 especies estuarinas y 59 marinas para el bajo río Bravo; también observaron un descenso general (o la desaparición) de algunas especies en toda la parte baja del río Bravo.

Así, se ha demostrado experimentalmente que algunas especies invasoras, por estar más adaptadas a los cambios de temperatura y salinidad, han podido desplazar a las especies nativas. Es el caso del mejillón azul del Mediterráneo (*Mytilus galloprovincialis*), que

ha venido desplazando en las costas del Pacífico norteamericano a *M. trossulus* debido a que fisiológicamente está más adaptado a temperaturas y salinidades extremas, en comparación con *M. trossulus*, cuya tasa cardiaca no le permite resistir estos cambios (Braby y Somero, 2006). De la misma manera, están ocurriendo invasiones de plantas adaptadas a la salinidad como *Phragmites australis* (lámina 28.4), que se está expandiendo en las marismas costeras de Norteamérica, mientras que *Spartina* spp. se está expandiendo en las marismas salobres del norte de Europa, cuya salinidad ha venido aumentando (Vásquez *et al.*, 2006).

La influencia de la salinidad en las invasiones biológicas se ve reflejada a gran escala en los mares salobres europeos (Báltico, Negro y de Azov, Caspio) que han estado sujetos a fuertes invasiones por más de 80 especies de todos los continentes, siendo la principal razón la mayor adaptación a la salinidad (Paavola *et al.*, 2005), lo que presupone su prevalencia ante escenarios de cambio climático.

Finalmente, se espera que el calentamiento global y la eutrofización alteren la composición de especies e incrementen la susceptibilidad de invasión de las especies exóticas (Nehring, 1998; Occhipinti-Ambrogi, 2007). Un claro ejemplo son las invasiones globales de medusas que cada vez se presentan con más frecuencia. La interacción de diferentes estresores como la sobrepesca, la eutrofización, el cambio climático, la traslocación de especies y la modificación de hábitat parecen estar promoviendo los afloramientos de medusas (cnidarios pelágicos y *Ctenophora*) en detrimento de otros organismos marinos. Las medusas pueden causar una serie de impactos negativos de grandes proporciones, entre los que se incluyen pérdidas económicas por tener que cerrar las playas e incluso por la muerte de turistas, apagones debido a la obstrucción de las tuberías de enfriamiento en las plantas de energía costeras, bloqueo de la succión de sedimentos aluviales en las minas de diamantes, rompimiento de redes de pesca y capturas contaminadas, interferencia con las evaluaciones acústicas de peces, mortalidad de peces cultivados, reducción en la abundancia de peces comerciales por la competencia y depredación, y son probables vectores intermedios de parásitos de peces. Los diferentes estresores intervienen de la siguiente manera: *a*] existe sobrepesca de diferentes especies de peces que compiten por el zooplancton con las medusas, así como de peces y tortugas marinas depredadores de medusas; *b*] la creación intermitente de zonas muertas, producto de las escorrentías con fer-

tilizantes que favorecen el crecimiento de fitoplancton dominado por flagelados, los cuales al no ser consumidos por las larvas de peces son aprovechados por las medusas y, debido a que los florecimientos son tan abundantes, se precipitan al fondo donde las bacterias los oxidan para degradarlos, consumiendo todo el oxígeno y formando así zonas anóxicas, condición en la que sólo sobreviven las medusas; *c*] el aumento de la temperatura favorece la estratificación de la columna de agua, lo que impide las surgencias y conduce a la formación de aguas pobres en nutrientes en donde dominan los flagelados; el aumento de temperatura también favorece el crecimiento de las medusas y se prevé que el cambio climático (NAO, ENSO, PDO) favorezca su abundancia; *d*] la introducción accidental de medusas en diversas partes del mundo debido a las descargas de agua de lastre y los pólipos bioincrustantes. A esto hay que sumar las características invasoras de las medusas que son omnívoras, tienen altas tasas de crecimiento, se encojen cuando no se han alimentado y tienen la capacidad de fragmentarse, regenerarse y de tolerar la hipoxia (Richardson *et al.*, 2009).

ALTERACIÓN DE LOS IMPACTOS DE LAS ESPECIES INVASORAS EXISTENTES

Es previsible que muchos de los impactos de las especies invasoras se agravarán, particularmente al considerar las estimaciones basadas en modelos para la ictiofauna dulceacuícola, que indican que al considerar la relación entre la diversidad íctica y las descargas de los ríos se proyecta de 4 a 22% de extinciones de peces para el año 2070 en cerca de 30% de los ríos del mundo, debido a las reducciones en las descargas de los ríos producto del cambio climático (Xenopoulos *et al.*, 2005). Mientras que en el ambiente marino se proyectan descensos de 9 a 17% en la abundancia media de las especies para el año 2050 respecto al 2000 (Pereira *et al.*, 2010).

Los escenarios a futuro, considerando el calentamiento global, indican que los impactos de las especies invasoras tenderán a magnificarse. Es el caso de *Silurus glanis*, un bagre que puede llegar a pesar más de 100 kg, y de la carpa común (*Cyprinus carpio*) (lámina 28.5), dos de las 38 especies exóticas en Inglaterra. En un escenario de cambio climático se prevé que estas especies se tornen invasoras (Coop *et al.*, 2009). En condiciones térmicas favorables, *C. carpio* alcanzará un

rápido crecimiento y una alta capacidad reproductiva incluyendo múltiples estrategias de desove, lo que sin duda conllevará impactos que incluyen el desplazamiento de especies nativas por competencia. Otros impactos incluyen la disminución de la vegetación sumergida directamente por herbivoría e indirectamente por bioturbación, excreción y aumento en la turbidez. Adicionalmente, se adapta con gran facilidad y las formas ferales adoptan una forma del cuerpo más alargada que les permite mayor consumo de alimento por tener una mayor capacidad para detectar a sus presas (Britton *et al.*, 2010). En cuanto a *S. glanis*, se puede esperar que afecte la estructura trófica de las comunidades, ya que en las regiones en donde se ha introducido es capaz de depredar peces de más de 2 kg y aves; además existen riesgos de hibridación con otros bagres (*e.g.*, *Silurus arctostictus*). Por otra parte hay diferentes parásitos y patógenos asociados con *S. glanis* (Britton *et al.*, 2010) y se prevé que con el cambio climático las infecciones ocurran con más frecuencia.

Por otra parte, el cambio climático está provocando una de las mayores alteraciones en la biodiversidad de los ecosistemas tropicales al afectar los arrecifes de coral del mundo, y entre éstos, a los del golfo de México y el Caribe, en donde se han registrado incrementos en la temperatura y la acidificación. Una de las principales consecuencias es la ruptura de la simbiosis entre las zooxantelas y los corales debido al incremento de temperatura y la mayor incidencia de luz. Esto provoca la expulsión de las zooxantelas que producen el blanqueamiento de los corales. La supervivencia de los corales dependerá de la intensidad y duración del estrés térmico, así como de la temperatura ambiental anual máxima en la que se desarrollen los corales (Coles, 2008). Lamentablemente, debido al aumento de la temperatura global se han venido registrando eventos de blanqueamiento con mayor frecuencia (más de 3 700 entre 1998 y 2010). En 1988 se registró el evento más severo que resultó en el blanqueamiento de 16% de los corales del mundo y en las áreas más afectadas, como el océano Índico, murieron de 50 a 90% de los corales. Desde entonces sólo se han recuperado tres cuartas partes de los arrecifes afectados (Burke *et al.*, 2011) y desafortunadamente las predicciones de eventos de blanqueamiento son preocupantes.

Por otra parte, debido a la alta solubilidad del CO₂ en el agua de mar, los impactos de la acidificación ya se están presentando en este momento y tenderán a agra-

varse con el cambio climático, ya que los horizontes de aragonita y calcita han venido retrocediendo a un ritmo sumamente rápido (Gledhill *et al.*, 2008). Las proyecciones para el próximo siglo indican que el reclutamiento de corales podría disminuir 73%, ya que los niveles de CO₂ no tenderán a descender, lo que además representa un nuevo peligro para los ya amenazados arrecifes de *Acropora palmata* (Albright *et al.*, 2010).

A lo anterior se suma el acelerado aumento en el nivel del mar de (1.8 a 3.3 mm/año) durante el último siglo, y se ha proyectado que resultará en un aumento promedio de 18 a 59 cm entre 1990 y 2100 (IPCC, 2007). Al mismo tiempo, con un incremento de la temperatura global de 2°C es lógico suponer que aumentará el ritmo al cual el hielo se derrite (Pollard y De Conto, 2009), con lo que el nivel del mar podría aumentar hasta un metro para fin de siglo y posiblemente hasta dos (Rahmstorf, 2010). Esto ha tenido serias consecuencias en los arrecifes debido a los rápidos cambios en profundidad, luminosidad y otros factores como el estrés causado por el oleaje (Blanchon *et al.*, 2009). Sin embargo, en un escenario de cambio climático, la sensibilidad de los corales dependerá de la interacción de diversos factores estresantes, ya que el umbral en el cual experimentan blanqueamiento los corales disminuye cuando están expuestos a condiciones de acidificación (Anthony *et al.*, 2008). A esto hay que añadir que el aumento en el nivel del mar provocará que los débiles esqueletos de coral se dañen más fácilmente con las tormentas y huracanes, lo que lleva a un marco de degradación acelerado (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007).

ALGAS INVASORAS

Los mayores impactos en los arrecifes para el año 2035 se espera que ocurran a lo largo de las líneas costeras, en donde el cambio de uso del suelo haya provocado la remoción de bosques y desestabilizado las cuencas, con el consecuente transporte de una creciente cantidad de sedimentos y nutrientes a los hábitats coralinos. Esto se agravará además en los lugares donde se hayan dañado o removido los manglares, por causas naturales (huracanes, aumento en el nivel del mar, etc.) o antropogénicas, ya que se reducirá de esta manera la capacidad de filtración de los manglares y no podrán retener los sedimentos. En estos ecosistemas costeros aumentará la cantidad de macroalgas que cubrirán los corales, debido a sus mayores tasas de crecimiento cuando se

presentan niveles elevados de temperaturas y nutrientes (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2011). Esta problemática se verá exacerbada, ya que ante el estrés a que están sometidos los corales, en conjunto con las continuas reducciones de herbívoros por sobrecaptura, estas especies invasoras de macroalgas tenderán a degradarlos (Szmant, 2002). Una comunidad arrecifal dominada por altas biomásas de algas impide la exposición a la luz, imposibilita el reclutamiento de los corales e incrementa los patógenos (Díaz-Pulido y McCook, 2002; Smith *et al.*, 2006). La dominancia de las macroalgas puede ser muy persistente, en especial si el estresor inicial que lleva a la mortalidad del coral sigue presente (Díaz-Pulido *et al.*, 2007), lo que seguramente sucedería en escenarios de cambio climático.

