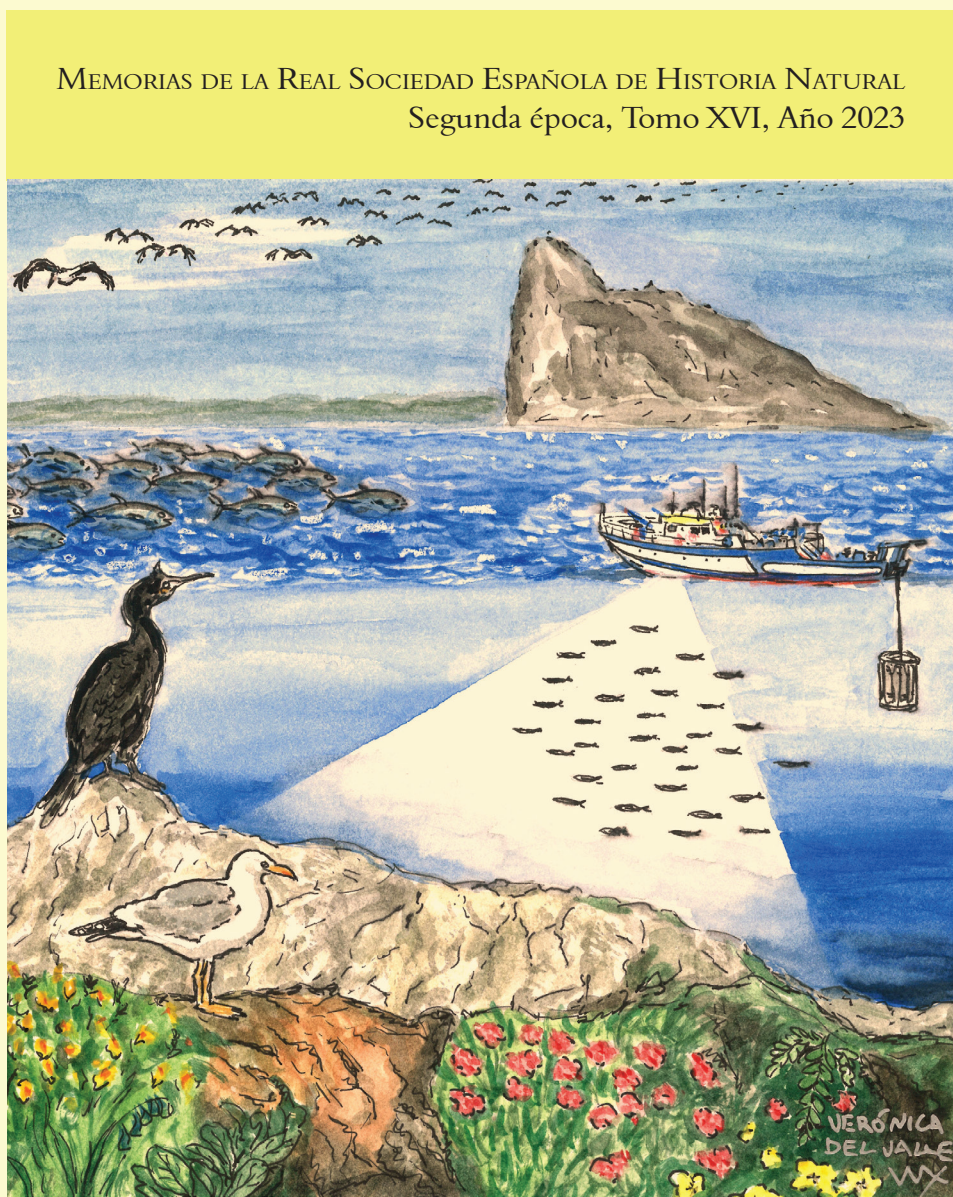


# El estrecho de Gibraltar: llave natural entre dos mares y dos continentes

Juan Pérez-Rubín & Teodoro Ramírez (Eds.)

MEMORIAS DE LA REAL SOCIEDAD ESPAÑOLA DE HISTORIA NATURAL  
Segunda época, Tomo XVI, Año 2023

ISSN: 1132-0869  
ISBN: 978-84-09-33849-8



## MEMORIAS DE LA REAL SOCIEDAD ESPAÑOLA DE HISTORIA NATURAL

Las Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural constituyen una publicación no periódica que recogerá estudios monográficos o de síntesis sobre cualquier materia de las Ciencias Naturales. Continuará, por tanto, la tradición inaugurada en 1903 con la primera serie del mismo título y que dejó de publicarse en 1935.

La Junta Directiva analizará las propuestas presentadas para nuevos volúmenes o propondrá tema y responsable de la edición de cada nuevo tomo.

Cada número tendrá título propio, bajo el encabezado general de Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural, y se numerará correlativamente a partir del número 1, indicando a continuación 2ª época.

Imagen de portada: obra original de Verónica del Valle Arrillaga, compuesta especialmente para la XXV Bienal de la RSEHN en Málaga.

### Correspondencia:

Real Sociedad Española de Historia Natural  
Facultades de Biología y Geología.  
Universidad Complutense de Madrid.  
28040 Madrid  
e-mail: [rsehno@bio.ucm.es](mailto:rsehno@bio.ucm.es)  
Página Web: [www.historianatural.org](http://www.historianatural.org)

© Real Sociedad Española de Historia Natural

ISSN: 1132-0869

ISBN: 978-84-09-33849-8

DL: M-27449-2023

Diseño: Alfredo Baratas Díaz

Composición: Yael Díaz-Acha y José Fonfría Díaz

Fecha de publicación electrónica: 4 de septiembre de 2023







MEMORIAS DE LA REAL SOCIEDAD ESPAÑOLA DE HISTORIA NATURAL

Segunda época, Tomo XVI, año 2023

# **El estrecho de Gibraltar: llave natural entre dos mares y dos continentes**

Juan Pérez-Rubín &  
Teodoro Ramírez (Eds.)

REAL SOCIEDAD ESPAÑOLA DE HISTORIA NATURAL  
Facultades de Biología y Geología  
Universidad Complutense de Madrid  
28040 - Madrid

2023

ISSN: 1132-0869  
ISBN: 978-84-09-33849-8





# ÍNDICE

<b>Presentación</b> , por Juan Pérez-Rubín & Teodoro Ramírez	9
--	---

---

## **METEOROLOGÍA Y OCEANOGRAFÍA: EL MEDIO AMBIENTE MARINO**

---

<b>El clima en el entorno del estrecho de Gibraltar: incidencia de los mecanismos de gran escala del sistema climático</b> , por José María Sánchez-Laulhé & José Ángel Núñez-Mora	15
<b>El estrecho de Gibraltar y su papel en la productividad y el intercambio biogeoquímico entre el mar Mediterráneo y el océano Atlántico</b> , por Teodoro Ramírez, Javier Rodríguez-Jiménez, Juan P. Álvarez, Begoña Bautista & Esperanza Liger	33
<b>Study of phytoplanktonic patterns in the Alboran Sea and Gulf of Cadiz: similarities and differences</b> , por Manuel Vargas-Yáñez, Sara Fernández Topham, Ana Reeves-Bueno, Enrique Ballesteros, Cristina Alonso, M <sup>a</sup> Carmen García-Martínez, Elena Pérez-Rubín, Ricardo Félix Sánchez-Leal, Patricia Romero-Fernández, Teresa Pérez-Sánchez & Francina Moya Ruiz	57

---

## **GEOLOGÍA**

---

<b>El estrecho de Gibraltar: morfología submarina, conexiones oceanográficas y evolución</b> , por Juan-Tomás Vázquez, Ferràn Estrada, Gemma Ercilla, Carmen Juan, Marga García, Nieves López-González, Desiré Palomino, Patricia Bárcenas, David Casas, Bouchta El Mounni, María Carmen Fernández Puga, Luis Miguel Fernández Salas, Jesús Galindo Zaldívar, Antonio García Ledesma, María Gómez Ballesteros, Lourdes González del Castillo, Carmen López Martínez, Olga Sánchez Guillamón, Miriam Sayago Gil, María Olvido Tello, Izaskun Villar, Nicolás Sandoval & José Luis Sanz	77
<b>Geomorfología de las costas ibéricas del estrecho de Gibraltar: transición paisajística y morfodinámica entre ámbitos atlántico y mediterráneo</b> , por F. Javier Gracia, Juan Montes, Laura del Río, Javier Benavente, Theocharis A. Plomaritis, María Aranda & Antonio Martínez	109

## **BOTÁNICA**

---

<b>Macrófitos marinos (algas y angiospermas) de las costas de Cádiz</b> , por J. L. Pérez-Lloréns, F. G., Brun, I. Hernández, J. J. Bermejo & J. J. Vergara	133
---	-----

<b>Interdisciplinary research (oceanography, botany, ecophysiology and biotechnology) about the invasive exotic species <i>Rugulopteryx okamurae</i> (Ochrophyta), in the frame of the project “BLUEMARO”</b> , por Félix L. Figueroa, Elena Bañares, Rafael Sesmero Carrasco, Salvador Arijo, Jesús García-Lafuente, Simmone Sammartino, Irene Nadal, Raimundo Real, Teodoro Ramírez, Javier Rodríguez-Jiménez, Begoña Bautista, Andreas Reul, Teresa S. Catalá, José L. Ferres-García, Víctor Robles, Julia Vega, María Muñoz, Roberto T. Abdala Díaz & Nathalie Korbee	153
---	-----

## **ZOOLOGÍA**

---

<b>La migración de las aves por el estrecho de Gibraltar</b> , por Alejandro Onrubia, Beatriz Martín, Salvador García-Barcelona & Joaquín López	177
---	-----

<b>Movimientos y migración de la megafauna marina a través del estrecho de Gibraltar: lagunas del conocimiento &amp; retos de conservación</b> , por José Carlos Báez	195
---	-----

<b>Monstruos marinos del fin del mundo. Pasado y presente de los cetáceos del Estrecho</b> , por Camilo Saavedra Penas & Ruth Esteban Pavo	209
--	-----

<b>Bluefin tuna in the Strait of Gibraltar. Reproductive and trophic biology</b> , por José Luis Varela & Antonio Medina	225
--	-----

<b>Los recursos de pequeños peces pelágicos neríticos en el golfo de Cádiz: monitoreo de sus poblaciones y pesquerías</b> , por Fernando Ramos	239
--	-----

<b>Patrones de distribución espacio-temporal de especies ícticas demersales circalitorales y batiales en el mar de Alborán</b> , por Cristina García-Ruiz, Cristina Ciércoles, María González, Pedro Torres, José Miguel Serna & José Luis Rueda	255
--	-----



<b>Estado actual del conocimiento sobre los equinodermos de aguas andaluzas (demarcaciones marinas ‘Estrecho-Alborán’ y ‘Sudatlántica’),</b> por M <sup>a</sup> Eugenia Manjón-Cabeza, Aurora Macías-Ramírez, Laura María García-Guillén, Andrés Bujalance Silva & Jennifer Hurtado-García	271
--	-----

## **ESTUDIOS GENÉTICOS**

---

<b>Complexity of the plankton in the Strait of Gibraltar and the Alboran Sea unveiled by genetic analyses,</b> por Jesús M. Mercado, Isabel Ferrera, Francisco Gómez-Jakobsen & Lidia Yebra	293
<b>Conectividad genética en especies marinas a través del estrecho de Gibraltar y el mar de Alborán,</b> por Carolina Johnstone & Montse Pérez	305
<b>El impacto del estrecho de Gibraltar y su entorno sobre la diversidad genética humana en el Mediterráneo occidental,</b> por Candela L. Hernández, Luis J. Sánchez-Martínez & Rosario Calderón	319

## **INVESTIGACIONES HISTÓRICAS**

---

<b>80 años de series de investigaciones periódicas del IEO en el ecosistema pelágico del estrecho de Gibraltar y mares adyacentes (1914-1995): zoología, biología, ecología y medio ambiente marino. Una revisión bibliográfica anotada,</b> por Juan Pérez-Rubín	337
<b>ANEXO: Los repositorios marinos del IEO: la larga trayectoria de la Red de Mareógrafos y el Centro Español de Datos Oceanográficos durante más de 50 años,</b> por Elena Tel	385



## PRESENTACIÓN

El estrecho de Gibraltar es la conexión entre el Mediterráneo y el océano Atlántico y tan solo unos escasos 14 km separan las costas ibéricas de las africanas. Esta cercanía es aprovechada por las aves migratorias para realizar sus viajes estacionales, además de ser paso obligado de numerosas especies marinas como única vía marítima natural entre ambas cuencas oceánicas. Por otro lado, a lo largo de la historia de la humanidad muchas poblaciones han usado esta ruta intercontinental en busca de nuevos asentamientos y desde la antigüedad es un área de encuentro de diferentes civilizaciones.

Llave natural entre dos mares y dos continentes, es una encrucijada de vientos y de corrientes marinas, donde abundan el fitoplancton y los macrófitos nutridos por el afloramiento de aguas mediterráneas ricas en nutrientes. Esta abundancia de productores primarios atrae a una gran variedad de fauna marina, que es, a su vez, alimento de grandes predadores. Todo ello, favorecido por el intercambio de aguas, hace que el estrecho de Gibraltar sea una zona de confluencia de especies animales y de flora, de orígenes muy diversos y distantes, y por tanto de una enorme singularidad e importancia ecológica.

El Estrecho y su área de influencia abarcan una extensa región de transición entre el Atlántico y Mediterráneo que suele denominarse “región del estrecho de Gibraltar (ReG)”, incluyendo los territorios y las cuencas atlántico-mediterráneas del sur de la península ibérica (golfo de Cádiz y mar de Alborán) y el norte de África. Estas áreas adyacentes comparten con el Estrecho su naturaleza transfronteriza y están influenciadas por las condiciones meteorológicas predominantes en la ReG y por la presencia de aguas atlánticas y mediterráneas, si bien cada área presenta particulares características oceanográficas, geológicas, zoológicas y botánicas. Esas particularidades se reflejan en las estrategias marinas de las dos demarcaciones existentes en la ReG, la *Sudatlántica* y del *Estrecho y Alborán*, actualmente en su segundo ciclo de desarrollo para alcanzar el *buen estado ambiental* (BEA). No obstante, a pesar de esas diferencias ambas estrategias presentan al mismo tiempo numerosas similitudes y aspectos comunes relativos a su desarrollo y aplicación para alcanzar el BEA.

Por otra parte, en esta extensa región habitan numerosas especies amenazadas o en peligro, lo que motivó en 2011 una propuesta de la Comisión Internacional para la Exploración Científica del Mediterráneo con vistas a la creación en esta región de un parque protegido, *The Near Atlantic Marine Peace Park*, como parte de una red transfronteriza de *parques marinos de paz* en el Mediterráneo. Actualmente las aguas y las costas que bordean la región cuentan con numerosas zonas preservadas bajo diferentes figuras de protección a nivel nacional y autonómico. Entre ellas el *Parque Nacional de Doñana*, así como diversos parques naturales, como el *Parque*



*Natural del Estrecho*, parajes naturales, monumentos naturales y reservas marinas. Además, existen en la ReG zonas pertenecientes a la Red Natura 2000 (zonas ZEPA, ZEC y LIC) y otras protegidas por organismos o convenios internacionales (como UNESCO, OSPAR o el Convenio de Barcelona, entre otros), estando incluidas algunas de ellas en la Red de Áreas Marinas Protegidas de España. Entre las áreas protegidas por convenios internacionales cabe destacar la *Reserva de la Biosfera Intercontinental del Mediterráneo*, que discurre entre Andalucía (España) y Marruecos, como exponente máximo de la dimensión transfronteriza de la ReG y por ser la primera reserva intercontinental de la UNESCO.

Los avances científicos realizados en la última década han permitido mejorar los conocimientos sobre hábitats y biodiversidad en la ReG, mostrando la necesidad de protección de nuevas zonas de alto valor ecológico. Es por esto que en 2019 el Gobierno de España anunció su compromiso para la creación en la ReG de cuatro nuevas áreas marinas protegidas: los *bancos y gargantas de Alborán*, el *oeste del Estrecho de Gibraltar*, el *Estrecho de Gibraltar* y las *Islas Chafarinas*.

Este tomo, número 16 de las *Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural* (RSEHN), se ha editado con ocasión de la celebración de su XXV Bienal, que tendrá lugar del 2 al 6 de septiembre de 2023 en Málaga, organizada por el Centro Oceanográfico de Málaga del Instituto Español de Oceanografía (IEO, CSIC), la Universidad de Málaga y la propia RSEHN. El objetivo de este monográfico es proporcionar al lector una visión general sobre la complejidad, diversidad y riqueza natural del estrecho de Gibraltar y sus áreas colindantes, golfo de Cádiz y mar de Alborán, destacando el importante papel de esta región para la conectividad entre el mar Mediterráneo y el océano Atlántico, y de su relevancia como corredor transfronterizo para las migraciones de aves, peces, megafauna y poblaciones humanas. De hecho, las costas y habitantes de la ReG han tenido una historia común durante milenios. Por este motivo, estudios actuales consideran que esta extensa región conforma el denominado “Círculo del Estrecho” o *Geohistorical region of the Strait of Gibraltar*.

En la monografía que tiene el lector en sus manos han participado más de 100 autores de 17 entidades para elaborar 18 capítulos clasificados en seis secciones temáticas: I) Meteorología y oceanografía: el medio ambiente marino, II) Geología, III) Botánica, IV) Zoología, V) Estudios genéticos y VI) Investigaciones históricas. En **la sección I** se aborda la meteorología en la ReG, la cual tiene un papel fundamental en la dinámica oceanográfica, en los ecosistemas costeros y en las migraciones de aves, particularmente de las planeadoras. También se aborda el intercambio de aguas en el Estrecho, de vital importancia para la circulación, la biogeoquímica y la productividad del mar de Alborán y de toda la cuenca mediterránea. Esta sección incluye además el estudio de poblaciones de fitoplancton en el mar de Alborán y el golfo de Cádiz. En **la sección II** se describen las características geológicas, morfológicas y sedimentarias del Estrecho y su entorno, incluyendo los fondos marinos y su

evolución a lo largo de la historia geológica, así como la geomorfología de las costas ibéricas. **La sección III** trata sobre los macrófitos marinos en las costas de Cádiz, así como investigaciones actuales sobre el alga invasora *Rugulopteryx okamurae* en el Estrecho y Alborán. **La sección IV** abarca una amplia variedad temática, incluyendo las migraciones de aves y megafauna marina, los cetáceos y el atún rojo en esta zona, los pequeños pelágicos en el golfo de Cádiz, las especies de peces demersales en el mar de Alborán y los equinodermos. En **la sección V** se han agrupado aquellos capítulos que, aunque pertenecen a campos científicos diferentes, tienen en común el uso de la genética como herramienta, aplicando esta especialidad científica a la comunidad planctónica, a la valoración de la conectividad genética de especies marinas a través del Estrecho y en el mar de Alborán, y a la diversidad genética de poblaciones humanas. Finalmente, en **la sección VI** se presentan las investigaciones marinas pelágicas realizadas por el Instituto Español de Oceanografía en el estrecho de Gibraltar y mares adyacentes, entre 1914 y 1995. Con un anexo sobre los repositorios marinos del IEO (su Red de Mareógrafos y el CEDO).

Esta memoria trata de poner en valor la enorme relevancia natural, histórica y científica que tiene la ReG, siendo impulsora de vida marina en el Mediterráneo y en sus costas. La necesidad de profundizar en su conocimiento científico fue ya puesta de manifiesto hace casi un siglo por el profesor Odón de Buen (1863-1945), fundador del IEO en 1914, buen conocedor de la trascendencia crucial de esta región:

*El estrecho de Gibraltar es la clave de la vida del Mediterráneo. Por esta puerta, oleadas del agua oceánica, llena de vitalidad, entran a diario, ejerciendo saludable influencia en el clima y en las producciones agrícolas de nuestras privilegiadas costas, y aun tierra adentro en grandes extensiones continentales.*

*Estudiar metódicamente las condiciones físicas, químicas y biológicas de las aguas del Estrecho e inmediatas del Atlántico y del Mediterráneo; estudiar sobre todo su dinámica: corrientes, mareas, oleajes, no solo interesa a España, sino a todas las naciones europeas [...].*

*España tiene el compromiso de honor de no cejar en el estudio del estrecho de Gibraltar, y Málaga se encuentra estratégicamente situada para este estudio.*

[Odón de Buen. Extracto de su discurso del año 1929 en el congreso celebrado en Málaga de la Comisión Internacional para la Exploración Científica del Mediterráneo ]

Esperamos que esta monografía contribuya a difundir y fomentar el conocimiento científico sobre el Estrecho y sus cuencas vecinas, y a concienciar de la especial significancia que tiene este espacio geográfico único sobre el funcionamiento y la salud de todo el Mediterráneo.

Este ambicioso proyecto no hubiera sido posible sin el patrocinio de la RSEHN y el eficaz equipo de trabajo multidisciplinar e interinstitucional constituido *ad hoc*.

Juan Pérez de Rubín y Teodoro Ramírez  
Instituto Español de Oceanografía (IEO, CSIC).  
Centro Oceanográfico de Málaga, 5 de julio de 2023.



# **METEOROLOGÍA Y OCEANOGRFÍA:**

## **EL MEDIO AMBIENTE MARINO**



# El clima en el entorno del estrecho de Gibraltar: incidencia de los mecanismos de gran escala del sistema climático

## *The climate around the Strait of Gibraltar: incidence of large-scale mechanisms of the climate system*

**José María Sánchez-Laulhé<sup>1\*</sup> & José Ángel Núñez-Mora<sup>2</sup>**

1. (R.) Agencia Estatal de Meteorología; Asociación Meteorológica Española (AME)

2. Delegación Territorial en Valencia de la Agencia Estatal de Meteorología

\* josemaria.sanchezlaulhe@gmail.com

**PALABRAS CLAVE:** estrecho de Gibraltar, mar de Alborán, clima mediterráneo, anticiclón de las Azores, monzón de Asia, NAO, ENSO, cordillera del Atlas

**KEY WORDS:** Strait of Gibraltar, Alboran Sea, Mediterranean climate, Azores anticyclone, Asian monsoon, NAO, ENSO, Atlas mountains ranges.

### RESUMEN

El clima de la región del estrecho de Gibraltar (REG) es de tipo mediterráneo caracterizado por un marcado ciclo estacional en la mayoría de las variables climáticas: inviernos húmedos y suaves, veranos muy cálidos y secos, con largos periodos de sequía y relativamente frecuentes episodios de precipitación intensa de corta duración. Además, muestra una gran variabilidad climática interanual, debido a la diversidad de mecanismos de gran escala del sistema climático que inciden en la REG, tanto de latitudes medias como tropicales, siendo dominantes la senda de las borrascas del Atlántico Norte, y el remoto monzón de Asia de verano; ambos influenciados por el fenómeno El Niño Oscilación del Sur (ENSO) del Pacífico ecuatorial.

### ABSTRACT

The climate of the Strait of Gibraltar region (REG) is of the Mediterranean type, characterized by a marked seasonal cycle in most of the climatic variables: mild and humid winters, very hot and dry summers, with long drought spells and relatively frequent episodes of intense precipitation of short duration. In addition, it shows a high interannual variability, due to the REG is affected by both mid-latitudes and tropical large-scale climate mechanisms, being dominant the North Atlantic midlatitudes storm track in winter, and the remote Summer Asia monsoon in summer; both influenced by the El Niño Southern Oscillation (ENSO) phenomenon of the Equatorial Pacific.

## I. EL ABRUPTO CICLO ESTACIONAL DE LA TEMPERATURA Y LA PRECIPITACIÓN

El clima de la región del estrecho de Gibraltar (REG)<sup>1</sup> es de tipo mediterráneo, un clima de transición entre los regímenes meteorológicos de latitudes medias y los tropicales, que se puede calificar de raro, muy minoritario en extensión, limitado a las regiones continentales afectadas por los flancos orientales de los anticiclones subtropicales entre 30° y 45° de latitud: California, Mediterráneo occidental, parte de Chile, y sudoeste de África y de Australia.

El clima mediterráneo está caracterizado por inviernos extendidos (octubre-abril), húmedos y suaves, y veranos muy secos y cálidos, propicios a las olas de calor y a los incendios forestales. Las figuras 1 y 2 muestran los valores climatológicos estacionales de la precipitación y de la temperatura en la REG que responden mayoritariamente a las características del clima templado con verano seco y caluroso (Csa), según la clasificación de Köppen-Geiger actualizada (AEMET-IM, 2011).

El recurso hídrico es un tema crítico. Las precipitaciones se distribuyen de manera desigual en el tiempo y el espacio, con largos periodos de sequía separados con relativa frecuencia con episodios de precipitación intensa de corta duración propensas a producir inundaciones repentinas, principalmente en otoño (DUCROCQ et al., 2014), cuando la temperatura de la superficie del mar (TSM) todavía es relativamente alta y las tasas de evaporación elevadas (MARIOTTI et al., 2002).

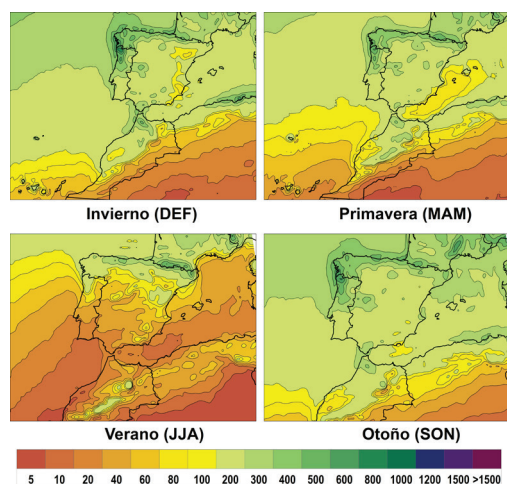


Figura 1. Distribución de la precipitación media estacional (mm) durante el periodo 1991-2020 (datos del reanálisis ERA5. HERSBACH et al., 2020).

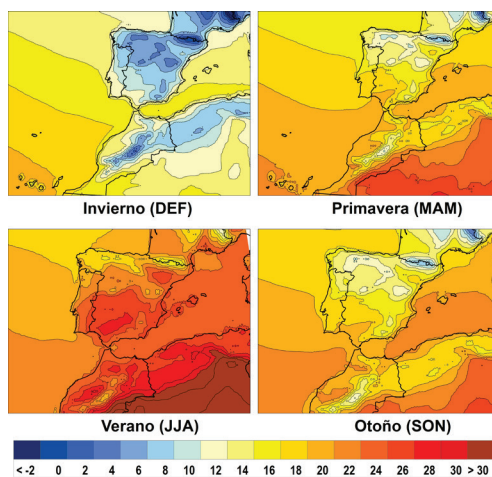


Figura 2. Temperatura media estacional a 2m para el periodo (1991-2020) usando datos de reanálisis ERA5.

<sup>1</sup> En la región del estrecho de Gibraltar (REG) incluimos el sur atlántico-mediterráneo de la península Ibérica (golfo de Cádiz y norte del mar de Alborán) y los territorios de Marruecos al norte de la cordillera del Atlas.

El drástico ciclo estacional se debe a la expansión e intensificación de las altas subtropicales oceánicas en verano, que evolucionan de una forma de banda zonal, propia de la circulación de Hadley, a una forma celular sobre los océanos, asociadas a los monzones. En la figura 3 se muestra la evolución estacional del anticiclón del Atlántico Norte, o alta de las Azores. Este cambio origina descendencias atmosféricas intensas en sus flancos orientales que generan calentamiento adiabático del aire seco y la disipación de las bandas de nubes asociadas a las borrascas oceánicas. A este calentamiento se suma al máximo anual de irradiación solar (calentamiento diabático) para dar lugar a los veranos secos y cálidos en las zonas continentales afectadas.

En el resto del año los episodios húmedos están asociados al paso de bandas de precipitación asociados a sistemas ciclónicos de latitudes medias que mayoritariamente se desplazan del Atlántico al Mediterráneo, tanto de ciclones extratropicales frontales (borrascas), que se desarrollan y desplazan en la corriente del chorro polar atlántico, como de sistemas ciclónicos de niveles altos aislados de la circulación de oeste y desplazamiento lento e irregular, denominados DANA<sup>2</sup> (siglas de depresión aislada en niveles altos) o *gotas frías*, y *cut off low* en inglés. Las DANA tienen un núcleo de aire frío en altura que tiende a generar tormentas convectivas, que pueden evolucionar a sistemas convectivos mesoscales (SCM) que suelen dar lugar a un tiempo más adverso. Los SCM de mayor impacto son aquellos cuyas nuevas células convectivas se generan a barlovento de la tormenta y se desplazan muy lentamente (*back-building quasi-stationary MCSs*- BLUESTEIN Y JAIN, 1985), por lo que son proclives a inundaciones locales repentinas. Son identificables en las imágenes de satélite por la forma en U o en V de sus yunques (o capa nubosa superior) (Figura 4).

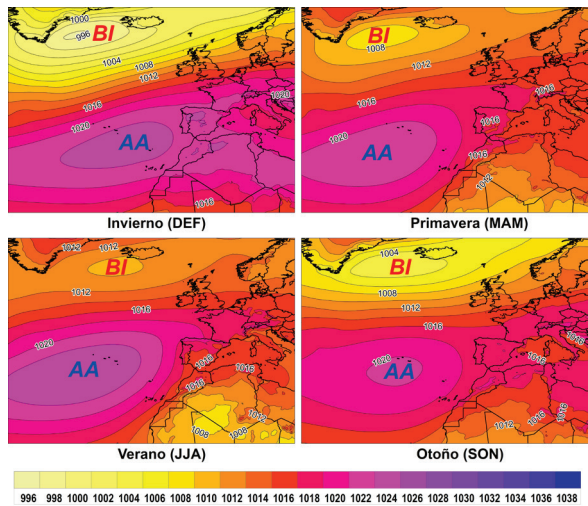


Figura 3. Presión al nivel del mar media estacional, en el periodo 1981-2020, obtenida de datos de ERA 5; AA: alta de las Azores; BI: baja de Islandia.

<sup>2</sup> El Mediterráneo es la región con mayor frecuencia de DANA del mundo (SÁNCHEZ-LAULHÉ et al., 2021)

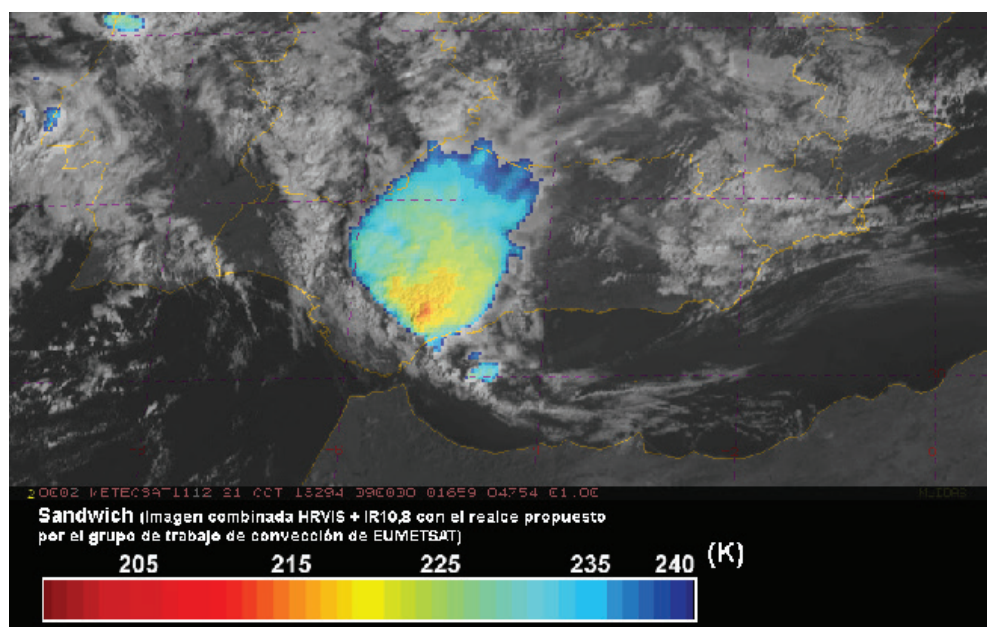


Figura 4. Sistema convectivo de mesoscala asociado a un evento de precipitación intensa que provocó importantes inundaciones repentinas en el sur de la península ibérica el 21 de octubre de 2018. Producto de imagen “sándwich”, obtenido combinando las imágenes HRV e IR10.8 Meteosat. Fuente: AEMET.

## 2. VARIABILIDAD ZONAL E INTERANUAL DE LA PRECIPITACIÓN

En la figura 5 se muestran dos mapas de la precipitación media anual obtenidos para el periodo 1991-2020. El 5A está restringido al territorio español y se ha obtenido directamente de los registros de las estaciones meteorológicas de AEMET; el 5B, obtenido de los datos de los reanálisis ERA5, tiene un ámbito geográfico más amplio e incluye toda la REG. Ambos mapas presentan valores bastante coherentes en la zona común, lo que valida la distribución de las precipitaciones obtenidas de ERA5 (HERSBACH *et al.*, 2020).

El mapa de precipitación de ERA5 evidencia un gradiente de precipitación hacia el oeste a lo largo de ambas costas de Alborán. Esta variación espacial se debe, primero, a que la fuente de humedad de las precipitaciones es principalmente atlántica y, segundo, a la orografía: las bandas de precipitación de los frentes de las borrascas se intensifican cuando el flujo de aire en niveles bajos converge y asciende a barlovento de las montañas, y se debilitan cuando el aire diverge y desciende a sotavento (sombra orográfica). Los mínimos de lluvia anual ocurren al este de Sierra Nevada en la costa norte de Alborán, y en el valle de Muluya (al este de la cordillera del Rif) en la costa sur, dando lugar a áreas reducidas con cli-



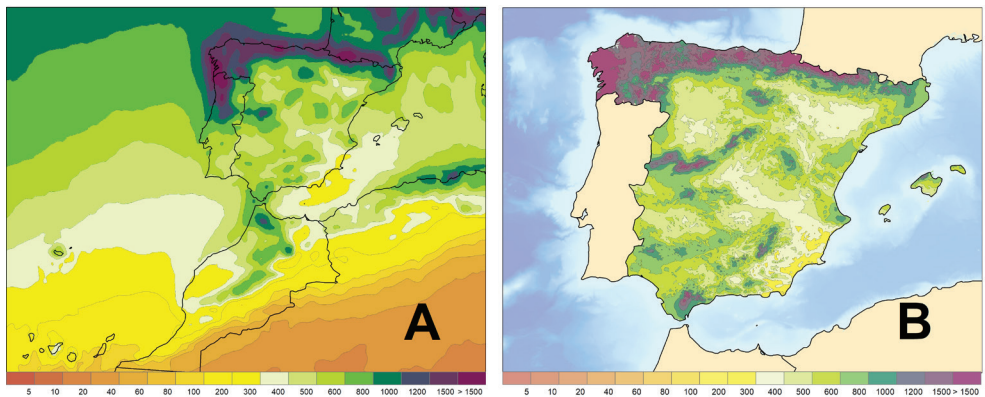


Figura 5. Precipitación media anual del periodo 1991-2020; A: obtenida de los reanálisis ERA5; B: obtenida de la red peninsular de observación en superficie de AEMET.

ma BSh, de estepa cálida, e incluso de clima BW<sub>h</sub>, de desierto cálido (AEMET-IM, 2011) en dichas zonas.

Las precipitaciones medias anuales para el periodo 1991-2020 en las estaciones principales de AEMET en la REG fueron: Huelva, 506.2 mm; Cádiz, 522.3 mm; Algeciras, 991.8 mm; Málaga, 512.2 mm; Almería, 197.5 mm; Melilla, 371.3 mm.

La precipitación tiene una fuerte variabilidad interanual como evidencia la serie de precipitación acumulada anualmente en Málaga mostrada en la figura 6. También se detecta en esta figura una importante variabilidad multidecadal, con un periodo húmedo en las décadas de 1960 y 1970 seguido por un periodo pronunciadamente

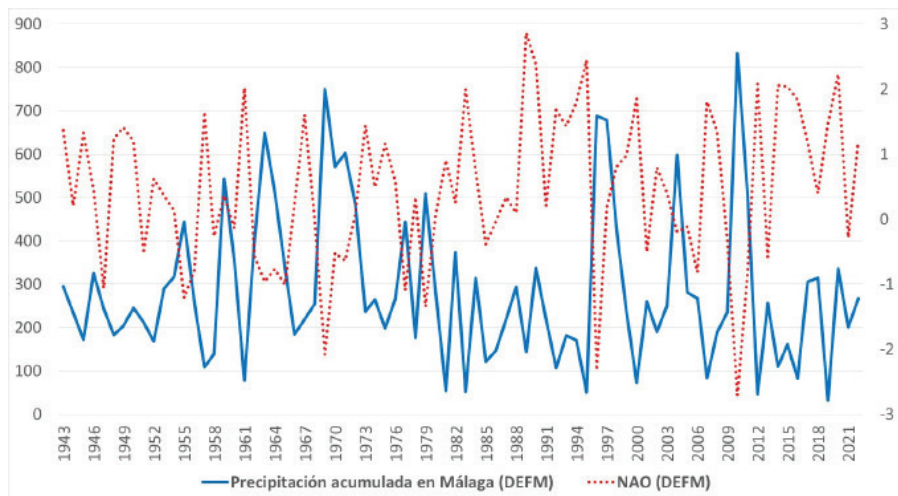
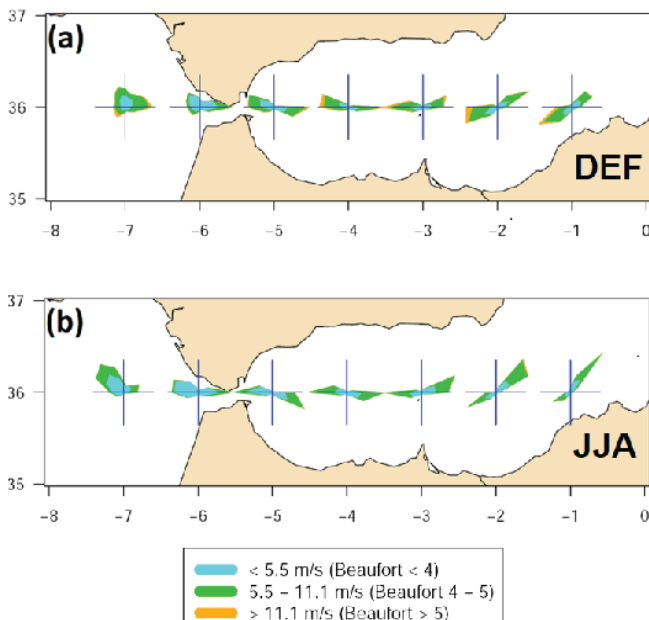


Figura 6. Gráficas temporales de valores de invierno (DJFM) de la precipitación registrada en la estación de Málaga (línea continua azul) e índice NAO de JONES/CRU (línea roja de puntos).

seco en la década de 1980. Recientemente se ha desechado la existencia de oscilaciones internas multidecadales en el sistema climático, debiéndose la variabilidad multidecadal, observada también en las temperaturas, a la competencia entre el calentamiento debido al cambio climático y el enfriamiento debido a los aerosoles de sulfatos, cuya concentración presenta un ritmo multidecadal, coincidente con el del vulcanismo explosivo, en disminución en la parte final del siglo XX (MANN, 2021).

### 3. INCIDENCIA DE LA OROGRAFÍA EN LA CIRCULACIÓN

La intrincada orografía del norte de África, con las cordilleras del Atlas y el Rif, y las sierras Béticas del sudeste de la península ibérica, tiene un gran impacto en la circulación atmosférica en niveles bajos sobre la REG a través de efectos dinámicos, mecánicos y térmicos. Los efectos mecánicos son particularmente notables en el mar de Alborán y en el estrecho de Gibraltar, donde las montañas están muy próximas a la costa y bloquean el flujo en la capa límite marina (CLM) de la atmósfera durante la mayor parte del año. La CLM tiene un espesor de unos 1000 m o menor, con una notable inversión térmica de subsidencia por encima que impide que puedan remontar las montañas litorales, por lo que habitualmente el mar de Alborán y el Estrecho, y otros pasillos de menor altitud, como el del río Guadalhorce, se comportan como canales para el aire de esta capa. Consecuentemente, mar adentro, las direcciones más frecuentes de las rosas de viento son paralelas a la costa (figura 7).