CORONA DE ESPINAS

Otra especie invasora que representa una gran amenaza para los arrecifes coralinos es la estrella de mar (*Acanthaster planci*) (lámina 28.6), ya que se alimenta de corales. Esta estrella es conocida como “corona de espinas”. Es un habitante natural de los arrecifes de los océanos Índico y Pacífico, en donde se presenta a muy bajas densidades (<1 estrella de mar por hectárea). Sin embargo, esta especie experimenta periódicamente crecimientos poblacionales masivos. Cada estrella es capaz de consumir 40 cm² de coral vivo por día, y la alimentación masiva de cientos de miles de estrellas en un solo arrecife llega a causar una rápida devastación. A este respecto se han presentado poblaciones de 20 000 estrellas por hectárea en los océanos Índico y Pacífico desde los años sesenta, representando la principal causa de pérdida de corales, incluyendo la Gran Barrera Arrecifal de Australia, el sur de Japón, Palau, Guam y Fiji (Pratchett, 2005). En algunos de estos lugares se perdió hasta 90% de los arrecifes, como en Saipán (Marsh y Tsuda, 1972) y Guam (Colgan, 1987). En la Gran Barrera Arrecifal de Australia y en muchas otras localidades las algas invasoras inmediatamente colonizaron los arrecifes afectados por la depredación de *A. planci*, en tal abundancia que llegan a tapizar literalmente el arrecife (Hart *et al.*, 1996); se ha reportado que este tipo de colonización tiene lugar en menos de 24 horas (Schug Belk y Belk, 1975). Lamentablemente, esta especie invasora llegó al continente hace más de 20 años. En la isla de Cocos, Costa Rica, cuando los arrecifes ya habían sufrido un daño sustancial

en 1982-1983 por el evento de El Niño, se presentaron fuertes invasiones de *A. planci*, en conjunto con *Arothron meleagris* (el pez globo de Guinea) y *Diadema mexicanum* (el erizo mexicano del Pacífico), que provoca bioerosión (Guzmán y Cortés, 1992). Otras localidades en las que se ha registrado *A. planci* en el continente son el golfo de California; las islas Revillagigedo; el golfo de Chiriquí, Panamá; isla del Caño, Costa Rica; el atolón de Clipperton; las islas Galápagos, y la isla Malpelo, Colombia (Narváez y Zapata, 2010).

Las razones del crecimiento masivo de *A. planci* son la ausencia de depredadores (peces y moluscos arrecifales), pero principalmente el enriquecimiento de nutrientes; esto tiene que ver con el aumento en la fijación y supervivencia de las larvas en los arrecifes. En este escenario, las escorrentías terrestres debido a fuertes precipitaciones o tormentas provocan enriquecimiento de nutrientes en las zonas costeras, lo que a su vez resulta en un incremento del fitoplancton, del cual se alimentarán las larvas, incrementando sus posibilidades de supervivencia en la columna de agua. Debido al enorme número de huevos producidos por *A. planci*, aun un ligero incremento en la supervivencia significaría la fijación y establecimiento de un gran número de individuos (Birkeland, 1982; Brodie *et al.*, 2005). Es evidente que con el incremento de la temperatura y los eventos extremos (huracanes y tormentas) que se prevé que se intensifiquen con el cambio climático, este tipo de invasiones tenderá a incrementarse. El problema no es sólo la enorme pérdida de diversidad que representa la destrucción de los corales, sino que se ha estimado que los tiempos de recuperación, después del ataque de *A. planci*, para que un arrecife regenere 30% de su biomasa van de cinco a 1 000 años (Lourey *et al.*, 2000). Finalmente, vale la pena mencionar que *A. planci* cuenta con muchas y muy duras espinas que pueden producir gran dolor, hinchazón, vómitos, mareos y parálisis en los humanos (Adler *et al.*, 2002).

Ante estas proyecciones se ha estimado que para 2100 los arrecifes estén dominados por algas invasoras y cianobacterias, con lo que disminuirá la productividad de los peces demersales de 20 a 50% (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2011).

FLORACIONES ALGALES NOCIVAS

Las floraciones algales nocivas (FAN) han sido utilizadas para describir un conjunto diverso de floraciones de

algas marinas microscópicas y macroscópicas que producen efectos tóxicos sobre los seres humanos y otros organismos; deterioro físico de peces e invertebrados; molestas condiciones de olores y coloración de las aguas, o abrumadores efectos sobre los ecosistemas, como el severo agotamiento del oxígeno o sobrecrecimiento en hábitats bentónicos (NOAA, 1997). Entre las especies más conocidas de FAN se encuentran el dinoflagelado *Karenia brevis*, que produce neurotoxinas que pueden causar serios problemas de salud pública; varias especies del género *Alexandrium*, que producen saxitoxinas y goniautoxinas que se concentran durante los episodios de proliferación masiva de algas, conocidos como “marea roja” (aunque no siempre es necesario que se produzca este fenómeno), provocando la intoxicación paralizante por mariscos responsable de la muerte de varios peces e invertebrados y daños severos en el ser humano; *Aureococcus anophagefferens* y *Aureoumbra lagunensis*, microalgas que producen las “mareas cafés”; *Pseudo-nitzschia* que produce ácido domoico, que provoca amnesia en el humano; el flagelado *Heterosigma akashiwo*, que ha provocado pérdidas catastróficas de peces cultivados y silvestres; *Gammaridiscus toxicus*, que produce ciguatoxina, gamberitoxina y maitotoxina, que provocan muerte en algunos peces, inmunosupresión y cambios comportamentales, y en el humano causa alergias severas; *Pfiesteria piscicida* que provoca grandes mortalidades de peces y varias cianobacterias tóxicas (NOAA, 1997; Burkholder y Glasgow, 1997; Steidinger y Melton Penta, 1999).

Las floraciones de algas nocivas y mareas rojas están surgiendo como amenazas crecientes para la conservación, con impactos en los océanos, estuarios, especies vulnerables, integridad de los ecosistemas, interacciones de especies, salud de los organismos acuáticos y crecimiento poblacional, y en la salud, la economía, la industria y la ecología (Landsberg y Shumway, 1998). Los impactos en la vida marina son múltiples y no se restringen a peces e invertebrados; también se ha registrado mortalidades masivas de manatíes, delfines y cormoranes (Steidinger y Melton Penta, 1999; NOAA-NCCOS, 2009). Son varias las causas de los florecimientos, pero entre las principales se encuentran el aporte de nitratos y fosfatos abundantes en las surgencias en las costas y por las escorrentías con residuos de fertilizantes agrícolas, y el aumento en la temperatura del agua (Sellner *et al.*, 2003). La descarga de agua de lastre provee un medio para que se muevan a diferentes regiones y la sobreexplotación pesquera contribuye, ya que la remo-

ción de herbívoros e invertebrados permite que algunos florecimientos se salgan de control. Es generalmente aceptado que las FAN están aumentando en frecuencia, intensidad y duración en todos los ambientes acuáticos a escala global (Hallegraeff, 1993; Moore *et al.*, 2008). En el caso particular de México existe un incremento en la frecuencia e intensidad de las FAN en las aguas costeras del norte de la península de Yucatán durante los últimos años (Almazán-Becerril *et al.*, 2011). Se prevé que el cambio climático exacerbará este problema de diferentes maneras (Fig. 3):

Temperatura del agua

Los cambios a largo plazo en la temperatura del agua podrán permitir que las especies tropicales de algas tóxicas amplíen la estacionalidad de su actividad o sus áreas de distribución hacia las zonas templadas y más allá. Por ejemplo, se ha comprobado que el aumento de la temperatura favorece los florecimientos de *Gammaridiscus* y *Alexandrium* (Chateau-Degat *et al.*, 2005; Nishitani y Chew, 1984). Así, un aumento en la temperatura, asociado con el índice NAO, provocó un gigantesco florecimiento de *Chrysochromulina* en las costas de Noruega que devastó la industria acuícola, con mortalidades masivas de peces y pérdidas de 10 millones de euros (Skjoldal y Dundas, 1991).

Eventos meteorológicos extremos

Se espera que las grandes escorrentías y los pulsos de nutrientes asociados se incrementen con el cambio climático, favoreciendo las FAN (Rey, 2008).

Estratificación

Con el calentamiento global de los océanos se espera que aumente la estratificación en la columna de agua y un crecimiento diferencial del fitoplancton. La estratificación impide la mezcla vertical de nutrientes, disminuyendo el surgimiento de nutrientes a la superficie, lo que provocará la disminución del crecimiento del fitoplancton y su biomasa. Si en la superficie se agotan los nutrientes necesarios para el crecimiento, sólo ciertos tipos de fitoplancton serán favorecidos. Por ejemplo, la mayoría de las FAN marinas son dinoflagelados, que se distinguen por la presencia de dos flagelos que utilizan para desplazarse. Otros grupos de fitoplancton, como las diatomeas, no poseen este mecanismo para nadar y por lo tanto no tendrán el potencial de encontrar los nutrientes más profundos en la columna de agua (Moore *et al.*, 2008).

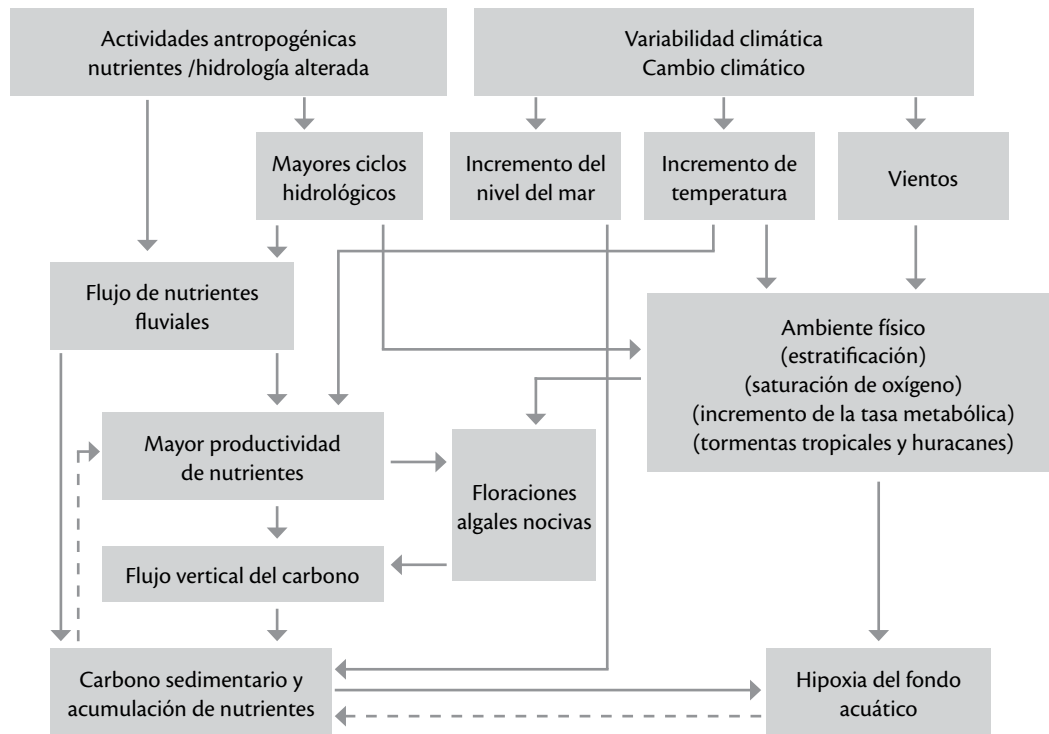


Figura 3. Cambios físicos e hidrológicos potenciales resultantes del cambio climático y su interacción con las actividades humanas actuales y futuras. Las líneas punteadas representan la retroalimentación negativa al sistema (Fuente: Rabalais *et al.*, 2009).