La presencia de fuertes gradientes de presión a escala sinóptica en la zona montañosa que rodea el mar de Alborán, origina temporales de viento regionales que van acompañados de distintos fenómenos mesoscalares (SÁNCHEZ-LAULHÉ, *et al.*, 2021). Los más significativos son

Figura 7. (a), (b) Rosas climatológicas de los vientos en invierno (DEF) y verano (JJA) adaptadas de GUIJARRO *et al.* (2015).



los temporales de levante del estrecho de Gibraltar (por encima de 18 m/s), que pueden ser sinópticos o mesoscalares. Los temporales sinópticos se extienden a toda la REG y a todos los niveles de la troposfera y son especialmente duraderos en los veranos en los que el ENSO (El Niño-Oscilación del Sur) se encuentra en la fase La Niña; el gradiente de presión a nivel del mar en el Estrecho está correlacionado con la fase ENSO (figura 8).

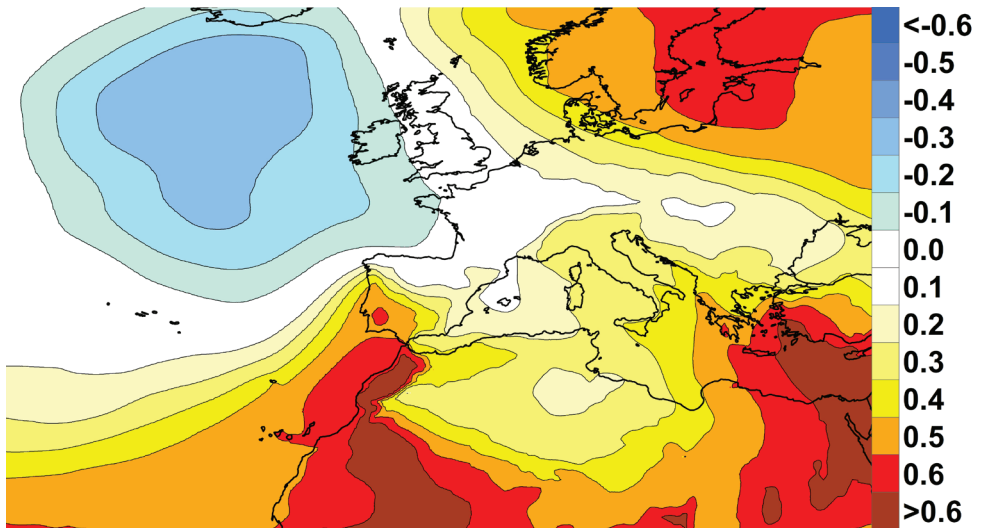


Figura 8. Correlación presión a nivel del mar-ENSO para los meses de julio-agosto. Mapa obtenido de datos ERA5 usando la aplicación KNMI Climate Explorer (TROUET *et al.*, 2013).

Los temporales mesoscalares afectan solo a las inmediaciones del Estrecho y generalmente por debajo de los 1000 m (DORMAN *et al.*, 1995). Estos ocurren por la acumulación de aire “frío” en el Mediterráneo, que irrumpe en el Atlántico ganando energía cinética (acelerándose) al descender en el Estrecho a modo de salto de agua.

Otro fenómeno mesoscalar a destacar son las corrientes de densidad atrapadas en la costa (CDAC). Normalmente están asociadas a los cambios abruptos de la dirección del viento en la costa norte de Alborán que ocurren tras la entrada de aire frío por el norte del Mediterráneo occidental. Esta masa fría progresa hacia el sur empujando la masa de aire mediterránea siguiendo la costa peninsular debido a la fuerza de Coriolis y el bloqueo de las montañas costeras. En Alborán este flujo se vuelve de levante y puede converger en la costa con vientos cálidos terrales, recalentados al descender hacia el mar, creándose fuertes gradientes de temperatura.

tura, humedad y densidad que lo hace avanzar hacia el oeste como una corriente de densidad, con un giro brusco de viento de oeste a este en su parte delantera, y rachas de viento que pueden alcanzar 60 km/h. Su señal en las imágenes de satélite son arcos nubosos convexos hacia el oeste con vértice junto a la costa desplazándose hacia el Estrecho (SÁNCHEZ-LAULHÉ & POLVORINOS, 1999). En los meses cálidos, las CDAC dificultan la extinción de incendios forestales, favoreciendo la existencia de pirocúmulos de gran desarrollo vertical y duración (SÁNCHEZ-LAULHÉ *et al.*, 2016). Además, corrientes costeras con características de CDAC se encuentran en los SCM de la costa mediterránea (SÁNCHEZ-LAULHÉ, 2006). En la mencionada figura 5 se puede observar al sur un SCM, sobre el mar de Alborán, el característico arco de una CDAC. Este SCM causó registros de precipitación históricos e inundaciones catastróficas en octubre de 2018 en la provincia de Málaga.

#### 4. MECANISMOS CLIMÁTICOS DE GRAN ESCALA RELEVANTES EN LA REG

La alta variabilidad interanual del clima en la REG se debe a que es una zona de transición entre los regímenes climáticos de latitudes medias y de los trópicos, y por tanto estar expuesta a una amplia variedad de importantes mecanismos de gran escala del sistema climático, siendo los dominantes el comportamiento de la senda de las borrascas de latitudes medias del Atlántico Norte en el invierno extendido, cuyo desplazamiento e intensidad está controlado por la Oscilación del Atlántico Norte (NAO), y el remoto monzón de Asia de verano, ambos influenciados por la ENSO.

##### 4.1. La NAO y el vórtice polar estratosférico

El número de perturbaciones ciclónicas y frentes que inciden en la REG en cada invierno viene dado principalmente por la intensidad relativa del anticiclón semipermanente de Azores y de la depresión semipermanente de Islandia durante dicho invierno. La variación de la intensidad de estos centros de presión es provocada por una oscilación meridional de masa atmosférica denominada NAO (Oscilación del Atlántico Norte) que la hace bascular entre las proximidades del Ártico y el Atlántico subtropical. Cuando la NAO está en su fase positiva (NAO+), las presiones son más bajas de lo normal en la zona de Islandia y regiones árticas y son más altas de lo normal en el Atlántico subtropical generándose vientos del oeste más fuertes de los normales y lluvias más abundantes en el norte de Europa, y tiempo caluroso y seco en el sur de Europa. Cuando la NAO está en fase negativa (NAO-), las presiones son más altas de lo normal en la zona de Islandia y más bajas de lo normal en el Atlántico subtropical. En consecuencia la corriente en chorro polar del Atlántico se debilita y se ondula y se desplaza hacia latitudes subtropicales. La NAO- está asociada a tiempo húmedo en la mayor parte de la REG, y, en

general, en el Mediterráneo (p. ej., RODRÍGUEZ-PUEBLA *et al.*, 1998). Las anomalías medias en invierno (DEFM) que provocan las variaciones de la NAO en los campos de: presión/altura del geopotencial, viento en niveles altos de la troposfera y la precipitación en el sector Atlántico Norte/Europa son descritas respectivamente en los mapas de regresión del índice NAO-Gibraltar con: la altura del geopotencial en 500 hPa; la componente zonal del viento en 300 hPa, y la precipitación acumulada mostrados en la figura 9.

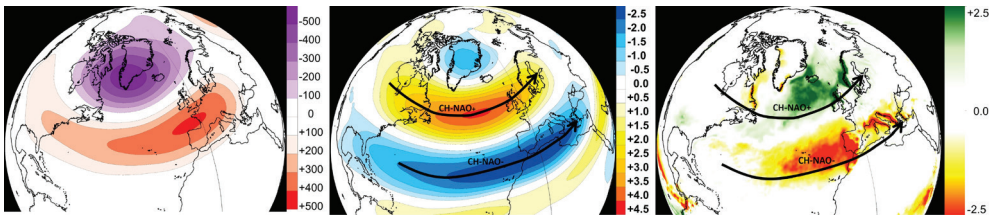


Figura 9. Mapas de regresión del promedio para diciembre-marzo del índice NAO-Gibraltar con los promedios para diciembre-marzo de: la altura del geopotencial en 500 hPa (izquierda); la componente zonal del viento en 300 hPa (en medio); y la precipitación acumulada (derecha). Sobre los mapas, obtenidos de datos ERA5 usando la aplicación KNMI Climate Explorer, se ha trazado la posición media de la corriente en chorro en los casos de intensos NAO+ y NAO-.

THOMPSON & WALLACE (1998) reconocen a la NAO como una parte regional de un modo de variabilidad anular hemisférico denominado Oscilación Ártica (AO), que caracteriza un vaivén de masa atmosférica entre el casquete polar y las latitudes medias, tanto en el océano Atlántico como en el Pacífico, y mostraron que durante el invierno su estructura vertical podía extenderse bien dentro de la estratosfera.

Aunque hay una amplia evidencia que muestra que buena parte de la variabilidad de la circulación atmosférica en la forma de la NAO (y de la AO) procede de procesos internos atmosféricos (p. ej. HURRELL, 1995), existen una serie de forzamientos externos, que favorecen una u otra de las fases de la NAO en los inviernos: la TSM en los trópicos (ENSO), la oscilación casi bienal (QBO), y la extensión del hielo marino y de la capa de nieve euroasiática cuya influencia se ejerce a través de la variabilidad del vórtice polar estratosférico (VPE)<sup>3</sup>.

Estadísticamente está demostrada una relación entre el estado de la estratosfera y las oscilaciones NAO y AO: cuando el VPE es fuerte (débil), la AO y la NAO tienden a estar en fase positiva (negativa).

<sup>3</sup> Durante el invierno, en la estratosfera polar existe normalmente una circulación ciclónica de aire frío, con vientos muy intensos en latitudes medias y altas, denominada vórtice polar estratosférico (VPE), que se forma primariamente por enfriamiento radiativo debido a la disminución de la absorción de la radiación ultravioleta por el ozono en latitudes altas, debido a la menor insolación con la latitud en esta época del año.

Con relativa frecuencia el VPE se debilita rápidamente perturbado por ondas de Rossby planetarias; evento denominado calentamiento repentino de la estratosfera (CRE). Aproximadamente cada dos años se produce un CRE calificado como mayor o principal: en los que los vientos de oeste del VPE son reemplazados por vientos del este, mientras sobre el polo norte las temperaturas ascienden varias decenas de grados. Alrededor de dos tercios de los CRE principales se caracterizan por tener un impacto descendente en la troposfera que se manifiesta, unos quince días más tarde, en una fase NAO negativa (igualmente para la AO), que puede persistir hasta dos meses tras el CRE (p. ej. BALDWIN *et al.*, 2021). En consecuencia, pueden dar lugar a un periodo de abundantes y continuas precipitaciones en zonas próximas a los subtrópicos, como las ocurridas en la península ibérica tras el CRE de 10 de febrero de 2018 (SÁNCHEZ-LAULHÉ & LARA, 2018), o a episodios extremos fríos y cálidos, como los ocurridos tras el CRE de principios del año 2021 con las históricas nevadas sobre la Península asociadas a la borrasca Filomena del 8 de enero y ola de frío posterior (SÁNCHEZ-LAULHÉ & ROA, 2021), y al posterior episodio extremo cálido a final de enero y primeros diez días de febrero. Es de señalar que, debido a la fuerte ondulación del chorro característico de la NAO-, al mismo tiempo que se producía éste episodio cálido en la Península, el de mayor duración y de mayores anomalías de 2021 (AEMET, 2022; capítulo 3), se producían invasiones frías extremas que afectaron al nordeste de EE. UU., Europa oriental y Mediterráneo central y oriental.

#### 4.2. El verano en la REG y el monzón de la India

En verano la circulación atmosférica sobre el Mediterráneo se caracteriza por una subsidencia intensa y vientos de componente norte en niveles bajos en las partes central y oriental de la cuenca. Estas características se disipan hacia el oeste, predominando en la REG los movimientos ascendentes debido a las cordilleras, y principal-

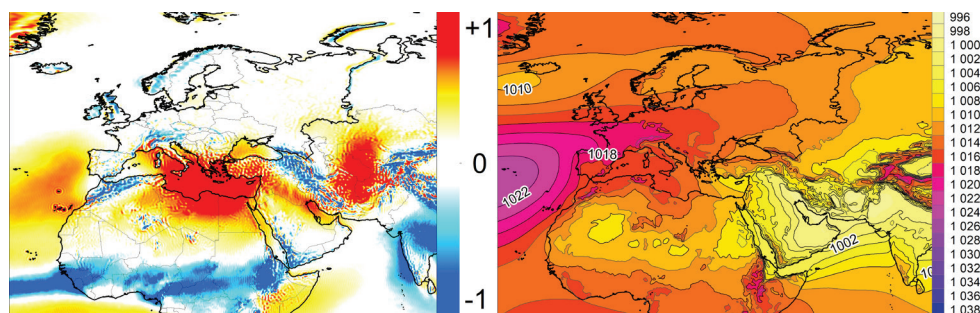


Figura 10. Mapas climatológicos de verano (junio-agosto) de: velocidad vertical omega (en Pa/s) en 500 hPa; valores positivos descendencias (izquierda); presión a nivel del mar en hPa (derecha). Fuente ERA5.

mente al Atlas. Más hacia el oeste, sobre el Atlántico oriental subtropical, vuelven a predominar la subsidencia y los vientos de componente norte (ver figura 10).

Desde el punto de la dinámica atmosférica los subtrópicos se extienden al Mediterráneo en verano por el debilitamiento del chorro polar sobre el Atlántico Norte, siendo la correlación entre subsidencia del aire y vientos del norte en superficie una característica de la dinámica atmosférica propia de los subtrópicos (RODWELL & HOSKINS, 2001).

La subsidencia del área mediterránea y del Atlántico oriental contiguo (y con ella el viento del norte) está impuesta por el monzón de Asia, aunque el flujo de aire proceda de los niveles altos de las latitudes medias. El monzón produce una anomalía cálida en todos los niveles de la troposfera en una zona que se extiende desde la región monzónica hacia el oeste a través del Oriente Próximo, afectando al norte de África y al Mediterráneo, que se refleja en las bajas presiones en superficie (figura 10). El flujo de oestes de las latitudes medias en niveles altos de la troposfera interacciona con esta anomalía cálida dirigiéndose hacia el ecuador y descendiendo hasta los niveles bajos en el norte de África. El descenso lleva el aire seco propio de los niveles altos de la troposfera hasta la superficie en el norte de África, disminuyendo su humedad relativa y formando la masa de aire seca y muy cálida de desiertos subtropicales. La influencia de monzón asiático sobre la circulación y la subsidencia resultante al oeste de la región monzónica fue denominada en RODWELL & HOSKINS (1996) como mecanismo “monzón-desierto” y es una componente importante del clima en verano del Mediterráneo, y del Atlántico oriental contiguo.

La subsidencia del aire procedente de las latitudes medias se interrumpe en el este y en el oeste de la región mediterránea, donde dominan principalmente los ascensos en las cordilleras de los Zagros y del Atlas respectivamente (figura 10 izquierda).

La extensa y elevada cordillera del Atlas perturba la circulación a gran escala en toda la troposfera en verano sumando a los efectos mecánicos dinámicas de tipo térmico. En la figura 11 se observa sobre el Atlas un calentamiento neto de las

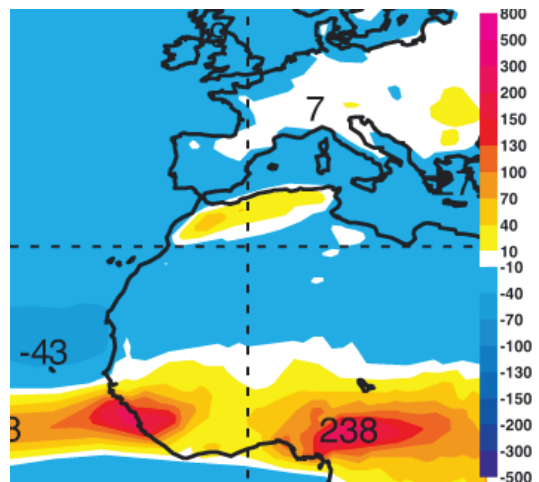


Figura 11. Calentamiento medio para el verano (JJA) de la capa 250-500 hPa, en  $w\ m^{-2}$ . Fuente: Atlas ERA-40 (KÄLLBERG et al., 2007); reproducción parcial de “Pressure level climatologies (latitude-longitude projections): Layer heating from 250hPa to 500hPa, Latitude-Longitude, June-August”, con permiso del ECMWF.



capas altas de la troposfera (500-250 hPa) que junto al movimiento ascendente sobre esta cordillera indica el bombeo de aire cálido desde las laderas de las montañas a la mitad superior de la troposfera, como también sucede en el verano en las grandes cordilleras como los Andes, las Rocosas, y sobre todo el Himalaya. El efecto bombeo térmico va acompañado de convergencia de vientos y circulación ciclónica en niveles bajos alrededor de la cordillera que explica el predominio del viento de levante en Alborán, siendo más intenso este viento en los veranos de La Niña, como se desprende de la correlación ENSO-presión mostrada en la figura 8.

La figura 12 muestra una relación general entre los movimientos verticales en 850 hPa y la densidad de rayos en verano, con mínimos de rayos en zonas de movimiento descendentes. Sobre el mar de Alborán, donde el movimiento vertical es muy pequeño pues los vientos son predominantemente zonales, el mínimo de rayos (y consecuentemente de tormentas) se debe a la estabilidad que provoca el calentamiento de las capas altas de la troposfera en el entorno del Atlas.

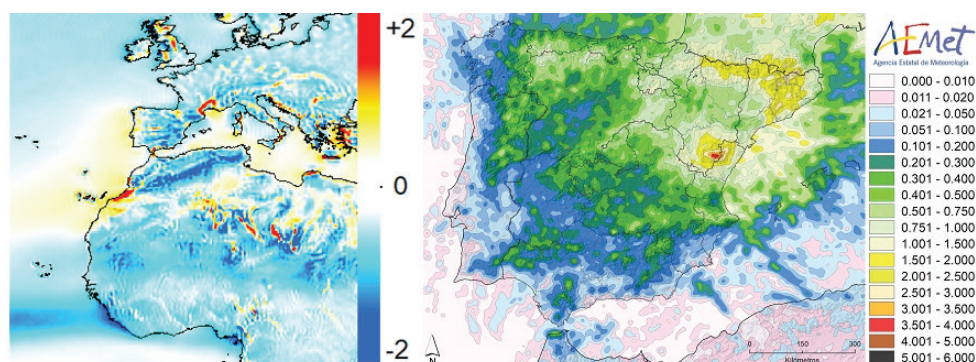


Figura 12. Izquierda: velocidad vertical omega en 850 hPa, en Pa/s (ascensos: valores negativos). Datos ERA; derecha: Promedio de la densidad de rayos (en descargas por km<sup>2</sup>) detectados por la red de AEMET en los meses de verano (JJA) en el periodo 2007–2016. Fuente: NÚÑEZ *et al.*, 2019

### 4.3. Olas de calor

Los episodios extremos cálidos en la REG se producen en cualquier época del año tras formarse una circulación anticiclónica en la región, como reacción a una entrada anómala de aire frío sobre el norte de África desde el Mediterráneo central. Al adentrarse en África el flujo frío se desplaza hacia el oeste debido al efecto Coriolis, y con él se genera una circulación anticiclónica que se propaga de este a oeste por el norte de África. En verano estos episodios de temperaturas extremas cálidas tienen connotaciones propias, a) porque la advección fría sobre África suele estar ligada a una intensificación del monzón de la India; b) por la intensificación del anticiclón de las Azores; c) por la influencia térmica del Atlas; y d) por el máximo anual de irradiación solar, que da lugar a que se midan los máximos de temperaturas anuales.

La correlación entre monzón de la India y la altura del geopotencial (o la presión) es patente en julio en la REG y en el Mediterráneo occidental como se muestra en la figura 13.

Un ejemplo de la evolución del anticiclón del norte de África con el fortalecimiento del monzón se observa en la secuencia de campos de la función de corriente en niveles bajos de la figura 14, correspondiente a la histórica ola de calor del 11 al

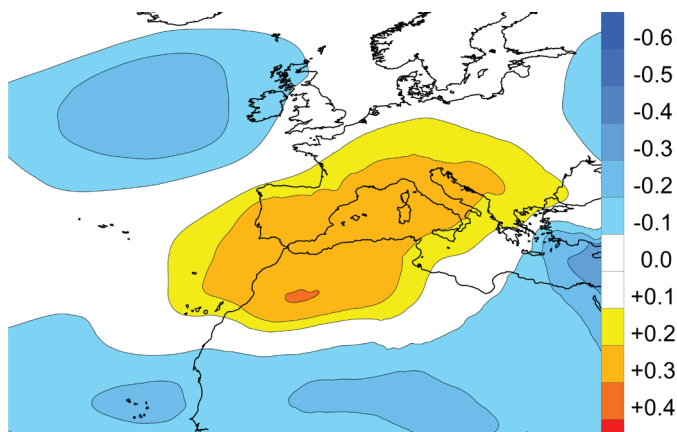


Figura 13. Correlación entre la altura del geopotencial en 850 hPa y la lluvia en la India (serie All India rainfall) para el mes de julio. Fuente ERA5. Mapa obtenido con la aplicación KNMI Cimate Explorer.

24 de julio de 2022 (SÁNCHEZ-LAULHÉ, 2022). El anticiclón se desplaza hacia el oeste del Mediterráneo transformándose en un sistema de acumulación del calor de procedencia atlántica, lo que se denomina heat dome o cúpula de calor (p.ej. ZHANG *et al.*, 2023). Es de destacar la expansión del anticiclón norteafricano al mismo tiempo que disminuye su intensidad en la semana del 15 al 21, que se achaca al bloqueo del flujo del norte en niveles bajos por la cordillera del Atlas. Prácticamente la REG, Europa occidental y el Mediterráneo occidental quedan englobados en una gran área de pantano barométrico que bloquea el paso a los oeste atlánticos y propicia la aparición de olas de calor marina debido a los vientos débiles.

La zona donde interaccionan el Atlas y el surco de bajas presiones sobre el Atlántico, formado entre el alta de Azores y el alta del oeste del Mediterráneo, es donde se genera la ola de calor. En esta zona se produce un perfil vertical de la atmósfera con una gran inversión térmica: una capa muy cálida en niveles bajos sobre una capa límite marítima muy somera. Cuando esta masa de aire penetra en los continentes aledaños se producen temperaturas extremas. La capa cálida se produce por el calentamiento adiabático por subsidencia del aire en el este del anticiclón de las Azores (Qa en la figura 15) y su recalentamiento en la parte este del surco de presiones por el calentamiento sensible en la cordillera del Atlas (Qd en la figura 15).

Figura 14. Mapas medios en siete días desde el 24 de junio al 28 de julio de: función de corriente y sus anomalías en la superficie sigma 0.8458. Fuente NCEP/NCAR. (Adaptada de SÁNCHEZ-LAULHÉ, 2022, con permiso).

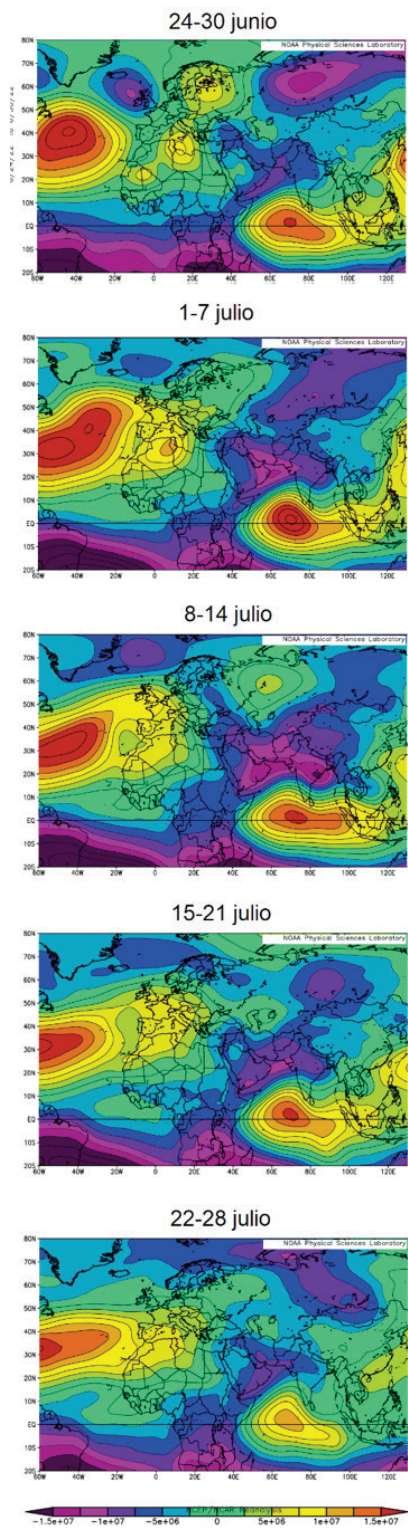
## 5. CONCLUSIONES

El clima en la REG es de tipo mediterráneo con un abrupto ciclo estacional. El invierno (extendido) es en promedio húmedo y suave, pero con una fuerte variabilidad interanual que hace de la disponibilidad del agua un tema crítico, con periodos relativamente largos de años con inviernos secos que se interrumpen con periodos más cortos de precipitaciones muy abundantes. Estos inviernos lluviosos son de índices NAO muy negativos en los que la corriente en chorro atlántica se desplaza a las latitudes de la REG.

Con frecuencia la precipitación anual se concentra en episodios de precipitaciones intensas de corta duración, propensos a inundaciones repentinas asociados a DANA.

El verano es muy cálido y extremadamente seco por la intensificación del alta de las Azores, ligada al monzón de verano del sur de Asia. Las olas de calor están con frecuencia relacionadas a una intensificación del monzón que a su vez es más fuerte en la fase negativa de la ENSO.

La orografía tiene una alta incidencia en la circulación atmosférica en niveles bajos: los bloqueos del flujo por las montañas costeras generan fenómenos de alto impacto, como los temporales de levante en el Estrecho, o los sistemas convectivos mesoscales costeros asociados a inundaciones repentinas. Los efectos térmicos del Atlas en verano son un ingrediente muy importante en la generación de la masa de aire cálido atlántica de las olas de calor.





Tanto la NAO como el monzón de verano del sur de Asia están relacionados con la ENSO. Si con el cambio climático la fase La Niña fuera cada vez más frecuente, como señalan importantes investigadores (p. ej. MANN, 2021), igualmente lo serían la NAO- y el monzón de la India intenso, repercutiendo en sequías de más duración y más días de ola de calor en la REG.

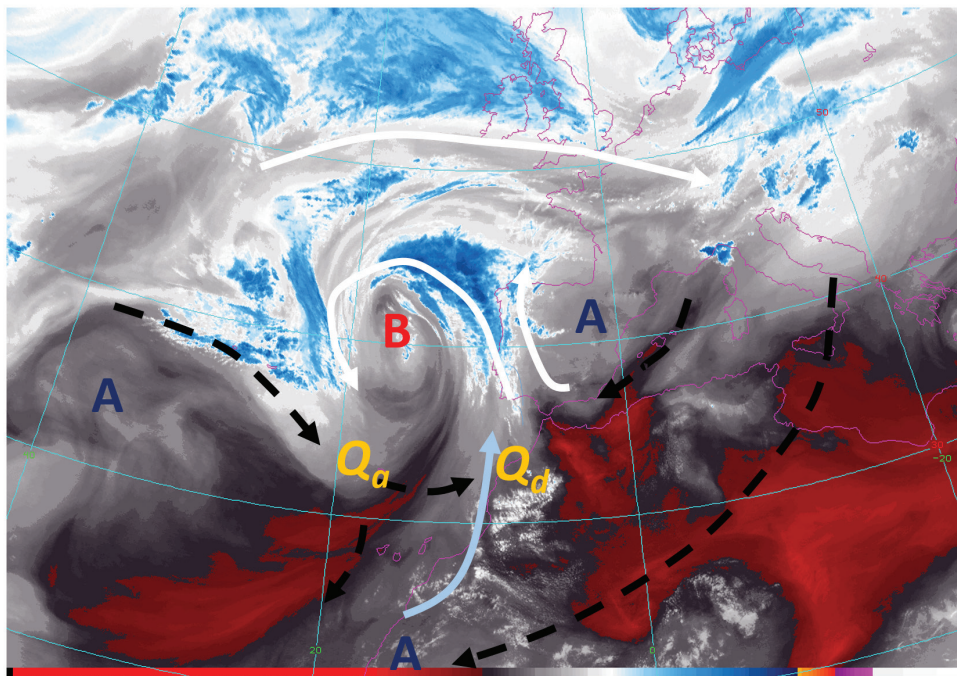


Figura 15. imagen de vapor de agua canal  $7.2 \mu$  del Meteosat. Tonos rojizos indican áreas muy secas resultado de fuertes descendencias;  $Q_a$  y  $Q_d$  indican calentamientos adiabático y diabático, respectivamente, que generan el perfil atmosférico en la zona atlántica de la REG propicio para alcanzar temperaturas extremas en las áreas continentales en las que incide. A trazos flujos descendente; sobre el África entrada de aire “frío y seco” procedente de latitudes medias; sobre el Atlántico en el flanco oriental del alta de las Azores entrada de aire cálido e inicialmente húmedo. En línea continua azul, flujo de aire húmedo tropical. (Adaptada de SÁNCHEZ-LAULHÉ, 2022, con permiso).

#### BIBLIOGRAFÍA

- AEMET-IM. 2011. *Atlas climático ibérico: temperatura del aire y precipitación (1971-2000)*. <https://doi.org/10.31978/784-11-002-5>
- BALDWIN, M. P., AYARZAGÜENA, B., BIRNER, T., BUTCHART, N., BUTLER, A.H., CHARLTON-Perez, A. J., Domeisen, D. I., Garfinkel, C. I., Garny, H., Gerber, E. P., Hegglin, M. I., Langematz, U. & Pedatella, N. M. 2021. Sudden stratospheric warmings. *Reviews of Geophysics*, 59, e2020RG000708. <https://doi.org/10.1029/2020RG000708>
- BLUESTEIN, H.B. & JAIN, M.H. 1985. Formation of mesoscale lines of precipitation: Severe squall lines in Oklahoma during the spring. *Journal of the Atmospheric Sciences*, 42:1711–1732. [https://doi.org/10.1175/1520-0469\(1985\)042<1711:FOMLOP>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0469(1985)042<1711:FOMLOP>2.0.CO;2)

- DORMAN, G.E., BEARDSLEY, R.C. & LIMEBURNER, R. 1995. Winds in the Strait of Gibraltar. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 121: 1903-1921. <https://doi.org/10.1002/qj.49712152807>
- DUCROCQ, V., BRAUD, I., DAVOLIO, S., FERRETTI, R., FLAMANT, C., JANSO, A., KALTHOFF, N., RICHARD, E., TAUPIER-LETAGE, I., AYRAL, P., BELAMARI, S., BERNE, A., BORGA, M., BOUDEVILLAIN, B., BOCK, O., BOICHARD, J., BOUIN, M., BOUSQUET, O., BOUVIER, C., CHIGGIATO, J., CIMINI, D., CORSMEIER, U., COPPOLA, L., COCQUEREZ, P., DEFER, E., DELANOË, J., DI GIROLAMO, P., DOERENBECHER, A., DROBINSKI, P., DUFOURNET, Y., FOURRIÉ, N., GOURLEY, J.J., LABATUT, L., LAMBERT, D., LE COZ, J., MARZANO, F.S., MOLINIÉ, G., MONTANI, A., NORD, G., NURET, M., RAMAGE, K., RISON, W., ROUSSOT, O., SAID, F., SCHWARZENBOECK, A., TESTOR, P., VAN BAELEN, J., VINCENDON, B., ARAN, M., & TAMAYO, J. 2014. HyMeX-SOP1: The Field Campaign Dedicated to Heavy Precipitation and Flash Flooding in the Northwestern Mediterranean. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 95: 1083-1100. <https://doi.org/10.1175/BAMS-D-12-00244.1>
- GUIJARRO, J.A., CONDE, J., CAMPINS, J., ORRO, M. L. & PICORNELL, M.A. 2015. *Atlas de Clima Marítimo (0-52° N, 35° W-12° E; 1981-2010)*. Agencia Estatal de Meteorología (AEMET) Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. <https://dx.doi.org/10.31978/281-15-028-8>
- HERSBACH, H., BELL, B., BERRISFORD, P., HIRAHARA, S., HORÁNYI, A., MUÑOZ-SABATER, J., NICOLAS, J., PEUBEY, C., RADU, R., SCHEPERS, D., SIMMONS, A., SOCI, C., ABDALLA, S., ABELLAN, X., BALSAMO, G., BECHTOLD, P., BIAVATI, G., BIDLOT, J., BONAVITA, M., DE CHIARA, G., DAHLGREN, P., DEE, D., DIAMANTAKIS, M., DRAGANI, R., FLEMMING, J., FORBES, R., FUENTES, M., GEER, A., HAIMBERGER, L., HEALY, S., HOGAN, R. J., HÖLM, E., JANISKOVÁ, M., KEELEY, S., LALOYLAUX, P., LOPEZ, P., LUPU, C., RADNOTI, G., DE ROSNAY, P., ROZUM, I., VAMBORG, F., VILLAUME, S., & THÉPAUT, J.-N. 2020. The ERA5 global reanalysis. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 146(730), 1999-2049. doi:10.1002/qj.3803.
- HURRELL, J.W. 1995. Decadal trends in the North Atlantic Oscillation: Regional temperatures and precipitation. *Science*, 269:676-679. <https://doi.org/10.1126/science.269.5224.676>
- KÄLLBERG, P., SIMMONS, A., UPPALA, S. & FUENTES, M. 2007. ERA-40 Project Report Series, 17, The ERA-40 archive, 31 pp., Reading, U. K. <https://www.ecmwf.int/node/10595>
- MANN, M. E. 2021. Beyond the hockey stick: Climate lessons from the Common Era. *Proceedings of the National Academy of Sciences. U.S.A.* <https://doi.org/10.1073/pnas.2112797118>
- MARIOTTI, A., STRUGLIA, M.V., ZENG, N. & LAU, K.M. 2002. The hydrological cycle in the Mediterranean region and implications for the water budget of the Mediterranean Sea. *Journal of Climate*, 15:1674-1690. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(2002\)015%3C1674:THCITM%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(2002)015%3C1674:THCITM%3E2.0.CO;2)
- NÚÑEZ, J.A., RIESCO, J. & MORA, M.A. 2019. *Climatología de descargas eléctricas y de días de tormenta en España*. Agencia Estatal de Meteorología (AEMET). <https://doi.org/10.31978/639-19-007-7>
- RODRÍGUEZ-PUEBLA, C., ENCINAS, A.H. & GARMENDIA, J. 1998. Spatial and temporal patterns of annual precipitation variability over the Iberian Peninsula. *International Journal of Climatology*, 18: 299-316. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-0088\(19980315\)18:3%3C299::AID-JOC247%3E3.0.CO;2-L](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0088(19980315)18:3%3C299::AID-JOC247%3E3.0.CO;2-L)
- RODWELL, M. J. & HOSKINS, B.J. 1996. Monsoons and the dynamics of deserts. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 122: 1385-1404.
- 2001. Subtropical Anticyclones and Summer Monsoons. *Journal of Climate*, 14:3192-3211. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(2001\)014%3C3192:SAASM%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(2001)014%3C3192:SAASM%3E2.0.CO;2)
- SÁNCHEZ-LAULHÉ, J.M. 2006. A mesoscale convective system trapped along the Spanish Mediterranean Coast. *Advances in Geosciences*, 7:153-156. <https://doi.org/10.5194/adgeo-7-153-2006>
- 2022. Ola de calor de julio 2022 y monzón asiático. *Tiempo y Clima*, 5(78). <https://doi.org/10.30859/ameTyCn78p12>

- SÁNCHEZ-LAULHÉ, J.M., CATALINA, M.A., FRAILE, R. & FERNÁNDEZ, M. 2016. *The role of vertical wind shear in the great pyrocumulus of Costa del Sol (Málaga, Spain) on 30 August 2012*. International Conference on Clouds & Precipitation, Manchester, UK, 2016 <http://hdl.handle.net/20.500.11765/7268>
- SÁNCHEZ-LAULHÉ, J.M., JANSÁ, A. & JIMÉNEZ, C. 2021. Alboran Sea Area Climate and Weather. In: BAEZ, J.C., VÁZQUEZ, J.T., CAMIÑAS, J.A., MALOULI IDRISI, M. (eds). *Alboran Sea - Ecosystems and Marine Resources*. Springer, Cham. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-65516-7\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-030-65516-7_3)
- SÁNCHEZ-LAULHÉ, J.M. & LARA, M. 2018. Calentamiento estratosférico repentino del 10 de febrero de 2018. *Tiempo y Clima*, 5(60): 12-14. <https://dx.doi.org/10.30859/ameTyCn60>
- SÁNCHEZ-LAULHÉ, J.M. & POLVORINOS, F. 1999. *Entradas bruscas de vientos de levante en la costa norte de Alborán. IV Simposio Nacional de Predicción del Instituto Nacional de Meteorología*. Madrid: Instituto Nacional de Meteorología: 143-148. <http://hdl.handle.net/20.500.11765/4253>
- SÁNCHEZ-LAULHÉ, J.M. & ROA, A. 2021. El calentamiento repentino estratosférico de enero de 2021 y la transformación extratropical de Filomena. *Tiempo y Clima*, 5(72): 10-14 <https://pub.ame-web.org/index.php/TyC/issue/view/155>
- THOMPSON, D.W.J. & WALLACE, J.M. 1998. The arctic oscillation signature in the wintertime geopotential height and temperature fields. *Geophysical Research Letters*, 25:1297–1300. <https://doi.org/10.129/98GL00950>
- TROUET, V. & VAN OLDENBORGH, G. J. 2013. KNMI Climate Explorer: A Web-Based Research Tool for High-Resolution Paleoclimatology. *Tree-Ring Research* 69(1): 3-13. <https://doi.org/10.3959/1536-1098-69.1.3>
- ZHANG, X., ZHOU, T., ZHANG, W., REN, L., JIANG, J., HU, S., ZUO, M., ZHANG, L. & MAN, W. 2023. Increased impact of heat domes on 2021-like heat extremes in North America under global warming. *Nature Communications* 14, 1690. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-37309-y>



# El estrecho de Gibraltar y su papel en la productividad y el intercambio biogeoquímico entre el mar Mediterráneo y el océano Atlántico

## *The Strait of Gibraltar and its role on the productivity and the biogeochemical exchange between the Mediterranean Sea and the Atlantic Ocean*

**Teodoro Ramírez<sup>1</sup>\*, Javier Rodríguez-Jiménez<sup>1</sup>, Juan P. Álvarez<sup>1</sup>, Begoña Bautista<sup>2</sup> & Esperanza Liger<sup>3</sup>**

*1. Centro Oceanográfico de Málaga, Instituto Español de Oceanografía (IEO, CSIC)*

*2. Departamento de Ecología y Geología, Universidad de Málaga*

*3. Departamento de Física Aplicada II, Universidad de Málaga*

*\*teodoro.ramirez@ieo.csic.es*

**PALABRAS CLAVE:** estrecho de Gibraltar, mar de Alborán, intercambio de aguas, masas de agua, biogeoquímica, nutrientes, fertilización, productividad.

**KEY WORDS:** Strait of Gibraltar, Alboran Sea, water exchange, water masses, biogeochemistry, nutrients, fertilization, productivity.

### RESUMEN

El intercambio de aguas en el estrecho de Gibraltar es esencial para la dinámica del mar Mediterráneo y la circulación en el Atlántico Norte. El flujo entrante de agua atlántica (AI) a través del Estrecho determina la circulación superficial en el mar Mediterráneo y es la mayor fuente de entrada de N y P a esta cuenca. Por otra parte, el flujo saliente de agua mediterránea (MOW), más salino y rico en nutrientes, contribuye a la circulación termohalina del Mediterráneo y a la ventilación de sus aguas intermedias y profundas. El intercambio de nutrientes a través del Estrecho es por tanto de importancia fundamental para entender los ciclos biogeoquímicos en el Mediterráneo. El resultado de este intercambio de aguas con diferentes características biogeoquímicas es una exportación neta de nutrientes hacia el Atlántico, siendo esta la principal causa de las condiciones oligotróficas del Mediterráneo, aunque otros procesos también pueden contribuir al estado trófico de la cuenca. Además, los datos de flujos de nutrientes orgánicos sugieren que el Mediterráneo es una cuenca de mineralización. La compleja dinámica oceanográfica en el estrecho de Gibraltar, gobernada principalmente por los ciclos de mareas y el forzamiento atmosférico, provoca el enriquecimiento periódico en nutrientes de aguas superficiales que entran en el mar de Alborán. Estos aportes procedentes del Estrecho, junto otros mecanismos de fertilización que tienen lugar en el sector occidental del mar de Alborán, promueven una alta productividad en esta zona, donde las propiedades biogeoquímicas se ven muy afectadas por la variabilidad del flujo de entrada de agua atlántica.

## ABSTRACT

The water exchange at the Strait of Gibraltar is essential for the dynamics of the Mediterranean Sea and the circulation in the North Atlantic Ocean. The inflow of Atlantic water (AI) through the Strait drives the surface circulation pattern of the Mediterranean Sea and it is the major source of N and P to this basin. On the other hand, the outflow of Mediterranean water (MOW), saltier and enriched in nutrients, contributes to the thermohaline circulation of the Mediterranean and to the ventilation of its intermediate and deep waters. The exchange of nutrients through the Strait is therefore of primary importance to understand the biogeochemical cycles within the Mediterranean basin. The result of the water exchange with different biogeochemical features is a net export of nutrients to the Atlantic Ocean, being this the main cause of the oligotrophic conditions in the Mediterranean, although other processes may also contribute to the trophic state of the basin. Moreover, data on fluxes of dissolved organic nutrients suggest that the Mediterranean is a mineralization basin. The complex oceanographic dynamics at the Strait, mainly driven by tidal cycles and atmospheric forcing, leads to the periodic nutrient enrichment of surface waters entering into the Alboran Sea. These nutrient inputs coming from the Strait, alongside other fertilization mechanisms that take place in the western sector of the Alboran Sea, promote a high productivity in this area, where the biogeochemical properties in the water column are strongly affected by the fluctuations of the Atlantic inflow.

## I. INTRODUCCIÓN

El objetivo del presente trabajo es proporcionar una visión general del papel que juega el estrecho de Gibraltar en el intercambio de aguas y nutrientes entre el Atlántico y el Mediterráneo, de los complejos procesos oceanográficos que en él tienen lugar, así como las implicaciones de estos procesos sobre la variabilidad biogeoquímica y la productividad del mar de Alborán, la cuenca más occidental del Mediterráneo.

El Mediterráneo es un mar semicerrado conectado con el océano Atlántico a través del estrecho de Gibraltar, donde tiene lugar el intercambio de aguas entre ambas cuencas. El Estrecho tiene solo 14 km de ancho en su sección más angosta, el estrechamiento de Tarifa (*Tarifa Narrows*), y se extiende ~60 km en dirección VV-E. Es relativamente poco profundo y la topografía de su fondo se caracteriza por la presencia de dos umbrales: el umbral de Camarinal (profundidad máxima de ~290 m), situado a 13 km al oeste de Tarifa, y el umbral de Espartel (profundidad máxima de ~360 m), ubicado al oeste del umbral de Camarinal (GARCÍA-LAFUENTE, *et al.*, 2011; VÁZQUEZ *et al.*, en este volumen). Todas estas características hacen del Estrecho un cuello de botella natural para el intercambio de aguas entre el océano Atlántico y el mar Mediterráneo (Figura 1).



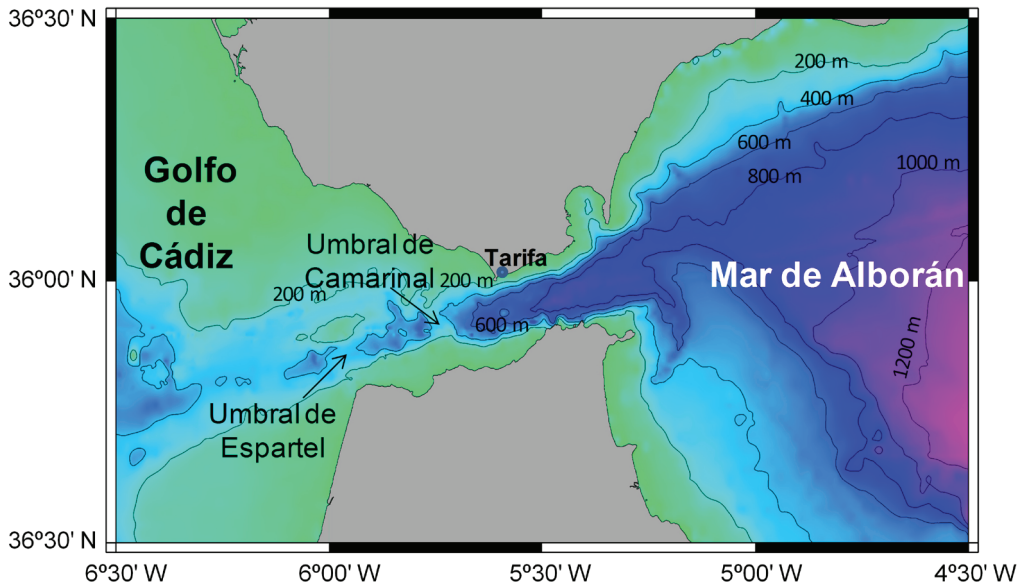


Figura 1. Mapa del estrecho de Gibraltar mostrando la batimetría.

## 2. EL ESTRECHO DE GIBRALTAR Y LA CIRCULACIÓN EN EL MEDITERRÁNEO Y EL ATLÁNTICO NORTE

De forma simplificada se puede considerar que el intercambio de aguas en el estrecho de Gibraltar tiene lugar en dos capas. En la capa superior se encuentran las aguas del Atlántico que fluyen hacia el este, caracterizadas por bajas salinidades y consideradas generalmente pobres en nutrientes. Por debajo de esa capa atlántica se encuentran las aguas del Mediterráneo, más salinas y ricas en nutrientes, que fluyen hacia el océano Atlántico. Debido a la evaporación, el mar Mediterráneo presenta un déficit hídrico que no es compensado por las precipitaciones, las escorrentías de los ríos, los aportes de aguas subterráneas, ni por los aportes del mar Negro. Este déficit impulsa la entrada de aguas atlánticas menos salinas al Mediterráneo, siendo su flujo esencial en el balance de sal y de calor dentro de esta cuenca (BÉTHOUX, 1980). Así, el flujo entrante de agua atlántica (*Atlantic inflow*, AI)<sup>1</sup> en el Estrecho es ligeramente mayor que el flujo de salida de agua mediterránea (*Mediterranean outflow*, MOW), ~4 a 5% superior (p. ej. BRYDEN *et al.*, 1994), aunque los datos de la literatura son bastante variables (CANDELA, 1991; JORDÁ *et al.*, 2017).

La entrada de agua atlántica través del Estrecho impulsa el patrón de circulación superficial del mar Mediterráneo (TANHUA *et al.*, 2013) y también tiene fuertes implicaciones en la biogeoquímica de toda la cuenca (COSTE *et al.*, 1988; CRISPI *et al.*, 2001; HUERTAS *et al.*, 2012; POWLEY *et al.*, 2017a). Las aguas atlánticas se vuelven más

<sup>1</sup> Para las abreviaturas se emplearán en este trabajo los acrónimos en inglés.

saladas y densas durante su recorrido por el Mediterráneo y, finalmente, se transforman en aguas mediterráneas. Por otro lado, a medida que el MOW entra en el golfo de Cádiz se divide en dos núcleos: un núcleo superior menos profundo que fluye a lo largo del margen continental y un núcleo inferior más profundo (para más detalle ver VÁZQUEZ *et al.*, en este volumen). Más allá del cabo de San Vicente, el MOW se extiende hacia el Atlántico Norte circulando a una profundidad media de 1100 m, contribuyendo a la corriente de las Azores y a la formación de aguas profundas en el Atlántico Norte (BARINGER & PRICE, 1999; JIA, 2000).

### 3. LA OLIGOTROFIA DEL MEDITERRÁNEO Y EL PAPEL DEL ESTRECHO DE GIBRALTAR

El mar Mediterráneo se considera una cuenca oligotrófica, donde los bajos niveles de nutrientes en la capa fótica limitan el crecimiento del fitoplancton y la producción primaria (PP) (KROM *et al.*, 2010; LAZZARI *et al.*, 2012; TANHUA *et al.*, 2013). Sin embargo, dentro de la cuenca existen regiones que se apartan de ese comportamiento general, observándose diferencias en las concentraciones de nutrientes, clorofila-a (Chl-a) y PP entre distintas subcuencas del mar Mediterráneo (BOSC *et al.*, 2004; LAZZARI *et al.*, 2012; RAMÍREZ *et al.*, 2021). En general la concentración de nutrientes en la capa fótica, así como la concentración de Chl-a y PP, disminuyen progresivamente desde el Estrecho hacia el Mediterráneo oriental (BOSC *et al.*, 2004; LAZZARI *et al.*, 2012), como puede apreciarse en la Figura 2. El Mediterráneo oriental es ultraoligotrófico, caracterizado por niveles extremadamente bajos de nutrientes y Chl-a. Por el contrario, el mar de Alborán es la cuenca más productiva del Mediterráneo (BOSC *et al.*, 2004; LAZZARI *et al.*, 2012). De hecho, algunas áreas del mar de Al-

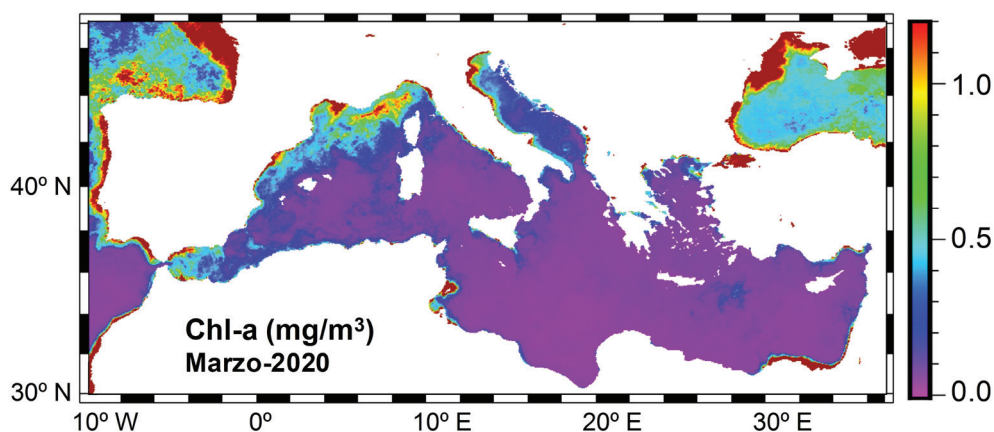


Figura 2. Valores medios de clorofila-a (Chl-a) ( $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) en el Mediterráneo en marzo de 2020. Figura elaborada con datos de satélite obtenidos de NERC Earth Observation Data Acquisition and Analysis Service (NEODAAS) (<https://www.neodaas.ac.uk/>).



borán son mesotróficas, particularmente las áreas de la costa norte y noroeste, las más cercanas al Estrecho, así como las zonas en los bordes de los sistemas frontales, donde los nutrientes y la Chl-a suelen ser más altos que en el centro de la cuenca (RUBÍN, *et al.*, 1992; RAMÍREZ *et al.*, 2021). Los procesos oceanográficos en el Estrecho, así como la entrada de las aguas atlánticas en el mar de Alborán, son en gran parte responsables de la productividad en esa cuenca (ver apartado 6).

La oligotrofia del mar Mediterráneo se debe principalmente a la circulación antiestuarina<sup>2</sup> en el estrecho de Gibraltar (REDFIELD *et al.*, 1963), causada por flujos en sentidos opuestos de aguas con diferentes características termohalinas y biogeoquímicas, como se ha señalado anteriormente. La salida de aguas mediterráneas a través del Estrecho, junto con la formación de masas de agua durante el invierno en determinadas zonas del Mediterráneo (MILLOT, 2009; POWLEY *et al.*, 2017b), alimentan la circulación termohalina del mar Mediterráneo y mantienen la ventilación de las aguas intermedias y profundas dentro de la cuenca, evitando una alta acumulación de nutrientes en las mismas (REDFIELD *et al.*, 1963; COSTE *et al.*, 1988; TANHUA *et al.*, 2013). Además de la circulación antiestuarina, otros factores parecen contribuir al estado trófico general del mar Mediterráneo. En particular, el flujo vertical de materia orgánica en la columna de agua podría mantener y estabilizar las condiciones tróficas observadas en la cuenca (CRISPI *et al.*, 2001). La oligotrofia del Mediterráneo también puede deberse en parte a diferencias en la naturaleza de las especies de P y N que entran y salen del Mediterráneo (POWLEY *et al.*, 2017b).

Para que el sistema fuese estacionario las pérdidas de nutrientes a través del MOW deberían compensarse por los aportes del AI, los aportes atmosféricos, las descargas fluviales y por las entradas de otras fuentes (subterráneas y antropogénicas) (RIBERA D'ALCALÁ *et al.*, 2003; POWLEY *et al.*, 2017b) e intercambios con el mar Negro (TURLEY, 1999). Sin embargo, el Mediterráneo no puede considerarse un sistema estacionario debido al aumento de los aportes antropogénicos de N y P, que se habrían incrementado por 3 desde mediados del siglo XX (POWLEY *et al.*, 2017a). No obstante, una parte significativa de estos aportes habrían sido exportados al océano Atlántico por la circulación antiestuarina. Así, desde los años 50, alrededor de ~35% de P y ~25% de N de los aportes antropogénicos al Mediterráneo occidental habrían sido transferidos al Atlántico (POWLEY *et al.*, 2017a). Esa exportación de nutrientes a través del MOW puede contribuir a dificultar la detección de tendencias temporales de nutrientes en el Mediterráneo debido a causas antrópicas. Adicionalmente, las entradas de N y P asociadas al AI también contribuirían a enmascarar las señales antropogénicas de estos nutrientes, mientras que las variaciones en los procesos de formación de masas de aguas intermedias y profundas sería otra fuente de variabilidad temporal que podría afectar a la detección de tendencias (DE FOMMERVAULT *et al.*, 2015; POWLEY *et al.*, 2017a). A pesar de ello, diversos estudios han revelado la existencia de tendencias en las concentraciones de nutrientes en las aguas mediterráneas (p. ej. BÉTHOUX *et al.*, 2002; DE FOMMERVAULT *et al.*, 2015).

<sup>2</sup> Conocida también como estuario inverso.

La relación molar nitrato:fosfato (N:P) de las aguas mediterráneas intermedias y profundas es muy superior a la relación de Redfield (16:1), registrándose los valores más altos en el Mediterráneo oriental, indicando este hecho una fuerte deficiencia de P. En esas aguas la relación N:P suele oscilar entre 24 y 51 (RIBERA D'ALCALÀ *et al.* 2003), lo que puede deberse principalmente a la contribución de diferentes procesos tales como aportes atmosféricos y fluviales con altas razones molares N:P, bajas tasas de desnitrificación, un reciclaje más rápido de P en las capas superficiales y, en menor medida, a la fijación de nitrógeno (RIBERA D'ALCALÀ *et al.* 2003; KROM *et al.*, 2010; HUERTAS *et al.*, 2012; POWLEY *et al.*, 2017b). Al mismo tiempo, la capa fótica es extremadamente pobre en fosfato, particularmente en el Mediterráneo oriental donde la PP está limitada por este nutriente (KROM *et al.*, 2010). Por el contrario, según diversos estudios en el estrecho de Gibraltar, así como en el golfo de Cádiz y el mar de Alborán, la relación N:P en la capa fótica es frecuentemente inferior a 16:1, indicando que el N es el nutriente limitante en estas aguas (RAMÍREZ *et al.* 2005; HUERTAS *et al.*, 2012; MERCADO *et al.*, 2019; GARCÍA-MARTÍNEZ *et al.*, 2019). Otros estudios señalan que en el Estrecho la relación N:P en las capas superiores es variable, aumentando desde el lado atlántico (~14:1) al lado mediterráneo del Estrecho (~24:1) (DAFNER *et al.*, 2003), debido a la mezcla y arrastre entre diferentes masas de agua y a las condiciones favorables para el afloramiento en la parte nororiental del Estrecho, como se describe a continuación en el apartado 4.

#### 4. MASAS DE AGUA EN EL ESTRECHO DE GIBRALTAR

Para comprender la dinámica biogeoquímica en el Estrecho es fundamental conocer las masas de agua involucradas en el intercambio y los procesos físicos que gobiernan los procesos de mezcla y arrastre entre ellas. El agua atlántica que penetra en el mar de Alborán contiene tanto Agua Superficial Atlántica (*Surface Atlantic Water*, SAW)<sup>3</sup> como Agua Central Noratlántica (*North Atlantic Central Water*, NACW). El SAW no es una masa de agua propiamente dicha, ya que se origina a partir de aguas atlánticas intermedias que han sido modificadas por intercambios con la atmósfera. En el Estrecho el SAW se encuentra en las capas superficiales, con valores de salinidad (S) entre ~36.20-36.48 y valores de temperatura (T) entre ~15.96°C-22.73°C, dependiendo de la época del año (BRAY *et al.*, 1995). Las concentraciones de nutrientes en el SAW son relativamente bajas y variables según datos de la literatura, particularmente en el caso del fosfato (ver Tabla I)<sup>4</sup>.

Debajo de la capa de SAW, el NACW se puede encontrar entre la superficie y ~150-200 m de profundidad. Esta masa de agua se caracteriza por su baja S (~35.75-35.82) y baja T (~12.74°C-13.31°C) (BRAY *et al.*, 1995), así como por altos niveles

<sup>3</sup> En ocasiones también denominada *modified Surface Atlantic Water*

<sup>4</sup> Algunos estudios han referido concentraciones de fosfato en el SAW por debajo del límite de detección (p. ej. DAFNER *et al.*, 2003; RAMÍREZ-ROMERO *et al.*, 2014)

Tabla I. Concentraciones de nitrato y fosfato en el SAW y el NACW en el estrecho de Gibraltar según algunos estudios.\*Valor medio±desviación estándar.

SAW	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> (μM)	PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup> (μM)
Gómez <i>et al.</i> (2000)	<2	<0.1
Bartual <i>et al.</i> , (2011)	1.10-1.72	0.29-0.30
Ramírez-Romero <i>et al.</i> (2014)	0.39±0.27*	0.05±0.11*
NACW	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> (μM)	PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup> (μM)
Gómez <i>et al.</i> (2000)	5-7	0.35–0.45
Bartual <i>et al.</i> (2011)	2.04-4.09	0.34-0.48
Ramírez-Romero <i>et al.</i> (2014)	4.98±1.8*	0.09±0.13*

de nutrientes (particularmente de nitrato) en comparación con el SAW (Tabla I). La presencia de esta masa de agua en el Estrecho está fuertemente regulada por el ciclo de mareas (GÓMEZ *et al.*, 2000; GÓMEZ *et al.*, 2004), y contribuye entre un 30% y un 40% al AI (BRAY *et al.*, 1995). Su presencia en el AI también se ve afectada por el forzamiento del viento, siendo potenciada por los vientos del oeste (ponientes) y disminuida por los del este (levantes) (GÓMEZ *et al.*, 2004). Además, la entrada de NACW varía estacionalmente, siendo su contribución el doble en primavera que en otoño (BRAY *et al.*, 1995).

Por otro lado, el MOW está formado por una mezcla de diferentes aguas mediterráneas intermedias y profundas, fluyendo hacia el oeste a una velocidad media 0.6 m·s<sup>-1</sup> (BRYDEN *et al.*, 1994; GARCÍA-LAFUENTE *et al.*, 2011), aunque puede alcanzar velocidades superiores a 1.2 m·s<sup>-1</sup> (BARINGER & PRICE, 1999). Una vez que las aguas mediterráneas han superado el Estrecho, entran en el golfo de Cádiz como una cascada, alcanzando velocidades superiores a 2.4 m·s<sup>-1</sup> (VÁZQUEZ *et al.*, en este volumen) y disminuyendo posteriormente su velocidad a medida que avanzan. Las masas de agua que constituyen el MOW son el Agua Intermedia de Invierno (*Winter Intermediate Water*, WIW)<sup>5</sup>, el Agua Levantina Intermedia (*Levantine Intermediate Water*, LIW), el Agua Densa del Tirreno (*Tyrrhenian Dense Water*, TDW) y el Agua Profunda del Mediterráneo Occidental (*Western Mediterranean Deep Water*, WMDW) (MILLOT, 2009; NARANJO *et al.*, 2015). Estas aguas mediterráneas se caracterizan por valores altos de S y bajos de T<sup>6</sup>, distribuyéndose en la columna de agua de acuerdo con sus densidades. Algunos estudios han distinguido dos tipos de TDW una más densa (TDWd) que circula junto con el WMDW y otra menos densa (TDWi) que circula siguiendo el curso del LIW, aunque a mayor profundidad (MILLOT, 2009; MILLOT, 2014). Es de destacar que la presencia del WIW, LIW y del TDWi es mayor en la parte nor-

<sup>5</sup> También conocida como *Western Intermediate Water*

<sup>6</sup> WIW (S~38.25–38.35, θ ~12.9–13.05) (MILLOT, 2009); LIW (S~38.47–38.51; θ ~13.15–13.25°C), TDW (S~ 38.44–38.58; θ~12.8–13.06 °C) and WMDW (S~38.40–38.51; θ ~12.08–13.25°C) (NARANJO *et al.*, 2015); θ: temperatura potencial.

te del Estrecho, donde se acumulan debido a la fuerza de Coriolis, mientras que el WMDW y el TDWd predominan en la parte sur del Estrecho (MILLOT, 2009; MILLOT, 2014). Por otra parte, aunque algunos autores señalan una contribución significativa del WIW al MOW (MILLOT, 2009), otros estudios no han detectado en ocasiones su presencia en el Estrecho (NARANJO *et al.*, 2015), lo que ha sido atribuido a fluctuaciones en la formación de esta masa de agua.

Según los datos de la literatura, el contenido medio de nutrientes en el MOW es notablemente superior al del AI (Tabla II), especialmente en el caso de nitrato. Este hecho tiene importantes implicaciones para la dinámica biogeoquímica y la productividad tanto en el Estrecho como en el mar de Alborán, donde el N es el nutriente limitante para el crecimiento del fitoplancton (RAMÍREZ *et al.*, 2005; RAMÍREZ *et al.*, 2021). También tiene un papel importante en la biogeoquímica del Mediterráneo, donde las aguas atlánticas entrantes deficientes en N se transforman progresivamente, mediante diferentes procesos, en aguas mediterráneas deficientes en P (HUERTAS *et al.*, 2012). En cuanto al MOW, su descenso en el golfo de Cádiz se refleja claramente no sólo en las características termohalinas, sino también en las características biogeoquímicas de la columna de agua, dado que presenta menores concentraciones de nitrato y fosfato que las aguas atlánticas circundantes del golfo de Cádiz que fluyen a esas mismas profundidades (MINAS *et al.*, 1991).

Debido a la presencia de capas de agua con características termohalinas y biogeoquímicas contrastantes, los gradientes verticales de salinidad y nutrientes en el Estrecho son muy pronunciados (Figura 3A y 3B) (ECHEVARRÍA *et al.*, 2002; HUERTAS *et al.*, 2012). La interfaz entre las aguas del Atlántico y el Mediterráneo, conocida como Interfaz Atlántico-Mediterránea (*Atlantic-Mediterranean Interface*, AMI), ha sido definida generalmente en el Estrecho por una determinada isohalina, frecuentemente con valores entre 37.0 y 37.8 (p. ej. BRYDEN *et al.*, 1994; HUERTAS *et al.*, 2012)<sup>7</sup>. No obstante, más que una superficie isohalina, en el estrecho de Gibraltar la AMI puede considerarse una tercera capa de agua, situándose entre las aguas atlánticas y las aguas mediterráneas, cuyo espesor puede oscilar entre ~60-100 m (BOLADO-PENAGOS *et al.*, 2020). A lo largo del Estrecho, la AMI asciende desde la parte occidental hacia la parte oriental. Así, la interfaz es más profunda, más gruesa y también menos salina en el lado occidental del Estrecho, y se vuelve más somera, delgada y más salina en el lado oriental (BRAY *et al.*, 1995). Este ascenso de la AMI en dirección W-NE facilita el afloramiento de las aguas mediterráneas en el lado nororiental del Estrecho (Figura 4) (GÓMEZ *et al.*, 2000), donde la AMI se encuentra habitualmente próxima a la superficie, mientras que en el lado occidental suele encontrarse a 150-200 m de profundidad (ECHEVARRÍA *et al.*, 2002; GÓMEZ *et al.*, 2004). Eso explica el aumento de nitrato (por un factor de ~3) en los 50 m superiores de la columna de agua, desde el lado occidental hacia el noreste del Estrecho (HUERTAS *et al.*, 2012),

<sup>7</sup> La isohalina 37.5 ha sido frecuentemente usada para definir el AMI en el mar de Alborán (RAMÍREZ *et al.*, 2021).

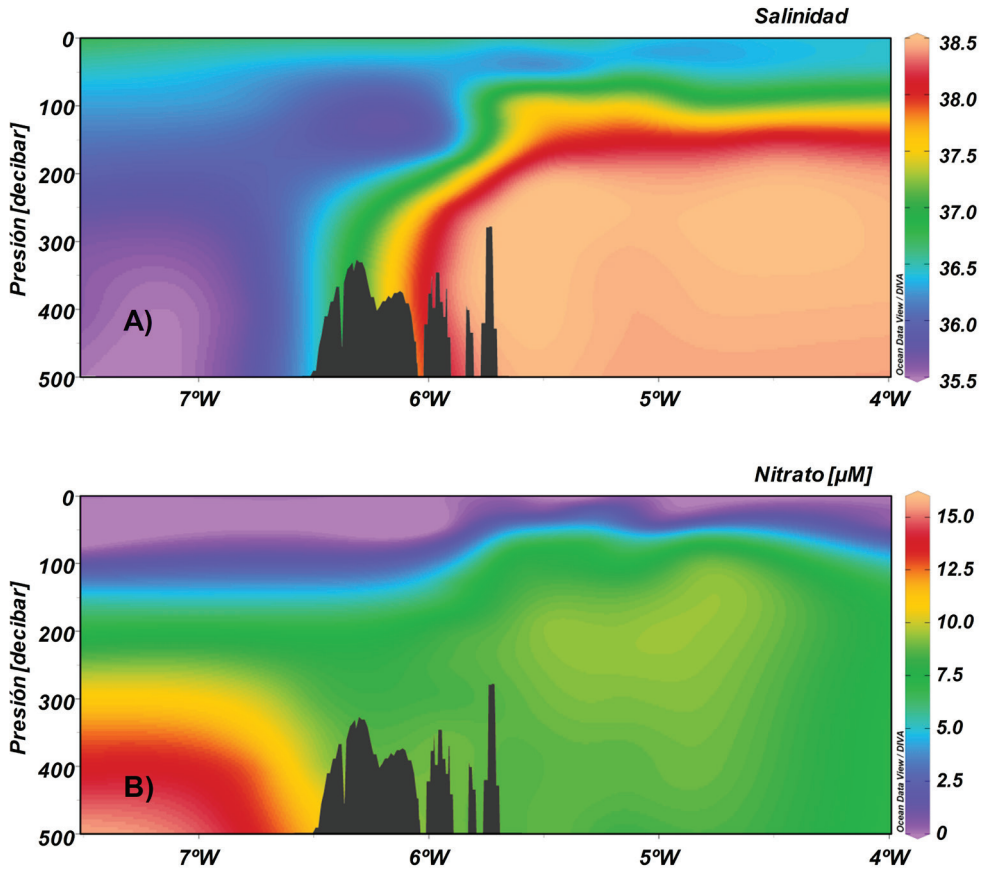


Figura 3. Distribución vertical de A) salinidad y B) nitrato ( $\mu\text{M}$ ) a lo largo del estrecho de Gibraltar. Figura elaborada con datos de MEDATLASII, representados mediante el software Ocean Data View (Schlitzer, Reiner, Ocean Data View, <https://odv.awi.de>, 2020 (SCHLITZER, 2020)).

así como los valores de la razón N:P más altos encontrados en las capas superiores de esta zona (DAFNER *et al.*, 2003). Algunos autores también han atribuido a este gradiente de nutrientes el incremento de Chl-a y microplancton desde el suroeste al noreste del Estrecho (GÓMEZ *et al.*, 2001; ECHEVARRÍA *et al.*, 2002).

La AMI tiene también un papel relevante en el flujo de aguas a través del Estrecho, ya que ~50% del intercambio ocurre en esta capa (BRAY *et al.*, 1995). Además, la profundidad de la AMI juega un papel importante en el control de la inyección de nutrientes en la capa fótica, ya que separa el MOW enriquecido en nutrientes de las aguas atlánticas superficiales. Hay que destacar que la profundidad de la AMI y, por lo tanto, el suministro vertical de nutrientes desde las aguas profundas a las capas superiores está controlado en gran medida por el ciclo de marea semidiurno. Durante la marea creciente (corriente de marea hacia el W), la capa de agua mediterránea (MOW) adquiere mayor espesor debido al efecto de la corriente de marea,

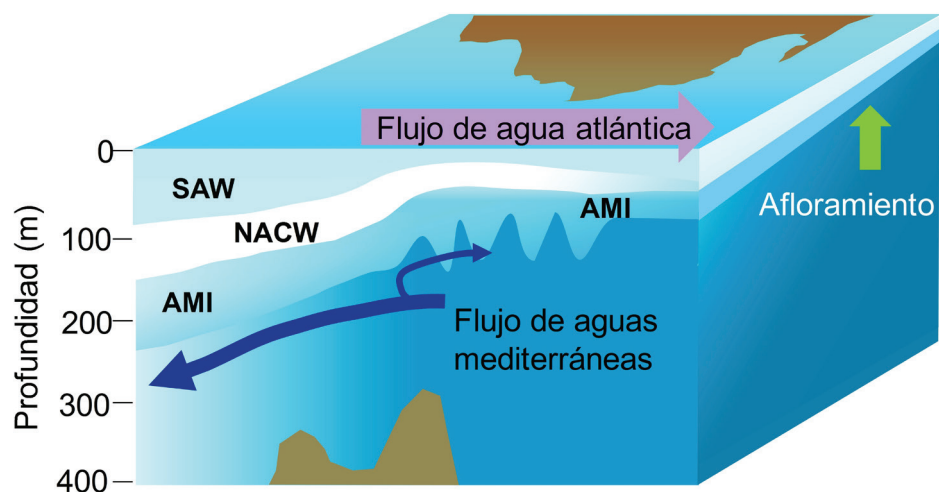


Figura 4. Esquema mostrando las masas de agua en el Estrecho, la entrada de agua atlántica y la salida de aguas mediterráneas, el afloramiento en el sector noroccidental del Estrecho, la AMI y el paso de ondas internas.

la interacción con el fondo y el control hidráulico en el umbral de Camarinal, aumentando el espesor de esta capa (LAFUENTE et al., 2013). Este aumento de espesor del MOW fuerza el desplazamiento de las aguas superficiales hacia ambos lados del Estrecho, lo que finalmente conduce a una AMI más delgada (LAFUENTE et al., 2013). Durante la marea bajante (corriente de marea hacia el este), aumenta la entrada de agua atlántica, lo que conduce a una capa de agua atlántica de mayor espesor y a una AMI más profunda, mientras que el sentido del flujo en la capa del agua mediterránea se invierte (SÁNCHEZ-GARRIDO & NADAL, 2022). La mayor profundidad de la AMI (es decir, una capa de agua atlántica más gruesa) se produce cuando la corriente de marea hacia el este es máxima, y ocurre lo contrario durante la corriente de marea hacia el oeste (GÓMEZ et al., 2004). Además del ciclo diario, el ciclo quincenal de las mareas tiene un gran impacto en la profundidad de la AMI, dando lugar a una interfaz más profunda justo después de las mareas muertas (BRYDEN et al., 1994; GÓMEZ et al., 2000). En consecuencia, las aguas de la AMI contribuyen periódicamente al flujo de entrada de aguas al mar de Alborán a modo de pulsos, gobernados por el ciclo de las mareas (LAFUENTE et al., 2013), afectando a la biogeoquímica de esta zona (se discutirá en detalle en el apartado 6.)

## 5. FLUJOS DE NUTRIENTES EN EL ESTRECHO DE GIBRALTAR

Diferentes fuentes contribuyen a los aportes de nutrientes a la cuenca mediterránea, incluidos los intercambios de nutrientes a través de los estrechos de Gibraltar y de los Dardanelos, la deposición atmosférica, las descargas de los ríos, las aguas subterráneas y los aportes antropogénicos (RIBERA D'ALCALÀ et al., 2003; HUER-



TAS *et al.*, 2012; TANHUA *et al.*, 2013). Sin embargo, la principal fuente de nutrientes (en particular de N y P) al mar Mediterráneo es la entrada de aguas del Atlántico a través del estrecho de Gibraltar (POWLEY *et al.*, 2017b). Aunque las concentraciones de nutrientes en el SAW son bajas, estos no están completamente agotados en el agua entrante en el mar de Alborán, debido a la contribución del NACW y también a la mezcla de las aguas atlánticas con las mediterráneas. De hecho, el suministro de nutrientes proporcionado por el AI tiene importantes implicaciones para la biogeoquímica de toda la cuenca mediterránea (HUERTAS *et al.*, 2012; POWLEY *et al.*, 2017b). Según el modelo de POWLEY *et al.* (2017b) la PP en el Mediterráneo occidental y oriental es particularmente sensible a la entrada de P disuelto (fosfato y DOP) desde el Atlántico, junto con la deposición atmosférica de fosfato en ambas cuencas, aunque también contribuyen otros factores. Por otra parte, la razón N:P en las aguas profundas del Mediterráneo occidental responde mayormente a la entrada de fosfato y DON a través del estrecho de Gibraltar, así como a la deposición atmosférica de N en la cuenca oriental. En el Mediterráneo oriental la razón N:P de las aguas profundas se vería principalmente afectada por la entrada de P y N disuelto a través del estrecho de Gibraltar, así como por los procesos biogeoquímicos en la cuenca occidental (POWLEY *et al.*, 2017b).

Los flujos de nutrientes a través del Estrecho dependen de sus concentraciones en las diferentes masas de agua, y también de los flujos de agua. El intercambio de aguas en esta zona varía en diferentes escalas de tiempo, incluyendo la escala semidiurna, la variabilidad subinercial y las escalas temporales estacionales e interanuales (BRYDEN *et al.*, 1994; LAFUENTE *et al.*, 2002a). La alta variabilidad espacial y también temporal de los procesos en el Estrecho dificulta la estimación precisa de los flujos de agua y contribuye a la variabilidad de las estimaciones, que presentan un amplio rango de valores (CANDELA, 1991; JORDÁ *et al.*, 2017) (ver Tabla II).

En general, el forzamiento atmosférico y las mareas son las fuentes más importantes de variabilidad del AI (LAFUENTE *et al.*, 2002b; SOTO-NAVARRO *et al.*, 2010). El AI puede revertirse en respuesta al forzamiento por los vientos del este (levantes) (LAFUENTE *et al.*, 2002a), mientras que las mareas son lo suficientemente intensas como para revertir tanto el flujo medio de entrada de la capa superior como el flujo de salida de la capa inferior en la parte occidental del Estrecho (BRYDEN *et al.*, 1994). Así, el valor medio diario del AI puede oscilar entre -0.60 y 2.09 Sv ( $1 \text{ Sv} = 10^6 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ ) (los valores negativos indican flujo hacia el oeste), mientras que los valores medios de transporte diario para el MOW varían entre -0.33 Sv a -1.62 Sv (BRYDEN *et al.*, 1994).

A escala estacional, la variabilidad del AI se caracteriza por un mayor transporte a finales de verano, coincidiendo con una AMI más profunda, mientras que en el caso del MOW el mayor transporte se produce en primavera (LAFUENTE *et al.*, 2002a; LAFUENTE *et al.*, 2007; SOTO-NAVARRO *et al.*, 2010). El MOW también muestra una variabilidad estacional en sus características físicas, con aguas más cálidas en invierno y más frías en primavera y principios de verano, lo que parece estar relacionado con

Tabla II. Flujos de nitrato y fosfato ( $\text{Gmol}\cdot\text{a}^{-1}$ ) en el estrecho de Gibraltar obtenidos a partir de datos de la literatura. Los flujos de agua F (Sv) y las concentraciones de nitrato y fosfato ( $\mu\text{M}$ ) usadas para las estimaciones de los flujos también se muestran (AI: flujo entrante de agua atlántica; MOW: flujo saliente de agua mediterránea). <sup>#</sup>Valor medio. <sup>###</sup>Considerando estado estacionario y sin mezcla. \*Los valores positivos indican flujo hacia el este y los negativos flujo hacia el oeste.

	Flujos de agua (Sv) *		Concentraciones de nutrientes ( $\mu\text{M}$ )		Flujos de nutrientes ( $\text{Gmol}\cdot\text{a}^{-1}$ ) *			
	AI	MOW	AI y MOW (entre parentesis)		AI		MOW	
	FAI	FMOW	Nitrato	Fosfato	Nitrato	Fosfato	Nitrato	Fosfato
COSTE et al. (1988)	1.22 1.68	-1.14 -1.60	4.0 (8.6)	0.23 (0.43)	153.90 211.92	8.85 12.19	-309.18 -433.94	-15.46 -21.70
GÓMEZ et al. (2000)	0.92	-0.87	2.03 <sup>#</sup> (9.99) <sup>#</sup>	0.17 <sup>#</sup> (0.47) <sup>#</sup>	58.90	4.93	-274.09	-12.90
GÓMEZ (2003)	0.81	-0.76	2.0 (9.9)	0.17 (0.47)	51.09	4.34	-237.28	-11.26
RIBERA D'ALCALÀ et al. (2003)	1.28	-1.20	2.03 (8.60)	0.17 (0.43)	81.94	6.86	-325.45	-16.27
	1.68	-1.60	4.00 (9.99)	0.23 (0.47)	211.92	12.19	-504.07	-23.72
MACÍAS et al. (2007)	0.81	-0.76	1.2 (9.6)	----	30.65 <sup>###</sup>	----	-230.09 <sup>###</sup>	----
HUERTAS et al. (2012)	0.82 <sup>#</sup>	-0.78 <sup>#</sup>	3.14 <sup>#</sup> (8.93) <sup>#</sup>	0.28 <sup>#</sup> (0.50) <sup>#</sup>	81.20	7.24	-219.66	-12.30
POWLEY et al. (2016; 2017b)	0.83	-0.78	1.60 (7.04)	0.155 (0.309)	41.88	4.06	-173.17	-7.60

Tabla III. Flujos de N y P orgánico disuelto ( $\text{Gmol}\cdot\text{a}^{-1}$ ) a través del estrecho de Gibraltar en el flujo entrante de agua atlántica (AI) y el en flujo saliente de agua mediterránea (MOW). DON: nitrógeno orgánico disuelto; DOP: fósforo orgánico disuelto. \*Los valores positivos indican flujo hacia el este y los negativos flujo hacia el oeste.

	Flujo atlántico (AI) ( $\text{Gmol}\cdot\text{a}^{-1}$ ) *	Flujo mediterráneo (MOW) ( $\text{Gmol}\cdot\text{a}^{-1}$ ) *
<b>Nitrógeno</b>	<b>DON</b>	<b>DON</b>
COSTE et al. (1988)	211.61 291.39	-107.85 -151.37
POWLEY et al. (2017b)	117.79	-64.45
<b>Fósforo</b>	<b>DOP</b>	<b>DOP</b>
COSTE et al. (1988)	3.85 5.30	-0.72 -1.01
POWLEY et al. (2017b)	3.66	-0.91



el ciclo anual de formación de aguas profundas en la cuenca del noroccidental del Mediterráneo (LAFUENTE *et al.*, 2007).