Duración e intensidad de los vientos de surgencias costeras

Los sistemas de surgencias costeras albergan diferentes especies de dinoflagelados, muchas de las cuales forman florecimientos algales nocivos (Kudela *et al.*, 2005).

Toxicidad

Es sabido que factores ambientales como temperatura, pH, suministro de nutrientes, luz y movimiento de agua/turbulencia pueden afectar la dinámica de floración de algas y su toxicidad. Se espera que el cambio climático actúe sobre estos parámetros ambientales, por lo que la toxicidad de las floraciones de algas nocivas también se modulará (además de los cambios en la composición de especies, duración y extensión temporal de los florecimientos). Ejemplos recientes de factores medioambientales que modulan la toxicidad y el crecimiento de las algas han sido reportados para cianobacterias en embalses de agua dulce (Davis *et al.*, 2009), y es probable que respuestas similares puedan presentarse en algas marinas tóxicas (Bresnan *et al.*, 2010).

ENFERMEDADES

Los riesgos de enfermedades para los organismos marinos representan otro impacto potencial del cambio climático global. Muchos patógenos son sensibles a la temperatura. Por ejemplo, las tasas de crecimiento de hongos y bacterias marinas se correlacionan positivamente con la temperatura (Shia y Ducklow, 1994). El calentamiento global puede aumentar la virulencia de los patógenos y parásitos (Rahel y Olden, 2008). También por efecto del calentamiento global seguramente se incrementará la proliferación de las etapas infecciosas de los tremátodos, no sólo en los ecosistemas intermareales, sino también en hábitats de agua dulce y terrestres. En las zonas tropicales las aguas más cálidas pueden aumentar la susceptibilidad de los peces (y otros hospederos) a los patógenos, debido a que ya están gastando energía en superar el estrés térmico. Por ejemplo, experimentos de laboratorio demuestran que los abulones tienen una predisposición a la enfermedad causada por el parásito *Perkinsus olseni* cuando

do están expuestos a estrés térmico (Goggin y Lester, 1995). Los cambios de temperatura también podrán afectar la función del sistema inmunológico en los peces (Mora y Ospina, 2001). Además, se prevé que el cambio climático afectará las interacciones hospedante-patógeno por 1] aumento en la rapidez del desarrollo del patógeno, la transmisión y el número de generaciones por año; 2] el relajamiento de las restricciones invernales en los ciclos de vida del patógeno, y 3] la modificación de la susceptibilidad del hospedero a la infección (Harvell *et al.*, 2002). También se espera que el calentamiento global aumente la virulencia de los parásitos y patógenos no nativos para las especies autóctonas. Las temperaturas más cálidas permitirán a los patógenos completar su ciclo de vida más rápidamente y así lograr una mayor densidad de población (Marcogliese, 2001). Cambios en estos mecanismos podrían provocar ampliaciones en el área de distribución de parásitos y patógenos, y descensos en las poblaciones de hospederos. Como cualquier organismo, los patógenos y parásitos se podrán expandir o contraer dependiendo de su tolerancia. Los cambios en su área de distribución pueden afectar la biodiversidad mediante la introducción de nuevos patógenos o parásitos a una población, o liberando a los hospederos de una fuente importante de regulación de la población (Roessig *et al.*, 2004). Un ejemplo es la enfermedad causada por el hongo *Aphanomyces invadans* que afecta más que 60 hospederos de especies de vida silvestre y de acuicultura de agua dulce y salobre en Asia, y que expandió recientemente su distribución hacia el sur de África (FAO, 2009). Debido a que la enfermedad está estrechamente relacionada con la temperatura y la precipitación (FAO, 2008), se teme que su reciente ampliación de distribución sea consecuencia de los efectos del cambio climático. De hecho, Marcos-López *et al.* (2010) pronostican que esta enfermedad, con base en un análisis de riesgos cualitativo, se puede volver un serio problema con el cambio climático para el Reino Unido. Los parásitos pueden regular la abundancia de la población del área receptora, influir en la composición y estructura de las comunidades de plantas y animales y afectar el funcionamiento de los ecosistemas. De aquí que cualquier influencia del clima sobre el parasitismo sea potencialmente importante para los ecosistemas y las comunidades naturales (Poulin y Mouritsen, 2006).

ALTERACIÓN DE LA DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES INVASORAS

En el caso de las especies invasoras con poblaciones establecidas, una propagación exitosa en nuevas áreas resultará en un cambio sustancial de su área de distribución. Es probable que la expansión del área de distribución siga los cambios en temperatura que se producen con el calentamiento global o los cambios hidrológicos como resultado de los patrones de precipitación alterada (Hellmann *et al.*, 2008).

EVENTOS METEOROLÓGICOS EXTREMOS

El cambio climático está afectando el clima local de diferentes maneras. Por ejemplo, está bien establecido que temperaturas superficiales del mar superiores a 26°C son un requisito para la formación de ciclones tropicales en el clima actual. También se ha planteado una relación entre la temperatura superficial del mar y la máxima intensidad potencial de los huracanes (Webster *et al.*, 2005). Los conocimientos actuales sugieren que en el futuro habrá ciclones tropicales más intensos con picos de precipitación de mayor fuerza y que mientras el número de ciclones intensos irá en aumento (Vecchi y Soden, 2007), el número total de ciclones tenderá a decrecer (IPCC, 2007). El aumento en la actividad de los huracanes pasará de 3.4% por década a casi 10% para la mitad del siglo XXI (Holland *et al.*, 2010). Una categoría extratropical de ciclones, que va en aumento, es la conocida como “ciclones de desarrollo explosivo”, que pueden causar severas inundaciones debido a la intensa precipitación y los fuertes vientos (Knuston y Tuleya, 2004). Se ha visto un gran aumento en el número y proporción de huracanes que alcanzan categorías 4 y 5. El mayor incremento se produjo en el Pacífico norte, el Índico y el Pacífico suroeste, y el menor porcentaje se produjo en el océano Atlántico. Estos aumentos han tenido lugar al tiempo que ha disminuido el número de ciclones y días de presencia de los ciclones en todas las cuencas, excepto en el Atlántico norte, durante la última década (Webster *et al.*, 2005). Tras los destructivos fenómenos naturales como los huracanes, los arrecifes pueden ser dañados o debilitados, pero los más saludables generalmente son resistentes y en la mayoría de los casos se podrán recuperar. Las olas grandes y potentes que acompañan los huracanes y los ciclones pueden romper los corales

y dispersar sus fragmentos (Barnes y Hughes, 1999). Los corales ramificados como *Acropora cervicornis*, que tienden a ser más delicados y volverse cada vez más inestables a medida que crecen, son más vulnerables a los daños de una tormenta que las formas masivas como los cerebroides. Una sola tormenta rara vez mata una colonia entera, pero los corales de crecimiento lento pueden ser invadidos por algas antes de recuperarse, circunstancia que puede ser agravada por aumento de nutrientes debido a las escorrentías y sedimentación (UVI, 2001). Las tormentas intensas, con fuertes vientos asociados y precipitaciones, también pueden tener efectos importantes en las poblaciones de peces. En particular porque las tormentas severas se caracterizan por la abrupta reducción en temperaturas de aire y agua, los aumentos en el flujo de agua dulce de los ríos y la tierra, y cambios de corrientes de viento y marinas (Connelly *et al.*, 2007).

Wiens (1977) sugiere que los estresores ambientales afectan la distribución de los organismos. Sin embargo, debido a que los huracanes han ocurrido con tal frecuencia en la historia evolutiva de los ecosistemas de la región, estas perturbaciones pueden desempeñar un papel importante en la formulación de la estrategia de la historia de la vida de las especies nativas (Pimm *et al.*, 1994). De la misma manera, Cohen y Carlton (1998) señalan que los eventos meteorológicos extremos facilitan el establecimiento de algunas especies invasoras.

ESCAPES

En 1992, por lo menos seis peces león (*Pterois volitans*) (lámina 28.2) que se encontraban en un acuario junto a la playa fueron liberados accidentalmente en la bahía de Biscayne, Florida, durante el huracán *Andrew* (Courtenay, 1995). Actualmente se sabe que la introducción inicial de las especies del género *Pterois* en el Atlántico occidental fue el resultado de diferentes liberaciones deliberadas de animales en cautiverio a partir de un solo epicentro en las aguas circundantes de las costas de Florida (Moorside, 2011) y no de múltiples liberaciones independientes a lo largo del área de invasión, como lo determinó un estudio de DNA mitocondrial de 755 ejemplares recolectados a lo largo del área de invasión (Betancur-R. *et al.*, 2011). Recientemente, Walter Courtenay mencionó que el evento de escape por el huracán *Andrew* es poco probable (Morell, 2010). En la actualidad se han estable-

cido como especies exóticas voraces que suponen una grave amenaza para los arrecifes de coral en las Bermudas, el trópico americano de Florida, el golfo de México, las región del Caribe, América Central y parte de Sudamérica (Coris, 2010).

En la actualidad, la tasa de colonización de esta especie nativa del océano Indo-Pacífico está creciendo y las poblaciones establecidas de estos organismos pueden encontrarse a lo largo de la costa sureste de Estados Unidos y en el mar Caribe (Morris y Whitfield, 2009).

La introducción y el establecimiento del pez león en regiones fuera de su área de distribución nativa representa un alto riesgo para las comunidades de corales y el ser humano, porque además de ser un importante depredador de otros peces produce toxinas perjudiciales para vertebrados (Hare y Whitfield, 2003; Morris *et al.*, 2009). Además, de acuerdo con los patrones de colonización de la especie durante todos estos años (que sólo están limitados por su tolerancia térmica), es muy probable que la invasión se extenderá hasta el golfo de México y, potencialmente, a la costa oriental de Sudamérica (Schofield, 2009).

El pez león adulto se caracteriza por su voracidad; se alimenta de más de 40 especies de peces, incluyendo pequeñas góbidos, lábridos, gramátidos, apogónidos y pomacéntridos, así como de los juveniles de serránidos, múlidos, lutiánidos y otros. Estos teleósteos se encuentran entre los peces de forraje más abundantes en los arrecifes de coral, en donde contribuyen a mantener la estabilidad de estos ecosistemas y también son componentes elementales de la dieta para especies económicamente importantes, como pargos y meros (Morris y Akins, 2009).

De acuerdo con las proyecciones de colonización en los escenarios de cambio climático, estos peces serán algunos de los depredadores dominantes del continente (Morris y Whitfield, 2009) y además, si se considera que la mayoría de las especies acuáticas son poiquilótermos, su tasa de consumo de alimentos aumentará con la temperatura del agua hasta que se alcancen condiciones térmicamente estresantes (Rahel y Olden, 2008), por lo que el calentamiento global podría magnificar los impactos negativos de esta especie para los arrecifes y su diversidad, no sólo por los efectos directos al alterar las redes tróficas mediante la depredación de diferentes especies de peces, sino también por los daños indirectos, ya que al eliminar varias especies herbívoras, las algas invasoras tendrán una mayor oportunidad de invadir los corales.

Esto implica una seria amenaza para las 4000 especies de peces asociadas con los corales (Munday *et al.*, 2008).

Un caso similar es la invasión actual del camarón tigre asiático (*Penaeus monodon*), crustáceo de más de 20 cm, con un apetito voraz y una propensión a adquirir y transferir enfermedades. Este camarón ha invadido el golfo de México, amenazando a diferentes especies nativas, que van desde cangrejos y ostiones hasta los camarones nativos. El camarón tigre asiático es un portador conocido de varios virus, como el YHV (Yellow Head Virus), virus cabeza amarilla, y el WSV (White Spot Virus), virus de la mancha blanca, que pueden ser letales para varias decenas de especies de crustáceos (Hosain *et al.*, 2001; Flegel *et al.*, 1995). Presumiblemente, la invasión del golfo de México comenzó con una liberación accidental de camarones cultivados en Carolina del Sur en 1988. Sin embargo, otra teoría afirma que los camarones pudieron haber escapado de los estanques de una operación comercial de camarón en el mar Caribe que se inundó durante los huracanes recientes (Tresaugue, 2011).

BASURA

Históricamente, los desechos marinos se atribuyen a residuos de los navíos, ya que la carencia de normas internacionales permitía disponer de este tipo de residuos fuera de los mares territoriales de cualquier nación (Coe y Bunn, 1988). Esto llevó a la ratificación del anexo V, titulado “Regulaciones para la prevención de la contaminación por la basura de los buques”, que fue un intento por endurecer el Convenio Internacional para la Prevención de la Contaminación del Mar desde los Buques (MARPOL, anexo V). Desde entonces se ha reconocido que las acumulaciones de desechos marinos también son causadas por una combinación de factores más allá de la mera basura de los barcos.

Eventos meteorológicos extremos, como los huracanes y los tsunamis, pueden movilizar los desechos marinos y terrestres, alterando el hábitat de diferentes especies a medida que cambia la ubicación o la profundidad de los desechos. Además, como el material se desplaza, los hábitats pueden verse afectados por la energía cinética de los desechos (NOAA, 2008). Un punto importante es que muchos de estos desechos transportarán diversos organismos en todo el planeta, entre ellos varias especies invasoras (Barnes y Hughes, 1999).

Con las cantidades de desechos marinos sintéticos no biodegradables que se han venido encontrando en forma creciente en las últimas cinco décadas, se duplican las oportunidades para transportar la biota, lo que acelerará la dispersión y las perspectivas de invasiones por las especies exóticas (Barnes y Hughes, 1999; Gregory, 2009). Los artículos de plástico que flotan en la superficie de los océanos son comúnmente colonizados por una diversidad de organismos bioincrustantes y epibiontes. La mayoría de ellos son organismos sésiles, de concha dura o costrosa, y dominados por briozoos. También se encuentran cirripedios, foraminíferos, algas coralinas, hidrozoos y moluscos bivalvos. Se han encontrado más de 150 especies marinas en desechos plásticos que han llegado a las costas del norte de Nueva Zelanda (Gregory, 2009). Los desechos plásticos también pueden transportar FAN. Las observaciones microscópicas de basura plástica recolectada en diferentes localidades de la Costa Brava en España permitieron identificar diferentes diatomeas bentónicas y distintos flagelados; entre éstos se encontraron dinoflagelados potencialmente dañinos como *Ostreopsis* sp. y *Coolia* sp., así como quistes durmientes de flagelados no identificados. Igualmente, se encontraron quistes y células vegetativas de *Alexandrium taylori* (Masó *et al.*, 2003), un dinoflagelado característico de las FAN causantes de mareas rojas.

CORRIENTES

El cambio climático seguramente influirá en la circulación oceánica y las surgencias; sin embargo, se espera que los cambios difieran mucho entre las regiones y localidades, por lo que la magnitud del cambio en cualquier lugar es difícil de predecir (Steinberg, 2007). A pesar de estas dificultades se han sugerido algunas tendencias generales. Se espera que se presente una mayor estratificación térmica de la capa superficial del océano, reduciendo la entrada de nutrientes de las aguas frías por debajo de la termoclina (Hobday *et al.*, 2006). El mayor contenido de calor del océano y los cambios en los vientos tenderán a aumentar la fuerza de algunas corrientes del océano. Por ejemplo, se prevé que la corriente ecuatorial del sur, que es un importante factor oceanográfico en la Gran Barrera Arrecifal de Australia, aumentará en intensidad en los próximos 50 años (Cai *et al.*, 2005). Las corrientes superficiales también tenderán a aumentar en fuerza debido a la

mayor estabilidad térmica de la zona superficial (Steinberg, 2007), aunque este efecto podría ser contrarrestado por los cambios en la fuerza o dirección de los vientos de superficie en algunos lugares.

Los cambios en estos patrones podrían afectar a los organismos acuáticos de varias maneras. En primer lugar, las corrientes locales y de mesoescala suelen desempeñar un papel importante en los patrones de dispersión larvarios de varios organismos (Mendoza-Alfaro y Álvarez-Torres, 2012). Cualquier cambio en la fuerza o la dirección de estas corrientes podría influir en el transporte larval entre arrecifes. Estos cambios también provocarían alteraciones en el suministro de nutrientes que influyen en la producción y distribución del plancton (McKinnon *et al.*, 2007) que sirve como alimento para adultos y larvas de varias especies. Esto significaría el cambio de áreas de distribución de varias especies de presas y depredadores, algunas de las cuales se podrían convertir en especies invasoras.

ALTERACIÓN DE LA EFICACIA DE LAS ESTRATEGIAS DE CONTROL

En primer lugar, existe una necesidad crítica de controlar y reducir las emisiones de gases de efecto invernadero para permitir, por lo menos, extender la resiliencia de los principales ecosistemas acuáticos (arrecifes de coral y manglares) a largo plazo. Igualmente, las estrategias de gestión que se dirigen a otros impactos humanos, como la pobre calidad de agua y la sobreexplotación pesquera, pueden ayudar a minimizar a corto plazo los impactos sobre las especies nativas (Munday *et al.*, 2008).

El manejo de las especies invasoras debe enfocarse en evitar su introducción, establecimiento y dispersión, y en lo posible los planes existentes deberán incorporar el tema del cambio climático (Bierwagen *et al.*, 2008). En cuanto a su introducción, se deberán emplear medidas de prevención optimizadas, como análisis de riesgo y mapas potenciales de distribución que consideren los diferentes escenarios de cambio climático, y medidas mecánicas, químicas y estratégicas (e.g., HACCP) para evitar su introducción accidental (Government of Canada, 2008). Esto implicará también contar con estrategias de alerta temprana en los límites del área de distribución de las especies invasoras de alto impacto, especialmente cuando se prevea su expansión, así como planes coordinados de res-

puesta rápida en el ámbito regional para evitar su establecimiento. La modelación bioclimática, que utiliza información tanto de las características ambientales de las zonas ya invadidas por una especie invasora como de las del rango de su distribución como especie nativa, es una herramienta valiosa para determinar áreas con mayor probabilidad de invasión en lo que se puede prevenir su introducción (Broennimann y Guisan, 2008; Jeschke y Strayer, 2008). De acuerdo con Hellmann *et al.* (2008) se deberán adaptar los controles químicos y mecánicos a los escenarios previstos para el cambio climático, ya que el control relativamente fácil de especies potencialmente invasoras fuera de su área de distribución natural se puede tornar difícil si el cambio les facilita el establecimiento en estas regiones. También señala la posible alteración de las interacciones de los organismos usados para control biológico y las especies invasoras con el cambio climático y cuestiona la utilidad de la restauración en estos escenarios. Por otra parte, se deberán elaborar nuevas estrategias para especies que no estaban consideradas como invasoras (Rahel y Olden, 2008), ya que las previsiones indican que los eventos aleatorios, como lluvia y vientos, y las actividades humanas que pueden ayudar a difundir las invasiones aumentarán el costo de la erradicación y que los eventos extremos podrán aumentar el nivel de invasión, la cobertura geográfica y los costos de monitoreo (Acquaye *et al.*, 2005). Lo anterior indica que en todos los casos se incrementarán los costos de prevención y control, ya sea porque las especies comiencen a proliferar más temprano en el año y porque perduren más tiempo, o porque se tengan que modificar los mecanismos de control, o porque se tengan que aplicar en áreas más extensas de lo previsto, o simplemente por que se presentará la necesidad de construir barreras para evitar las migraciones o preservar las áreas naturales protegidas, por lo que es necesaria la constitución de un fondo de contingencia. Otras medidas implican promover el uso de especies nativas en todos los proyectos de acuicultura para evitar la introducción accidental de especies exóticas invasoras. En los casos en que no se pueda sustituir las especies exóticas por nativas hay que mejorar las prácticas de bioseguridad en las operaciones acuícolas, fomentando la adopción de estándares y certificaciones internacionales, con el fin de minimizar los impactos por escapes y la transmisión de enfermedades exóticas. En este mismo sentido sería conveniente promover el cultivo de especies herbí-

voras sobre las especies carnívoras, que requieren la captura de peces silvestres para la elaboración de harina de pescado como principal componente del alimento y, por lo tanto, combinan los impactos negativos de la acuicultura con aquellos asociados con la pesca. En su caso, emprender proyectos de restauración de ecosistemas marinos (por ejemplo, siembra, trasplante o ayuda en la colonización de plantas marinas y costeras, eliminación de especies invasoras, demolición de estructuras innecesarias o no utilizadas, etc.) (Herr y Galland, 2009).

Por otra parte, la EPA (2008) hace las siguientes cinco recomendaciones para ser incorporadas en los planes de manejo de especies invasoras en escenarios de cambio climático:

- 1] Es necesario que las agencias estatales o federales que encabezan las actividades en torno a las especies invasoras se coordinen e incorporen los escenarios de cambio climático en sus planes de manejo.
- 2] Para evitar de manera eficaz las invasiones es necesario identificar las amenazas de las especies acuáticas invasoras en condiciones de cambio climático, incluyendo el análisis de nuevas vías de introducción y vectores que puedan resultar del cambio de las condiciones ambientales. Se debe dar prioridad a las invasoras de alto impacto. Igualmente, se deberán desarrollar, establecer y financiar sistemas de monitoreo eficaces para detectar nuevas especies invasoras, nuevos impactos y las extensiones de áreas de distribución como resultado del cambio climático (e.g., monitoreo de la marea roja con imágenes satelitales). Los sistemas deberán ser dinámicos y fáciles de actualizar a medida que exista mayor información disponible sobre el cambio climático. Los análisis de vías de introducción y los modelos de predicción de especies deberán ser modificados o desarrollados para considerar múltiples factores que deriven en invasiones. También se deberán ajustar los requerimientos regulatorios y educativos pertinentes.
- 3] Identificar los ecosistemas vulnerables en escenarios de cambio climático y diseñar planes de restauración para incrementar su resiliencia. La restauración habrá de estar diseñada para que los ecosistemas soporten los cambios de temperatura, los patrones de precipitación y cambios en el nivel del mar previstos en dichos escenarios.

- 4] Mejorar y adaptar las medidas de control para escenarios de cambio climático. Se deberán hacer simulaciones en escenarios de cambio climático para evaluar y en su caso adaptar las medidas de control y, de acuerdo con esto, se deberán ajustar las prioridades y los planes de manejo.
- 5] Adaptar los sistemas de manejo de la información sobre especies invasoras para que incluyan las condiciones de cambio climático (por ejemplo, temperatura del agua, salinidad y composición química del agua). Esta información garantizará robustez y precisión de la información de sistemas de gestión en condiciones cambiantes (Lee *et al.*, 2008).