Las concentraciones de nutrientes inorgánicos presentan asimismo una alta variabilidad espacial y temporal en el Estrecho (DAFNER *et al.*, 2003; GÓMEZ *et al.*, 2004), particularmente en las capas superficiales. Debido precisamente a esa variabilidad y a la variabilidad en el intercambio de aguas, los flujos de nutrientes exhiben un amplio rango de valores, como se muestra en la Tabla II. De acuerdo esos datos la exportación neta de nitrato del Mediterráneo al océano Atlántico oscilaría entre  $-131.29$  y  $-292.15 \text{ Gmol}\cdot\text{a}^{-1}$  ( $1 \text{ Gmol}=10^9 \text{ mol}$ ), y la de fosfato oscilaría entre  $-3.54$  y  $-11.53 \text{ Gmol}\cdot\text{a}^{-1}$ .

El Al es también la principal fuente de nutrientes orgánicos disueltos para el Mediterráneo (POWLEY *et al.*, 2017b), pero los datos existentes son escasos (COSTE *et al.*, 1988; POWLEY *et al.*, 2017b). Sin embargo, esos datos sugieren que el Mediterráneo es un área activa de mineralización de nitrógeno orgánico disuelto (*dissolved organic nitrogen*, DON) y fósforo orgánico disuelto (*dissolved organic phosphorus*, DOP), siendo sus formas inorgánicas exportadas posteriormente al océano Atlántico. Así, el suministro de DOP y DON al Mediterráneo por el agua atlántica es mayor que las pérdidas de estas formas orgánicas a través del MOW (COSTE *et al.*, 1988; POWLEY *et al.*, 2017b). En la Tabla III se muestran los flujos de DON y DOP en el Estrecho calculados de datos de la literatura.

Atendiendo a los datos de flujos de las fracciones inorgánicas y orgánicas derivados de COSTE *et al.* (1988) y POWLEY *et al.* (2016; 2017b) (Tabla II y Tabla III) la entrada de DON a través del Estrecho representaría entre el 58%-74% de la entrada total de N disuelto (orgánico e inorgánico) al mar de Alborán, mientras que la entrada de DOP es ligeramente inferior a la entrada de fosfato, representando entre el 30%-47% de la entrada al Mediterráneo de P total disuelto (orgánico e inorgánico) a través del Estrecho (Tabla III). De acuerdo con los datos derivados de esos autores (Tabla II y Tabla III), el Mediterráneo exportaría de forma neta al océano Atlántico entre  $-51.52$  y  $-82.00 \text{ Gmol}\cdot\text{a}^{-1}$  de N y entre  $-0.79$  y  $-5.22 \text{ Gmol}\cdot\text{a}^{-1}$  de P.

## 6. EL PAPEL DEL ESTRECHO DE GIBRALTAR EN LA BIOGEOQUÍMICA Y PRODUCTIVIDAD DEL MAR DE ALBORÁN

La dinámica oceanográfica en el estrecho de Gibraltar juega un papel importante en la determinación del patrón principal de circulación superficial del mar de Alborán, con importantes implicaciones en la dinámica de nutrientes, Chl-a y otros parámetros biogeoquímicos en esta cuenca (RAMÍREZ *et al.*, 2021). El agua atlántica entra como un chorro en el mar de Alborán (conocido como chorro atlántico o *Atlantic jet*, AJ), con velocidades típicas de  $\sim 1 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ , aunque puede llegar a alcanzar velocidades superiores a  $2 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  (LORENTE *et al.*, 2019), impulsando la circulación superficial general en el mar de Alborán. Esta se caracteriza además por la frecuente

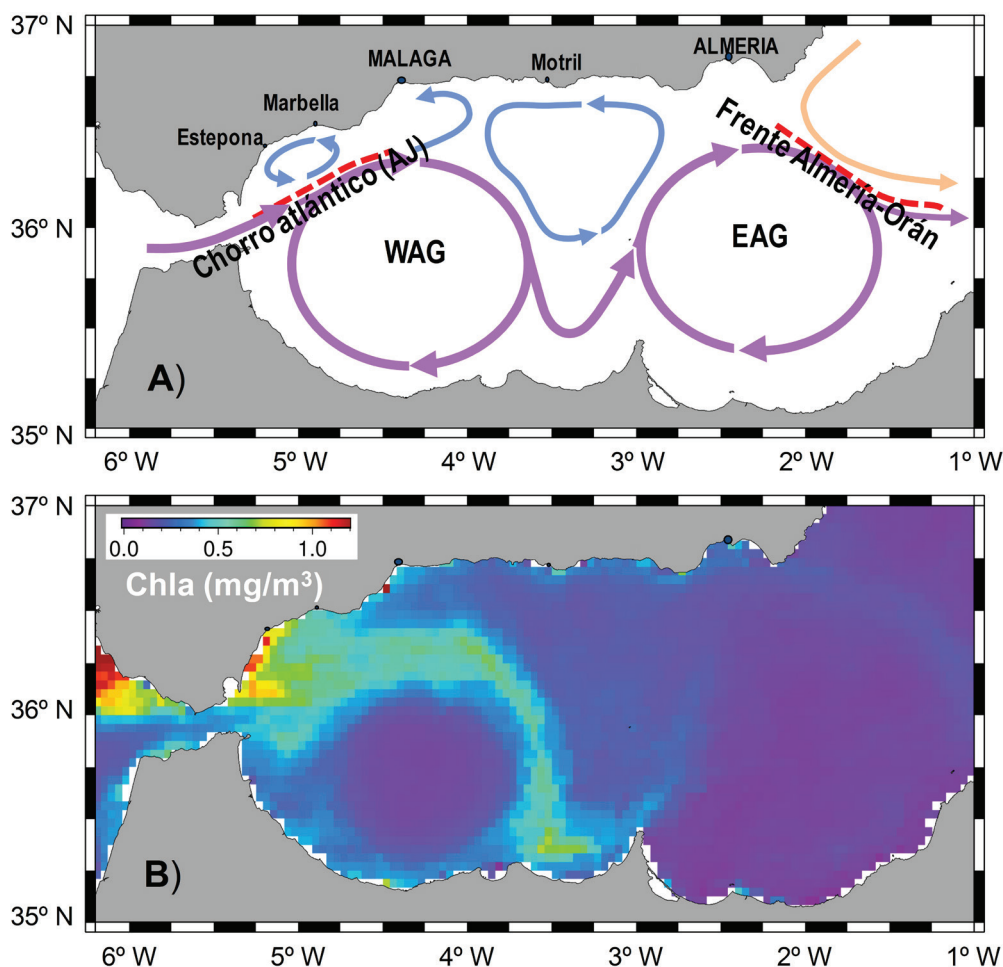


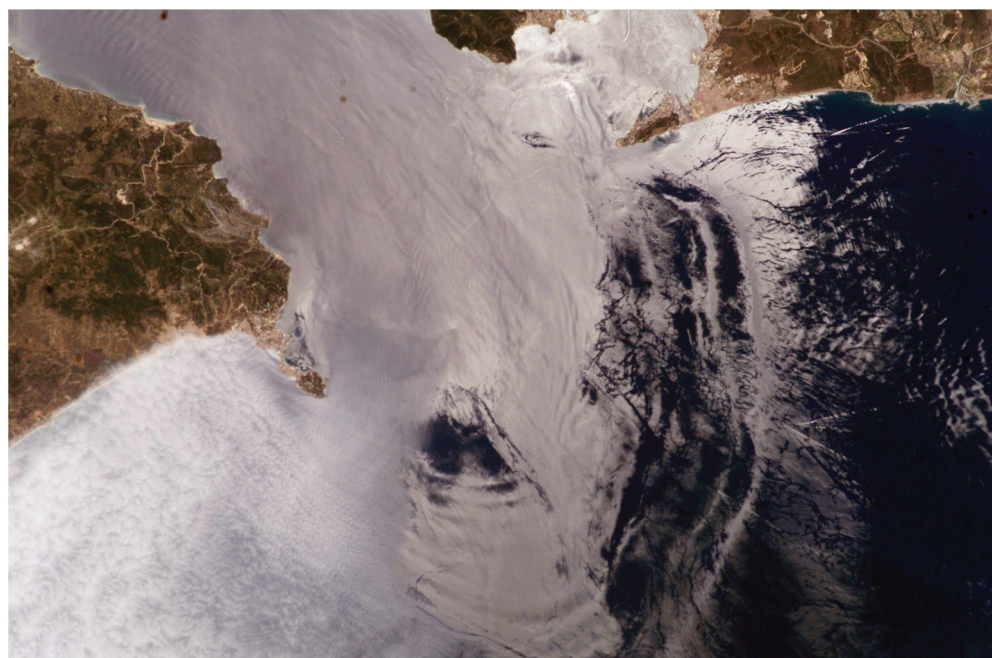
Figura 5. A) Patrón general de circulación superficial del mar de Alborán mostrando las principales características físicas (la línea de puntos rojos indica la presencia de sistemas frontales). Fuente: modificado de RAMÍREZ (2007). B) Valor medio mensual de clorofila-a (Chl-a) ( $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) en julio de 2019. Figura elaborada con datos de satélite obtenidos de NERC Earth Observation Data Acquisition and Analysis Service (NEODAAS) (<https://www.neodaas.ac.uk/>).

presencia de dos giros anticiclónicos de mesoescala, el giro anticiclónico occidental (*western anticyclonic gyre*, WAG) y giro anticiclónico oriental (*eastern anticyclonic gyre*, EAG), así como por la existencia de áreas ciclónicas frente a las costas españolas (RAMÍREZ et al., 2021) (ver Figura 5A). De hecho, el AJ y el WAG se consideran un sistema acoplado AJ-WAG, ya que el AJ alimenta al WAG (p. ej. BOLADO-PENAGOS et al., 2021).

La distribución de las variables biogeoquímicas en el mar de Alborán está estrechamente ligada al patrón de circulación (ver Figura 5A y 5B). En las inmediaciones del Estrecho y en la periferia del AJ-WAG se suelen encontrar altas concen-

tracciones de Chl-a y nutrientes, asociados al paso del AJ (MINAS *et al.*, 1991; GARCÍA GORRIZ & CARR, 1999). En el margen continental del sector noroccidental del mar de Alborán, la frecuente presencia de niveles elevados de nutrientes se debe asimismo a diferentes mecanismos de afloramiento (SARHAN *et al.*, 2000). En cambio, las aguas en el centro de los giros anticiclónicos son oligotróficas (RAMÍREZ *et al.*, 2021).

Gran parte de la productividad del mar de Alborán está impulsada por los procesos que tienen lugar en el Estrecho, cuya influencia se extiende más allá de su límite oriental. Como ya se ha discutido anteriormente, impulsada por los ciclos de las mareas, el AI se enriquece periódicamente en nutrientes en el Estrecho debido a las incursiones de NACW (MINAS *et al.*, 1991; GÓMEZ *et al.*, 2001; RAMÍREZ-ROMERO *et al.*, 2014), así como a la mezcla entre aguas atlánticas y mediterráneas (DAFNER *et al.*, 2003; LAFUENTE *et al.*, 2013). La intensa mezcla entre el agua mediterránea y atlántica tiene su origen en procesos que ocurren en el lado occidental del Estrecho, a sotavento del umbral de Camarinal (ver Figura 4). En esa zona, debido al ciclo de mareas y a la constricción batimétrica del umbral, periódicamente grandes volúmenes de agua mediterránea se elevan y mezclan con el agua atlántica durante el flujo de la marea (corriente de marea hacia el oeste en la capa superficial), lo que genera grandes volúmenes de aguas mezcladas con mayor contenido en nutrientes que el agua atlántica de superficie. Durante el refluo de la marea (corriente de marea hacia el este en la capa superficial) parte de las aguas mezcladas son arrastradas por el AI. Como consecuencia de estos procesos, que tienen lugar a sotavento del umbral de Camarinal (en la cuenca de Tanger), alrededor del 30% de las aguas resultantes de la mezcla son advectadas hacia el este durante la inversión de la marea (LAFUENTE *et al.* 2013). Parte de esas aguas de mezcla enriquecidas llegan finalmente al mar de Alborán, contribuyendo a su fertilización (SÁNCHEZ-GARRIDO & NADAL, 2022). Otros estudios señalan que alrededor del 16% del agua mediterránea se mezcla en el Estrecho y es recirculada de vuelta al Mediterráneo por el AI (DAFNER *et al.*, 2003; MACÍAS *et al.*, 2007), mientras que ~18% del agua atlántica que entra en el Estrecho recircula de vuelta al Atlántico, mezclada con el MOW (DAFNER *et al.*, 2003). Según estudios de modelado, la recirculación de nutrientes del agua mediterránea hacia la capa superior es bastante variable y depende del estado de la marea, oscilando entre 4%-35% con valores más altos durante las mareas vivas (MACÍAS *et al.*, 2007), cuando tiene lugar la mezcla más intensa debido a la formación de un salto hidráulico interno (a sotavento del umbral de Camarinal durante la marea creciente), liberándose posteriormente cuando la corriente de marea se debilita (antes de la pleamar), y propagándose como un *bore* interno (*internal bore*) hacia el este, generando trenes de ondas internas en el Estrecho (LAFUENTE *et al.*, 2013) (ver Figura 6). En definitiva, este proceso conduce a una recirculación de parte del MOW, que mezclada con el agua atlántica vuelve a penetrar en el Mediterráneo, siendo mayor su importancia durante las mareas vivas. Se ha estimado que la concentración máxima de nutrientes en la parte superior de la columna de agua (~100 m) se alcanza periódicamente en



ISS009E09954

Figura 6. Imagen del estrecho de Gibraltar mostrando el paso de ondas internas. Obtenida mediante ajuste digital de la foto original: NASA Photo ID ISS009-E-9954 (tomada desde la Estación Espacial Internacional el 03/06/2004, a 361 km de altitud). Fuente original: Image courtesy of the Earth Science and Remote Sensing Unit, NASA Johnson Space Center (<https://eol.jsc.nasa.gov>).

el umbral de Camarinal al final de la marea creciente, cuando la AMI es más somera (SÁNCHEZ-GARRIDO *et al.*, 2015). Otro proceso con diferente origen físico que también afecta la mezcla en el Estrecho es la formación de ondas internas atrapadas sobre el umbral de Camarinal. La mezcla provocada por este proceso se produce por un aumento de la cizalla en el seno de la onda y también por advección vertical (BRUNO *et al.*, 2002).

Por otro lado, las incursiones de NACW proporcionan un importante suministro de nutrientes nuevos a la capa fótica, desempeñando un papel importante como mecanismo de fertilización en el Estrecho y en el mar de Alborán, hacia donde esas incursiones son advectadas por el AJ (MINAS *et al.*, 1991). Las mayores intrusiones de NACW ocurren durante las mareas muertas, mientras que durante las mareas vivas la intrusión de esta masa de agua es intermitente (GÓMEZ *et al.*, 2004; RAMÍREZ-ROMERO *et al.*, 2014). Se ha estimado que la entrada de NACW durante las mareas muertas, en ausencia de ondas internas, representa ~70% de la entrada total anual de nitratos al mar de Alborán, mientras que alrededor del 30% del aporte total de nitratos a través del flujo de entrada al mar de Alborán se debería a procesos de

mezcla durante las mareas vivas, con alguna aportación adicional de nutrientes procedentes de aguas costeras del golfo de Cádiz (MACÍAS *et al.*, 2007; RAMÍREZ-ROMERO *et al.*, 2014).

La generación periódica de trenes de ondas internas en el umbral de Camarinal y su propagación hacia el este (Figura 6) estimula asimismo la fertilización de la capa fótica en el mar de Alborán (RAMÍREZ *et al.*, 2021). La AMI y la nutriclina se elevan al paso de estas ondas, transportando nutrientes a la capa fótica. Además, como ya se ha indicado anteriormente, las ondas internas también participan en la mezcla entre las aguas atlánticas y mediterráneas, por lo que su paso conduce a un aumento de la relación N:Si:P en la capa superior y una reducción de esta en las aguas mediterráneas (DAFNER *et al.*, 2003). Algunos estudios han estimado que las ondas internas son responsables del 74% de las entradas de fosfato al mar Mediterráneo a través del Estrecho, debido a los procesos de mezcla y también a que estas ondas intervienen en el transporte horizontal, hacia el este, de aguas costeras del golfo de Cádiz ricas en nutrientes y Chl-a (RAMÍREZ-ROMERO *et al.*, 2014).

Además de los mecanismos de fertilización descritos anteriormente, la existencia de un sistema frontal asociado al paso del AJ en el sector noroccidental de Alborán proporciona asimismo un importante aporte de nutrientes en la periferia norte del WAG. Este frente de densidad separa las aguas de la plataforma, más densas y ricas en nutrientes, de las aguas del AJ, menos densas y con menores concentraciones de nutrientes (SARHAN *et al.*, 2000; MACÍAS *et al.*, 2008) (ver Figura 5A). La actividad frontal asociada al paso del AJ se caracteriza por una circulación ageostrófica secundaria transversal al frente (OGUZ *et al.*, 2016; SÁNCHEZ-GARRIDO & NADAL, 2022). Las velocidades verticales positivas en el borde anticiclónico del frente, donde la densidad es menor, alcanzan valores entre  $10\text{-}50\text{ m}\cdot\text{d}^{-1}$  (OGUZ *et al.*, 2016) e indican un movimiento ascendente de aguas en ese flanco del frente, que se refleja en un ascenso de las isohalinas e isotermas (SARHAN *et al.*, 2000). Además las inestabilidades asociadas al AJ dan lugar a la presencia de giros ciclónicos en la periferia norte del frente, que también contribuyen al aumento de la productividad, particularmente cuando el AJ es más intenso. Esas surgencias de aguas subsuperficiales en el borde sur y en la periferia norte del frente conducen a un enriquecimiento de nutrientes de la capa fótica y explica los altos valores de biomasa de fitoplancton y de Chl-a en la zona frontal asociada al paso del AJ (REUL *et al.*, 2005; MACÍAS *et al.*, 2008), que son claramente identificable en imágenes de satélite (p. ej. GARCÍA-GORRIZ & CARR, 1999). Finalmente esas aguas ricas en fitoplancton son advectadas por el AJ hacia otras zonas de la cuenca (ver Fig. 7A y 7B). No obstante, la intensidad del frente variaría estacionalmente en respuesta a las fluctuaciones en el AI a través del Estrecho, siendo más débil en invierno y principios de primavera (OGUZ *et al.*, 2016). El frente se ve también afectado por el forzamiento por el viento intensificándose con vientos de poniente y debilitándose con vientos de levante (OGUZ *et al.*, 2017).



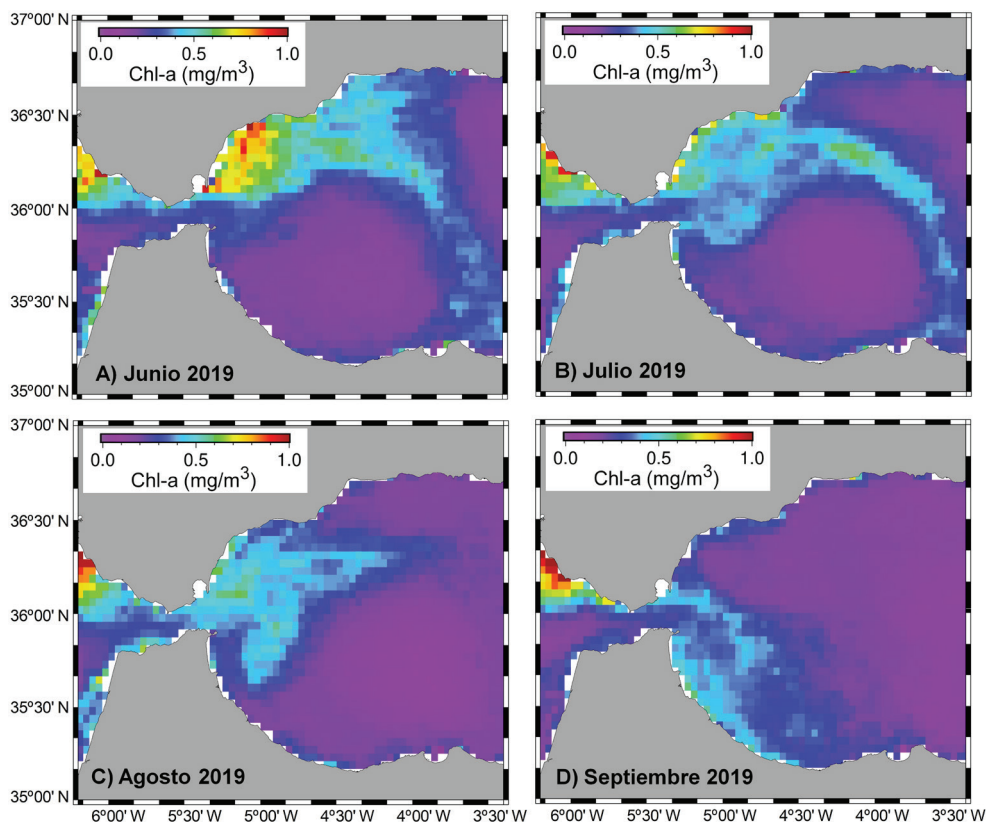


Figura 7. Concentración de clorofila-a (Chl-a) ( $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) en el estrecho de Gibraltar y el sector occidental del mar de Alborán en A) junio 2019, B) julio 2019, C) agosto 2019 y D) septiembre 2019. Figura elaborada con datos de satélite obtenidos de NERC Earth Observation Data Acquisition and Analysis Service (NEODAAS) (<https://www.neodaas.ac.uk/>).

Por otra parte, la zona comprendida entre punta Europa y Marbella, en el noroeste del mar de Alborán, está bajo la influencia de una célula ciclónica casi permanente (ver Figura 5A) que causa ascenso de aguas frías y ricas en nutrientes a la capa fótica (RAMÍREZ *et al.*, 2021). El afloramiento costero en esta zona se intensifica por los vientos de componente oeste y la presencia del AJ cercana a la costa (SARHAN *et al.*, 2000; MACÍAS *et al.*, 2008). Parte de esas aguas de la plataforma en la zona de afloramiento, ricas en nutrientes y fitoplancton, son arrastradas por el AJ cuando este se encuentra próximo a la costa española (ver Figura 5B), y son posteriormente transportadas por el sistema AJ-WAG hasta el centro de la cuenca (Figura 7A y 7B), pudiendo llegar también al sector oriental del mar de Alborán, contribuyendo de esta manera a la productividad de toda la cuenca y al flujo vertical de partículas en la misma (RAMÍREZ *et al.*, 2021). La alta productividad y el flujo vertical de partículas asociado a esta, particularmente en el sector más occidental del mar de Alborán,

dan lugar a un extra-mínimo de oxígeno disuelto a ~300 m de profundidad, con un aumento concomitante de las concentraciones de nutrientes (MINAS *et al.*, 1991).

Aunque el patrón general de circulación en el mar de Alborán suele representarse por la presencia de WAG y EAG (Figura 5A) estas no son características permanentes, estando sujetas a fluctuaciones temporales que afectan al tamaño, posición e incluso a la propia presencia de ambos giros anticiclónicos (VARGAS-YÁÑEZ *et al.*, 2002). Estos cambios están causados principalmente por fluctuaciones del AI, que a su vez provoca cambios en la velocidad, ubicación y ángulo de entrada del AJ en el mar de Alborán (VARGAS-YÁÑEZ *et al.*, 2002). Como muestra la Figura 7, esas fluctuaciones tienen efectos muy notables en la distribución de propiedades biogeoquímicas y la productividad en las capas superiores de agua del mar de Alborán (GARCÍA-GORRIZ & CARR, 1999; MACÍAS *et al.*, 2008).

La variabilidad en la entrada de agua atlántica, y por tanto del AJ, está impulsada principalmente por el forzamiento atmosférico<sup>8</sup>, incluidos los cambios en la presión atmosférica y el forzamiento por el viento (LAFUENTE *et al.*, 2002a; VARGAS-YÁÑEZ *et al.*, 2002; BOLADO-PENAGOS, *et al.*, 2021). Bajo la influencia de los vientos de componente oeste (ponientes), impulsados por las bajas presiones sobre el Mediterráneo, aumenta el AI y la velocidad del AJ, disminuyendo también su ángulo de entrada al mar de Alborán (MACÍAS *et al.*, 2008; LORENTE *et al.*, 2019; BOLADO-PENAGOS, *et al.*, 2021). En estas condiciones, el AJ suele entrar en el mar de Alborán siguiendo la dirección NE, situándose cerca de la costa española. Por el contrario, bajo la influencia de vientos del este (levantes) en el Estrecho y altas presiones sobre el Mediterráneo occidental el AI disminuye, ocasionando un desplazamiento del AJ hacia el sur y dando lugar al afloramiento de aguas en la zona ocupada originalmente por el AJ (SARHAN *et al.*, 2000; VARGAS-YÁÑEZ *et al.*, 2002). Al mismo tiempo, este desplazamiento hacia el sur del AJ implica un desplazamiento hacia el sur del sistema frontal asociado al mismo.

La persistencia de vientos de levante intensos durante varios días puede causar una fuerte reducción de la entrada de agua atlántica, lo que puede llegar a provocar el desacople del sistema AJ-WAG y el colapso progresivo del WAG (BOLADO-PENAGOS, *et al.*, 2021) (Figura 7C). Asimismo, el AI puede incluso revertirse como consecuencia de intensos vientos de levante (LAFUENTE, *et al.* 2002a; LORENTE *et al.*, 2019). Algunos autores atribuyen el origen del desacoplamiento del sistema AJ-WAG al aumento del tamaño del giro ciclónico en el noroeste del mar de Alborán, entre punta Europa y Marbella, lo que sucede por el efecto de vientos de levante intensos y persistentes (BOLADO-PENAGOS, *et al.*, 2021). Estos vientos dan lugar a cambios en el patrón de circulación frente a las costas españolas, generando una contracorriente a lo largo de la costa norte del mar de Alborán, lo que causa la acumulación de aguas más cálidas en esta zona. En esa situación, el AJ se desvía hacia el sur tras cruzar el Estrecho y circula cerca de la costa norte africana (VARGAS-YÁÑEZ *et al.*, 2002). Este modo de circulación implica la desaparición de los mecanismos de fertilización en

<sup>8</sup> No obstante, la entrada de agua atlántica también depende del ciclo de mareas (GÓMEZ *et al.*, 2004).

el noroeste del mar de Alborán asociados a la presencia del AJ, viéndose asimismo alterado el patrón de circulación frente a las costas españolas, lo que se traduce cambios muy notables en los patrones de distribución de nutrientes y Chl-a en la cuenca, como muestra la secuencia de imágenes de satélite de la Figura 7. En definitiva, la variabilidad biogeoquímica en esta zona del mar de Alborán está estrechamente ligada a la variabilidad hidrológica a través del Estrecho, que a su vez depende en gran medida del forzamiento atmosférico.

## 7. AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al NERC Earth Observation Data Acquisition and Analysis Service (NEODAAS) por proporcionar los datos para este estudio (*The authors thank the NERC Earth Observation Data Acquisition and Analysis Service (NEODAAS) for supplying data for this study*). El software Ocean Data View (Schlitzer, Reiner, Ocean Data View, <https://odv.awi.de>, 2020) se ha usado para representar perfiles verticales, utilizando datos de MEDAR Group, 2002.

## BIBLIOGRAFÍA

- BARINGER, M.O. & PRICE, J.F. 1999. A review of the physical oceanography of the Mediterranean outflow. *Marine Geology*, 155: 63-82.
- BÉTHOUX, J.P. 1980. Mean water fluxes across sections in the Mediterranean Sea evaluated on the basis of water, salt budgets and of observed salinities. *Oceanologica Acta*, 3 (1): 79-88.
- BÉTHOUX, J.P., MORIN, P. & RUIZ-PINO, D.P. 2002. Temporal trends in nutrient ratios: chemical evidence of Mediterranean ecosystem changes driven by human activity. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 49 (11): 2007-2016.
- BARTUAL, A., MACÍAS, D., GUTIERREZ-RODRIGUEZ, A., GARCÍA, C.M. & ECHEVARRÍA, F. 2011. Transient pulses of primary production generated by undulatory processes in the western sector of the Strait of Gibraltar. *Journal of Marine Systems*, 87 (1): 25-36.
- BOLADO-PENAGOS, M., GONZÁLEZ, C.J., CHIOUA, J., SALA, I., GOMIZ-PASCUAL, J.J., VÁZQUEZ, Á. & BRUNO, M. 2020. Submesoscale processes in the coastal margins of the Strait of Gibraltar. The Trafalgar-Alboran connection. *Progress in Oceanography*, 181, 102219.
- BOLADO-PENAGOS, M., SALA, I., GOMIZ-PASCUAL, J.J., ROMERO-CÓZAR, J., GONZÁLEZ-FERNÁNDEZ, D., REYES-PÉREZ, J., VÁZQUEZ, A. & BRUNO, M. 2021. Revising the effects of local and remote atmospheric forcing on the Atlantic Jet and Western Alboran Gyre dynamics. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 126, e2020JC016173.
- BOSC, E., BRICAUD, A. & ANTOINE, D. 2004. Seasonal and interannual variability in algal biomass and primary production in the Mediterranean Sea, as derived from 4 years of SeaWiFS observations. *Global Biogeochemical Cycles*, 18 (1), GB1005.
- BRAY, N.A., OCHOA, J. & KINDER, T.H. 1995. The role of the interface in exchange through the Strait of Gibraltar. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 100 (C6): 10755-10776.
- BRUNO, M., ALONSO, J.J., CÓZAR, A., VIDAL, J., RUIZ-CAÑAVATE, A., ECHEVARRÍA, F. & RUIZ, J. 2002. The boiling-water phenomena at Camarinal Sill, the strait of Gibraltar. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 49 (19): 4097-4113.



- BRYDEN, H.L., CANDELA, J. & KINDER, T.H. 1994. Exchange through the Strait of Gibraltar. *Progress in Oceanography*, 33 (3): 201-248.
- CANDELA, J. 1991. The Gibraltar Strait and its role in the dynamics of the Mediterranean Sea. *Dynamics of Atmospheres and Oceans*, 15 (3-5): 267-299.
- COSTE, B., LE CORRE, P. & MINAS, H.J. 1988. Re-evaluation of the nutrient exchanges in the Strait of Gibraltar. *Deep-Sea Research Part A: Oceanographic Research Papers*, 35 (5): 767-775.
- CRISPI, G., MOSETTI, R., SOLIDORO, C. & CRISE, A. 2001. Nutrients cycling in Mediterranean basins: the role of the biological pump in the trophic regime. *Ecological Modelling*, 138 (1-3): 101-114.
- DAFEN, E.V., BOSCOLO, R. & BRYDEN, H.L. 2003. The N: Si: P molar ratio in the Strait of Gibraltar. *Geophysical Research Letters*, 30 (10): 1506
- DE FOMMERVAULT, O.P., MIGON, C., D'ALCALÀ, M.R. & COPPOLA, L. 2015. Temporal variability of nutrient concentrations in the northwestern Mediterranean sea (DYFAMED time-series station). *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 100: 1-12.
- ECHEVARRÍA, F., LAFUENTE, J.G., BRUNO, M., GORSKY, G., GOUTX, M., GONZÁLEZ, N., GARCÍA, C.M., GÓMEZ, F., VARGAS, J.M., PICAL, M., STRIBY, L., VARELA, M., ALONSO, J.J., REUL, A., CÓZAR, A., PRIETO, L., SARHAN, T., PLAZA, F. & JIMÉNEZ-GÓMEZ, F. 2002. Physical-biological coupling in the Strait of Gibraltar. *Deep Sea research part II: Topical Studies in Oceanography*, 49 (19), 4115-4130.
- GARCÍA-GORRIZ, E. & CARR M.E. 1999. The Climatological Annual Cycle of Satellite Derived Phytoplankton Pigments in the Alboran Sea. *Geophysical Research Letters*, 26 (19): 2985-2988. doi:10.1029/1999GL900529
- GARCÍA-LAFUENTE, J., SÁNCHEZ-ROMÁN, A., NARANJO, C. & SÁNCHEZ-GARRIDO, J. C. 2011. The very first transformation of the Mediterranean outflow in the Strait of Gibraltar. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 116(C7).
- GARCÍA-MARTÍNEZ, M.C., VARGAS-YÁÑEZ, M., MOYA, F., SANTIAGO, R., MUÑOZ, M., REUL, A., RAMÍREZ, T. & BALBÍN, R. 2019. Average nutrient and chlorophyll distributions in the western Mediterranean: RADMED project. *Oceanologia*, 61 (1): 143-169.
- GÓMEZ, F. 2003. The role of the exchanges through the Strait of Gibraltar on the budget of elements in the Western Mediterranean Sea: consequences of human-induced modifications. *Marine Pollution Bulletin*, 46 (6): 685-694.
- GÓMEZ, F., GONZÁLEZ, N., ECHEVARRÍA, F. & GARCÍA, C.M. 2000. Distribution and fluxes of dissolved nutrients in the Strait of Gibraltar and its relationships to microphytoplankton biomass. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 51 (4): 439-449.
- GÓMEZ, F., GORSKY, G., GARCÍA-GÓRRIZ, E. & PICAL, M. 2004. Control of the phytoplankton distribution in the Strait of Gibraltar by wind and fortnightly tides. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 59 (3): 485-497
- GÓMEZ, F., GORSKY, G., STRIBY, L., VARGAS, J. M., GONZÁLEZ, N., PICAL, M., GARCÍA-LAFUENTE, J., VARELA, M. & GOUTX, M. 2001. Small-scale temporal variations in biogeochemical features in the Strait of Gibraltar, Mediterranean side—the role of NACW and the interface oscillation. *Journal of Marine Systems*, 30 (3-4): 207-220.
- HUERTAS, I.E., RÍOS, A.F., GARCÍA-LAFUENTE, J., NAVARRO, G., MAKAOUI, A., SÁNCHEZ-ROMÁN, A., RODRÍGUEZ-GALVEZ, S., ORBI, A., RUÍZ, J. & PÉREZ, F.F. 2012. Atlantic forcing of the Mediterranean oligotrophy. *Global Biogeochemical Cycles*, 26 (2), GB2022.
- JIA, Y. 2000. Formation of an Azores Current Due to Mediterranean Overflow in a Modeling Study of the North Atlantic. *Journal of Physical Oceanography*, 39 (9): 2342-2358.

- JORDÀ, G., VON SCHUCKMANN, K., JOSEY, S.A., CANIAUX, G., GARCÍA-LAFUENTE, J., SAMMARTINO, S., ÖZSOY E., POLCHER, J., NOTARSTEFANO, G., POULAIN, P.-M. ADLOFF, F., SALAT, J., NARANJO, C., SCHROEDER, K., CHIGGIATO, K., SANNINO, G. & MACÍAS, D. 2017. The Mediterranean Sea heat and mass budgets: Estimates, uncertainties and perspectives. *Progress in Oceanography*, 156: 174-208.
- KROM, M.D., EMEIS, K.C. & VAN CAPPELLEN, P. 2010. Why is the Eastern Mediterranean phosphorus limited?. *Progress in Oceanography*, 85 (3-4): 236-244.
- LAFUENTE J.G., DELGADO J. & CRIADO F. 2002a. Inflow interruption by meteorological forcing in the Strait of Gibraltar. *Geophysical Research Letters*, 29 (19): 1914.
- LAFUENTE, J.G., DELGADO, J., VARGAS, J.M., VARGAS, M., PLAZA, F. & SARHAN, T. 2002b. Low-frequency variability of the exchanged flows through the Strait of Gibraltar during CANIGO. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 49 (19): 4051-4067.
- LAFUENTE, J.G., POZAS, E.B., GARRIDO, J.C.S, SANNINO, G. & SAMMARTINO, S. 2013. The interface mixing layer and the tidal dynamics at the eastern part of the Strait of Gibraltar. *Journal of Marine Systems*, 117-118: 31-42.
- LAFUENTE, J.G., SÁNCHEZ-ROMÁN, A., DÍAZ DEL RÍO, G., SANNINO, G. & SÁNCHEZ-GARRIDO, J.C. 2007. Recent observation of seasonal variability of the Mediterranean outflow in the Strait of Gibraltar. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 112 (C10), C10005.
- LAZZARI, P., SOLIDORO, C., IBELLO, V., SALON, S., TERUZZI, A., BÉRANGER, K., COLELLA, S. & CRISE, A. 2012. Seasonal and inter-annual variability of plankton chlorophyll and primary production in the Mediterranean Sea: a modelling approach. *Biogeosciences*, 9 (1): 217-233.
- LORENTE, P., PIEDRACOBIA, S., SOTILLO, M.G. & ÁLVAREZ-FANJUL, E. 2019. Long-term monitoring of the Atlantic Jet through the Strait of Gibraltar with HF radar observations. *Journal of Marine Science and Engineering*, 7(1), 3.
- MACÍAS D., MARTIN A.P., GARCÍA-LAFUENTE, J., GARCÍA C.M., YOOL, A., BRUNO M., VÁZQUEZ Á., IZQUIERDO A., SEIN D. & ECHEVARRÍA F. 2007. Analysis of mixing and biogeochemical effects induced by tides on the Atlantic-Mediterranean flow in the Strait of Gibraltar through a physical-biological coupled model. *Progress in Oceanography*, 74 (2-3): 252-272.
- MACÍAS, D., BRUNO, M., ECHEVARRÍA, F., VÁZQUEZ, A. & GARCÍA, C.M. 2008. Meteorologically-induced mesoscale variability of the North-western Alboran Sea (southern Spain) and related biological patterns. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 78 (2): 250-266.
- MEDAR Group, 2002 - MEDATLAS/2002 database. Mediterranean and Black Sea database of temperature salinity and bio-chemical parameters. Climatological Atlas. IFREMER Edition (4 Cdroms).
- MERCADO, J.M., CORTÉS, D., SALLES, S., RAMÍREZ, T., FIGUEROA, F.L., SEGOVIA, M., KORBEE, N., LIGER, E., MEDINA-SÁNCHEZ, J., DURÁN, C. & CARRILLO, P. 2019. Short term primary production in western Mediterranean Sea phytoplankton communities subjected to the combined stress of high irradiance and low nutrients during summer stratification. *Continental Shelf Research*, 186: 48-63.
- MILLOT, C. 2009. Another description of the Mediterranean Sea outflow. *Progress in Oceanography*, 82 (2): 101-124.
- 2014. Heterogeneities of in-and out-flows in the Mediterranean Sea. *Progress in oceanography*, 120: 254-278.
- MINAS, H.J., COSTE, B., LE CORRE, P., MINAS, M. & RAIMBAULT, P. 1991. Biological and geochemical signatures associated with the water circulation through the Strait of Gibraltar and in the western Alboran Sea. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 96 (C5): 8755-8771.

- NARANJO, C., SAMMARTINO, S., GARCÍA-LAFUENTE, J., BELLANCO, M.J. & TAUPIER-LETAGE, I. 2015. Mediterranean waters along and across the Strait of Gibraltar, characterization and zonal modification. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 105: 41-52.
- OGUZ, T., MOURRE, B. & TINTORÉ, J. 2016. Upstream control of the frontal jet regulating plankton production in the Alboran Sea (Western Mediterranean). *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 121(9), 7159-7175.
- 2017. Modulation of frontogenetic plankton production along a meandering jet by zonal wind forcing: An application to the Alboran Sea. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 122 (8): 6594-6610.
- POWLEY, H. R., KROM, M.D. & VAN CAPPELLEN, P. 2016. Circulation and oxygen cycling in the Mediterranean Sea: Sensitivity to future climate change. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 121 (11): 8230-8247.
- 2017a. Phosphorus and nitrogen trajectories in the Mediterranean Sea (1950–2030): Diagnosing basin-wide anthropogenic nutrient enrichment. *Progress in Oceanography*, 162: 257-270.
- 2017b. Understanding the unique biogeochemistry of the Mediterranean Sea: Insights from a coupled phosphorus and nitrogen model. *Global Biogeochemical Cycles*, 31 (6): 1010–1031.
- RAMÍREZ, T. 2007. *Variabilidad hidrológica y dinámica biogeoquímica en el sector noroccidental del mar de Alborán*. Tesis doctoral. Universidad de Málaga, Málaga.
- RAMÍREZ, T., CORTÉS, D., MERCADO, J.M., VARGAS-YÁÑEZ, M., SEBASTIÁN, M. & LIGER, E. 2005. Seasonal dynamics of inorganic nutrients and phytoplankton biomass in the NW Alboran Sea. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 65: 654-670.
- RAMÍREZ, T., MUÑOZ, M., REUL, A., GARCÍA-MARTÍNEZ, M.C., MOYA, F., VARGAS-YÁÑEZ, M., & BAUTISTA, B. 2021. The Biogeochemical Context of Marine Planktonic Ecosystems. In: BAEZ, J. C., VÁZQUEZ, J.T., CAMIÑAS, J.A., & MALOULI IDRISI, M., Ed. *Alboran Sea - Ecosystems and Marine Resources*. Springer, Cham: 207-246.
- RAMÍREZ-ROMERO, E., MACÍAS, D., GARCÍA, C. M. & BRUNO, M. 2014. Biogeochemical patterns in the Atlantic Inflow through the Strait of Gibraltar. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 85: 88-100.
- REDFIELD, A.C., KETCHUM, B.H. & RICHARDS, F.A. 1963. The influence of organisms on the composition of sea-water. In: HILL, M.N., Ed. *The Sea*, Vol. 2. Wiley Interscience: New York: 26-77.
- REUL, A., RODRÍGUEZ, V., JIMÉNEZ-GÓMEZ, F., BLANCO, J.M., BAUTISTA, B., SARHAN, T., GUERRERO, F., RUÍZ, J. & GARCÍA-LAFUENTE, J. 2005. Variability in the spatio-temporal distribution and size-structure of phytoplankton across an upwelling area in the NW-Alboran Sea, (W-Mediterranean). *Continental Shelf Research*, 25 (5-6): 589-608.
- RIBERA D'ALCALÀ, M., CIVITARESE, G., CONVERSANO, F. & LAVEZZA, R. 2003. Nutrient ratios and fluxes hint at overlooked processes in the Mediterranean Sea. *Journal Geophysical Research: Oceans*, 108 (C9), 8106.
- RUBÍN, J. P. GIL, J., RUÍZ, J., CORTÉS, M.D., JIMÉNEZ-GÓMEZ, F., PARADA, M & RODRÍGUEZ, J. 1992. La distribución ictioplanctónica y su relación con parámetros físico-químicos y biológicos en el sector norte del mar de Alborán, en julio de 1991 (Resultados de la campaña "Ictio.Alborán 0791"). *Informes Técnicos del Instituto Español de Oceanografía*, 139: 1- 49.
- SÁNCHEZ-GARRIDO, J.C. & NADAL, I. 2022. The Alboran Sea circulation and its biological response: A review. In: PATTI, B., FIORENTINO, F., FORTIBUONI, T., SOMARAKIS, S. & LAFUENTE, J.G., Eds. *Impacts of Environmental Variability Related to Climate Change on Biological Resources in the Mediterranean*. Frontiers Media SA, Lausanne: 95-109.

- SÁNCHEZ-GARRIDO, J. C., NARANJO, C., MACÍAS, D., GARCÍA-LAFUENTE, J. & OGUZ, T. 2015. Modeling the impact of tidal flows on the biological productivity of the Alboran Sea. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 120 (11): 7329-7345.
- SARHAN, T., GARCÍA-LAFUENTE, J., VARGAS, M., VARGAS, J. M. & PLAZA, F. 2000. Upwelling mechanisms in the northwestern Alboran Sea. *Journal of Marine Systems*, 23 (4): 317-331.
- SCHLITZER, R. 2020. Schlitzer, Reiner; Ocean Data View, <https://odv.awi.de>, 2020.
- SOTO-NAVARRO, J., CRIADO-ALDEANUEVA, F., GARCÍA-LAFUENTE, J., & SÁNCHEZ-ROMÁN, A. 2010. Estimation of the Atlantic inflow through the Strait of Gibraltar from climatological and in situ data. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 115 (C10), C10023.
- TANHUA, T., HAINBUCHER, D., SCHROEDER, K., CARDIN, V., ÁLVAREZ, M. & CIVITARESE, G. 2013. The Mediterranean Sea system: a review and an introduction to the special issue. *Ocean Science*, 9 (5): 789-803.
- TURLEY, C.M. 1999. The changing Mediterranean Sea—a sensitive ecosystem?. *Progress in Oceanography*, 44(1-3): 387-400.
- VARGAS-YÁÑEZ, M., PLAZA, F., GARCÍA-LAFUENTE, J., SARHAN, T., VARGAS, J. M., & VÉLEZ-BELCHI, P. (2002). About the seasonal variability of the Alboran Sea circulation. *Journal of Marine Systems*, 35 (3-4): 229-248.

# Study of phytoplanktonic patterns in the Alboran Sea and Gulf of Cadiz: similarities and differences

## *Estudio de los patrones fitoplanctónicos en el mar de Alborán y en el golfo de Cádiz: similitudes y diferencias*

**Manuel Vargas-Yáñez<sup>1</sup>, Sara Fernández Topham<sup>2</sup>, Ana Reeves-Bueno<sup>3</sup>, Enrique Ballesteros<sup>1</sup>, Cristina Alonso<sup>1</sup>, M<sup>a</sup> Carmen García-Martínez<sup>1</sup>, Elena Pérez-Rubín<sup>1</sup>, Ricardo Félix Sánchez-Leal<sup>4</sup>, Patricia Romero-Fernández<sup>1</sup>, Teresa Pérez-Sánchez<sup>1</sup> & Francina Moya Ruiz<sup>1</sup>**

1. Centro Oceanográfico de Málaga, Instituto Español de Oceanografía (IEO, CSIC). Puerto Pesquero de Fuengirola s/n, 29640, Fuengirola, Málaga, España. [manolo.vargas@ieo.csic.es](mailto:manolo.vargas@ieo.csic.es)

2. School of Biological Sciences, Cardiff University, Sir Martin Evans, The Museum Avenue, CF1 03AX, Cardiff, Wales, United Kingdom.

3. Facultad de Ciencias. Universidad de Alicante. Carretera San Vicente del Raspeig, 03690, Alicante. España.

4. Centro Oceanográfico de Cádiz, Instituto Español de Oceanografía (IEO, CSIC). Puerto Pesquero, Muelle de Levante, 11006, Cádiz, España.

**KEY WORDS:** Alboran Sea, Gulf of Cadiz, phytoplankton, nanoplankton, picoplankton, *Prochlorococcus*, *Synechococcus*, Cluster analysis

**PALABRAS CLAVE:** mar de Alborán, golfo de Cádiz, fitoplancton, nanoplancton, picoplancton, *Prochlorococcus*, *Synechococcus*, Análisis por conglomerados

### ABSTRACT

The Gulf of Cadiz and the Alboran Sea are two neighbouring regions connected by the swift Atlantic Current that flows through the Strait of Gibraltar. Both regions are filled in their upper layer by Surface Atlantic Water with roughly similar temperature and salinity values. This could lead us to hypothesise that phytoplanktonic communities on both sides of the Strait should have the same characteristics. In this work we test this hypothesis by analysing time series of micro, nano, and pico phytoplankton (both eukaryote and prokaryote) from a set of oceanographic stations located in the continental shelves of the Gulf of Cadiz and the Alboran Sea. These stations belong to two monitoring programs funded by the Spanish Institute of Oceanography in both regions: STOCA and RADMED. The statistical analysis of these time series shows that the phytoplanktonic communities on both sides of the Strait are clearly distinguishable with a higher productivity of the Alboran Sea waters. Diatoms and small flagellates are more abundant in the Alboran Sea than in the Gulf of Cadiz during most of the year. Besides this, diatoms represent an important fraction of the total micro-phytoplanktonic community in the Alboran Sea throughout the whole year, whereas they show a low relative abundance in the Gulf of Cadiz during summer and autumn. However, it should be considered that the oceanographic stations from the Gulf of Cadiz that

have been analysed in this work are located on the outer continental shelf and we have no information about the inner shelf where more productive waters could be found because of the influence of river discharge. This work highlights the importance of marine monitoring programs for regionalizing the pelagic ecosystems.

## RESUMEN

El golfo de Cádiz y el mar de Alborán son dos regiones vecinas conectadas por la rápida Corriente Atlántica que fluye a través del estrecho de Gibraltar. La capa más superficial del mar en ambas regiones está ocupada por Agua Superficial Atlántica, con valores similares de temperatura y salinidad. Todo esto podría llevarnos a plantear la hipótesis de que las comunidades fitoplanctónicas a ambos lados del Estrecho tienen las mismas características. En este trabajo comprobamos la validez de esta hipótesis mediante el análisis de series temporales de micro, nano, y picofitoplancton (tanto eucariota como procariota) en una serie de estaciones oceanográficas distribuidas a lo largo de las plataformas continentales del golfo de Cádiz y el mar de Alborán. Estas estaciones pertenecen a dos programas de monitorización marina financiados por el Instituto Español de Oceanografía en ambas regiones: STOCA y RADMED. El análisis estadístico realizado muestra que ambas poblaciones son claramente distinguibles, mostrando el mar de Alborán una productividad más elevada. Las poblaciones de diatomeas y pequeños flagelados son más abundantes en el mar de Alborán que en el Golfo de Cádiz. Además, las diatomeas representan una fracción importante de la comunidad fitoplanctónica total en el Mar de Alborán durante todo el año, mientras que su abundancia relativa muestra valores muy bajos durante el verano y el otoño en el golfo de Cádiz. No obstante, debemos tener en cuenta que las estaciones del golfo de Cádiz que se analizan en este trabajo están situadas en la parte exterior de la plataforma continental, y no tenemos información sobre la parte interior de la plataforma, donde las aguas podrían ser más productivas debido a la influencia de los aportes de los ríos. Este trabajo pone de manifiesto la importancia de los programas de monitorización marina para la regionalización de los ecosistemas pelágicos.

## 1. INTRODUCTION

The Gulf of Cadiz and the Alboran Sea (GoC and AS hereafter) are two neighbouring regions connected by the Strait of Gibraltar. The Gulf of Cadiz Current flows along the shelf break and the upper continental slope of the GoC, finally feeding the swift Atlantic current that flows into the AS (GARCÍA-LAFUENTE & RUÍZ, 2007; SÁNCHEZ-LEAL *et al.*, 2020; RAMÍREZ *et al.*, in this volume). These features suggest the connection of both basins and several works have shown the existence of this connectivity for some larval ichthyoplankton and fish species (RUBÍN *et al.*, 2006; GARCÍA-LAFUENTE *et al.*, 2021). Considering the similar latitude range of the northern coasts of both the GoC and the AS, the roughly similar atmospheric climatic conditions, and the connectivity established by the Atlantic Jet, it could be hypothesized that the pelagic ecosystems of both geographical areas have similar characteristics. However, this is not a simple question, since there are also several differentiating factors between these areas. First, there is a counter-current at the



continental shelf of the GoC (SÁNCHEZ-LEAL *et al.*, 2020; GARCÍA-LAFUENTE & RUÍZ, 2007; RELVAS & BARTON, 2002) that could transport westwards nutrients, dissolved organic matter, and planktonic organisms. Second, the GoC receives the continental waters of the Guadalquivir, Guadiana, Tinto and Odiel rivers, which supply nutrients and organic matter to the shelf waters (GONZÁLEZ-ORTEGÓN *et al.*, 2018; ANFUSO *et al.*, 2013; ECHEVARRÍA *et al.*, 2009; PRIETO *et al.*, 2009), whereas there are no important river discharges in the northern AS. Finally, some processes, such as the enrichment of surface waters by wind-induced upwelling (westerly winds) are common to both regions, but there are other phenomena which are exclusive of only one of the two basins. The eastward transport of nutrients and chlorophyll from the intense upwelling at Cape Saint Vincent fertilize the GoC waters (GONZÁLEZ-ORTEGÓN *et al.*, 2018), whereas the intense mixing between Atlantic and Mediterranean waters at the Strait of Gibraltar would be partially responsible for the high productivity of the northwestern AS (MACÍAS *et al.*, 2008; RAMÍREZ *et al.*, in this volume). The increase of the AS productivity would also be favoured by two cyclonic circulation areas in the northern coast of this sea (VARGAS-YAÑEZ *et al.*, 2021). In the northwestern AS other important fertilizing mechanisms are the vertical velocities associated to the frontal system caused by the path of the Atlantic Jet (RAMÍREZ *et al.*, 2021), as well as the occasional southward drift of the Atlantic Jet (SARHAN *et al.*, 2000).

In this work we analyse time series of micro, nano, and pico phytoplanktonic abundances of the GoC and the AS, which constitute the base of the food web in the pelagic ecosystem. We try to establish if, according to their phytoplanktonic communities, these two geographic areas have distinctive characteristics in order to be considered as differentiated bioregions.

## 2. DATA AND METHODS

RADMED and STOCA are the two multidisciplinary monitoring programs of the Spanish Institute of Oceanography in the Spanish Mediterranean waters, and in the GoC, respectively. The sampling in both areas is three-monthly (once per season of the year), including oceanographic stations both on the continental shelf and slope (see SÁNCHEZ-LEAL *et al.*, (2020) and López-Jurado *et al.*, (2015) for the details of STOCA and RADMED samplings respectively). The most complete sampling is carried out at the shelf stations, labelled as TF3, SP3, GD3, GU3 in the GoC, and as P2, M2, V2, S2, and CG2 in the AS (Figure 1). At these stations, water samples are taken at discrete depth levels using 5L Niskin bottles mounted on an oceanographic carousel. The samples from the upper 100 m are analysed for the determination of the abundance and specific composition of micro-phytoplankton, nano and pico-eukaryote phytoplankton, and cyanobacteria of the genera *Prochlorococcus* and *Synechococcus*. The sample depths for the upper 100 m in the RADMED program are 0, 10, 20, 50, 75, and 100 m, whereas the sample depths at STOCA program are 5, 25, 50, 75, and 100 m. Micro-



phytoplankton samples are preserved on board the oceanographic vessel in 125 mL bottles and fixed with 2 mL of acid Lugol solution and stored in darkness at ambient temperature until they are analysed in the laboratory. Cell counts are performed using an inverted microscope after sedimentation of variable volumes of sea water (25–100 mL), depending on cell concentration (UTERMÖHL, 1958). Phytoplankton identification is done at the level of phytoplankton genera in most of the cases, and at level of species when possible. Finally, for the statistical analysis of abundances at each oceanographic station and depth, micro-phytoplankton is grouped into four main categories: diatoms, dinoflagellates, small flagellates, and total micro-phytoplankton, being the later the sum of the previous three categories. Coccolithophorids are not included in the present sampling strategy, as this phytoplanktonic group requires a different conservation technique and would imply duplication of samples, which is not possible due to the lack of personnel and space in the vessels (GARCÍA-MARTÍNEZ *et al.*, 2019). Samples for pico and nano-phytoplankton analysis (both eukaryote and prokaryote) are preserved on board in 5 mL cryotubes fixed with 200  $\mu$ L of 50% glutaraldehyde solution and frozen at  $-80^{\circ}\text{C}$ . These samples are analysed at the laboratory using a FACSCalibur (Becton Dickinson) flow cytometer (GASOL, 1999).

### 2.1. Median abundance profiles of phytoplankton time series.

The sampling in RADMED program started in 2007. Nevertheless, micro-phytoplankton data are available at stations P2, M2, and V2 from the previous monitoring program ECOMÁLAGA (CAMIÑAS *et al.*, 1998; VARGAS-YÁÑEZ *et al.*, 2019). Micro-phytoplankton, nano and pico-plankton data from the STOCA program are available since 2014.

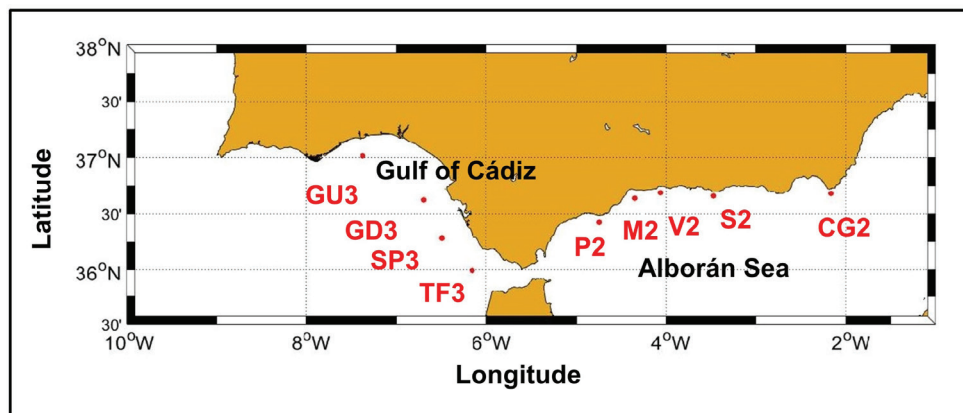


Figure 1. Position of the oceanographic stations sampled on a three-monthly basis within the framework of projects STOCA (Gulf of Cadiz) and RADMED (Alboran Sea).

For each oceanographic station and discrete depth level, we have a three-monthly time series of abundance data for the following eight phytoplanktonic groups: diatoms, dinoflagellates, small flagellates, micro-phytoplankton, eukaryotic nanoplankton, eukaryotic picoplankton, and *Prochlorococcus*, and *Synechococcus* bacteria. The data from each of these eight groups were gathered together by season of the year and then a median value was obtained. In this way, for each oceanographic station, season of the year and group, we have a median profile which could be considered representative of the phytoplanktonic abundances that characterize that particular location.

As the sampling is discrete, the seasonal median profiles are also discrete. These discrete profiles were interpolated using a bilinear scheme in order to obtain continuous profiles with a one-meter resolution, which extend from the sea surface to 75-100 m depth, depending on the depth of the station. In order to illustrate this procedure, Figure 2 shows the seasonal median profiles for diatoms, dinoflagellates, small flagellates, and micro-phytoplankton abundances at station P2. Dots show the discrete median values and continuous lines are the interpolated profiles.

## 2.2 Cluster Analysis.

One of the main goals of this work is to establish whether or not there is a differentiation between the phytoplanktonic communities on both sides of the Strait of Gibraltar. In order to answer this question, a cluster analysis was carried out. For each oceanographic station (cases or oceanographic stations will be used indistinctly hereafter) we have four seasonal median profiles, for each of the eight groups analysed. Therefore, 32 profiles characterize each of the oceanographic stations of RADMED and STOCA projects: 5 in the AS, and 4 in the GoC. For comparing stations with different depths we only considered the profiles to a maximum depth of 75 m. Therefore, each of the 32 profiles was made of 76 values corresponding to the different depth levels (once interpolated). Considering four seasonal profiles, eight groups, and one abundance value for each depth level, this would yield a total of  $4 \times 8 \times 76 = 2432$  variables for each case (station). This information had to be summarized in order to make it manageable. For each profile we calculated the abundance at the sea surface, the maximum value of the profile, the depth where the maximum value was recorded, and the integrated abundance for the complete water column. Each profile was substituted by these new four variables, which reflected its shape and total abundance. Finally, each case was characterized by 128 variables ( $4 \text{ seasons} \times 8 \text{ groups} \times 4 \text{ variables/profile}$ ). These variables were standardized and then a cluster analysis was carried out for grouping the different oceanographic stations according to the similarities of their

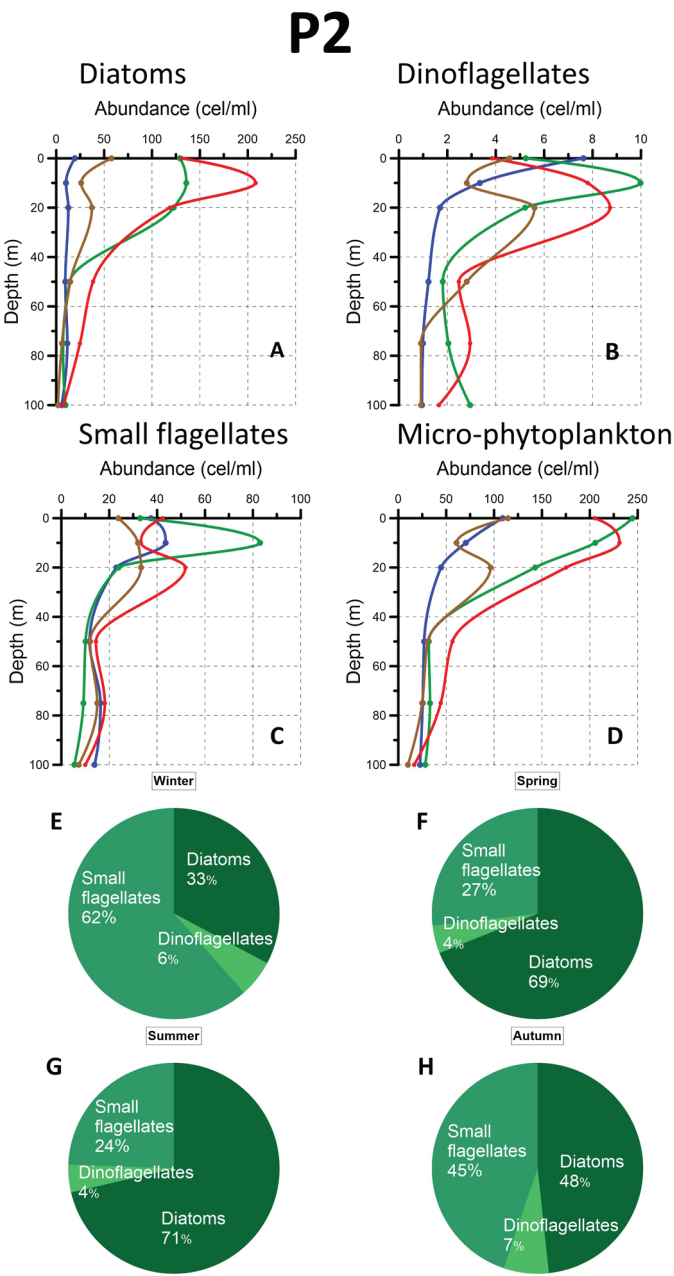


Figure 2. Median profiles for the abundances of diatoms (2A), dinoflagellates (2B), small flagellates (2C), and total micro-phytoplankton (2D) at station P2. Dots show the median values for each discrete sampling depth and continuous lines represent the interpolated profiles. Blue colour corresponds to winter, green to spring, red to summer, and brown to autumn. Figures 2E (winter), 2F (spring), 2G (summer), and 2H (autumn) show the relative integrated abundance (in percentage) from the sea surface to 75 m depth for each phytoplanktonic group.

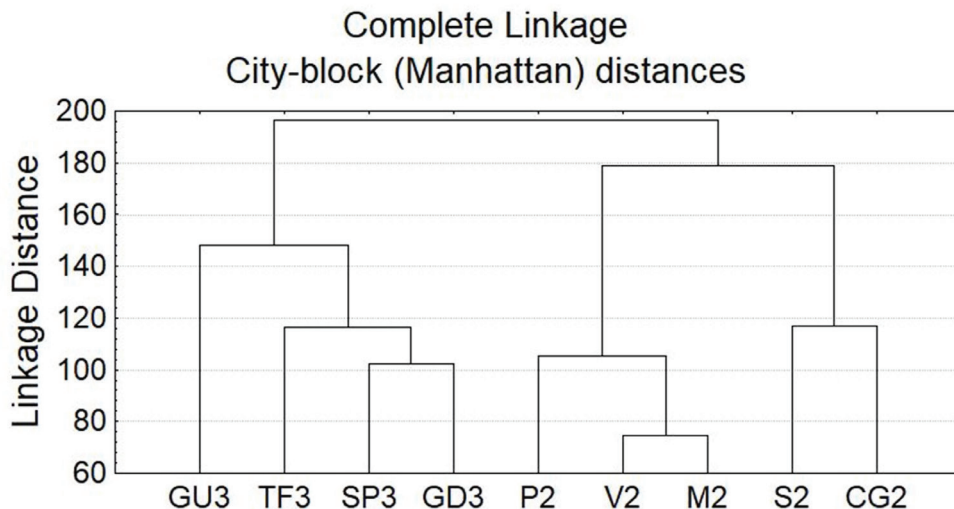


Figure 3. Cluster analysis for the micro, nano and picoplankton in the Gulf of Cadiz and Alboran Sea.

phytoplanktonic communities. City Block distances were used between cases and a complete linkage scheme was used to calculate distances between clusters.

### 3. RESULTS

The cluster analysis (Figure 3) revealed two main groups corresponding to the AS and the GoC stations respectively (Figure 3). The western (P2, M2, and V2) and eastern (S2, CG2) stations of the AS formed two different groups. In the GoC, the easternmost stations (SP3, GD3, and TF3) formed a group which finally joined to the westernmost one (GU3).

According to this division, and in order to analyse further in depth the differences between both regions at both sides of the Strait of Gibraltar, we grouped the data for all the stations of the AS on one side, and for all the stations in the GoC on the other. Figures 4 and 5 show the median profiles of abundances and the relative contribution of each phytoplanktonic group for the AS. Figure 4 corresponds to micro-phytoplanktonic groups, and Figure 5 to nano and picoplanktonic ones. In a similar way, figures 6 and 7 show the results for the stations of the GoC.

The differences between both areas were clear. In the AS diatoms reached the maximum abundances in spring and summer, decreasing to minimum values during autumn and winter. These abundances were always higher at the sea surfa-

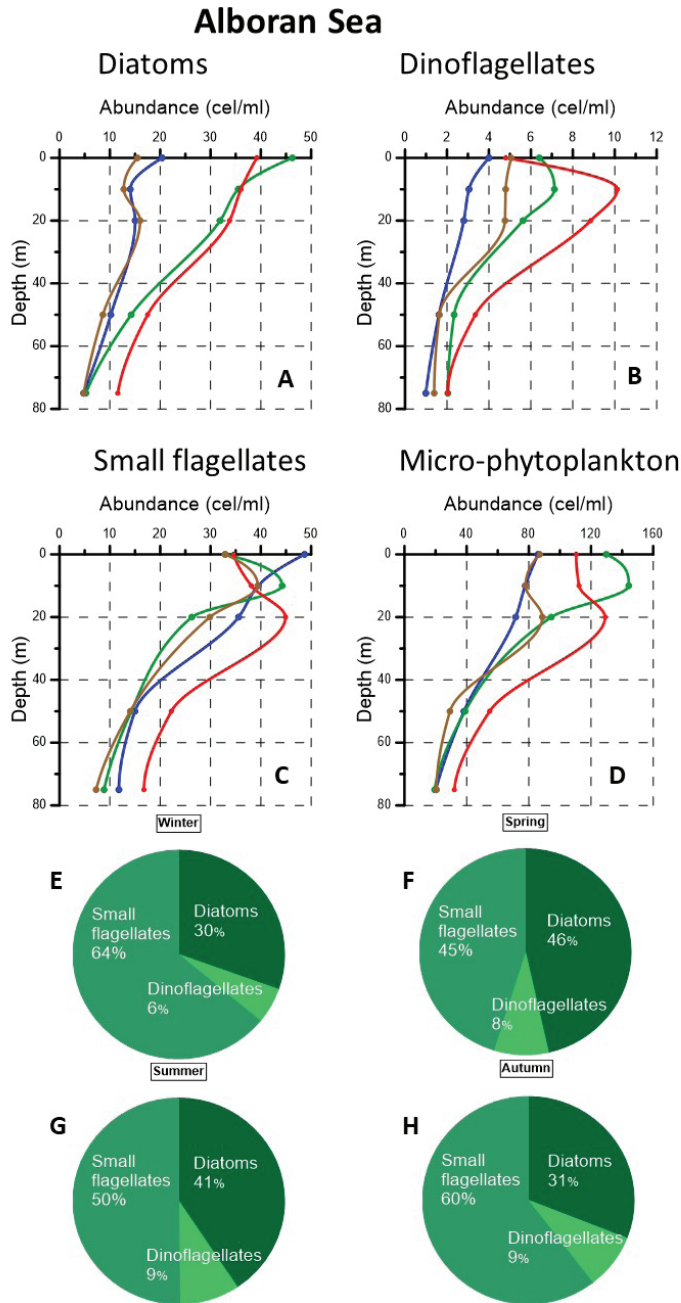


Figure 4. Median profiles for the abundances of diatoms (4A), dinoflagellates (4B), small flagellates (4C), and total micro-phytoplankton (4D) for the Alboran Sea. Dots show the median values for each discrete sampling depth and continuous lines are the interpolated profiles. Blue colour corresponds to winter, green to spring, red to summer, and brown to autumn. Figures 4E (winter), 4F (spring), 4G (summer), and 4H (autumn) show the relative abundances (in percentage) integrated in the water column down to 75 m depth for each phytoplanktonic group.

ce, and then decreased with depth. In the GoC, the maximum diatom abundances were observed in winter, with a maximum at the sea surface. During spring, the abundances decreased and the maximum deepened to 30 m. Low values were observed along the whole water column during summer and autumn. During winter, the diatom abundance, integrated for the water column, was higher in the GoC than in the AS, whereas the opposite situation stood for the rest of the year. It is worth noting that the lowest integrated abundance in the AS, corresponding to autumn, was similar to the highest abundance in the GoC, which corresponds to spring (with the only exception of winter; see table I). The relative contribution of diatoms was also different in both regions. The integrated abundance of diatoms reached its maximum value, in both the AS and the GoC, by the time of the year when they were also the most abundant group (i.e. higher relative integrated abundance in %), as shown in Figures 4 and 6. This occurred in spring in the AS,

Table I. Integrated abundances in the water column (from surface to 75 m depth) for the micro, nano, and pico-planktonic groups analysed in this work, for the Alboran Sea and the Gulf of Cadiz. Diatoms, dinoflagellates, and small flagellates integrated abundances are expressed in  $10^6$  cel/m<sup>2</sup>. Nanoeukaryotes, picoeukaryotes, *Prochlorococcus*, and *Synechococcus* integrated abundances are expressed in  $10^9$  cel/m<sup>2</sup>.

<b>Alboran Sea</b>	Winter	Spring	Summer	Autumn
Diatoms ( $\times 10^6$ cel/m <sup>2</sup> )	904	1690	1873	837
Dinoflagellates ( $\times 10^6$ cel/m <sup>2</sup> )	164	303	423	234
Small flagellates ( $\times 10^6$ cel/m <sup>2</sup> )	1902	1642	2308	1634
Nanoeukaryotes ( $\times 10^9$ cel/m <sup>2</sup> )	83	73	67	54
Picoeukaryotes ( $\times 10^9$ cel/m <sup>2</sup> )	444	203	331	378
<i>Prochlorococcus</i> ( $\times 10^9$ cel/m <sup>2</sup> )	78	76	320	386
<i>Synechococcus</i> ( $\times 10^9$ cel/m <sup>2</sup> )	358	470	885	765

<b>Gulf of Cadiz</b>	Winter	Spring	Summer	Autumn
Diatoms ( $\times 10^6$ cel/m <sup>2</sup> )	1576	831	315	101
Dinoflagellates ( $\times 10^6$ cel/m <sup>2</sup> )	64	73	48	79
Small flagellates ( $\times 10^6$ cel/m <sup>2</sup> )	1054	1399	1674	1725
Nanoeukaryotes ( $\times 10^9$ cel/m <sup>2</sup> )	85	69	59	70
Picoeukaryotes ( $\times 10^9$ cel/m <sup>2</sup> )	403	185	239	343
<i>Prochlorococcus</i> ( $\times 10^9$ cel/m <sup>2</sup> )	245	616	366	1637
<i>Synechococcus</i> ( $\times 10^9$ cel/m <sup>2</sup> )	349	740	634	675

and in Dinoflagellates showed very low abundances during all the seasons of the year, and represented a small contribution to the total phytoplanktonic community. However, these abundances were always higher in the AS, where the integrated abundance ranged from  $164 \times 10^3$  to  $234 \times 10^3$  cel/m<sup>2</sup>, whereas they ranged between  $48 \times 10^3$  and  $70 \times 10^3$  cel/m<sup>2</sup> in the GoC (Table I).

Small flagellates was the most abundant micro-phytoplanktonic group during most of the seasons in both regions, with the only exception of the season when diatoms peaked at the sea surface (spring in the AS and winter in the GoC). In the GoC, the integrated abundance of small flagellates was maximum in autumn, when the diatom abundance was minimum. This did not occur in the AS, as the maximum abundance of small flagellates was observed in summer, whereas the minimum diatom abundance was observed in winter-autumn.

Considering diatoms, small flagellates, and the total micro-phytoplankton, this community seemed to occupy shallower waters in the AS than in the GoC.

As expected, the abundances of nano and pico-plankton, both eukaryote and prokaryote, were several orders of magnitude higher than those of the micro-phytoplankton (Figures 5 and 7). In the AS the abundances of all these groups showed a decrease with depth from the sea surface, throughout the whole year, although in summer a sub-surface maximum developed (Figure 5A and 5B). A different behaviour was observed in the GoC, where a sub-surface maximum was usually present for the four groups, with some exceptions for pico-eukaryote abundances (in autumn and winter), and for *Prochlorococcus* and *Synechococcus* abundances (in winter). When the vertically integrated abundances (in %) were considered, *Synechococcus* group showed the higher relative contribution in the AS for most of the seasons, with the only exception of winter, when pico-eukaryotes were the most abundant group. This latter group was the second in importance in this area throughout the year, followed by *Prochlorococcus*, and finally by the nano-eukaryotes. None of the groups showed a clear dominance in the GoC throughout the year, although pico-eukaryotes were the most abundant group during winter, *Synechococcus* had the highest relative contribution in spring and summer, and *Prochlorococcus* in autumn.

#### 4. DISCUSSION AND CONCLUSIONS

The main features of the phytoplanktonic communities in the AS and GoC have been defined in base to the total abundance of the main phytoplanktonic groups, the abundances observed at the sea surface, the value of the maximum abundance along the water column, and the depth where this maximum was observed. According to these variables, a cluster analysis has revealed that both geographical regions have distinctive properties. The grouping of the AS stations



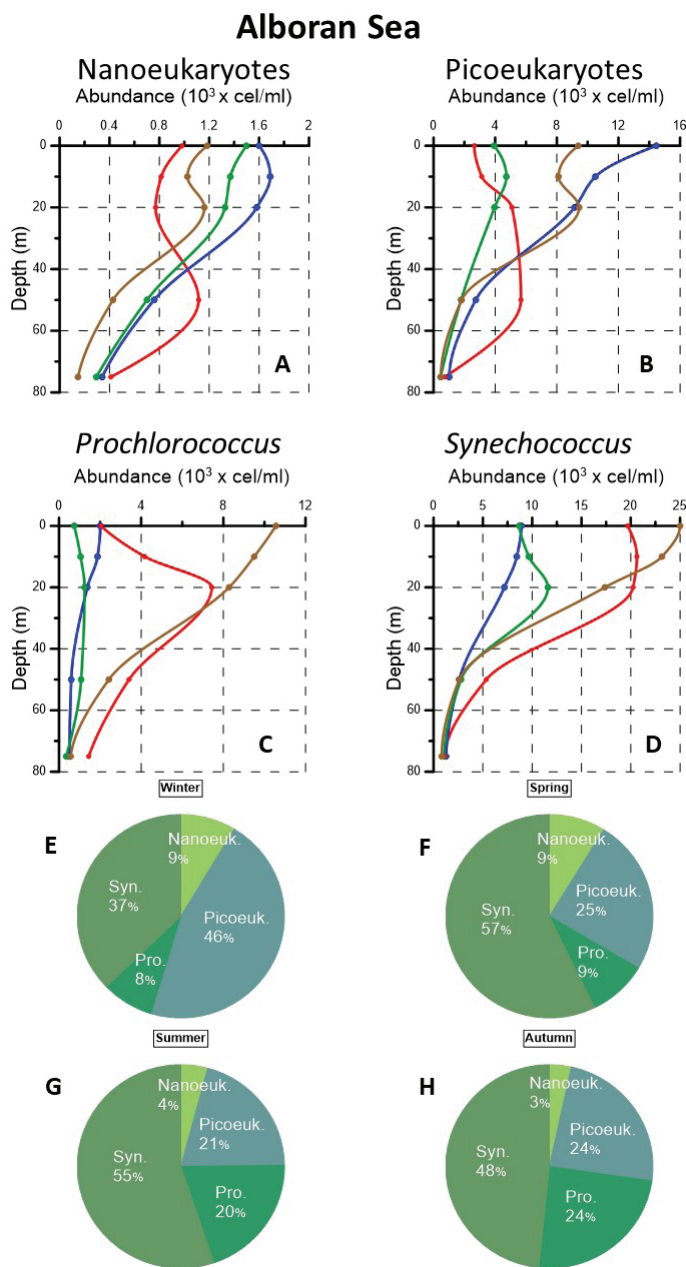


Figure 5. Median profiles for the abundances of eukaryotic nanoplankton (5A), eukaryotic picoplankton (5B), *Prochlorococcus* (5C), and *Synechococcus* (5D) for the Alboran Sea. Dots show the median values for each discrete sampling depth and continuous lines are the interpolated profiles. Blue colour corresponds to winter, green to spring, red to summer, and brown to autumn. Figures 5E (winter), 5F (spring), 5G (summer), and 5H (autumn) show the relative abundances (in percentage) integrated in the water column down to 75 m depth for each phytoplanktonic group.

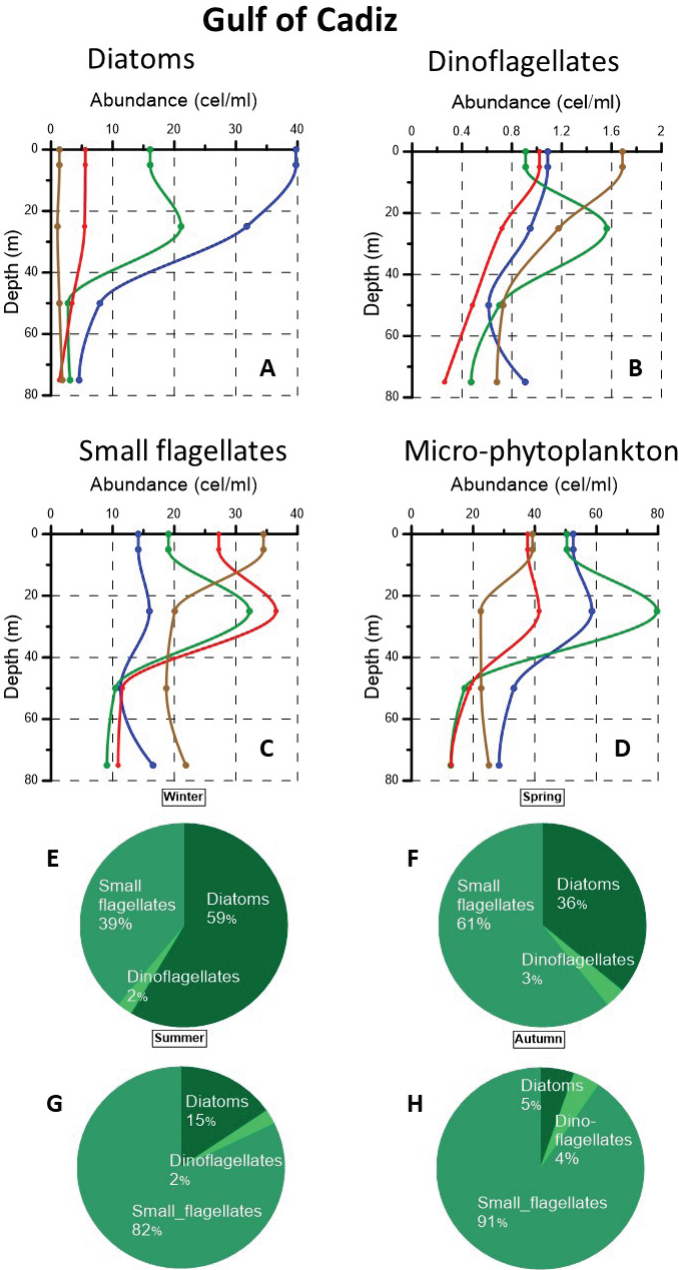


Figure 6. Median profiles for the abundances of diatoms (6A), dinoflagellates (6B), small flagellates (6C), and total micro-phytoplankton (6D) for the whole Gulf of Cadiz. Dots show the median values for each discrete sampling depth and continuous lines are the interpolated profiles. Blue colour corresponds to winter, green to spring, red to summer, and brown to autumn. Figures 6E (winter), 6F (spring), 6G (summer), and 6H (autumn) show the relative abundances (in percentage) integrated in the water column down to 75 m depth for each phytoplanktonic group.