REFERENCIAS

- Acquaye, A., J. Alston, H. Lee, y Sumner, D. 2005. *Hurricanes and invasive species: The economics and spatial dynamics of eradication policies*. 2005 PREISM Workshop. ERS, Washington, DC, 20 octubre de 2005.
- Adler, M., A. Kaul y A.S.M. Jawuad. 2002 Foreign body sinovitis induced by crown of thorns starfish. *Rheumatology* **41**:230-231.
- Albright, R., B. Mason, M. Millerb, y C. Langdon. 2010. Ocean acidification compromises recruitment success of the threatened Caribbean coral *Acropora palmata*. PNAS. <www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1007273107>.
- Allison, E.H., A.L. Perry, M.C. Badjeck, W.L. Adger, K. Brown, D. Conway, A.S. Halls, G.M. Pilling, J.D. Reynolds, N.L. Andrew y N.K. Dulvy. 2009. Vulnerability of national economies to the impacts of climate change on fisheries. *Fish and Fisheries*. doi: 10.1111/j.1467-2979.2008.00310.x.
- Almazán-Becerril, A., G. González-Rosiles, D.U. Hernández-Becerril y S. Escobar-Morales. 2011. *Dinoflagelados bénticos y epífitos potencialmente tóxicos o nocivos del norte del Sistema Arrecifal Mesoamericano (Caribe mexicano)*. Primer Congreso Nacional de la Sociedad Mexicana para el Estudio de los Florecimientos Algales Nocivos, A.C., 16 al 18 de noviembre de 2011, Mazatlán, p. 14.
- Anthony, K.R., D.I. Kline, G. Díaz-Pulido, S. Dove y O. Hoegh-Guldberg. 2008. Ocean acidification causes bleaching and productivity loss in coral reef builders. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **105**(17):442-446.
- Arndt, D.S., M.O. Baringer y M.R. Johnson. 2010. State of the climate in 2009. *Bull. Am. Meteorol. Soc.* **91**:S1-S224.
- Azzurro, E., M. Milazzo, F. Maynou, P. Abelló y T. Temraz. 2011. First record of *Percnon gibbesi* (H. Milne Edwards, 1853) (Crustacea: Decapoda: Percnidae) from Egyptian waters. *Aq. Inv.* **5** (Suppl. 1):S123-S125.
- Barnes, R., y R. Hughes. 1999. *An introduction to marine ecology*. Oxford, Blackwell Science, pp. 131-133.

- Barnett, T.P., D.W. Pierce y R. Schnur. 2001. Detection of anthropogenic climate change in the world's oceans. *Science* **292**:270-74.
- Belvalkar, M. 2012. Lionfish adaptations. <www.buzzle.com/articles/lionfish-adaptations.html>.
- Betancur-R., R., A. Hines, A. Acero P., G. Ortí, A.E. Wilbur y D.W. Freshwater. 2011. Reconstructing the lionfish invasion: Insights into Greater Caribbean biogeography. *J. Biogeogr.* **38**:1281-1293.
- Bierwagen, B.G., R. Thomas y A. Kane. 2008. Capacity of management plans for aquatic invasive species to integrate climate change. *Conser. Biol.* **22**(3):568-574.
- Birkeland, C. 1982. Terrestrial runoff as a cause of outbreaks of *Acanthaster planci* (Echinodermata: Asteroidea). *Mar. Biol.* **69**:175-185.
- Bjorklund, K.R., S.B. Kruglikova y O.R. Anderson. 2012. Modern incursions of tropical Radiolaria into the Arctic Ocean. *J. Micropalaeontol.* **31**(2):139. doi: 10.1144/0262-821X11-030.
- Blanchard, M. 2009. Recent expansion of the slipper limpet population (*Crepidula fornicata*) in the Bay of Mont-Saint-Michel (Western Channel, France). *Aquat. Living Resour.* **22**:11-19.
- Blanchon, P., A. Eisenhauer, J. Fietzke, y V. Liebetrau. 2009. Rapid sea-level rise and reef back-stepping at the close of the last interglacial highstand. *Nature* **458**:881-884.
- Boyer, T.P., S. Levitus, J.I. Antonov, R.A. Locarnini y H.E. Garcia. 2005. Linear trends in salinity for the world ocean, 1955-1998. *Geophys. Res. Lett.* **32**L01604. doi: 10.1029/2004GL021791.
- Braby, C.E., y G.N. Somero. 2006. Following the heart: Temperature and salinity effects on heart rate in native and invasive species of blue mussels (genus *Mytilus*). *J. Exp. Biol.* **209**:2554-2566.
- Bresnan, E., L. Fernand, K. Davidson, M. Edwards, S. Milligan, R. Gowan, J. Silke, S. Kröger y R. Raine. 2010. Climate change impacts on harmful algal blooms (HABs) in MCCIP Annual Report Card 2010-11. MCCIP Science Review, <www.mccip.org.uk/arc>.
- Brio, P.A. 1998. Staying cool: Behavioral thermoregulation during summer by young-of-year brook trout in a lake. *Trans. Am. Fish. Soc.* **127**:212-222.
- Britton, J.R., J. Cucherousset, G.D. Davies, M.J. Godard, y G.H. Copp. 2010. Non-native fishes and climate change: Predicting species responses to warming temperatures in a temperate region. *Freshwater Biol.* **55**:1130-1141.
- Broennimann, O., y A. Guisan. 2008. Predicting current and future biological invasions: Both native and invaded ranges matter. *Biol. Lett.* doi:10.1098/rsbl.2008.0254.
- Brodie, J., K. Fabricius, G. De'ath y K. Okaji. 2005. Are increased nutrient inputs responsible for more outbreaks of crown-of-thorns starfish? An appraisal of the evidence. *Mar. Pollut. Bull.* **51**(1-4):266-278.
- Burke, L., K. Reytar, M. Spalding y A. Perry. 2011. *Reefs at Risk Revisited*. World Resources Institute.
- Burkholder, J.M., y H.B. Glasgow. 1997. The ichthyotoxic dinoflagellate *Pfiesteria piscicida*: Behavior, impacts and environmental controls. *Limnol. Oceanogr.* **42**:1052-1075.
- Cai, W., G. Shi, T. Cowan, T. Bi y J. Ribbe. 2005. The response of the Southern Annular Mode, the East Australian Current, and the southern mid-latitude ocean circulation to global warming. *Geophys. Res. Lett.* **32**L23706. doi: 10.1029/2005GL024701.
- Canning-Clode, J., A.E. Fowler, J.E. Byers, J.T. Carlton y G.M. Ruiz. 2011. Caribbean creep' chills out: Climate change and marine invasive species. *PLoS ONE* **6**(12):e29657. doi:10.1371/journal.pone.0029657.
- Carlton, J.T. 1989. Man's role in changing the face of the ocean: Biological invasions and implications for conservation of near-shore environments. *Conserv. Biol.* **3**(3):265-273.
- CEICC. 2008. *Ecological impacts of climate change*. Committee on Ecological Impacts of Climate Change. The National Academies Press.
- Chapman, J.W. 2000. Climate effects on the geography of non-indigenous peracaridan crustacean introductions in estuaries, en J. Pederson (ed.), *Marine bioinvasions. Proceedings of the first national conference*, enero 24-27, 1999. Massachusetts Institute of Technology-Sea Grant College Program, Cambridge, MA., pp. 66-80.
- Chateau-Degat, M.L., M. Chinain, N. Cerf, S. Gingras, B. Hubert y E. Dewailly. 2005. Seawater temperature, *Gambierdiscus* spp. variability and incidence of ciguatera poisoning in French Polynesia. *Harmful Algae* **4**(6):1053-1062.
- Chervinski, J. 1982. Environmental physiology of tilapias, en R.S.V. Pullin y R.H. Lowe-McConnell (eds.), *The biology and culture of tilapias*. Manila, International Center for Living Aquatic Resources Management, pp. 119-128.
- Chircop, A. 2007. Climate change and the prospects of increased navigation in the Canadian Arctic. *WMU Journal of Maritime Affairs.* **6**(2):193-205.
- Chu, C., N.E. Mandrak y C.K. Minns. 2005. Potential impacts of climate change on the distributions of several common and rare freshwater fishes in Canada. *Divers. Distrib.* **11**:299-310.
- Cochrane, K., C. De Young, D. Soto y T. Bahri (eds.). 2009. *Climate change implications for fisheries and aquaculture: Overview of current scientific knowledge*. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper. No. 530. Roma, FAO, 2009.
- Coe, J.M., y A.R. Bunn. 1988. *Marine debris and the solid waste disposal crisis*. Oceans '88, Baltimore. Disponible en: <ieeexplore.ieee.org/iel5/738/906/00794817.pdf?tp=&arnumber=794817&isnumber=906> (consultado el 11 de abril de 2012).
- Cohen, A.N., y J.T. Carlton. 1998. Accelerating invasion rate in a highly invaded estuary. *Science* **279**(5350):555-558.
- Coles, S. 2008. *Potential climate change impacts on corals and coral reefs in Melanesia from bleaching events and ocean acidification*. Bishop Museum Technical Report **42**(5):1-23.
- Colgan, M.W. 1987. Coral reef recovery on Guam (Micronesia) after catastrophic predation by *Acanthaster planci*. *Ecology* **68**(6):1592-1605.
- Connelly, W., L. Kerr, E. Martino, A. Peer, R. Woodland y D. Seco. 2007. Climate and saltwater sport fisheries: Prognosis for change. Report to the FishAmerica Foundation (FAF-6093R). Technical Report Series No. TS-537-07 of the University of Maryland Center for Environmental Science. Ref. No. [UMCES]CBL 07-119.

- Copp, G.H., J.R. Britton, J. Cucherousset, E. García-Berthou, R. Kirk, E. Peel y S. Stakénas. 2009. Voracious invader or benign feline? A review of the environmental biology of European catfish *Silurus glanis* in its native and introduced ranges. *Fish and Fisheries* **10**:252-282.
- Coris. 2010. *The IndoPacific Lionfish Invasion*. Coral Reef Information System. <<http://coris.noaa.gov/exchanges/lionfish>>.
- Corbin, Z. 2007. Atlantic invaders. Nature reports, *Climate Change* **6**:82-84.
- Courtenay, W.R. 1995. Marine fish introductions in south-eastern Florida. *American Fisheries Society Introduced Fish*, Section Newsletter, **14**(1):2-3.
- Coutant, C.C. 1985. Striped bass, temperature, and dissolved oxygen: A speculative hypothesis for environmental risk. *Trans. Am. Fish. Soc.* **114**:31-61.
- Davis, T.W., D.L. Berry, G.L. Boyer y C.J. Gobler. 2009. The effects of temperature and nutrients on the growth and dynamics of toxic and non-toxic strains of *Microcystis* during cyanobacteria blooms. *Harmful Algae* **8**:715-725.
- Díaz-Pulido, G., y L.J. McCook. 2002. The fate of bleached corals: Patterns and dynamics of algal recruitment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **232**:115-128.
- Díaz-Pulido, G., L.J. McCook, A.W.D. Larkum, H.K. Lotze, J.A. Raven, B. Schaffelke, J.E. Smith y R.S. Steneck. 2007. Vulnerability of macroalgae of the Great Barrier Reef to climate change, en J.E. Johnson y P.A. Marshall (eds.), *Climate change and the Great Barrier Reef: A vulnerability assessment*. Great Barrier Reef Marine Park Authority and Australian Greenhouse Office, Townsville, Australia, pp. 153-192.
- Diederich, S., G. Nehls, J.E.E. van Beusekom y K. Reise. 2005. Introduced Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) in the northern Wadden Sea: Invasion accelerated by warm summers? *Helgol. Mar. Res.* **59**:97-106.
- Dillon, E.T., y J.J. Herman. 2008. Genetics, shell morphology, and life history of the freshwater pulmonate limpets *Ferrisia rivularis* and *Ferrisia fragilis*. *J. Freshwat. Ecol.* **24**(2):261-271.
- Dukes, J.S., y H.A. Mooney. 1999. Does global change increase the success of biological invaders? *Trends Ecol. Evol.* **14**(4):135-139.
- Dulcic, J., y B. Grbec. 2000. Climate change and Adriatic ichthyofauna. *Fish. Oceanogr.* **9**(2):187-191.
- Eaton, J.G., y R.M. Scheller. 1996. Effects of climate warming on fish thermal habitat in streams of the United States. *Limnol. Oceanogr.* **41**(5):115.
- Edwards, R.J., y S. Contreras-Balderas. 1991. Historical changes in the ichthyofauna of the Lower Rio Grande (rio Bravo del Norte), Texas and Mexico. *Southwest. Nat.* **36**(2):201-212.
- Emanuel, K. 2005. Increasing destructiveness of tropical cyclones over the past 30 years. *Nature* **436**:686-688.
- EPA. 2008. *Effects of climate change on aquatic invasive species and implications for management and research*. Environmental Protection Agency-National Center for Environmental Assessment Office of Research and Development-U.S. Environmental Protection Agency Washington, DC. EPA/600/R-08/014.
- FAO. 2009. Report of the FAO Workshop on the Development of an Aquatic Biosecurity Framework for Southern Africa. Lilongwe, Malawi, abril, 22-24 de 2008. FAO Fisheries and Aquaculture Report. No. 906. Roma, p. 55.
- Fernandes, L.F., L. Zehnder-Alves y J.C. Bassfeld. 2001. The recently established diatom *Coscinodiscus wailesii* (Coscinodiscales, Bacillariophyta) in Brazilian waters. *Phycol. Res.* **49**:89-96.
- Ficke, A.A., C.A. Myrick y L.L. Hansen. 2005. *Potential impacts of global climate change on freshwater fisheries*. Department of Fishery & Wildlife Biology, Colorado State University, Fort Collins.
- Flegel, T.W., S. Sriurairatana, C. Wongteerasupaya, V. Boonsaeng, S. Panyim y S. Withyachumarnkul. 1995. Progress in characterization and control of yellow head virus of *Penaeus monodon*, en C. Browdy y S. Hopkins (eds.), *Swimming through troubled water. Proceedings of the special session on shrimp farming, Aquaculture* **95**, World Aquaculture Society, Baton Rouge, pp. 76-83.
- Fodrie, F.J., K.L. Heck, Jr., S.P. Powers, W.M. Graham y K.L. Robinson. 2010. Climate-related, decadal-scale assemblage changes of seagrass-associated fishes in the northern Gulf of Mexico. *Glob. Change Biol.* **16**:48-59.
- Gledhill, D.K., R. Wanninkhof, F.J. Millero y M. Eakin. 2008. Ocean acidification of the Greater Caribbean Region 1996-2006. *J. Geophys. Res.* **113**C10031. doi:10.1029/2007JC004629.
- Goggin, C.L., y R.J.G. Lester. 1995. *Perkinsus*, a protistan parasite of abalone in Australia: A review. *Mar. Freshwater Res.* **46**(3):639-646.
- Gómez, F. 2008. Phytoplankton invasions: Comments on the validity of categorizing the non-indigenous dinoflagellates and diatoms in European seas. *Mar. Pollut. Bull.* **56**:620-628.
- Government of Canada. 2008. Integrating climate change into invasive species risk assessment / risk management. Workshop report. Noviembre, 2008. <www.policyresearch.gc.ca>.
- Graham, C.T., y C. Harrod. 2009. Implications of climate change for the fishes of the British Isles. *J. Fish Biol.* **74**:1143-1205.
- Graham, W.M., D.L. Martin, D.L. Felder, V.L. Asper y H.M. Perry. 2003. Ecological and economic implications of a tropical jellyfish invader in the Gulf of Mexico. *Biol. Invasions* **5**:53-69.
- Gregory, M.R. 2009. Environmental implications of plastic debris in marine settings – entanglement, ingestion, smothering, hangers-on, hitch-hiking and alien invasions. *Phil. Trans. R. Soc. B.* **364**:2013-2025.
- Guinotte, J.M., y V.J. Fabry. 2008. Ocean acidification and its potential effects on marine ecosystems. *Ann. N Y Acad Sci.* **2008** **1134**:320-342.
- Guinotte, J.M., R.W. Buddemeier y J.A. Kleypas. 2003. Future coral reef habitat marginality: Temporal and spatial effects of climate change in the Pacific basin. *Coral Reefs* **22**:551-558.
- Guzmán, H.M., y J. Cortés. 1992. Cocos Island (Pacific of Costa Rica coral reefs after the 1982-1983 El Niño disturbance. *Rev. Biol. Trop.* **40**(3):309-324.
- Hallegraeff, G.M. 1993. A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. *Phycologia* **32**:79-99.
- Hannah, L. 2010. *Climate change biology*. Elsevier, Nuev York.
- Hare, J.A., y P.E. Whitfield. 2003. An integrated assessment of

- the introduction of lionfish (*Pterois volitans/miles* complex) to the western Atlantic Ocean. NOAA Technical Memorandum NOS NCCOS, p. 21.
- Hart, A.M., D.W. Klumpp y G.R. Russ. 1996. Response of herbivorous fishes to crown-of-thorns starfish *Acanthaster planci* outbreaks. 11. Density and biomass of selected species of herbivorous fish and fish-habitat correlations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **132**:21-30.
- Harvell, D., C.E. Mitchell, J.R. Ward, S. Altizer, A. Dobson, R.S. Ostfeld y M.D. Samuel. 2002. Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. *Science* **296**:2158-2162.
- Hays, G.C., A.J. Richardson y C. Robinson. 2005. Climate change and marine plankton. *Trends Ecol. Evol.* **20**:337-344.
- Hazlett, B.A., S. Lawler y G. Edney. 2007. Agonistic behavior of the crayfish *Eustacus armatus* and *Cherax destructor*. *Mar. Freshw. Behav. Phy.* **40**(4):257-266.
- Hellmann, J.J., J.E. Byers, B.G. Bierwagen y J.S. Dukes. 2008. Five potential consequences of climate change for invasive species. *Conserv. Biol.* **22**(3):534-543.
- Herr, D., y D.R. Galland. 2009. *The ocean and climate change. Tools and guidelines for action.* IUCN, Gland.
- Hobbs, R.J., S. Arico, J. Aronson, J.S. Baron, P. Bridgewater, V.A. Cramer, P.R. Epstein, J.J. Ewel, C.A. Klink, A.E. Lugo, N. David, D. Ojima, D.M. Richardson, E.W. Sanderson, F. Valladares, M. Vilà, R. Zamora y M. Zobel. 2006. Novel ecosystems: Theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global Ecol. Biogeogr.* **15**:1-7.
- Hobday, A.J., T.A. Okey, E.S. Poloczanska, T.J. Kunz y A.J. Richardson (eds.). 2006. *Impacts of climate change on Australian marine life: Part C. Literature review.* Report to the Australian Greenhouse Office, Canberra, septiembre de 2006.
- Hoegh-Guldberg, O., S. Andréfouët, K.E. Fabricius, G. Díaz-Pulido, J.M. Lough, P.A. Marshall y M.S. Pratchett. 2011. Vulnerability of coral reefs in the tropical Pacific to climate change, en J.D. Bell, J.E. Johnson y A.J. Hobday (eds.), *Vulnerability of tropical Pacific fisheries and aquaculture to climate change.* Secretariat of the Pacific Community, Noumea, Nueva Caledonia, pp. 251-296.
- Hoegh-Guldberg, O., P.J. Mumby, A.J. Hooten, R.S. Steneck, P. Greenfield, E. Gomez, C.D. Harvell, P.F. Sale, A.J. Edwards, K. Caldeira, N. Knowlton, C.M. Eakin, R. Iglesias-Prieto, N. Muthiga, R.H. Bradbury, A. Dubi y M.E. Hatziolos. 2007. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Nature* **318**:1737-1742.
- Holland, G.J., J. Done, C. Bruyere, C. Cooper y A. Suzuki-Parker. 2010. Model investigations of the effects of climate variability and change on future Gulf of Mexico Tropical Cyclone Activity. Presentation / webcast. Offshore Technology Conference Publisher, documento 20690.
- Hossain, Md. S., S.K. Otta, I. Karunasagar y I. Karunasagar. 2001. Detection of white spot syndrome virus (WSSV) in wild captured shrimp and in non-cultured crustaceans from shrimp ponds/ghers in Bangladesh by polymerase chain reaction. *Fish Pathol.* **36**:13-19.
- Hubert, W.A. 1988. Altitude as the determinant of distribution of largemouth bass and smallmouth bass in Wyoming. *North Amer. J. Fisher. Manag.* **8**:386-387.
- IPCC. 2007. *Climate change synthesis report.* Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (AR4). R.K. Pachauri and A. Reisinger (eds.). IPCC, Ginebra.
- Jackson, D.A., y N.E. Mandrak. 2002. Changing fish biodiversity: Predicting the loss of cyprinid biodiversity due to global climate change, en N.A. McGinn (ed.), *Fisheries in a changing climate.* American Fisheries Society, Symposium 32, Bethesda, pp. 89-98.
- Jeschke, J.M., y D.L. Strayer. 2008. Usefulness of bioclimatic models for studying climate change and invasive species. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* **1134**:1-24. doi: 10.1196/annals.1439.002.
- Knuston, T., y R. Tuleya. 2004. Impact of CO₂-induced warming on simulated hurricane intensity and precipitation: Sensitivity to the choice of climate model and convective parameterization. *J. Climate* **17**(18):3477-3495.
- Kudela, R., G. Pitcher, T. Probyn, F. Figueiras, T. Moita y V. Trainer. 2005. Harmful algal blooms in coastal upwelling systems. *Oceanography* **18**:184-197.
- LaBounty, J.F., y N.M. Burns. 2007. Long-term increases in oxygen depletion in the bottom waters of Boulder Basin, Lake Mead, Nevada-Arizona, USA. *Lake Reservoir Manage.* **23**(1):69-82.
- Landsberg, J.H., y S.S. Shumway. 1998. Harmful algal blooms and their effects on marine and estuarine animals. Third International Symposium on Aquatic Animal Health. Agosto a 30-septiembre 3, 1998. Baltimore.
- Lee, H. II, D.A. Reusser, J.D. Olden, S.S. Smith, J. Graham, V. Burkett, J.S. Dukes, R.J. Piorkowski y J. Mcphedran. 2008. Integrated Monitoring and Information Systems for managing aquatic invasive species in a changing climate. *Conserv. Biol.* **22**(3):575-584.
- Lourey, M.J., D.A.J. Ryan y I.R. Miller. 2000. Rates of decline and recovery of coral cover on reefs impacted by, recovering from and unaffected by crown-of-thorns starfish *Acanthaster planci*: A regional perspective of the Great Barrier Reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **196**:179-186.
- MA. 2005. *Ecosystems and human well-being: Biodiversity synthesis.* Millennium Ecosystem Assessment, Washington, DC, World Resource Institute.
- MacCrae, P.S., y D.A. Jackson. 2001. The influence of small-mouth bass (*Micropterus dolomieu*) predation and habitat complexity on the structure of littoral-zone fish assemblages. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **58**:157-170.
- Mack, R.N., D. Simberloff, W.M. Lonsdale, H. Evans, M. Clout y F. Bazzaz. 2000. Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Appl.* **10**:689-710.
- Malcom, J.R., C. Liu, R.P. Neilson, L. Hansen y L. Hannah. 2006. Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots. *Conserv. Biol.* **20**(2):538-548.
- Marcogliese, D.J. 2001. Implications of climate change for parasitism of animals in the aquatic environment. *Can. J. Zool.* **79**:1331-1352.
- Marcos-López, M., P. Gale, B.C. Oidtmann y E.J. Peeler. 2010. Assessing the impact of climate change on disease emergence in freshwater fish in the United Kingdom. *Transbound. Emer. Dis.* **57**:293-304. doi: 10.1111/j.1865-1682.2010.01150.x.