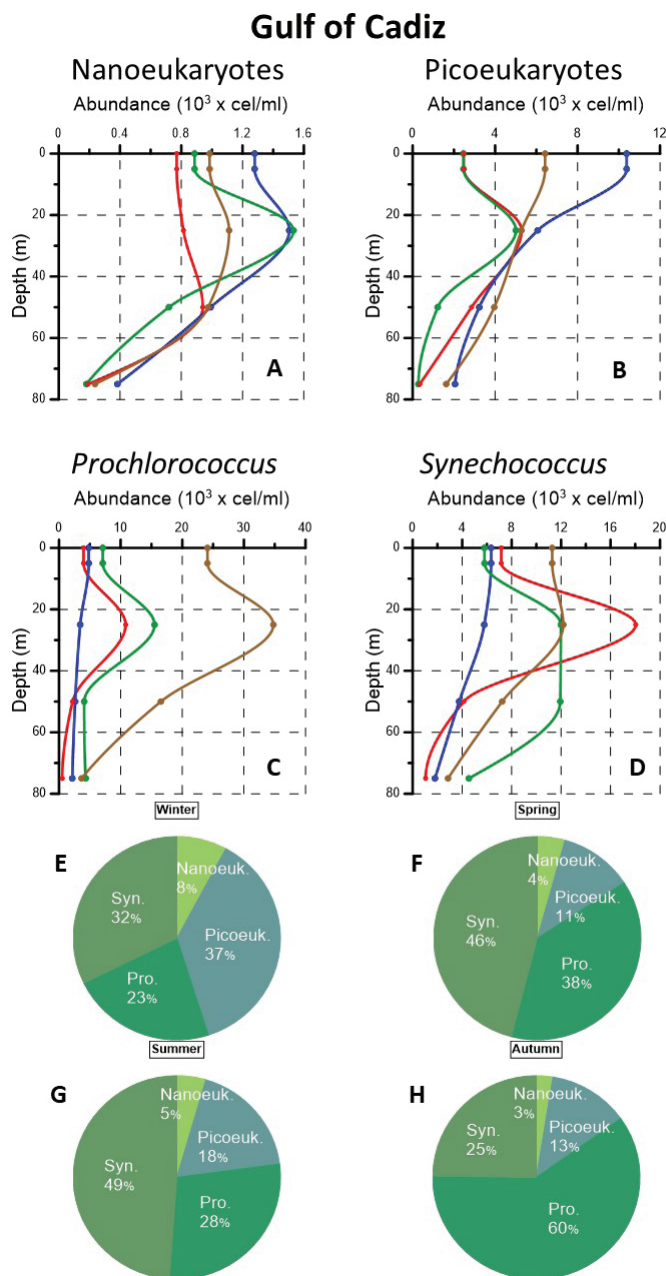


Figure 7. Median profiles for the abundances of eukaryotic nanoplankton (7A), eukaryotic picoplankton (7B), *Prochlorococcus* (7C), and *Synechococcus* (7D) for the whole Gulf of Cadiz. Dots show the median values for each discrete sampling depth and continuous lines are the interpolated profiles. Blue colour corresponds to winter, green to spring, red to summer, and brown to autumn. Figures 7E (winter), 7F (spring), 7G (summer), and 7H (autumn) show the relative abundances (in percentage) integrated in the water column down to 75 m depth for each phytoplanktonic group.

on one side, and the GoC stations on the other, seems to reflect the trophic gradient from the more oligotrophic waters of the GoC shelf, to the more productive waters of the northern AS. This difference between both regions had already been evidenced by ECHEVARRÍA *et al.* (2009) and PRIETO *et al.* (2009). REUL *et al.* (2005) found that waters in the northwestern AS were highly productive, although in this case no comparison was made with the GoC. The data analysed in the present work show that diatom abundances were higher in the AS than in the GoC during most part of the year, with the only exception of winter. The diatom abundances reached the maximum values in spring in the AS, and the peak of this group was observed at the sea surface. High abundances were also observed during summer, also peaking at the sea surface and then decreasing with depth. In the GoC the maximum diatom abundances corresponded to winter, with the highest values at the sea surface. A sub-surface maximum was developed at 25 m during spring. The diatoms showed the highest relative abundance during spring in the AS, when they represented the 46 % of the three micro-phytoplanktonic groups. The maximum relative contribution in the GoC was recorded in winter (59 %). An important difference between both regions is that the relative contribution of diatoms was high during the whole year in the AS, with the lowest contribution (~30 %) in winter and autumn. On the contrary, the relative integrated abundance in the GoC dropped to 36 % in spring, and it was very low in summer and autumn, with values of 15 % and 5 % respectively. Averaging for the whole year, the vertically integrated abundance in the AS was  $1326 \times 10^6$  cel/m<sup>2</sup> whereas it was  $706 \times 10^6$  cel/m<sup>2</sup> in the GoC. This difference was also observed in the small flagellates group, which was the most abundant one in both regions with the only exception of spring and winter in the AS and GoC respectively. Moreover, this group was more abundant in the AS than in the GoC during most of the seasons with the only exception of autumn. Average integrated abundances in the AS and GoC were  $1872 \times 10^6$  cel/m<sup>2</sup> and  $1463 \times 10^6$  cel/m<sup>2</sup> respectively. It is important to remark that previous works had evidenced an important on-offshore trophic gradient in the GoC, as micro-phytoplanktonic abundances were higher close to the mouth of the rivers draining into the GoC (mainly Guadalquivir and Guadiana rivers, and to a lesser extent Tinto and Odiel rivers; GOMIZ-PASCUAL *et al.*, 2021; GONZÁLEZ-ORTEGÓN *et al.*, 2018; GONZÁLEZ-GARCÍA *et al.*, 2018; PRIETO *et al.*, 2009). For this reason, our results could be different if the inshore area of the GoC had been compared to the AS continental shelf, but unfortunately, no data are available for the inner continental shelf of the GoC.

Considering the nano and pico-planktonic groups, *Synechococcus* was the most abundant one in the AS, with the only exception of spring. In the GoC, *Synechococcus* was the most abundant group in spring and summer, and *Prochlorococcus* showed the highest relative abundance in autumn. Considering that the lowest diatom abundances were observed in autumn in the GoC, it could be

concluded that the higher importance of this phyto-planktonic group in the GoC was associated to the season of the year when most oligotrophic conditions were found. LATASA *et al.* (2016) found that *Synechococcus* had a preference for eutrophic or mesotrophic conditions, whereas *Prochlorococcus* was more adapted to oligotrophic conditions. MACÍAS *et al.* (2008) and GONZÁLEZ-GARCÍA *et al.* (2018) found that *Synechococcus* was more abundant in the coastal waters of the GoC, where the productivity was higher. These results suggest that the higher relative abundance of *Synechococcus* in the AS simply reflects the higher productivity of these waters when compared to the shelf waters of the GoC. This trophic gradient would establish two differentiated areas on both sides of Strait of Gibraltar. Although further analyses would be needed, the present cluster analysis suggests that both the GoC and the AS could be subdivided into two smaller regions. In the AS the westernmost stations P2 M2, and V2 would be within an area of very productive waters in agreement with the fertilization due to mixing phenomena occurring in the Strait of Gibraltar (MACÍAS *et al.*, 2014; RAMÍREZ *et al.*, in this volume) and other fertilization mechanisms operating at the Alboran Sea (RAMÍREZ *et al.*, 2021), including the cyclonic circulation around these locations. Stations S2 and CG2 are located further to the east within the AS and have a lower productivity as shown by VARGAS-YÁNEZ *et al.* (2019) and GARCÍA-MARTÍNEZ *et al.* (2019). In the GoC the TF3, SP3, and GD3 would form a subdivision differentiated from the GU3 station, located at the westernmost edge of our area of study. This could be related to the strong river discharges of the Guadalquivir river, and the tidally-induced mixing around Cape Trafalgar (GÓMIZ-PASCUAL *et al.*, 2021; VARGAS-YÁNEZ *et al.*, 2002).

Further research is needed to test the hypothesis that phytoplankton composition from inshore coastal waters in the GoC is different from shelf waters out of the direct influence of rivers. The extension of current phyto-planktonic sampling to coastal waters in the GoC would probably allow us to establish a third bioregion of coastal productive waters. Nevertheless, the data at hand have revealed that the analysis of time series obtained from routine monitoring marine programs can be a very valuable tool for assessing the definition of different bioregions in the pelagic ecosystems.

#### BIBLIOGRAPHY

- ANFUSO, E., DEBELIUS, B., CASTRO, C.G., PONCE, R., FORJA, J. & LUBIAN, L. M. 2013. Seasonal evolution of chlorophyll-a and cyanobacteria (*Prochlorococcus* and *Synechococcus*) on the northeast continental shelf of the GoC: relation to thermohaline and nutrients fields. *Scientia Marina*, 77S1: 1-12. doi: 10.3989/scimar.03730.27A
- CAMIÑAS, J.A., CANO, N., CORTÉS, D., DÍAZ DEL RÍO, V., GARCÍA, A. & RUBÍN, J.P. 1998. Ecomálaga: an ecosystem analysis of the Mediterranean coast around Málaga, Spain. *Journal of Coastal Conservation*, 4: 43-50.

- ECHEVARRÍA, F., ZABALA, L., CORZO, A., NAVARRO, G., PRIETO, L. & MACÍAS, D. 2009. Spatial distribution of autotrophic picoplankton in relation to physical forcings: The Gulf of Cadiz, Strait of Gibraltar and Alboran Sea case study. *Journal of Plankton Research*, 31 (11): 1339-1351. doi: 10.1093/plankt/fbp070
- GARCÍA-LAFUENTE, J., SÁNCHEZ-GARRIDO, J.C., GARCÍA, A., HIDALGO, M., SAMMARTINO, S. & LAÍZ, R. 2021. Biophysical Processes Determining the Connectivity of the Alboran Sea Fish Populations. In: BÁEZ, J.C., VÁZQUEZ, J.T., CAMINÑAS, J.A., MALOUI IDRISI, M. Eds. *Alboran Sea-Ecosystems and marine resources*. Springer Nature, Switzerland: 459-487.
- GARCÍA-LAFUENTE, J. & RUIZ, J. 2007. The Gulf of Cadiz pelagic ecosystem: A review. *Progress in Oceanography* 74: 228-251, doi: 10.1016/j.pocean.2007.04.001
- GARCÍA-MARTÍNEZ, M. C., VARGAS-YÁÑEZ, M., MOYA, F., SANTIAGO, R., REUL, A., MUÑOZ, M., LÓPEZ-JURADO, J.L. & BALBÍN, R. 2019. Spatial and Temporal Long-Term Patterns of Phyto and Zooplankton in the W-Mediterranean: RADMED Project. *Water*, 11 (3): 534. doi:10.3390/w11030534
- GASOL, J.M. 1999. *How to Count Picoalgae and Bacteria with the FACScalibur Flow Cytometer*. 1999. Available online: <<http://www.cmima.csic.es/pub/gasol/Manuals/FACS/Citometry.html>> [accessed on 3 September 2007].
- GOMIZ-PASCUAL, J.J., BODADO-PENAGOS, M., GONZÁLEZ, C.J., VÁZQUEZ, A., BUONOCORE, C., ROMERO-COZAR, J., PEREZ-CAYEIRO, M.L., IZQUIERDO, A., ALVAREZ, O., MAÑARES, R. & BRUNO, M. 2021. The fate of Guadalquivir River discharges in the coastal strip of the Gulf of Cádiz. A study based on the linking of watershed catchment and hydrodynamic models. *Science of the Total Environment* 795, 148740. doi: 10.1016/j.scitotenv.2021.148740
- GONZÁLEZ-GARCÍA, C., FORJA, J., GONZÁLEZ-CABRERA, M. C., JIMÉNEZ, M. P. & LUBIÁN, L. M. 2018. Annual variations of total and fractionated chlorophyll and phytoplankton groups in the Gulf of Cadiz. *Science of the Total Environment* 613-614: 1551-1565. doi: 10.1016/j.scitotenv.2017.08.292
- GONZÁLEZ-ORTEGÓN, E., AMARAL, V., BALDÓ, F., SÁNCHEZ-LEAL, R.F., BELLANCO, M.J., JIMÉNEZ, M.P., FORJA, J., VILAS, C. & TOVAR-SANCHEZ, A. 2018. Sources and coastal distribution of dissolved organic matter in the Gulf of Cadiz. *Science of the Total Environment*, 630: 1583-1595. doi: 10.1016/j.scitotenv.2018.02.293
- LATASA, M., GUTIERREZ-RODRIGUEZ, A., CABELLO, A.M. & SCHAREK, R. 2016. Influence of light and nutrients on the vertical distribution of marine phytoplankton groups in the deep chlorophyll maximum. *Scientia Marina* 80S1: 57-62. doi: 10.3989/scimar.04316.01A
- LÓPEZ-JURADO, J.L., BALBÍN, R., ALEMANY, F., AMENGUAL, B., APARICIO-GONZÁLEZ, A., FERNÁNDEZ DE PUELLES, M.L., GARCÍA-MARTÍNEZ, M. C., GAZÁ, M., JANSÁ, J., MORILLAS-KIEFFER, A., MOYA, F., SANTIAGO, R., SERRA, M. & VARGAS-YÁÑEZ, M. 2015. The RADMED Monitoring Programme as a Tool for MSFD Implementation: Towards an Ecosystem-Based Approach. *Ocean Science*, 11: 897-908. doi: 10.5194/os-11-897-2015.
- MACÍAS, D., GUERREIRO, C.T., PRIETO, L., PELIZ, A. & RUIZ, J. 2014. A high-resolution hydrodynamic-biogeochemical coupled model of the Gulf of Cadiz – Alboran Sea región. *Mediterranean Marine Science*, 15 (4): 739-752. doi: 10.12681/mms.841
- MACÍAS, D., LUBIÁN, L.M., ECHEVARRÍA, F., HUERTAS, I.E. & GARCÍA, C.M. 2008. Chlorophyll maxima and water mass interfaces: Tidally induced dynamics in the Strait of Gibraltar. *Deep-Sea Research* 1, 55: 832-846. doi:10.1016/j.dsr.2008.03.008
- PRIETO, L., NAVARRO, G., RODRIGUEZ-GÁLVEZ, S., HUERTAS, I.E., NARANJO, J.M. & RUIZ, J. 2009. Oceanographic and meteorological forcing of the pelagic ecosystem on the Gulf of Cadiz shelf (SW Iberian Peninsula). *Continental Shelf Research* 29: 2122-2137. doi: 10.1016/j.csr.2009.08.007



- RAMÍREZ, T., MUÑOZ, M., REUL, A., GARCÍA-MARTÍNEZ, M. C., MOYA, F., VARGAS-YAÑEZ, M., & BAUTISTA, B. 2021. The Biogeochemical Context of Marine Planktonic Ecosystems. In: BÁEZ, J. C., VÁZQUEZ, J. T., CAMIÑAS, J. A., & MALOULI IDRISI, M., Eds. *Alboran Sea - Ecosystems and Marine Resources*. Springer, Cham: 207-246.
- RELVAS, P. & BARTON, E.D. 2002. Mesoscale patterns in the cape Sao Vicente (Iberian Peninsula) upwelling region. *Journal of Geophysical Research*, 107 (C10): 28-1-28-23. doi: 10.1029/2000JC000456
- REUL, A., RODRÍGUEZ, V., JIMÉNEZ-GÓMEZ, F., BLANCO, J.M., BAUTISTA, B., SARHAN, T., GUERRERO, F., RUIZ, J., GARCÍA-LAFUENTE, J., 2005. Variability in the spatio-temporal distribution and size-structure of phytoplankton across an upwelling area in the NW-Alborán Sea (W-Mediterranean). *Continental Shelf Research*, 25 (5-6), 589-608, doi: 10.1016/j.csr.2004.09.016.
- RUBIN, J., MAFALDA, P JR. & SAMPAIO DE SOUZA, C. 2006. Efectos de los cambios interanuales en las masas de agua sobre la comunidad de larvas de peces en el estrecho de Gibraltar y la zona noroeste del mar de Alborán (frontera atlántico-mediterránea). *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 22 (1-4): 13-22.
- SÁNCHEZ-LEAL, R.F., BELLANCO, M.J., NARANJO, C., GARCÍA-LAFUENTE, J., & GONZÁLEZ-POLA, C. 2020. On the Seasonality of Waters Below the Seasonal Thermocline in the Gulf of Cádiz. *Continental Shelf Research*, 204, 104190. doi: 10.1016/j.csr.2020.104190
- SARHAN, T., GARCÍA-LAFUENTE, J., VARGAS-YAÑEZ, M., VARGAS, J.M. & PLAZA, J. 2000. Upwelling mechanisms in the northwestern Alboran Sea. *Journal of Marine Systems*, 23 (4): 317-331. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(99\)00068-8](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(99)00068-8)
- UTERMÖHL, H. 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. [On the perfection of quantitative phytoplankton methods]. *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Mitteilungen*. 9(1): 1-38, doi: 10.1080/05384680.1958.11904091
- VARGAS-YAÑEZ, M., GARCÍA-MARTÍNEZ, M.C., MOYA, F., BALBÍN, R. & LÓPEZ-JURADO, J.L. 2021. The Oceanographic and Climatic Context. In: BÁEZ, J.C., VÁZQUEZ, J.T., CAMIÑAS, J.A., MALOULI IDRISI, M. Eds. *Alboran Sea-Ecosystems and marine resources*. Springer Nature, Switzerland: 85-109.
- VARGAS-YAÑEZ, M., GARCÍA-MARTÍNEZ, M.C., MOYA, F., LÓPEZ-JURADO, J. L., SERRA, M., SANTIAGO-DOMENECH, R., BALBÍN, R., SALAT, J., PASCUAL, J., RAMÍREZ CÁRDENAS, T., TEL, E., FERNÁNDEZ CORREGIDOR, F., JIMÉNEZ GÓMEZ, M.P., REUL, A. & PARRILLA BARRERA, G. 2019. *The Present state of Marine Ecosystems in the Spanish Mediterranean in a Climate Change Context*, ed. Grupo Mediterráneo de Cambio Climático, 186 pp. Tuimagina editorial, Málaga. ISBN: 978-84-09-13597-4. doi: 10.1029/2000gl012098
- VARGAS-YAÑEZ, M., SARHAN VIOLA, T., PLAZA, F., RUBIN, J. P. & GARCÍA-MARTÍNEZ, M.C. 2002. The influence of tide-topography interaction on low-frequency heat and nutrient fluxes. Application to Cape Trafalgar. *Continental Shelf Research* 22: 115-139. doi: 10.1016/S0278-4343(01)00063-2





## **GEOLOGÍA**



## El estrecho de Gibraltar: morfología submarina, conexiones oceanográficas y evolución

### *The Strait of Gibraltar: submarine morphology, oceanographic connections and evolution*

Juan-Tomás Vázquez<sup>1</sup>, Ferràn Estrada<sup>2</sup>, Gemma Ercilla<sup>2</sup>, Carmen Juan<sup>3</sup>, Marga García<sup>3</sup>, Nieves López-González<sup>1</sup>, Desirée Palomino<sup>1</sup>, Patricia Bárcenas<sup>1</sup>, David Casas<sup>2</sup>, Bouchta El Moumni<sup>4</sup>, María Carmen Fernández Puga<sup>5</sup>, Luis Miguel Fernández Salas<sup>3</sup>, Jesús Galindo Zaldívar<sup>6,7</sup>, Antonio García Ledesma<sup>1</sup>, María Gómez Ballesteros<sup>8</sup>, Lourdes González del Castillo<sup>6</sup>, Carmen López Martínez<sup>1</sup>, Olga Sánchez Guillamón<sup>1</sup>, Miriam Sayago Gil<sup>3</sup>, María Olvido Tello<sup>8</sup>, Izaskun Villar<sup>3</sup>, Nicolás Sandoval<sup>9</sup> & José Luis Sanz<sup>10</sup>

1. Centro Oceanográfico de Málaga, Instituto Español de Oceanografía (IEO, CSIC), Puerto Pesquero s/n, 29640 Fuengirola, Málaga, España. [juantomas.vazquez@ieo.csic.es](mailto:juantomas.vazquez@ieo.csic.es)

2. Instituto de Ciencias del Mar, CSIC, Paseo Marítimo de la Barceloneta n° 37, 08003 Barcelona, España

3. Centro Oceanográfico de Cádiz, Instituto Español de Oceanografía (IEO, CSIC), Puerto Pesquero, Muelle de Levante, s/n, 11006, Cádiz, España

4. Université Abdelmalek Essaâdi, Quartier M'haneche II, avenue 9 Avril, B.P. 2117 Tétouan, Marruecos

5. Dpto. de Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias del Mar y Ciencias Ambientales, Universidad de Cádiz, CASEM, Campus del río san Pedro, 11510 Puerto Real, Cádiz, España

6. Dpto. de Geodinámica, Facultad de Ciencias Universidad de Granada, Campus Fuentenueva, 18071, Granada, España

7. Instituto Andaluz de Ciencias de la Tierra, CSIC-UGR, 18100 Armilla, Granada España

8. Sede Central, Instituto Español de Oceanografía (IEO, CSIC), C/ Corazón de María, n° 8, 28002, Madrid España

9. Sociedad Española de Estudios para la Comunicación Fija a través del estrecho de Gibraltar, SECEG SME SA (actualmente jubilado)

10 (R.) Sede Central, Instituto Español de Oceanografía (IEO, CSIC).

**PALABRAS CLAVE:** Apertura del Estrecho, morfología submarina, morfoestructura, rasgos morfosedimentarios, evolución paleoceanográfica.

**KEYWORDS:** Opening of the Strait, submarine morphology, morphostructure, morpho-sedimentary features, paleoceanography evolution.

## RESUMEN

El estrecho de Gibraltar es un rasgo fisiográfico de primer orden entre el sur de Iberia y el norte de África. Ha sido excavado sobre el Arco de Gibraltar a favor de un sistema de fallas conjugadas de direcciones ENE-OSO y ONO-ESE que han actuado como estructuras de debilidad. El Estrecho fue generado por procesos erosivos de las masas de agua procedentes del océano Atlántico en el Plioceno inferior, al producirse de forma brusca y rápida la inundación de la cuenca del mar de Alborán. Una vez estabilizada la inundación comenzó el intercambio y la interacción de las masas de agua atlántica y mediterránea tal y como hoy la conocemos: el agua atlántica que circula en la superficie del Estrecho hacia el mar de Alborán, y las masas de agua mediterráneas que transitan en profundidad hacia el océano Atlántico. La aceleración de las masas de agua atlántica y mediterránea en el corredor del Estrecho ha favorecido el desarrollo de procesos erosivos. Estos procesos han permitido los afloramientos del substrato rocoso, el desarrollo de inestabilidades sedimentarias, generación de paleocanales, costras carbonatas y formaciones coralígenas de aguas frías durante el Plioceno y el Cuaternario. Asimismo, la aceleración de las masas de agua mediterráneas en su camino de entrada y salida del Estrecho y su interacción con el suelo marino han controlado la sedimentación tanto en la cuenca del mar de Alborán como en el golfo de Cádiz, formando sistemas deposicionales contorníticos.

## ABSTRACT

The Strait of Gibraltar is a first-order physiographic feature between southern Iberia and northern Africa. It has been excavated over the Arc of Gibraltar in favor of a conjugated ENE-WSW and WNW-ESE fault system that have acted as weakness structures. The Strait was generated by erosive processes of the water masses coming from the Atlantic Ocean in the lower Pliocene, due to the rude and rapid flooding of the Alboran Sea basin. Once the flood stabilized the exchange and interaction of the Atlantic and Mediterranean water masses began as we know it today; the Atlantic water that circulates on the surface of the Strait towards the Alborán Sea, and the Mediterranean water masses that circulate in depth towards the Atlantic Ocean. The acceleration of the Atlantic and Mediterranean water masses in the Strait corridor has favored the development of erosive processes. These processes have allowed the outcrops of the rocky substratum, the development of sedimentary instabilities and the generation of paleochannels, carbonate crusts and cold-water coral formations during the Pliocene and Quaternary. Likewise, the acceleration of the Mediterranean water masses on their way in and out of the Strait and their interaction with the sea floor have controlled sedimentation both in the Alborán Sea basin and in the Gulf of Cádiz, forming contouritic depositional systems.

## I. INTRODUCCIÓN

El estrecho de Gibraltar es un marcado portal oceánico de tendencia ENE-OSO situado entre el sur de la península Ibérica y el norte de África. Corresponde a la puerta de conexión entre el mar de Alborán en el extremo occidental del mar Mediterráneo y el golfo de Cádiz en el océano Atlántico. En la costa norte se extiende entre punta Europa, al este, y cabo Trafalgar, al oeste, y en la costa sur lo hace entre punta Almina, al este, y el cabo Espartel, al oeste. En planta tiene forma

de embudo, donde su parte oriental es la más estrecha, con una anchura media de 16 km, y profunda, alcanzándose hasta los 960 m. La parte occidental se abre progresivamente hacia el oeste, con anchuras de hasta 44 km, y profundidades medias que aumentan de 350 m, al este, a 600 m al oeste (SANZ *et al.*, 1991; SANZ & MAESTRO, 2004).

En el encuentro entre las aguas atlánticas y mediterráneas en el lado occidental del Estrecho, el flujo de agua atlántica hacia el mar de Alborán ocupa la capa superficial dada su menor densidad, alcanzado un espesor de unos 150-200 m (RAMÍREZ *et al.*, en este volumen), mientras que las masas de aguas mediterráneas, más densas, se mueven hacia el océano Atlántico por la parte profunda del Estrecho. Cuando llegan al golfo de Cádiz estas aguas mediterráneas forman el flujo de salida de agua mediterránea (conocida como MOW, por sus siglas del inglés *Mediterranean Outflow Water*). En el Golfo el MOW circula principalmente hasta 800-1200 m de profundidad interactuando con la superficie del fondo marino (HERNÁNDEZ-MOLINA *et al.*, 2014).

El estrecho de Gibraltar está excavado sobre una estructura oroclinal de edad neógena conocida como el Arco de Gibraltar que constituye el extremo occidental del orógeno Alpino-Mediterráneo (Fig. 1). Este Arco es un frente de deformación de las cordilleras de las Béticas y el Rif que se extienden por el sur de la península Ibérica y el norte de Marruecos, respectivamente, y continúan a través del Estrecho. Este oroclinal es consecuencia de la colisión del Dominio de Alborán con los márgenes continentales del sur de Iberia y norte de África que funcionó como una pequeña placa de corteza continental, y migró hacia el oeste en una posición intermedia entre las dos placas principales de Eurasia (constituida por Iberia) y Nubia (África occidental) (VÁZQUEZ *et al.* 2021).

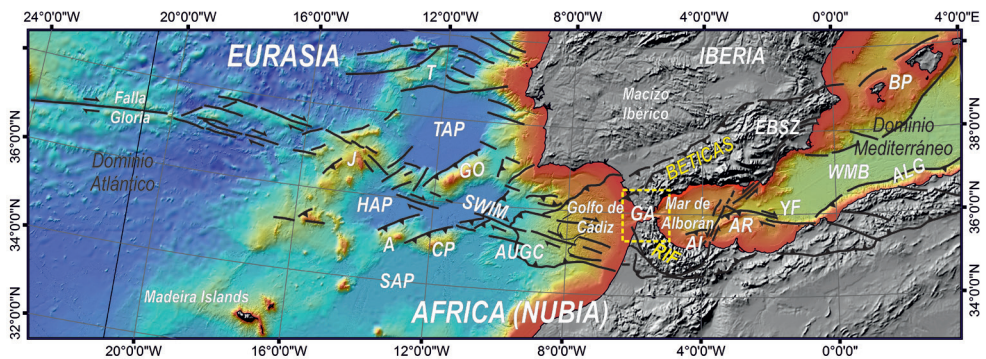


Figura 1. Contexto geodinámico de la región del Mediterráneo Occidental y la parte oriental del Dominio Atlántico (modificada de Vázquez *et al.* 2021). A: Monte submarino Ampere; AI: Zona de falla Al-Idrissi; ALG: Margen compresivo de Argelia; AR: Dorsal de Alborán; AUGC: Unidad Alóctona del golfo de Cádiz; CP: Monte submarino Coral Patch; EBSZ: Zona sísmica de las Béticas Orientales; GA: Arco de Gibraltar; GO: Banco de Gorringe; HAP: Llanura Abisal de la Herradura; J: Banco de Josephine; SWIM: Zona de falla del Margen Suroccidental de Iberia; YF: Zona de falla de Yusuf-Habibas; Caja amarilla: Región del Estrecho de Gibraltar.

El orógeno Bético-Rifeño está constituido por tres grandes unidades estructurales (Zonas Internas/Dominio de Alborán, Complejo de los Flyschs y Zonas Externas) que tienen diferente entidad en la región del estrecho de Gibraltar (ESTERAS *et al.* 1988; GARCÍA-DUEÑAS *et al.* 1990) (Fig. 2). Geográficamente, de este a oeste, se encuentran primero las Zonas Internas, que corresponden al Dominio de Alborán y están formadas por complejos de mantos integrados por unidades de rocas metamórficas, fundamentalmente de edad paleozoica, y rocas sedimentarias mesozoicas (BALANYÁ *et al.*, 2007). El Dominio de Alborán fue fuertemente adelgazado durante una intensa fase de tectónica extensional desde el Oligoceno superior al Tortonienense (GALINDO-ZALDÍVAR *et al.*, 1989; GARCÍA-DUEÑAS *et al.* 1992) que es responsable, a su vez, de la formación de la cuenca del mar de Alborán a partir del Oligoceno superior-Mioceno inferior (VÁZQUEZ *et al.*, 2021). En la parte septentrional de la región del estrecho de Gibraltar, el Dominio de Alborán se localiza al este (Fig. 2). Está formado fundamentalmente por unidades de los Complejos Alpujárride y Maláguide y cabalga sobre el Dominio Sudibérico. En su parte meridional, se sitúa en la parte oriental del Estrecho en el entorno de la ciudad de Ceuta, donde se han diferenciado las unidades de los Complejos Ghomáride y Sébtide (respectivamente equivalentes a los Complejos Maláguide y Alpujárride en las Béticas) y cabalga sobre el Dominio Magrebí (BALANYÁ *et al.*, 2007).

El Complejo de los Flyschs, o Unidades del Surco de los Flyschs, es la unidad estructural de mayor relevancia en el ámbito del estrecho de Gibraltar y se dispone de forma alóctona entre las Zonas Externas e Internas del orógeno. Está organizada como un cinturón deformado de pliegues y cabalgamientos (LUJÁN *et al.*, 2003). Las unidades que conforman este complejo tienen una edad comprendida entre el Jurásico superior y el Mioceno inferior; corresponden a la cobertera despegada de un dominio profundo y se caracterizan por unidades sedimentarias depositadas en una cuenca marina profunda situada sobre un dominio de litosfera continental adelgazado o, incluso, de corteza oceánica (BALANYÁ & GARCÍA-DUEÑAS, 1988). La homología de las distintas unidades litoestratigráficas del Complejo de los Flyschs en ambas orillas del Estrecho fue demostrada por DIDON *et al.* (1973).

Por último, la tercera unidad estructural corresponde a las Zonas Externas, constituidas por las unidades Subbéticas del Dominio Sudibérico y las unidades Prerifeñas del Dominio Magrebí y están compuestas por rocas sedimentarias del Mesozoico y Terciario.

El Arco de Gibraltar ha sido deformado desde el Mioceno superior por un sistema conjugado de fallas de dirección ONO-ESE a NO-SE y ENE-OSO a NE-SO que coexisten con estructuras de plegamiento y cabalgamiento en las unidades del Complejo de los Flyschs que producen un acortamiento quasi-perpendicular a la dirección del Arco (BALANYÁ *et al.*, 2007; EXPÓSITO *et al.*, 2012).

El objetivo de este trabajo es realizar una revisión del estado del conocimiento sobre la formación y características geológicas del estrecho de Gibraltar, centrándonos en su evolución (pasada, presente y futura) a partir del estudio de la mor-

*Memorias R. Soc. Esp. Hist. Nat., 2ª ép., 16, 2023*



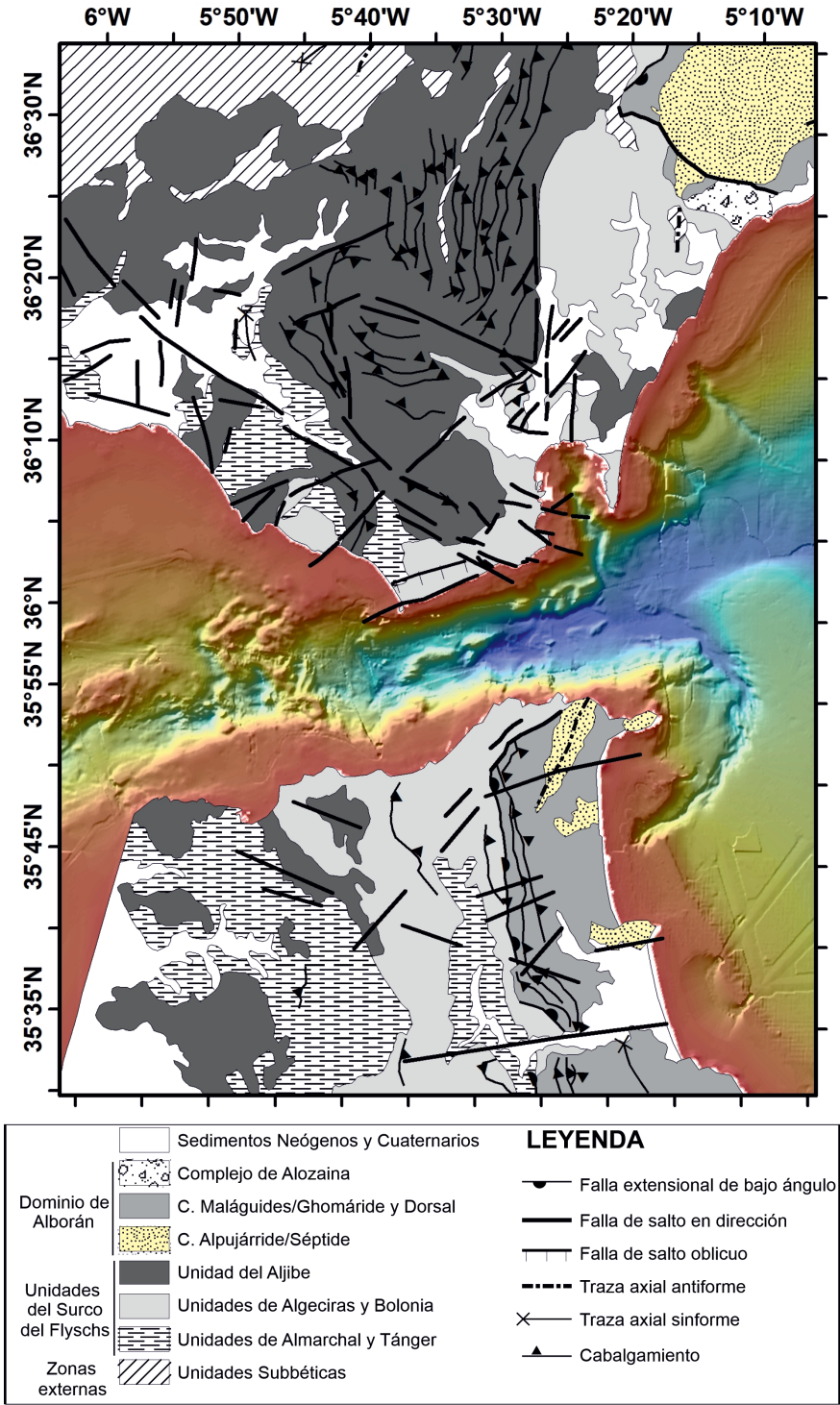


Figura 2. Esquema geológico de ambas orillas del Estrecho de Gibraltar, modificada de Balanyá et al. (2007).

fología y en la influencia de la dinámica marina sobre los fondos del Estrecho y de las zonas de transición hacia los márgenes del mar de Alborán y del golfo de Cádiz.

## 2. APERTURA DEL ESTRECHO DE GIBRALTAR

### 2.1 Un mito con fundamento geológico

El estrecho de Gibraltar es un elemento clave en la configuración actual del mar Mediterráneo, así como en su evolución pasada y futura. Comprender cuándo y cómo se formó es un tema de debate actual por parte de la comunidad científica que aún no se ha resuelto definitivamente. Ya desde la antigüedad, se hizo patente el interés por su origen mediante explicaciones mitológicas. Autores como Plinio el Viejo, en su enciclopedia *Historia Naturalis* (siglo I d. C.), relata una leyenda en la que atribuye a Hércules la formación del estrecho de Gibraltar “permitió la entrada del océano donde antes estaba excluido”. Otros autores clásicos como Aristóteles, Galileo o Leonardo da Vinci describen el nacimiento del mar Mediterráneo como una enorme inundación a través del estrecho de Gibraltar, anticipándose varios siglos a la idea más aceptada actualmente por la comunidad científica. Las Columnas de Hércules, bautizadas así por los romanos, flanqueaban ambos lados del Estrecho y representaban, para los griegos clásicos, que se referían a ellas como las Estelas de Heracles (Hércules), el límite del mundo conocido; de ahí la leyenda “*Non terrae plus ultra*”. La columna norte se identifica con el peñón de Gibraltar (Kalpe), mientras que la columna sur se atribuye alternativamente al monte Hacho o al monte Moussa.

### 2.2 Conexión entre el Atlántico y el Mediterráneo: la crisis de salinidad y la inundación atlántica

Se han propuesto varias hipótesis científicas para explicar cómo se formó la conexión entre el océano Atlántico y el mar Mediterráneo. En los últimos años ha ido ganando fuerza la idea que el estrecho de Gibraltar siempre estuvo abierto y, por tanto, que nunca ocurrió tal apertura. Todo este debate está íntimamente relacionado con la crisis de salinidad del Messiniense (CSM). Cada una de las hipótesis propuestas ha de ajustarse a las evidencias que se conocen de esta crisis con unas implicaciones oceanográficas y climáticas a escala global que se han empezado a esclarecer en los últimos años. Se ha estimado que la acumulación salina de la CSM retiró el 5% de la salinidad de los océanos (WARREN, 2010).

La CSM fue un evento que ocurrió en el mar Mediterráneo a finales del Mioceno, durante el Messiniense, entre 5,96 y 5,33 Ma, debido a una progresiva restricción de la conexión de este mar con el océano Atlántico. Debido a que el mar Mediterráneo es deficitario hidrológicamente (es decir, se evapora más agua de la

que aportan principalmente los ríos que en él desembocan), sin la contribución del agua atlántica este mar se desecaría. Tal situación ocurrió en la CSM que, a grandes rasgos y según el consenso más generalizado, produjo un descenso del nivel del mar de unos 1500 m, una acumulación de sal en la cuenca mediterránea de hasta 3 km y una intensificación de la erosión en todo el margen circunmediterráneo.

Las causas de esta crisis obedecen a un complejo contexto geodinámico relacionado con la tectónica de placas, en el cual la placa africana se desplazó hacia la euroasiática atrapando, entre ellas, a la micro placa de Alborán y, a su vez, favorecer su desplazamiento hacia el oeste. Como resultado se formó el Arco de Gibraltar constituido por la cordillera bético-rifeña y en cuya clave se localiza el estrecho de Gibraltar. El paulatino desplazamiento hacia el oeste del Arco de Gibraltar cerró progresivamente la conexión entre el océano Atlántico y el mar Mediterráneo que, en los últimos estadios, quedó restringida a varios corredores localizados en la cordillera bético-rifeña que, finalmente, se cerraron al inicio de la CSM (Do Couto, 2014 y referencias contenidas en este trabajo) (Fig. 3).