- Marsh, J., y R.T. Tsuda. 1972. Population levels of *Acanthaster planci* in the Mariana and Caroline islands, 1969-1972. Contribution No. 25 from the University of Guam Marine Laboratory.
- Masó, M., E. Garcés, F. Pagès y J. Camp. 2003. Drifting plastic debris as a potential vector for dispersing harmful algal bloom (HAB) species. *Sci. Mar.* **67**:107-111.
- McCauley, R., y T. Beiting. 1992. Predicted effects of climate warming on the commercial culture of the channel catfish, *Ictalurus punctatus*. *GeoJournal* **28**(1):61-66.
- McKee, K.L. 2004. *Global change impacts on mangrove ecosystems*. USGS Report.
- McKinnon, A.D., A.J. Richardson, M.E. Burford y M.J. Furnas. 2007. Vulnerability of Great Barrier Reef plankton to climate change, en J.E. Johnson y P.A. Marshall (eds.), *Climate change and the Great Barrier Reef*. Great Barrier Reef Marine Park Authority and Australian Greenhouse Office, Townsville, pp. 121-152.
- McMahon, R. 2002. Evolutionary and physiological adaptations of aquatic invasive animals: r selection versus resistance. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **59**:1235-1244.
- McNeely, J.A. 2000. The future of alien invasive species: Changing social views, en H.A. Mooney y R.J. Hobbs (eds.), *Invasive species in a changing world*. Island Press, Washington, DC, pp. 171-190.
- Meisner, J.D., J.L. Goodier, H.A. Regier, B.J. Shuter y W.J. Christie. 1987. An assessment of the effects of climate warming on Great Lakes basin fishes. *J. Great Lakes Res.* **13**(3):340-352.
- Mendoza, R., N. Arreaga, J.E. Hernández, V. Segovia, I. Jasso y D. Pérez. 2011. Aquatic invasive species in the rio Bravo / laguna Madre ecoregion. Commission for Environmental Cooperation, Montreal.
- Mendoza-Alfaro, R., y P. Álvarez-Torres. 2012. Gulf of Mexico large marine rcosystem: Resources at risk from climate change, en K. Sherman y G. McGovern (eds.), *Frontline observations on climate change and sustainability of large marine ecosystems. Large marine ecosystems*, vol. 17. Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo, Nueva York, pp. 135-169.
- Minns, C.K., y J.E. Moore. 1992. Predicting the impact of climate change on the spatial pattern of freshwater fish yield capability in eastern Canadian lakes. *Climatic Change* **22**:327-346.
- Minns, C.K., y J.E. Moore. 1995. Factors limiting the distributions of Ontario's freshwater fishes: The role of climate and other variables, and the potential impacts of climate change, en R.J. Beamish (ed.), *Climate change and northern fish populations*. Canadian Special Publication in Fisheries and Aquatic Sciences 121, Ottawa, pp. 137-160.
- Mohsen, O., H.G. Stefan y J.G. Eaton. 2003. Global warming and potential changes in fish habitat in U.S. streams. *Climatic Change* **59**:389-409.
- Moore, S.K., V.L. Trainer, N.J. Mantua, M.S. Parker, E.A. Laws, L.C. Backer y L.E. Fleming. 2008. Impacts of climate variability and future climate change on harmful algal blooms and human health. *J. Environ. Health* **7** (Suppl. 2):S4.
- Moore, P. 2011. On the origin of (an invasive) species. *Fron. Ecol. Environ.* **9**(6):315.
- Mora, C., y A.F. Ospina. 2001. Tolerance to high temperatures and potential impact of sea warming in reef fishes of Gorgon Island (tropical Eastern Pacific). *Mar. Biol.* **139**:756-769.
- Morell, V. 2010. Mystery of the lionfish: Don't blame hurricane Andrew. Science Insider, 29 de abril de 2010. <news.sciencemag.org/scienceinsider/2010/04/mystery-of-the-lionfish-dont-bla.html>.
- Morris, J.A. Jr., y J.L. Akins. 2009. Feeding ecology of invasive lionfish (*Pterois volitans*) in the Bahamian archipelago. *Environ. Biol. Fishes* **86**:389-398.
- Morris, J.A. Jr., y P.E. Whitfield. 2009. *Biology, ecology, control and management of the invasive indo-Pacific lionfish: An updated integrated assessment*. NOAA Technical Memorandum NOS NCCOS 99, NOAA.
- Morris, J.A. Jr., J.L. Akins, A. Barse, D. Cerino, D.E. Freshwater, S.J. Green, R.C. Muñoz, C. Paris y P.E. Whitfield (eds.). 2009. Proceedings of the 61st Gulf and Caribbean Fisheries Institute. Biology and ecology of the invasive Lionfishes, *Pterois miles* and *Pterois volitans*.
- Munday, P.L., G.P. Jones, M.S. Pratchett y A.J. Williams. 2008. Climate change and the future for coral reef fishes. *Fish Fish.* **9**:261-285.
- Narváez, K., y F.A. Zapata, F.A. 2010. First record and impact of the crown-of-thorns starfish, *Acanthaster planci* (Spinulosa: Acanthasteridae) on corals of Malpelo Island, Colombian Pacific. *Rev. Biol. Trop.* **58** (Suppl. 1):139-143.
- Nehring, S. 1998. Establishment of thermophilic phytoplankton species in the North Sea: Biological indicators of climatic changes? *ICES J. Mar. Sci.* **55**:818-823.
- Nevermann, D., y W.A. Wurtsbaugh. 1994. The thermoregulatory function of diel vertical migration for a juvenile fish, *Cottus extensus*. *Oecologia* **98**:247-256.
- Ning, Z.H., R.E. Turner, T. Doyle y K.K. Abdollahi. 2003. Preparing for a changing climate: Potential consequences of climate variability and change – gulf coast region. GCRCC. Baton Rouge.
- Nishitani, L., y K.K. Chew. 1984. Recent developments in paralytic shell-fish poisoning research. *Aquaculture* **39**:317-329.
- NOAA. 1997. *Harmful algal blooms in coastal waters*. Decision Analysis Series No. 10. U.S. Department of Commerce.
- NOAA. 2008. *Interagency Report on Marine Debris Sources, Impacts, Strategies & Recommendations*. Silver Spring, MD: National Oceanic and Atmospheric Administration.
- NOAA-NCCOS. 2009. CSCOR harmful algal bloom (HAB) event response examples. <www.cop.noaa.gov/stressors/extremeevents/hab/current/fact-ev_resp_descr.aspx> (consultada en octubre de 2010).
- Nye, J. 2010. *Climate change and its effects on ecosystems, habitats and biota*. State of the Gulf of Maine Report. Gulf of Maine Council on the Marine Environment.
- Occhipinti-Ambrogi, A. 2007. Global change and marine communities: Alien species and climate change. *Mar. Poll. Bull.* **55**:342-352.
- Occhipinti-Ambrogi, A., y R. Ambrogi. 2009. Global change and loss of biodiversity in the world's oceans. *Studi Trent. Sci. Nat.* **86**:91-97.