A principios de los años 70, cuando se propuso la CSM, se introdujo el concepto de inundación en el debate científico acerca de la apertura del Estrecho (Hsü et al., 1973), mediante una

gran cascada de agua atlántica. Esta idea fue ganando fuerza y actualmente está ampliamente aceptada en la comunidad científica y rebautizada como la megainundación del Zancloense, período de tiempo contiguo al Messiniense. A pesar de este consenso, existen autores que niegan la existencia de esta megainundación (ROVERI et al., 2014).

Dentro del contexto de la CSM, son varias las cuestiones clave que han de cumplir las hipótesis propuestas para abordar la apertura del estrecho de Gibraltar. Por un lado, deben explicar la acumulación de sal observada, que no se

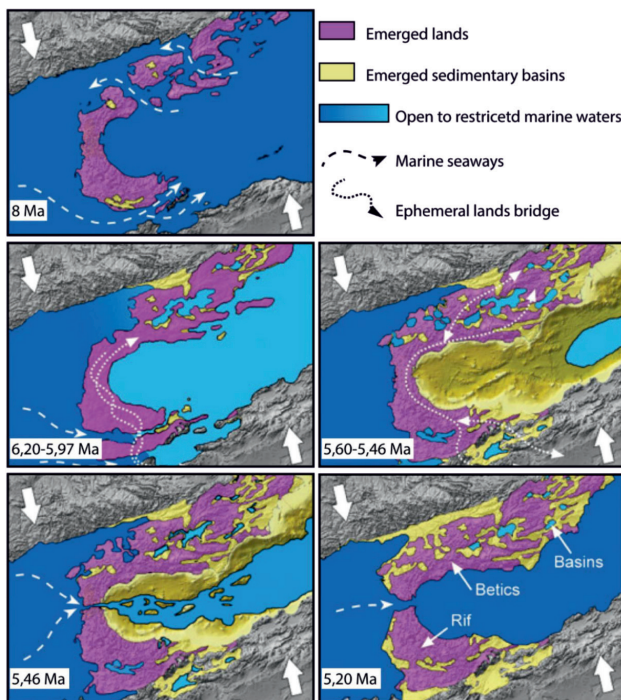


Figura 3. Reconstrucción paleoceanográfica del estrecho de Gibraltar desde finales del Tortoniano al principio del Plioceno, mostrando la progresiva restricción del mar Mediterráneo y posterior reconexión (Do Couto, 2014).

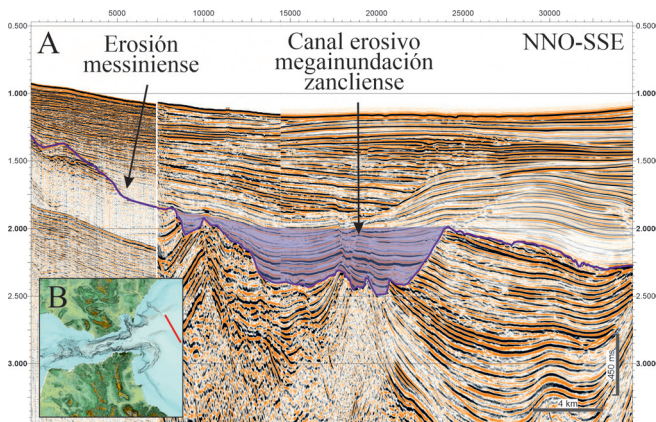


Figura 4. A) Perfil sísmico ilustrando la sección del canal erosivo formado al este del estrecho de Gibraltar a consecuencia de la reconexión del mar Mediterráneo con el océano Atlántico al final de la crisis de salinidad Messiniense. Leyenda: la línea morada indica la superficie erosiva de edad Messiniense y la superficie morada la zona erosionada a causa de la gran inundación. B) Localización del perfil sísmico (línea roja).

puede producir con una única fase de desecación. Se ha calculado de 7 a 8 ciclos de conexión/desconexión (HAQ *et al.*, 2020), por lo que requiere de una conexión marina intermitente. Otro condicionante a tener en cuenta, derivado de modelizaciones matemáticas y evidencias geológicas del estrecho de Gibraltar (GARCÍA-CASTELLANOS *et al.*, 2009), es el hecho de que una vez se establece la conexión con el océano Atlántico el proceso no es reversible, a menos que exista un movimiento vertical relativo

de hundimiento en la parte del Arco donde se localiza el Estrecho. Otra cuestión, es como se formó la erosión generalizada del propio Estrecho con la presencia de dos canales excavados en el propio umbral de Camarinal (ESTERAS *et al.*, 2000), y del margen mediterráneo y en concreto el gran canal erosivo (390 km de longitud) que se formó frente al Estrecho y llegó hasta la cuenca Algero-Balear (ESTRADA *et al.*, 2011) (Fig. 4). Así mismo, es importante tener en cuenta el desarrollo de depósitos contorníticos asociados a la circulación de masas de agua. Su presencia nos indica una circulación activa, mientras que su ausencia sugiere una falta de circulación. Se ha observado en el registro sedimentario del Messiniense del mar de Alborán la ausencia de este tipo de depósitos, mientras que su ubicuidad se observa con posterioridad a la CSM (JUAN *et al.*, 2020).

### 2.3 Hipótesis sobre los procesos de control en la apertura del Estrecho

Se han propuesto varios procesos para explicar la apertura del estrecho de Gibraltar que aducen razones tectónicas, erosivas y de variaciones del nivel del mar o una combinación de ellas. La hipótesis que explica la apertura del Estrecho mediante estructuras tectónicas sugiere que a finales del Messiniense, mediante la actividad de fallas transcurrentes, se abrió la conexión atlántica/mediterránea que excavó un cañón hacia el este en la cuenca de Alborán (CAMPILLO *et al.*, 1992; LUJÁN



*et al.*, 2011). Esta hipótesis difícilmente da explicación de cómo se pudieron producir varios ciclos de conexión/desconexión.

La hipótesis asociada a procesos de erosión sugiere que en la zona del Estrecho se desarrolló una cuenca de drenaje fluvial que, por procesos de erosión remontante, favoreció la propagación de la erosión fluvial hacia las partes altas y llegó a conectar el océano Atlántico con el mar Mediterráneo (BLANC, 2002; LOGET *et al.*, 2005; 2006). Esta hipótesis presenta varios inconvenientes. Por un lado, la cuenca de drenaje que se pudo desarrollar en el Arco de Gibraltar en la zona del Estrecho es reducida y, por tanto, con una zona de captación que difícilmente desarrollaría ríos con suficiente capacidad erosiva. Además, la estratigrafía sísmica de la zona no revela la existencia de una red fluvial asociada a esta zona de drenaje. Así mismo, no da explicación a los varios ciclos de depósitos salinos descritos.

La hipótesis relacionada con variaciones del nivel del mar de carácter glacioeustático aduce que una bajada del nivel del mar pudo provocar el aislamiento del mar Mediterráneo. Esta hipótesis fue descartada gracias a los estudios cicloestratigráficos o ciclos climáticos forzados astronómicamente (KRIJGSMAN *et al.*, 2004), que permitieron establecer una cronología detallada de la CSM.

La hipótesis que aboga por una conexión Atlántico/Mediterráneo permanente en el tiempo se basa en que el depósito de sal ocurrió con un nivel del mar parecido al actual, pero con una conexión reducida con el océano Atlántico que produjo una marcada estratificación de la columna de agua saturada en sal (ROVERI *et al.*, 2014). Uno de los inconvenientes de esta hipótesis es su dificultad para explicar la fuerte erosión durante la CSM y la formación de los canales del umbral de Camarinal y del canal erosivo que cruzó longitudinalmente la cuenca del mar de Alborán.

Actualmente se considera que la hipótesis más plausible para explicar la apertura del Estrecho es la que combina distintos procesos como el levantamiento tectónico y la erosión (GARCÍA-CASTELLANOS & VILLASEÑOR, 2011). Según el modelo matemático de estos autores, el espesor de sales observado se explicaría mediante un levantamiento de pocos milímetros al año contrarrestado por una erosión similar producida por la entrada de agua atlántica. Este levantamiento estaría relacionado con un antiguo proceso de subducción litosférica por debajo de la zona del Estrecho. Después de esta fase inicial, a finales del Messiniense se produciría la megainundación Zancliense que daría lugar a la configuración actual y la reactivación de la circulación oceanográfica del mar Mediterráneo. El modelo matemático de la megainundación indica que el 90% del agua que rellenó la cuenca mediterránea ocurrió en dos años causando una subida del nivel marino de 10 m al día, con picos de velocidad de 40 m/s y un flujo de 108 m<sup>3</sup>/s. A consecuencia de estos valores difícilmente imaginables a escala humana, la idea propuesta inicialmente de una cascada en el Estrecho inundando el mar Mediterráneo presenta dudas y, probablemente, ocurrió mediante una gran rampa de inundación que formó el canal erosivo que cruza la cuenca de Alborán desde el estrecho de Gibraltar hasta la cuenca argelina (ESTRADA *et al.*, 2011).

Recientemente, se ha propuesto una nueva hipótesis mixta que combina la idea de la megainundación Zancliense con un modelo de precipitación salina con un nivel del mar alto (MASCLE & MASCLE, 2019). Según esta propuesta, el nivel del mar se mantuvo parecido al actual durante la mayor parte de la CSM y solo al final se produjo la desconexión con el océano Atlántico, dando lugar a la erosión generalizada. Posteriormente, se produjo la megainundación que puso fin a la CSM.

### 3. EL ESTRECHO DE GIBRALTAR COMO CONEXIÓN OCEANOGRÁFICA

El estrecho de Gibraltar no debe ser entendido como la barrera que separa el mar de Alborán y el golfo de Cádiz (o, a una escala mayor, el mar Mediterráneo y el océano Atlántico), sino como el nexo de unión que condiciona la dinámica y la evolución de ambos sistemas a todos los niveles (oceanográfico, biológico, sedimentológico...). El trasvase de masas de agua de un sistema a otro, en ambos sentidos, es la piedra angular que permite comprender de forma conjunta ambos sistemas.

En el mar de Alborán el agua más superficial es el Agua Superficial Atlántica modificada (modified Surface Atlantic Water, SAW) que fluye desde el océano Atlántico a través del estrecho de Gibraltar (Fig. 5). No obstante el flujo atlántico está constituido en realidad por una mezcla de SAW (con salinidades  $\sim 36.2$ - $36.5$  y temperaturas  $> 16^\circ\text{C}$ ) y de Agua Central Noratlántica (NACW, North Atlantic Central

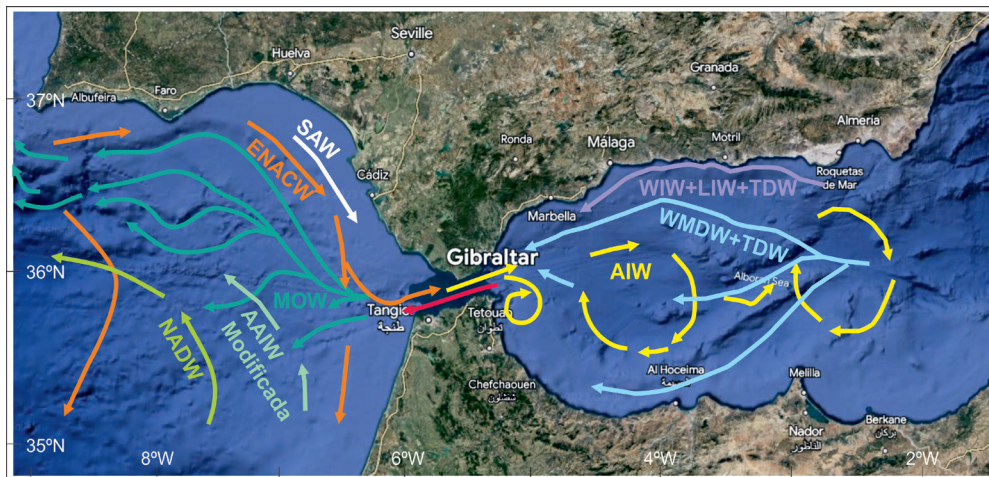


Figura 5. Esquema de circulación y principales masas de agua en el mar de Alborán y el golfo de Cádiz, mostrando el intercambio a través del estrecho de Gibraltar, y los giros anticiclónicos en el mar de Alborán. Modificado de ERCILLA *et al.* (2016) y HERNÁNDEZ-MOLINA *et al.* (2016) Acrónimos en el mar de Alborán: AIW - Flujo entrante de Agua Atlántica; WIW - Agua Intermedia de Invierno; LIW - Agua Levantina Intermedia; WMDW - Agua Profunda del Mediterráneo Occidental. Acrónimos en el golfo de Cádiz: SAW - Agua Superficial Atlántica; ENACW - Agua Central del Atlántico Noroccidental; AAIW - Agua Antártica Intermedia modificada; MOW - Flujo saliente de Agua Mediterránea; NADW - Agua Profunda del Atlántico Norte.

Water), menos salina y más fría (ver RAMÍREZ *et al.*, en este volumen). Este flujo entra en Alborán como un chorro, con una velocidad de aproximadamente 1 m/s (Ramírez *et al.*, en este volumen). En el sector noroccidental del mar de Alborán el chorro atlántico fluye habitualmente paralelo al margen continental español, dando lugar a la formación en esa cuenca de dos grandes giros anticiclónicos quasi-permanentes (RAMÍREZ *et al.*, 2021), uno ocupando la cuenca occidental y otro la cuenca oriental de Alborán, que ejercen su influencia hasta aproximadamente 500-700 m de profundidad (NARANJO *et al.*, 2012).

En el mar de Alborán, la isohalina 37.5 se considera la interfaz que separa el SAW de las aguas mediterráneas (RAMÍREZ *et al.*, 2021). En esa cuenca las masas de agua de origen mediterráneo se clasifican en aguas intermedias y profundas, siendo las primeras menos densas que las últimas (ERCILLA *et al.*, 2016; JUAN *et al.*, 2016). Las aguas mediterráneas intermedias incluyen el Agua Intermedia Occidental (*Western Intermediate Water*, WIW), el Agua Levantina Intermedia (*Levantine Intermediate Water*, LIW) y la fracción menos densa del Agua Densa del Tirreno (*Tyrrhenian Dense Water*, TDW). Las aguas profundas están formadas por la porción más densa del TDW, y el Agua Profunda del Mediterráneo Occidental (*Western Mediterranean Deep Water*, WMDW) (Fig. 5). Las aguas intermedias fluyen principalmente a lo largo del margen continental español distribuyéndose en la columna de agua en función de su densidad hasta aproximadamente los 500-600 m de profundidad (ERCILLA *et al.*, 2016). Las aguas mediterráneas profundas fluyen principalmente a lo largo del margen nor-africano a profundidades mayores de ~275 m (JUÁN *et al.*, 2016), ocupando también las cuencas profundas, su desplazamiento es lento, y se acelera en las proximidades del Estrecho (NARANJO *et al.*, 2012).

En el golfo de Cádiz, la capa superficial de la columna de agua está también constituida por SAW, extendiéndose esta capa hasta unos 100-200 m de profundidad (CRIADO-ALDEANUEVA *et al.*, 2006; HERNÁNDEZ-MOLINA *et al.*, 2013). La circulación general en las capas superficiales del golfo de Cádiz es hacia el este (anticiclónica) en primavera-verano, originándose sobre la plataforma dos giros ciclónicos, uno frente al sector más occidental y otro sobre la plataforma oriental (GARCÍA-LAFUENTE *et al.*, 2006). En otoño-invierno la circulación general se invierte y se torna ciclónica, dando lugar a un gran giro anticiclónico sobre la plataforma oriental (CRIADO-ALDEANUEVA *et al.*, 2009).

Por debajo de las aguas superficiales del golfo de Cádiz se encuentra el Agua Central del Atlántico Nororiental (*Eastern North Atlantic Central Water*, ENACW), cuya capa superior es de origen subtropical y la inferior es de origen subpolar, su presencia se detecta por un mínimo de salinidad. El ENACW es también frecuentemente citada como NACW, particularmente en el Golfo y el Estrecho (e.g. CRIADO-ALDEANUEVA *et al.*, 2006; LOUARN & MORIN, 2011). Bajo el ENACW circula otra masa de agua intermedia en el golfo de Cádiz (Fig. 5), es el Agua Antártica Intermedia modificada (*Antarctic Intermediate Water*, AAIW) que fluye hacia el norte a lo largo



del margen africano y entra en el golfo de Cádiz bordeando los márgenes africano e ibérico (LOUARN & MORIN, 2011). A mayor profundidad, circulan las masas de agua de origen mediterráneo que forman el MOW (Fig. 5).

El MOW se desborda cuando sale del Estrecho y desciende por gravedad hacia el golfo de Cádiz, formando una corriente de aproximadamente 10 km de ancho, con velocidades superiores a 240 cm/s que disminuyen hacia el oeste hasta unos 60-100 cm/s. Al entrar en el golfo de Cádiz, a profundidades de 250-300 m, circula a lo largo del margen occidental debido a la fuerza de Coriolis (AMBAR & HOWE, 1979; BARINGER & PRICE, 1997). A medida que fluye por el golfo de Cádiz el MOW se desdobra en dos venas o ramas principales (una superior a ~800 y otra inferior a ~1200 m de profundidad, respectivamente) con propiedades oceanográficas únicas y condicionados por la compleja morfología del talud continental (SÁNCHEZ-LEAL *et al.*, 2017) (Fig. 5). El MOW se ralentiza y gana profundidad debido a su alta densidad (CHERUBIN *et al.*, 2000) y alcanza una flotabilidad neutra a una profundidad de ~1200-1400 m frente a la costa del cabo San Vicente (SERRA *et al.*, 2005), donde se despega del lecho marino y comienza a fluir por encima de las aguas profundas del Atlántico Norte (NADW), localizadas a profundidades superiores a 1500-2000 m.

#### 4. MORFOLOGÍA DEL ESTRECHO DE GIBRALTAR

El estudio morfológico del estrecho de Gibraltar se ha realizado a partir de una compilación batimétrica (Fig. 6) basada en los datos de ecosonda multihaz obtenidos en la campaña ESTRECHO-01 realizada por el Instituto Español de Oceanografía (IEO) a bordo del B/O *Vizconde de Eza*, en el año 2001, mediante el uso de una ecosonda EM300 (Kongsberg). Estos datos se han completado en la parte central del Estrecho con el mosaico batimétrico cedido por las empresas estatales SECEG y su homóloga marroquí SNED, realizado a partir de datos obtenidos por IFREMER con una ecosonda multihaz EM120 (Kongsberg) a bordo del buque francés B/O *Le Suroit*, en el año 1991. Así mismo en la parte oriental se han utilizado los resultados obtenidos por el IEO en otras dos campañas realizadas por el IEO obtenidas a bordo de los buques B/O *Ramón Margalef* (VIATARI 113) y B/O *Ángeles Alvariño* (RIGELI 116) con ecosonda multihaz EM710 (Kongsberg), mientras en la parte más occidental se ha contado con la compilación batimétrica realizada en el proyecto SWIM (ZITELLINI *et al.*, 2009) y los datos obtenidos en la campaña CONTOURIBER (2010) a bordo del B/O *Sarmiento de Gamboa* con una ecosonda multihaz Hydrosweep DS (Atlas) (Fig. 6). La gestión de los datos procesados y la interpretación morfológica se ha realizado por medio del software ArcGis 10.8 (Esri).

El estrecho de Gibraltar tiene una longitud aproximada de 70 km de longitud considerando la distancia entre una línea oriental que conectaría punta Europa, al norte, y punta Almina, al sur, y otra occidental que uniría los cabos Trafalgar, al norte, y Espartel al sur (Fig. 6). Su anchura varía entre los 14 km existentes en la parte central hasta los 44 km que tiene en su extremo occidental (SANZ *et al.*, 1991). Su

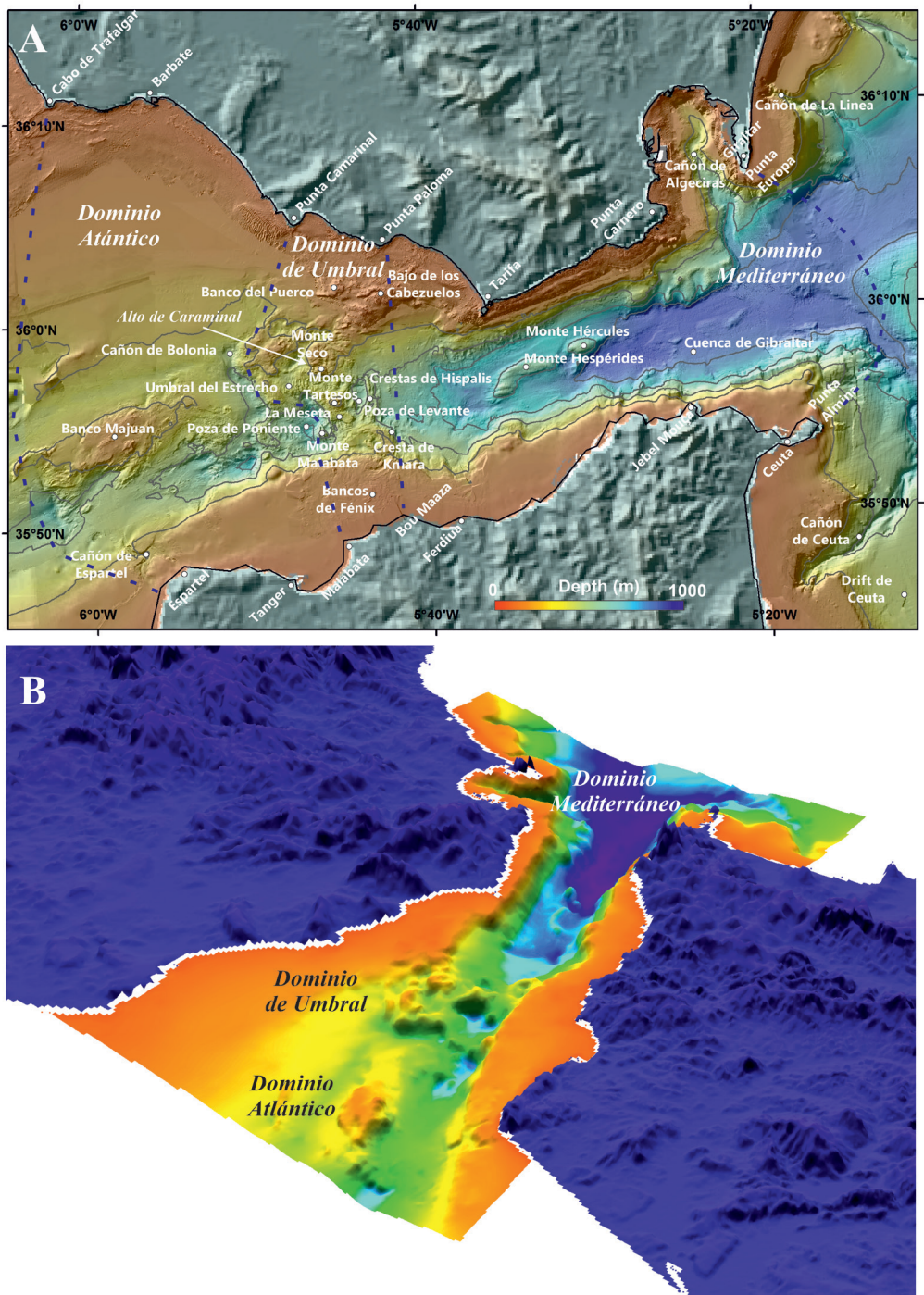


Figura 6. A) Compilación batimétrica utilizada para el estudio de la morfología del estrecho de Gibraltar. Se han situado los diferentes topónimos utilizados así como la sectorización en dominios morfológicos. B) Modelo 3D de la batimetría realizado desde el OSO.

profundidad oscila desde 960 m en la parte oriental, hasta profundidades comprendidas entre 90-350 m en la parte occidental, condicionada por la presencia del Umbral de Caraminal, alto batimétrico transversal al Estrecho ubicado geográficamente al oeste de Tarifa. El substrato de los fondos marinos en el estrecho de Gibraltar corresponde principalmente a las unidades del Complejo de los Flyschs y a unidades del Dominio de Alborán en su extremo suroriental, que afloran en gran parte del Estrecho; las primeras se caracterizan por la alternancia de formaciones competentes de areniscas y calcarenitas resistentes a la erosión y formaciones de limolitas y lutitas fácilmente erosionables, que favorecen la formación de crestas y depresiones respectivamente (Figs. 6 y 7). En las zonas deprimidas se acumulan formaciones sedimentarias cuaternarias. Estas características permiten observar en la superficie del fondo la continuidad de la estructura geológica desde las zonas terrestres hacia las marinas, determinándose incluso estructuras de deformación, como pliegues, similares a las observadas en la zona terrestre (LUJÁN *et al.*, 2011). Los altos morfológicos están cubiertos localmente por costras carbonatadas biogénicas constituidas por corales litificados de edad Plioceno-Cuaternario (IZQUIERDO *et al.*, 1996; ESTERAS *et al.*, 2000; DE MOL *et al.*, 2012). En ambos extremos del Estrecho existen depósitos sedimentarios de edad Plioceno-Cuaternario (SANZ *et al.*, 1991) (Fig. 7).

En general, el litoral es abrupto caracterizado por costas rectilíneas y acantiladas de dirección ENE-OSO, que se suaviza hacia la parte occidental del área septentrional, donde predominan las costas bajas y playas (SANZ *et al.*, 1991; GOY *et al.*, 1995). La plataforma continental es bastante estrecha (1-7 km) aumentando a 13 km hacia el oeste. Tiene características similares en los dos márgenes si bien la profundidad del borde de plataforma alcanza los 100 m en el margen sur, mientras que en el margen norte varía entre 50 y 100 m (SANZ *et al.*, 1991). El talud continental es abrupto y su anchura disminuye hacia el este, donde tanto la profundidad del pie de talud como la pendiente son mayores.

Desde un punto de vista fisiográfico, el estrecho de Gibraltar se pueden dividir de forma general en tres sectores (Fig. 6): el Dominio Mediterráneo u Oriental, el Dominio del Umbral y el Dominio Atlántico u Occidental (SANZ *et al.*, 1991, SANZ & MAESTRO, 2004). El Dominio Mediterráneo se extiende desde una línea trazada entre las puntas Europa y Almina, al este, hasta otra línea que uniría las puntas Paloma, al norte, y Bou Maaza, al sur. El Dominio de Umbral se extiende desde el límite del Dominio Mediterráneo hasta una línea trazada entre las puntas Camarinal y Malabata, al oeste. El Dominio Atlántico abarca desde su límite con el Dominio del Umbral hasta la línea que une los cabos Trafalgar y Espartel, al oeste. La morfología de las áreas adyacentes al estrecho de Gibraltar, tanto en el mar de Alborán como en el golfo de Cádiz, están afectadas por las características hidrodinámicas del Estrecho, con el desarrollo de importantes sistemas contorníticos.

#### 4.1. Dominio Mediterráneo

Este sector se caracteriza por una plataforma continental estrecha, de 1 a 3,5 km en el margen norte y de 1 a 7 km en el margen sur, con pendientes entre 1° y 2,6° (SANZ *et al.*, 1991). En el margen norte, tanto la línea de costa como el borde de la plataforma tienen un trazo rectilíneo de orientación ENE-OSO. Esta tendencia se mantiene en el margen sur pero la línea de costa es más irregular, caracterizada por promontorios y bahías, y el borde de la plataforma está marcado por cicatrices de inestabilidad sedimentaria y pequeños barrancos (Fig. 6) que sugieren, en ambos casos, un control de la estructura geológica.

Los taludes continentales de los dos márgenes tienen fuertes pendientes, entre 9° y 25° y están disectados por barrancos y cañones submarinos, y afectados por deslizamientos submarinos, depósitos contorníticos y crestas residuales. Los barrancos se extienden hasta el pie de talud y presentan orientaciones NNO-SSE a NNE-SSO. En el extremo oriental, los taludes continentales están cortados por dos cañones submarinos (Algeciras y Ceuta (Figs. 6 y 7). El cañón de Algeciras se localiza en el eje de una bahía de 8 km de anchura y atraviesa todo el margen norte. Su cabecera está definida por el contorno de 60 m, tiene una trayectoria quebrada de dirección general NNO-SSE, con tramos cortos de dirección ONO-ESE. Estos tramos pueden estar controlados por fallas, según tendencias estructurales ya identificadas en el entorno del Campo de Gibraltar (ZAZO *et al.*, 1999; Silva *et al.*, 2006). Las paredes del cañón tienen fuertes pendientes (7° a 12°), y están cortadas por cárcavas. La batimetría sugiere que en su desembocadura se ha formado un cuerpo con geometría de abanico sedimentario con un frente irregular. El cañón de Ceuta se origina al sur de punta Almina en la parte occidental del mar de Alborán. Su curso es arqueado y termina en el extremo oriental de la cuenca de Gibraltar (Fig. 7).

Se han identificado estructuras de deslizamiento submarino que llegan a afectar a la parte superior del talud continental (Figs. 8A y 8B). En el talud norte se han diferenciado dos *masas deslizadas*, la oriental tiene 7,5 km de largo y 3,5 km de ancho, y la occidental 3 km de longitud y 2,1 km de anchura, que han sido interpretados como resultado de un colapso del talud. Este carácter es más evidente en el caso del cuerpo oriental dado que coincide con una cicatriz en el borde de la plataforma de dimensiones y orientación similares (Fig. 8A). Tanto en el talud norte como en el sur se identifican cicatrices de deslizamiento, las más marcadas se sitúan al este de la cresta de Kmara, de 1,3 y 2,8 km de ancho (Fig. 9).

Los depósitos contorníticos comprenden depósitos adosados al talud. Se han localizado depósitos menores a la sombra de las masa deslizadas situadas al sur de punta Carnero; pero la de mayor tamaño corresponde al depósito contornítico de Ceuta, localizada al este del cañón de Ceuta y constituye el talud continental en esa zona (ERCILLA *et al.* 2002).



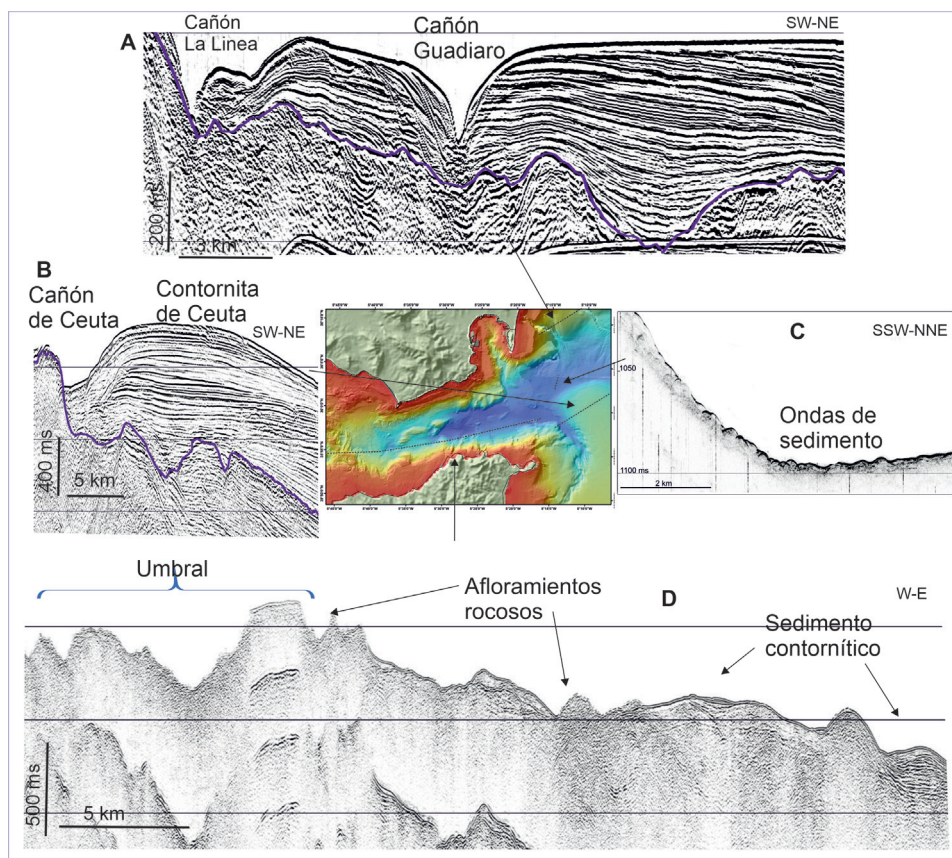


Figura 7. Ejemplos de las características de los fondos de la región del estrecho de Gibraltar en la zona de transición con el mar de Alborán (A) caracterizado por pequeños cañones submarinos y depósitos contorníticos, límite este del Dominio Mediterráneo del Estrecho (B y C) marcado por el cañón de Ceuta y depósitos de corrientes de fondo, y un perfil longitudinal de los dominios Mediterráneo y del Umbral (D) donde se observa la alternancia de depresiones y crestas constituidas por afloramientos rocosos. En azul se ha marcado la base de las unidades del Plioceno.

Las crestas residuales se localizan de forma más marcada en el talud continental meridional. Tienen una dirección NNO-SSE a NNE-SSO y están alineadas con irregularidades de las costas marroquíes y controladas por las tendencias estructurales de las unidades del Complejo de los Flyschs o incluso de la sierra de Jebel Moussa.

Entre los taludes continentales septentrional y meridional se desarrolla un amplio valle conocido como cuenca de Gibraltar. Esta cuenca tiene 34 km de longitud, medida entre el meridiano de punta Europa y las crestas de Híspalis, su anchura varía entre 6 y 9 km y su profundidad disminuye de 960 m en su parte central hasta 600 m al oeste (Figs. 6 y 8). Está dividida en dos por una elevación central de tendencia paralela al eje de la cuenca y al de los taludes (Fig. 8B). Esta elevación consta de

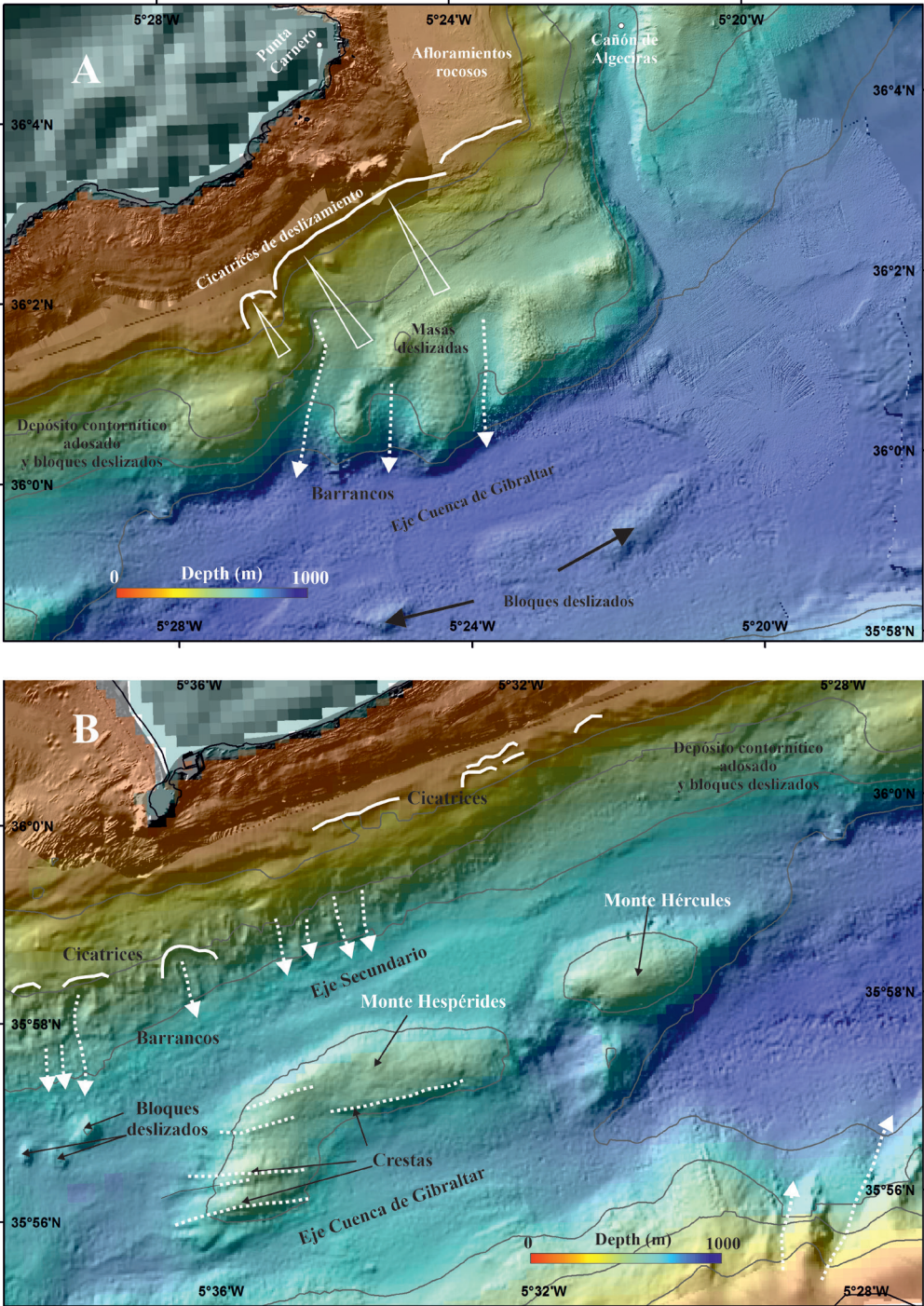


Figura 8. Detalle de la batimetría del borde de la plataforma y el talud septentrional al sur de punta Carnero (A) y de los montes submarinos Hércules y Hespérides en la cuenca de Gibraltar (B).



dos montes, Hespérides (6,7 km de longitud por 2 km de anchura) y Hércules (4,4 km de longitud por 3,3 km de anchura) y sus cimas se localizan a 480 m de profundidad. El monte Hespérides tiene geometría alargada, convexa hacia el noroeste, e internamente está constituido por crestas de tendencia E-O, mientras que el monte Hércules tiene un contorno quasi-romboédrico y dos cimas. El eje principal de la cuenca se sitúa al sur de estos montes submarinos con una tendencia similar al de los taludes que limitan la cuenca (ENE-OSO) y, un segundo eje secundario, con orientación paralela, se sitúa al norte de los montes. Dispersos en el fondo de esta cuenca hay diferentes rasgos morfológicos positivos de decenas de metros de altura que han sido interpretados como bloques deslizados desde los taludes (SANZ et al., 1991) (Fig. 8B).

#### 4.2. Dominio del Umbral

En este dominio, la plataforma continental tiene una anchura en torno a 5,5 km, con pendientes medias entre 0,6° y 0,9°. En la plataforma norte son abundantes las ondas y mega-ondas de sedimentos en el sector interno, formadas por arenas y gravas bio-litoclásticas, mientras que en sus sectores medio y externo hay numerosos afloramientos de las unidades del Complejo de los Flyschs. Estas características son similares en la plataforma sur (SANZ & MAESTRO, 2004). En el talud continental destacan rasgos morfológicos perpendiculares al eje del Estrecho. Los rasgos más significativos son el umbral de Camarinal, las crestas de Hispalis, la depresión de Levante y el resto de depresiones conocidas como Las Pozas por PALOMINO et al. (2009) o Las Hoyas por DE MOL et al. (2012) (Fig. 9).