- Orlova, M.I., y V.E. Panov. 2004. Establishment of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas), in the Neva Estuary (Gulf of Finland, Baltic Sea): Distribution, population structure and possible impact on local unionid bivalves. *Hydrobiologia* **514**:207-217.
- Orr, J.V., J. Fabry, O. Aumont, L. Bopp, S.C. Doney, R.A. Feely, A. Gnanadesikan, N. Gruber, A. Ishida, F. Joos, R.M. Key, K. Lindsay, E. Maier-Reimer, R. Matear, P. Monfray, A. Mouchet, R.G. Najjar, G.K. Plattner, K.B. Rodgers, C.L. Sabine, J.L. Sarmiento, R. Schlitzer, R.D. Slater, I.J. Totterdell, M.-F. Weirig, Y. Yamanaka y A. Yool. 2005. Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature* **437**:681-686.
- Paavola, M., S. Olenin y E. Leppäkoski. 2005. Are invasive species most successful in habitats of low native species richness across European brackish water seas? *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **64**:738-750.
- Padilla, D.K., y S.L. Williams. 2004. Beyond ballast water: Aquarium and ornamental trades as sources of invasive species in aquatic systems. *Fron. Ecol. Environ.* **2**:131-138.
- Panov, V.E., N.V. Rodionova, P.V. Bolshagin y E.A. Bychek. 2007. Invasion biology of Ponto-Caspian onychopod cladocerans (Crustacea: Cladocera: Onychopoda). *Hydrobiologia* **590**:3-14.
- Parnesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **37**:637-669.
- Pereira, H.M., P.W. Leadley, V. Proenca, R. Alkemade, J.P.W. Scharlemann, J.F. Fernández-Manjarrés, M.B. Araújo, P. Balvanera, R. Biggs, W.W.L. Cheung, L. Chini, H.D. Cooper, E.L. Gilman, S. Guénette, G.C. Hurtt, H.P. Huntington, G.M. Mace, T. Oberdorff, C. Revenga, P. Rodrigues, R.J. Scholes, U.R. Sumaila y M. Walpole. 2010. Scenarios for Global Biodiversity in the 21st Century. *Science* **330**:1496-1501.
- Pimm, S.L., G.E. Davis, L. Loope, C.T. Roman, T.J. Smith III y J.T. Tilmant. 1994. Hurricane Andrew. *BioScience* **44**:224-229.
- Pollard, D., y R. De Conto. 2009. Modelling West Antarctic ice sheet growth and collapse through the past five million years. *Nature* **458**:329-332.
- Poulin, R., y K.N. Mouritsen. 2006. Climate change, parasitism and the structure of intertidal ecosystems. *J. Helminthol.* **80**:183-191.
- Pratchett, M.S. 2005. Dynamics of an outbreak population of *Acanthaster planci* at Lizard Island, northern Great Barrier Reef (1995-1999). *Coral Reefs* **24**:453-462.
- Pretch, W.F., y R.B. Aronson. 2004. Climate flickers and range shifts of reef corals. *Fron. Ecol. Environ.* **2**(6):307-314.
- Quiggin, J. 2009. *Complexity, climate change and the precautionary principle*. Climate Change Working Papers WPC07_3, Risk and Sustainable Management Group, University of Queensland.
- Rabalais, N.N., R.E. Turner, R.J. Diaz y D. Justic. 2009. Global change and eutrophication of coastal waters. *ICES J. Mar. Sci.* **66**(7):1528-1537.
- Rahel, F., y J.D. Olden. 2008. Assessing the effects of climate change on aquatic invasive species. *Conserv. Biol.* **22**(3):521-533.
- Rahmstorf, S. 2010. A new view on sea-level rise. *Nature Reports Climate Change*. doi:10.1038/ climate.2010.29.
- Raposeiro, P.M., A.C. Costa y A. Frías-Martins. 2011. On the presence, distribution and habitat of the alien freshwater snail *Ferrissia fragilis* (Tryon, 1863) (Gastropoda: Planorbidae) in the oceanic islands of the Azores. *Aq. Inv.* **6** (Suppl. 1):S13-S17.
- Reid, P.C., D.G. Johns, M. Edwards, M. Starr, M. Poulin y P. Snoeijs. 2007. A biological consequence of reducing Arctic ice cover: Arrival of the Pacific diatom *Neodenticula seminae* in the North Atlantic for the first time in 800 000 years. *Glob. Change Biol.* **13**:1910-1921.
- Reid, P.C., E.J. Cook, M. Edwards, A. McQuatters-Gollop, D. Minchin y T. McCollin. 2009. Marine non-native species, en J.M. Baxter, P.J. Buckley y M.T. Frost (eds.), *Marine climate change ecosystem linkages report card 2009*. Online science reviews.
- Rey, J. 2008. *Red Tides*. University of Florida Institute of Food and Agricultural Sciences Extension. Document ENY-851 (IN766).
- Reyes Bonilla, H., y G. Cruz Piñón. 2002. Influence of temperature and nutrients on species richness of deep-water corals from the western coast of the Americas. *Hydrobiologia* **471**:35-41.
- Richardson, A.J., y D.S. Schoeman. 2004. Climate impact on plankton ecosystems in the Northeast Atlantic. *Science* **305**:1609-1612.
- Richardson, A.J., A. Bakun, G.C. Hays y M.J. Gibbons. 2009. The jellyfish joyride: Causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trends Ecol. Evol.* **24**(6):312-322.
- Rijnsdorp, A.D., M.A. Peck, G.H. Engelhard, C. Mollmann y J.K. Pinnegar. 2009. Resolving the effect of climate change on fish populations. *ICES Journal of Marine Science* **66**(7):1570-1583.
- Rocha, L.A., D.R. Robertson, C.R. Rocha, J.L. Van Tassell, M.T. Craig y B.W. Bowen. 2005. Recent invasion of the tropical Atlantic by an Indo-Pacific coral reef fish. *Mol. Ecol.* **14**:3921-3928.
- Roessig, J.M., C.M. Woodley, J.J. Cech y L.J. Hansen. 2004. Effects of global climate change on marine and estuarine fishes. *Rev. Fish Biol. Fish.* **14**:215-75.
- Richardson, A.J., y D.S. Schoeman. 2004. Climate impact on plankton ecosystems in the northeast Atlantic. *Science* **305**:1609-1612.
- Schofield, P.J. 2009. Geographic extent and chronology of the invasion of non-native lionfish (*Pterois volitans* [Linnaeus 1758] and *P. miles* [Bennett 1828]) in the western north Atlantic and Caribbean Sea. *Aq. Inv.* **4**(3):473-479.
- Schug Belk, M., y D. Belk. 1975. An observation of algal colonization on *Acropora aspera* killed by *Acanthaster planci*. *Hydrobiologia* **46**(1):29-32.
- Sellner, K., G. Doucette y G. Kirkpatrick. 2003. Harmful algal blooms: Causes, impacts and detection. *J. Ind. Microbiol. Biotechnol.* **30**:383-406.
- Semenchenko, V., y T. Laenko. 2008. First record of the invasive North American gastropod *Ferrissia fragilis* (Tryon, 1863) from the Pripyat River basin, Belarus. *Aq. Inv.* **3**(1):80-82.
- Shiah, F.K., y H.W. Ducklow. 1994. Temperature and substrate

- regulation of bacterial abundance, production and specific growth rate in Chesapeake Bay, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **103**:297-308.
- Shuter, B.J., y J.R. Post. 1990. Climate, population viability, and the zoogeography of temperate fishes. *Trans. Am. Fish. Soc.* **119**:314-336.
- Skjoldal, H.R., y I. Dundas. 1991. The *Chrysochromulina polytypis* bloom in the Skagerrak and the Kattegat in May-June 1988: Environmental conditions, possible causes and effects. *ICES Coop. Res. Rep.* **175**:1-59.
- Smith, J.E., M. Shaw, R.A. Edwards, D. Obura, O. Pantos, E. Sala, S.A. Sandin, S. Smriga, M. Hatay y F.L. Rohwer. 2006. Indirect effects of algae on coral: Algae-mediated, microbe induced coral mortality. *Ecol. Lett.* **9**:835-845.
- Son, M.O. 2007. North American freshwater limpet *Ferrissia fragilis* (Tryon, 1863) (Gastropoda: Planorbidae) – a cryptic invader in the northern Black Sea region. *Aq. Inv.* **2**:55-58.
- Sorte, C.J.B., S.L. Williams y R.A. Zerebecki. 2010. Ocean warming increases threat of invasive species in a marine fouling community. *Ecology* **91**:2198-2204.
- Stachowicz, J.J., J.R. Terwin, R.B. Whitlatch y W. Richard Osman. 2002. Linking climate change and biological invasions: Ocean warming facilitates non-indigenous species invasions. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **99**(24):15497-15500.
- Staurland Aarbakke, O.N., A. Bucklin, C. Halsband y F. Norrbin. 2011. Discovery of *Pseudocalanus moultoni* (Frost, 1989) in northeast Atlantic waters based on mitochondrial COI sequence variation. *J. Plankton Res.* doi: 10.1093/plankt/fbr057.
- Stefan, H.G., X. Fang y J.G. Eaton. 2001. Simulated fish habitat changes in North American lakes in response to projected climate warming. *Trans. Am. Fish. Soc.* **130**:459-477.
- Steidinger, A.K., y H.L. Melton Penta. 1999. *Harmful microalgae and associated public health risks in the Gulf of Mexico*. United States Environmental Protection Agency Gulf of Mexico Program, EPA, Grant #MX004729-95-0.
- Steinberg, C. 2007. Impacts of climate change on the physical oceanography of the Great Barrier Reef, en J.E. Johnson y P.A. Marshall (eds.), *Climate change and the Great Barrier Reef*. Great Barrier Reef Marine Park Authority and Australian Greenhouse Office, Townsville, pp. 51-74.
- Sundt, R., y W. Melle. 1998. Atlantic observation of *Calanus marshallae* (Copepoda; Calanoida). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **166**:207-210.
- Szmant, A.M. 2002. Nutrient enrichment on coral reefs: Is it a major cause of coral reef decline? *Estuaries* **25**:743-766.
- Thessalou-Legaki, M., A. Zenetos, V. Kambouroglou y M. Corsini-Foka. 2006. The establishment of the invasive crab *Pericnopus gibbesi* (H. Milne Edwards, 1853) (Crustacea: Decapoda: Grapsidae) in Greek waters. *Aq. Inv.* **1**(3):133-136.
- Thieltges, D.W., M. Strasser, J.E.E. van Beusekom y R. Karsten. 2004. Too cold to prosper – winter mortality prevents population increase of the introduced American slipper limpet *Crepidula fornicata* in northern Europe. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **311**(2):375-391.
- TRB (Transportation Research Board). 2008. Potential Impacts of Climate Change on U.S. Transportation Committee on Climate Change and U.S. Transportation. Transportation Research Board, Division on Earth and Life Studies. National Research Council of the National Academies.
- Tresaugue, M. 2011. Giant shrimp raises big concern as it invades the Gulf. *Houston Chronicle*. <www.chron.com/news/houston-texas/article/Giant-shrimp-raises-big-concern-as-it-invades-the-2424242.php> (consultada en diciembre de 2012).
- University of the Virgin Islands (UVI). 2001. Threats to coral reefs. UVI: <www.uvi.edu/coral.reefer/threats.html>.
- Van der Zanden, M.J., J.M. Casselman y J.B. Rasmussen. 1999. Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasions in lakes. *Nature* **401**:464-467.
- Vargas-Ángel, B., J.D. Thomas y S.M. Hoke. 2003. High-latitude *Acropora cervicornis* thickets of Fort Lauderdale, Florida, USA. *Coral Reefs* **22**:465-74.
- Vásquez, E.A., E.P. Glenn, G.R. Guntenspergen, J.J. Brown y S.G. Nelson. 2006. Salt tolerance and osmotic adjustment of *Spartina alterniflora* (Poaceae) and the invasive *M. haplo-type* of *Phragmites australis* (Poaceae) along a salinity gradient. *Am. J. Bot.* **93**(12):1784-1790.
- Vecchi, G., y B. Soden. 2007. Increased tropical Atlantic wind shear in model projections of global warming. *Geophys. Res. Lett.* **(34)**L08702. doi:10.1029/2006GL028905.
- Walther, G.-R., A. Roques, P.E. Hulme, M.T. Sykes, P. Pyšek, I. Kühn, M. Zobel, S. Bacher, Z. Botta-Dukát, H. Bugmann, B. Czúcz, J. Dauber, T. Hickler, V. Jarošík, M. Kenis, S. Klotz, D. Minchin, M. Moora, W. Nentwig, J. Ott, V.E. Panov, B. Reineking, C. Robinet, V. Semchenko, W. Solarz, W. Thuiller, M. Vilà, K. Vohland y J. Settele. 2009. Alien species in a warmer world: Risks and opportunities. *Trends Ecol. Evol.* **24**(12):686-693.
- Webster, P.J., G.J. Holland, J.A. Curry y H.-R. Chang. 2005. Changes in tropical cyclone number, duration, and intensity in a warming environment. *Science* **309**(5742):1844-1846.
- Wiens, J.A. 1977. On competition and variable environments. *Am. Sci.* **65**:590-597.
- Wilson, J.C. 2008. *A geographic assessment of establishment risk for tilapia, a group of potentially invasive aquatic species*. Master of Science thesis, The University of Georgia.
- Winder, M., y D.E. Schindler. 2004. Climate Change uncouples trophic interactions in an aquatic ecosystem. *Ecology* **85**(8):2100-2116.
- Wrona, F.J., T.D. Prowse y J.D. Reist. 2004. Freshwater ecosystems and fisheries, en Arctic climate impact assessment (ACIA). *Impacts of a warming Arctic: Arctic climate impact assessment*. Cambridge University Press, pp. 354-452.
- Xenopoulos, M.A., D.M. Lodge, J. Alcamo, M. Marker, K. Schulze y D.P. Van Vuuren. 2005. Scenarios of freshwater fish extinctions from climate change and water withdrawal. *Glob. Change Biol.* **11**:1557-1564.
- Zeebe, R.E., J.C. Zachos, K. Caldeira y T. Tyrrell. 2008. Oceans: Carbon emissions and acidification. *Science* **321**:51-52.
- Zerebecki, R.A., y C.J.B. Sorte. 2011. Temperature tolerance and stress proteins as mechanisms of invasive species success. *PLoS ONE* **6**(4):e14806. doi:10.1371/journal.pone.0014806.