El umbral de Camarinal es el rasgo morfológico más prominente del estrecho de Gibraltar. Tiene 12 km de longitud y su anchura varía de 2,5 a 4 km. Se extiende en dirección norte-sur con forma arqueada (Figs. 6 y 9). Consta de tres elevaciones: el monte Seco al norte, cuya cima alcanza la profundidad de 90 m; el monte Tartesos en la zona central, con su cima en torno a 150 m de profundidad; la Meseta y la cresta Kmara al sur con la cumbre a una profundidad de 120 m (SANZ et al., 1991; SANZ & MAESTRO, 2004). Este Alto tiene una batimetría abrupta con fuertes pendientes de hasta 19°, tanto al este como al oeste. Los sectores central y meridional tienen un relieve irregular que ha sido atribuido a la ocurrencia de costras carbonatadas cuyo irregular espesor llega a sobrepasar, ocasionalmente, los 50 m. Sobre ellas se asientan colonias de corales hermatípicos de aguas profundas (*Desmophyllum pertusum* Linnaeus, 1758 – conocida previamente como *Lophelia pertusa*; *Dendrophyllia cornigera* Lamarck, 1816; *Madrepora oculata* Linnaeus, 1758; y formas solitarias (*Caryophyllia cyathus* Ellis & Solander, 1786; *Desmophyllum cristagalli* Milne Edwards & Haime, 1848) (IZQUIERDO et al., 1996), alineadas según tendencias NE-SO paralelas a las corrientes del fondo (SANZ et al., 1991; SANDOVAL et al., 1995; 1996; IZQUIERDO et al., 1996; ESTERAS et al., 2000; ÁLVAREZ-PÉREZ et al., 2005; DE MOL et al., 2012). Estos



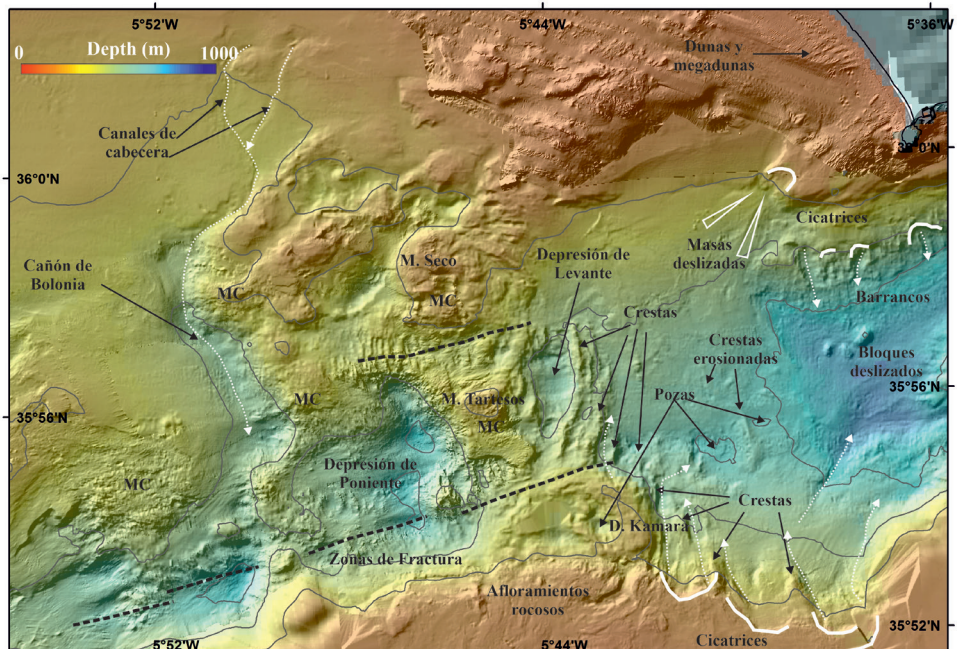


Figura 9. Detalles de la batimetría del Dominio del Umbral y talud meridional, también se observa la morfología del cañón de Bolonia, de los montes Seco y Tartesos, de la cresta Kmara, las crestas de Hispalis, las hoyas de Levante, Poniente y de Las Pozas. MC: Montículos coralígenos.

litohermos resultan de la consolidación de los restos de corales y fragmentos de briozoos y balanús en una matriz micrítica. El Umbral ha sido interpretado por SANZ *et al.* (1989; 1991) y SANDOVAL *et al.* (1996) como un afloramiento de las unidades del Complejo de los Flyschs con un recubrimiento, casi generalizado, de litohermos a partir de la isobata -220 m..

Los afloramientos de las unidades del Complejo de los Flyschs en el monte Seco tienen continuidad hacia el NE con el Banco de los Cabezos en la plataforma continental y con punta Paloma en la costa (ESTERAS *et al.*, 2000) (Figs. 6 y 9). Al norte y al sur del monte Tartesos se han descrito dos paleocanales, de dirección E-O y 1,5 km de anchura, marcados en superficie por dos depresiones con dirección ENE-OSO de más de 300 m y 340 m de profundidad. El canal meridional presenta bajo la costra coralina un depósito de brechas, con un canal erosivo interno relleno de arenas bioclásticas y coronado por un conglomerado lito-bioclástico. Tiene en la actualidad una profundidad mínima de 295 m y define el umbral entre el Mediterráneo y el Atlántico. La base de los paleocanales, aún desconocida, se sitúa entorno a 650 m de profundidad bajo el nivel del mar (ESTERAS *et al.*, 2000). Los paleocanales se encuentran prácticamente rellenos por brechas de materiales procedentes de las unidades del Complejo de los Flyschs, que fueron depositadas por flujos de derrubios procedentes de los taludes norte y sur. Estas brechas están parcialmente cubiertas

por un montículo de calizas bioclásticas cementadas con corales de aguas profundas datados en 150-180 ka con U/Th (ESTERAS *et al.*, 2000). La cresta Kmara es un alto en forma de media luna, de 5,5 km de longitud y entre 2-3 km de anchura, que encierra dos depresiones de más de 300 m de profundidad. Esta cresta ha sido interpretada como afloramientos erosionados de un pliegue de las unidades del Complejo de los Flyschs (SANZ *et al.*, 1991).

Al este del umbral de Camarinal se localizan sucesivamente la depresión de Levante y las crestas de Hispalis (Figs. 6 y 9). La primera tiene 3,5 km de longitud y 1 km de ancho, aumentando su profundidad hacia el norte donde alcanza más de 500 m. Las crestas son un conjunto de tres elevaciones rectilíneas, la principal tiene 5 km de longitud y 0,6 km de anchura, alcanza una profundidad mínima de 280 m con un trazado aproximadamente N-S. Más al este hay otras dos elevaciones de 2,5 km de largo y 0,5 km de ancho. Superpuesto parcialmente a la depresión de Levante y a las crestas de Hispalis se ha localizado un depósito de derrubios. En este sector se ha definido un conjunto de depresiones menores, conocido como Las Pozas, donde se reconocen hasta 15 depresiones de diferentes tamaños (PALOMINO *et al.*, 2009). Su formación está asociada con la erosión diferencial de las unidades del Complejo de los Flyschs.

#### 4.3. Dominio Atlántico

Este dominio aumenta de anchura hacia el oeste debido a la configuración de la costa española, con sectores de mayor longitud de dirección NO-SE y sectores más cortos de dirección NE-SO a ENE-OSO. La plataforma continental tiene una anchura máxima de 13 km en el margen norte, con un gradiente de 0,5°, y de 10 km en el margen sur, con un gradiente de 0,8°. Las unidades del Complejo de los Flyschs afloran en el sector interno de la plataforma de ambos márgenes, mientras que en los sectores medio y externo la superficie del fondo corresponde a una cuña de borde de plataforma de unidades sedimentarias pliocenas y cuaternarias (SANZ *et al.*, 1991). La superficie superior de esta cuña presenta el desarrollo de ondas, megaondas de arena, y dunas sobre una superficie de abrasión (LUJÁN *et al.*, 2018). El talud continental, en ambos márgenes, está controlado por la progradación hacia el mar de las unidades que forman esta cuña sedimentaria y, están disectados por pequeños barrancos (SANZ *et al.*, 1991; SANZ & MAESTRO, 2004). Los elementos morfológicos más importantes de este dominio son: el banco Majuan y la hoya de Poniente, y en menor medida los cañones de Espartel y Bolonia.

El banco Majuan se localiza en la parte central del dominio (Fig. 10). Tiene una orientación ENE-OSO, 18 km de longitud, 7 km de anchura, y su profundidad varía entre 100 y 150 m, alcanzando hasta 60 m (SANZ *et al.*, 1991; SANZ & MAESTRO, 2004). La superficie de su techo tiene un carácter rugoso. Su flanco norte tiene una pendiente de 4,5°, y una profundidad de 250 m, mientras que su flanco sur es más

pronunciado, tiene una pendiente de  $10^\circ$ , y alcanza una profundidad de 400 m, dónde se localiza el canal occidental del estrecho de Gibraltar. El banco está constituido por unidades del Complejo de los Flyschs (MALOD & DIDON, 1975), y se ha descrito como un horst rodeado de unidades pliocenas y cuaternarias (SANZ *et al.*, 1991).

El cañón de Bolonia se sitúa al este del banco Majuan (Fig. 9) a profundidades de entre 250 a 320 m y se caracteriza por fondos marinos irregulares. Este carácter se ha interpretado en su ladera noroeste con un probable origen biogénico (ACOSTA *et al.*, 1983; SANZ *et al.*, 1991). Tiene una longitud de 18 km y se origina en las cercanías del banco del Puerco (Fig. 6) a una profundidad de 60 m. Presenta un primer tramo de 7 km de longitud de orientación NE-SO; un segundo tramo de orientación NNO-SSE también de 7 km de longitud; y un tramo final de tendencia NE-SO que termina a más de 500 m de profundidad en el extremo occidental de la hoya de Poniente (Fig. 9).

La hoya de Poniente se sitúa al oeste del monte Tartesos (Fig. 9). Tiene una geometría en planta ligeramente ovalada e irregular con un eje N-S de 5,5 km y un eje E-O de 6,5 km aproximadamente. Esta internamente articulada en 4 depresiones menores de tendencia general ENE-OSO, cuyas profundidades máximas se encuentran de norte a sur a 510, 585, 630 y 580 m respectivamente.

El cañón de Espartel se localiza en el margen sur (Fig. 6), tiene dirección NNO-SSE, 6 km de longitud, anchuras comprendidas entre 0,4 y 1 km e incisiones entre

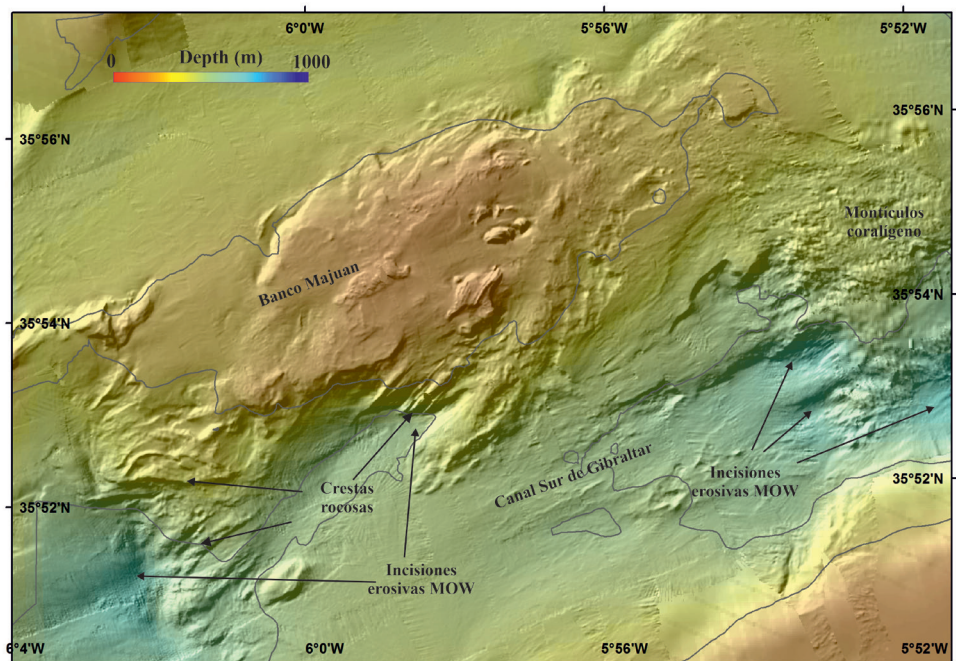


Figura 10. Detalle de la batimetría del entorno del banco Majuan.

40 y 80. Su cabecera se sitúa a 70 m de profundidad y su desembocadura a 290 m, donde genera un pequeño depósito de abanico submarino de 4 km de longitud que se extiende hasta los 390 m de profundidad donde es disectado por el canal occidental del estrecho de Gibraltar. Se trata de un barranco que tiene dos tramos: El superior que se extiende hasta los 160 m de profundidad y es rectilíneo, y el inferior que tiene un meandro controlado por un afloramiento del substrato y se prolonga hasta su desembocadura donde tiene un pequeño depósito de abanico.

#### 4.4. Áreas adyacentes

Los sectores oriental y occidental del Estrecho están influidos por la acción del encauzamiento de las aguas mediterráneas en el mar de Alborán y su desbordamiento en el golfo de Cádiz respectivamente. Este patrón morfosedimentario refleja una combinación de diferentes procesos hidrodinámicos que interactúan con la configuración fisiográfica del propio estrecho de Gibraltar.

En el mar de Alborán los estudios de las facies sedimentarias dominantes indican que desde la apertura del Estrecho la mayor parte de los sedimentos depositados en los taludes y cuencas consisten en depósitos contorníticos (JUAN *et al.*, 2016, 2020; ERCILLA *et al.*, 2016; 2021) que han sido definidos como depósitos contruidos o sustancialmente retrabajados por corrientes de fondo (FAUGÈRES & STOW, 1993) y tienen un amplio rango de tamaños (desde sólo algunos km a varias decenas de km de longitud) y formas (erosivas, deposicionales y mixtas). En el mar de Alborán predominan las formas contorníticas deposicionales. Las de mayor tamaño son depósitos de geometría adosada en los taludes continentales abruptos y altos submarinos, o tabular sobre las cuencas y sector inferior de los taludes. Estos depósitos están esculpidos mayoritariamente por las aguas mediterráneas intermedias que circulan a lo largo del margen norte del mar de Alborán, así como aguas mediterráneas profundas que circulan sobre el margen sur y las cuencas profundas de este mar. Las formas de menor tamaño son depósitos de tipo monticular y laminar adosada (PALOMINO *et al.*, 2011; ERCILLA *et al.*, 2016; JUAN *et al.*, 2016). Estos depósitos se observan en la base, los flancos y las cimas de los altos submarinos, así como en la base de escarpes, y se forman por la aceleración de las corrientes debido a la presencia de irregularidades en el fondo marino. Las formas erosivas (surcos, escarpes erosivos, terrazas) predominan al pie de los altos submarinos y en la parte superior del talud continental, donde las corrientes se aceleran localmente y forman surcos que separan los depósitos (JUAN *et al.*, 2016; 2020). Estos sistemas deposicionales contorníticos están lateralmente interrumpidos por depósitos turbidíticos y deslizamientos, caracterizados por formas lobulares o acuñaadas (ERCILLA *et al.*, 2019). Estos depósitos evidencian un transporte de sedimentos localmente perpendicular al margen y predominan en el margen norte. Sólo el cañón de Ceuta se ha mantenido claramente activo en el margen sur sin presentar depósitos turbidíticos asociados.



Tras la apertura del estrecho de Gibraltar, en el golfo de Cádiz se ha generado un importante sistema deposicional contornítico, desarrollado por la interacción entre el MOW y la topografía del fondo marino que ha sido intensamente estudiado en las últimas décadas (ver HERNÁNDEZ-MOLINA *et al.*, 2016, y las referencias que contiene). En la zona cercana al Estrecho, la alta velocidad del MOW impide el depósito sedimentario, y predominan canales erosivos, terrazas y superficies erosivas (HERNÁNDEZ-MOLINA *et al.*, 2013), mientras que el talud superior presenta un gran depósito adosado donde se excavan canales de origen gravitacional (GARCÍA *et al.*, 2020). A partir de ahí el sistema deposicional refleja la progresiva disminución de la energía del MOW desarrollando cinco grandes sectores deposicionales hacia el ONO (HERNÁNDEZ-MOLINA *et al.*, 2003; 2006; LLAVE *et al.*, 2015). El sector *proximal* es fundamentalmente erosivo, aunque presenta formas sedimentarias de fondo longitudinales, orientadas NO-SE. El sector *de desbordamiento* en el talud medio incluye dos grandes canales contorníticos asociados a terrazas y rasgos de abrasión (HERNÁNDEZ-MOLINA *et al.*, 2014), con un lóbulo sedimentario fangoso-arenoso hacia el SO. El sector *de canales y dorsales* y, el sector *deposicional contornítico*, incluyen un depósito adosado en el talud superior, y grandes crestas sedimentarias de tipo monticular y laminar depositadas entre los relieves positivos del talud medio (STOW *et al.*, 2002) y, están cortados por una serie de canales contorníticos excavados en los flancos meridionales de estos relieves (NELSON *et al.*, 1999; HERNÁNDEZ-MOLINA *et al.*, 2006; GARCÍA *et al.*, 2009; STOW *et al.*, 2013). Por último, en el sector *de cañones submarinos* la sedimentación comienza a estar dominada por procesos turbidíticos, con el desarrollo de grandes cañones submarinos en el margen sud-portugués (MULDER *et al.*, 2006; MARCHÈS *et al.*, 2007; 2010; ROQUE *et al.*, 2012).

#### 4.5. Procesos morfogenéticos

Se proponen varios procesos para la formación de los rasgos morfológicos que caracterizan al estrecho de Gibraltar. Los rasgos más prominentes (montes, bancos, depresiones, crestas,...) de los dominios Mediterráneo, Atlántico y del Umbral se habrían formado por la acción conjunta de los procesos estructurales que deforman las diferentes unidades geológicas que conforman el Estrecho, de su diferente resistencia a la erosión, y de los procesos sedimentarios asociados a corrientes de fondo e inestabilidad sedimentaria gravitacional.

Los procesos tectónicos asociados a la formación del Arco de Gibraltar han deformado las unidades del Complejo de los Flyschs que predominan fundamentalmente en el suelo del estrecho de Gibraltar. No hay grandes evidencias de la actividad de fallas en la formación y configuración actual del Estrecho.

Las propias características de los materiales aflorantes en la superficie del fondo, en ocasiones verticalizadas, así como la ocurrencia de costras de carbonatos y crecimientos coralígenos sobre estos sustratos duros dificultan la determina-

ción de la estructura geológica. Hay algunos rasgos que permiten proponer que los procesos tectónicos han formado fallas transcurrentes de dirección ENE-OSO sinestrales, como son el talud norte del Dominio Mediterráneo con una marcada geometría rectilínea, los canales que limitan el banco Majúan, rasgos rectilíneos en la batimetría, así como la compartimentación en altos y depresiones que se observa en el umbral de Camarinal (LUJÁN *et al.*, 2011). En este sentido, la compartimentación observada en la hoya de Poniente parece más relacionada con efectos erosivos de socavación, si bien su geometría interna coincide con esta tendencia estructural que han podido actuar como elementos de debilidad.

El control de los procesos tectónicos durante el Plioceno-Cuaternario también se ha observado en el Campo de Gibraltar, donde se han descrito fallas de orientación NE-SO sinestrales y NO-SE a ONO-ESE dextrales (ZAZO *et al.*, 1999; SILVA *et al.*, 2006). Este modelo de dos sistemas de fallas de cizalla conjugadas en la clave del Arco de Gibraltar es compatible con el desarrollo de un modelo de tectónica de escape al oeste del Dominio de Alborán, como consecuencia de su movimiento hacia el oeste en un contexto de convergencia NO-SE entre las placas de Eurasia y Nubia (ESTRADA *et al.*, 2018).

Los procesos sedimentarios relacionados con la acción erosiva de las corrientes de fondo han permitido la excavación inicial y agrandamiento subsiguiente del corredor que define el Estrecho. La acción erosiva de tipo convulsivo que representó la inundación atlántica en el Zancliense permitió la excavación inicial del Estrecho. Tras el relleno marino de la cuenca del mar Mediterráneo, las masas de agua mediterráneas, en su camino de salida hacia el océano Atlántico, han permitido la excavación y el agrandamiento progresivo del Estrecho durante el Plioceno y Cuaternario. Sus altas velocidades de circulación, debido al forzamiento de confinamiento de las mismas, han favorecido la erosión de las unidades geológicas que forman su substrato, principalmente las unidades del Complejo de los Flyschs. Estas unidades se caracterizan por la alternancia de formaciones de areniscas y calcarenitas muy compactas resistentes a la erosión y términos más vulnerables de limolitas, argilitas y lutitas más fáciles de erosionar. Esta erosión diferencial ha favorecido la formación de depresiones como la de Levante y Las Pozas en su entorno, y de crestas como las de Hispalis y Kmara, o altos como los montes Tartesos y Seco (SANZ *et al.*, 1991), si bien es frecuente que costras carbonatadas biogénicas y montículos de coral tapicen las cumbres de estas elevaciones (ESTERAS *et al.*, 2000).

Los procesos de corrientes de fondo generados tanto por la masa de agua atlántica superficial en la plataforma continental, especialmente del sector occidental, donde generan diferentes tipos de ondas sedimentarias, como por las masas de aguas mediterráneas profundas han permitido el desarrollo de rasgos contorníticos (depósitos contorníticos adosados al talud, canales y surcos) y formas de fondo. En el Dominio Mediterráneo, las corrientes moldean los parches de sedimento reciente que tapizan localmente la superficie del fondo del Estrecho. En plataforma estos

procesos originan campos de ondas de sedimentos de diferentes dimensiones y tipos, mientras que en la parte profunda generan parches irregulares de sedimentos arenosos y pedregosos, colas de cometa y marcas de socavación. En el Dominio Atlántico generan ondas sedimentarias de diverso tipo localizadas sobre la plataforma (LUJÁN *et al.*, 2018) y en la parte profunda, la acción de transporte, erosión y sedimentación del MOW ha contribuido a la formación de canales y surcos contorníticos (HERNÁNDEZ-MOLINA *et al.*, 2006; 2014), afectados por campos de formas de fondo longitudinales tales como alineaciones superficiales de sedimentos, colas de cometas, cintas de arena y grava y, en algún caso, transversales (dunas), y formas de socavamiento.

Los procesos de inestabilidad sedimentaria también condicionan el agrandamiento del canal de Estrecho durante el Plioceno-Cuaternario. Estos procesos comprenden caídas de bloques, deslizamientos en masa y flujos de sedimento que afectan al talud continental. Los factores desencadenantes estarían relacionados con las elevadas pendientes del talud, generadas por la erosión de las corrientes y asociadas a los altos buzamientos de las formaciones geológicas y a la propia inestabilidad que tienen las unidades del complejo de los Flyschs. La caída de bloques deslizados y los deslizamientos en masa explicarían la formación de las cicatrices de deslizamiento en el talud continental del Dominio Mediterráneo o en la cuenca de Tarifa, al oeste de dicha población. Los flujos de sedimento, tanto en masa como turbidíticos serían los responsables de la excavación de los barrancos y de los cañones, así como del depósito de los abanicos asociados.

## 5. EVOLUCIÓN FUTURA DEL ESTRECHO

Predecir cuál será la evolución futura del estrecho de Gibraltar se podría considerar un ejercicio de ciencia ficción, pero teniendo en cuenta el conocimiento actual del contexto geodinámico donde se ubica el Estrecho y lo que aconteció durante la crisis de salinidad del Messiniense, podemos aventurar un posible escenario bastante plausible, aunque simplificado. Hay que tener en cuenta dos factores geodésicos básicos, por un lado, la dinámica del propio Dominio de Alborán, sobre el que se sitúa en superficie el estrecho de Gibraltar, como una pequeña placa o dominio cortical situado por encima de las dos placas principales y con una cierta movilidad diferencial; y en segundo lugar, los modelos de movimiento relativo entre las placas de Eurasia y Nubia.

Las medidas geodésicas indican que el frente del Arco de Gibraltar tiene tendencia a moverse hacia el oeste si bien con una tasa muy baja en torno a 0,5 mm/año (GONZÁLEZ DEL CASTILLO *et al.*, 2015; PALANO *et al.*, 2015). Este movimiento favorecería la formación y actividad de estructuras conjugadas de dirección ONO-ESE dextrales y ENE-OSO sinestrales siguiendo un modelo de tectónica de escape. Estas estructuras, al igual que el propio Arco de Gibraltar y sus movimientos, se super-



pondrían al movimiento de las placas favoreciendo la formación de zonas tectónicas de debilidad en las áreas más superficiales.

Los modelos de movimiento relativo entre las placas de Eurasia y Nubia son clave para este ejercicio de predicción, así tenemos que la velocidad de aproximación de la placa de Nubia en relación a Eurasia es de 4,93 mm/año (ARGUS et al., 2010). La anchura mínima del Estrecho es de 14,6 km, si asumimos que la velocidad de aproximación entre ambas orillas es de 4,93 mm/año, con una simple relación matemática obtenemos que estas se juntarán dentro de 2,9 Ma., lo cual tendría implicaciones geológicas, oceanográficas y sociales. La primera consecuencia de esta situación sería la unión física en superficie de los dominios corticales de Europa y África, permitiendo el flujo de las futuras poblaciones en ambos sentidos, tal como ocurrió durante la crisis de salinidad del Messiniense (GARCÍA-ALIX et al., 2016) así como cambios en los ecosistemas terrestres debido a esta unión entre los dos continentes y en los ecosistemas marinos debido a la separación física del océano Atlántico y el mar Mediterráneo. Al igual que en aquella época, la formación de una barrera continental (o la unión entre ambos continentes) interrumpiría el flujo de agua atlántica y debido al déficit hidrológico del Mediterráneo éste se evaporaría y podría entrar en una segunda crisis de salinidad.

Llevando aún más lejos este ejercicio de predicción, podríamos aventurar lo que sucedería en la cuenca de Alborán, donde actualmente ya se ha iniciado un proceso de indentación tectónica, evidenciado por un frente de deformación, que se localiza en la Dorsal de Alborán, producido por el desplazamiento de la placa de Nubia hacia el norte (ESTRADA et al., 2018). La parte emergida de esta dorsal forma la isla de Alborán. Asumiendo una anchura de 180 km para ambas orillas del mar de Alborán y la misma velocidad de aproximación, en 36,5 Ma las actuales costas de Marruecos y la de España se fusionarán probablemente en una gran cordillera que quedaría integrada con las cordilleras Béticas y Rif. Para ver una reconstrucción paleogeográfica más detallada a escala global y con una predicción futura de 250 millones de años se recomienda ver el video del enlace <https://www.youtube.com/watch?v=uLahVJNnoZ4> (SCOTSE, 2004).

#### BIBLIOGRAFÍA

- ACOSTA, J., HERRANZ, P., PALOMO, C., SANZ, J.L. & SAN GIL, C. (1983) Características estructurales y tectónicas de la parte occidental del estrecho de Gibraltar. *Trabajos del Instituto Español de Oceanografía* 43, 75-104.
- ALVAREZ-PÉREZ, G., BUSQUETS, P., DE MOL, B., SANDOVAL, N.G., CANALS, M. & CASAMOR, J.L. (2005) Deep-water coral occurrences in the Strait of Gibraltar, En: A. FREIWALD & M. ROBERTS Eds. *Cold-Water Corals and Ecosystems*, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg: 207-221..
- AMBAR I. & HOWE M.R. 1979. Observations of the Mediterranean outflow I. Mixing in the Mediterranean outflow. *Deep-Sea Research* 26A: 535-554.

- ARGUS, D. F., GORDON, R. G., HEFLIN, M. B., MA, C., EANES, R. J., WILLIS, PELTIER W.R. & OWEN, S. E. 2010. The angular velocities of the plates and the velocity of the Earth's centre from space geodesy. *Geophysical Journal International*, 180 (3): 913-960.
- BALANYÁ, J.C., CRESPO-BLANC, A., DÍAZ AZPIROZ, M., EXPÓSITO, I. & LUJÁN, M. 2007. Structural trend line pattern and strain partitioning around the Gibraltar Arc accretionary wedge: Insights as to the mode of orogenic arc building. *Tectonics*, 26 (2): n°. TC2005.
- BALANYÁ, J.C. & GARCÍA-DUEÑAS, V. 1988. El cabalgamiento cortical de Gibraltar y la tectónica de Béticas y Rif. En: *Actas del Segundo Congreso Geológico de España (Simposios)*, Sociedad Geológica de España, Granada: 35-44.
- BARINGER, M.O.N. & PRICE, J.F. 1997. Momentum and Energy Balance of the Mediterranean Outflow. *Journal of Physical Oceanography*, 27. 1678-1692.
- BLANC, P. L. 2002. The opening of the Plio-Quaternary Gibraltar Strait: assessing the size of a cataclysm. *Geodinamica Acta*, 15 (5-6): 303-317.
- CAMPILLO, A., MALDONADO, A. & MAUFFRET, A. 1992. Stratigraphic and tectonic evolution of the western Alboran sea: Late Miocene to recent. *Geo-Marine Letters*, 12: 165-172.
- CHERUBIN L., CARTON X., PAILLET J., MOREL Y. & SERPATTE A. 2000. Instability of the Mediterranean Water undercurrents southwest of Portugal: effects of baroclinicity and topography. *Oceanologica Acta*, 23 (5): 551-573.
- CRIDO-ALDEANUEVA, F., GARCÍA-LAFUENTE, J., VARGAS, J. M., DEL RÍO, J., VÁZQUEZ, A., REUL, A., & SÁNCHEZ, A. 2006. Distribution and circulation of water masses in the Gulf of Cadiz from in situ observations. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 53 (11-13): 1144-1160.
- CRIDO-ALDEANUEVA, F., GARCÍA-LAFUENTE, J., NAVARRO, G. & RUIZ, J. 2009. Seasonal and interannual variability of the surface circulation in the eastern Gulf of Cadiz (SW Iberia). *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 114 (C01011).
- DO Couto, D. 2014. *Evolution géodynamique de la Mer d'Alborán par l'étude des bassins sédimentaires*. Doctoral dissertation. Sciences de la Terre. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, Français. ffnnt: 2014PA066019ff. fftel-01148777f
- DE MOL, B., AMBLAS, D., ALVAREZ-PÉREZ, G., BUSQUETS, P., CALAFAT, A., CANALS, M., DURAN, R., LA-VOIE, C., ACOSTA, J. & MUÑOZ, A. 2012. Cold-Water Coral Distribution in an Erosional Environment: The Strait of Gibraltar Gateway. En: P.T. HARRIS, E.K. BAKER (Eds.) *Seafloor Geomorphology as Benthic Habitat*, Ch 45, Elsevier: 635-643.
- DIDON, J., DURAND-DELGA, M. & KORNPROBST, J. 1973. Homologies géologiques entre les deux rives du Détroit de Gibraltar. *Bulletin de la Société Géologique de France* (7) XV (2): 77-105.
- ERCILLA, G., BARAZA, J., ALONSO, B., ESTRADA, F., CASAS, D. & FARRÁN, M. 2002. The Ceuta Drift, Alboran Sea, southwestern Mediterranean. *Geological Society Memoir*, 22 (1): 155-170.
- ERCILLA, G., JUAN, C., HERNÁNDEZ-MOLINA, F.J., BRUNO, M., ESTRADA, F., ALONSO, B., CASAS, D., FARRAN, M., LLAVE, E., GARCÍA, M., VÁZQUEZ, J.T., D'ACREMONTE, E., GORINI, C., PALOMINO, D., VALENCIA, J., BOUCHTA, E.M. & AMMAR, A. 2016. Significance of bottom currents in deep-sea morphodynamics: An example from the Alboran Sea. *Marine Geology* 378: 157-170.
- ERCILLA, G., JUAN, C., PERIÁÑEZ, R., ALONSO, B., ABRIL, J.M., ESTRADA, F., CASAS, D., VÁZQUEZ, J.T., D'ACREMONTE, E., GORINI, C., EL MOUMNI, B., DO Couto, D. & VALENCIA, J. 2019. Influence of alongslope processes on modern turbidite systems and canyons in the Alboran Sea (southwestern Mediterranean) *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 144: 1-16.

- ERCILLA, G., VÁZQUEZ, J.T., ALONSO, B., BÁRCENAS, P., CASAS, D., D'ACREMONT, E., ESTRADA, F., FERNÁNDEZ-SALAS, L.M., GALINDO-ZALDÍVAR, J., JUAN, C., LOBO, F., LÓPEZ-GONZÁLEZ, N., PALOMINO, D., SÁNCHEZ-GUILLAMÓN, O., CHOURAK, M., GIL, A., GÓMEZ-BALLESTEROS, M., EL MOUMNI, B., PELÁEZ, J.A., VALENCIA, J., & GORINI, C. 2021. Seafloor morphology and processes in the Alboran Sea. En: BAÉZ J.C., VÁZQUEZ, J.T., CAMIÑAS, J.A. & MALOULI IDRISSI, M. Eds. *Alboran Sea - Ecosystems and Marine Resources*. Springer, Cham: 111–156.
- ESTERAS, M., IZQUIERDO, J., SANDOVAL, N.G. & BAHMAD, A. 2000. Evolución morfológica y estratigráfica Plio-Cuaternaria del Umbral de Camarinal (Estrecho de Gibraltar) basada en sondeos marinos. *Revista Sociedad Geológica de España* 13: 539-550.
- ESTERAS, M., MUÑOZ, P., SANDOVAL, N.G. 1988. *Mapa geológico del Estrecho de Gibraltar. Orilla Norte*. e:1/100.000. Ed. SECEGSA (D.L.: M-32623-1.988).
- ESTRADA, F., ERCILLA, G., GORINI, C., ALONSO, B., VÁZQUEZ, J.T., GARCÍA-CASTELLANOS, D., JUAN, C., MALDONADO, A., AMMAR, A. & ELABBASSI, M. 2011. Impact of pulsed Atlantic water inflow into the Alborán Basin at the time of the Zanclean flooding. *Geo-Marine Letters* 31: 361–376. <https://doi.org/10.1007/s00367-011-0249-8>.
- ESTRADA, F., GALINDO-ZALDÍVAR, J., VÁZQUEZ, J.T., ERCILLA, G., D'ACREMONT, E., ALONSO, B. & GORINI, C. 2018. Tectonic indentation in the central Alboran Sea (Westernmost Mediterranean) *Terra Nova*, 30: 24-33. DOI: 10.1111/ter.12304.
- EXPÓSITO, I., BALANYÁ, J.C., CRESPO-BLANC, A., DÍAZ-AZPIROZ, M. & LUJÁN, M. 2012. Overthrust shear folding and contrasting deformation styles in a multiple decollement setting, Gibraltar Arc external wedge. *Tectonophysics*, 576-577: 86-98.
- FAUGÈRES, J.C. & STOW, D.A.V. 1993. Bottom-current-controlled sedimentation: a synthesis of the contourite problem. *Sedimentary Geology*, 82 (1–4):287-297.
- GARCÍA-ALIX, A., MINWER-BARAKAT, R., MARTÍN SUÁREZ, E., FREUDENTHAL, M., AGUIRRE, J. & KAYA, F. 2016. Updating the Europe–Africa small mammal exchange during the late Messinian. *Journal of Biogeography*, 43 (7): 1336-1348.
- GALINDO-ZALDÍVAR, J., GONZÁLEZ-LODEIRO, F. & JABALOY, A. 1989. Progressive extensional shear structures in a detachment contact in the western Sierra Nevada (Betic Cordilleras, Spain). *Geodinamica Acta*, 3: 73-85.
- GARCÍA, M., HERNÁNDEZ-MOLINA, F.J., LLAVE, E., STOW, D.A.V., LEÓN, R., FERNÁNDEZ-PUGA, M.C., DIAZ DEL RÍO, V. & SOMOZA, L. 2009. Contourite erosive features caused by the Mediterranean Outflow Water in the Gulf of Cadiz: Quaternary tectonic and oceanographic implications. *Marine Geology*, 257 (1–4): 24-40.
- GARCÍA, M., LLAVE, E., HERNÁNDEZ-MOLINA, F.J., LOBO, F.J., ERCILLA, G., ALONSO, B., CASAS, D., MENA, A. & FERNÁNDEZ-SALAS, L.M. 2020. The role of late Quaternary tectonic activity and sea-level changes on sedimentary processes interaction in the Gulf of Cadiz upper and middle continental slope (SW Iberia). *Marine and Petroleum Geology* 121: 104595.
- GARCÍA-CASTELLANOS, D., ESTRADA, F., JIMÉNEZ-MUNT, I., GORINI, C., FERNÁNDEZ, M., VERGÉS, J. & DE VICENTE, R. 2009. Catastrophic flood of the Mediterranean after the Messinian salinity crisis. *Nature* 462 (10) <https://doi.org/10.1038/nature08555>.
- GARCÍA-CASTELLANOS, D. & VILLASEÑOR, A. 2011. Messinian salinity crisis regulated by competing tectonics and erosion at the Gibraltar arc. *Nature*, 480 (7377): 359-363.
- GARCÍA-DUEÑAS, V., BALANYÁ, J.C. & MARTÍNEZ-MARTÍNEZ, J.M. 1992. Miocene extensional detachments in the outcropping basement of the northern Alboran Basin and their tectonic implications. *Geo-Marine Letters*, 12: 88 – 95.
- GARCÍA-DUEÑAS, V., BALANYÁ, J.C., ESTERAS, M., SANDOVAL, N.G. & BAHMAD, A. 1990. La formación del Arco de Gibraltar y su evolución tectónica neógena. III *Colloque International sur la Liaison Fixe Europe-Afrique a travers le Déroit de Gibraltar*. Marrakech, 1990.

- GARCÍA-LAFUENTE, J., DELGADO, J., CRIADO-ALDEANUEVA, F., BRUNO, M., DEL RÍO, J. & VARGAS, J.M. 2006. Water mass circulation on the continental shelf of the Gulf of Cádiz. *Deep-Sea Research II* 53: 1182-1197.
- GONZÁLEZ-CASTILLO, L., GALINDO-ZALDIVAR, J., DE LACY, M.C., BORQUE, M.J., MARTÍNEZ-MORENO, F.J., GARCÍA-ARMENTEROS, J.A. & GIL, A.J. 2015. Active rollback in the Gibraltar Arc: Evidences from CGPS data in the western Betic Cordillera. *Tectonophysics*, 663: 310-321.
- GOY, J.L., ZAZO, C., SILVA, P.G., LARIO, J., BARDAJÍ, T. & SOMOZA, L. 1995. Evaluación geomorfológica del comportamiento neotectónico del Estrecho de Gibraltar (zona Norte) durante el Cuaternario. *IV Coloquio Internacional sobre el enlace fijo del Estrecho de Gibraltar*, Sevilla 1995, I. Medio Físico. SECEG, S.A. Madrid: 55-69.
- HAQ, B., GORINI, C., BAUR, J., MONERON, J. & RUBINO, J.L. 2020. Deep Mediterranean's Messinian evaporite giant: how much salt? *Global Planetary Change* 184: n° 103052. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2019.103052>.
- HERNÁNDEZ-MOLINA, F. J., LLAVE, E., SOMOZA, L., FERNÁNDEZ-PUGA, M.C., MAESTRO, A., LEÓN, R., MEDIALDEA, T., BARNOLAS, A., GARCÍA, M., DÍAZ-DEL-RÍO, V., FERNÁNDEZ-SALAS, L.M., VÁZQUEZ, J.T., LOBO, F.J., ALVEIRINHO DIAS, J.M., RODERO, J. & GARDNER, J. 2003. Looking for clues to paleoceanographic imprints: A diagnosis of the Gulf of Cadiz contourite depositional systems. *Geology* 31: 19-22.
- HERNÁNDEZ-MOLINA, F.J., LLAVE, E., STOW, D.A.V., GARCÍA, M., SOMOZA, L., VÁZQUEZ, J.T., LOBO, F.J., MAESTRO, A., DÍAZ DEL RÍO, V., LEÓN, R., MEDIALDEA, T. & GARDNER, J. 2006. The contourite depositional system of the Gulf of Cádiz: A sedimentary model related to the bottom current activity of the Mediterranean outflow water and its interaction with the continental margin. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 53: 1420-1463.
- HERNÁNDEZ-MOLINA, F.J., LLAVE, E., PREU, B., ERCILLA, G., FONTAN, A., BRUNO, M., SERRA, N., GOMIZ, J.J., BRACKENRIDGE, R.E., SIERRO, F.J., STOW, D.A.V., GARCÍA, M., JUAN, C., SANDOVAL, N. & ARNAIZ, A. 2013. Contourite processes associated with the Mediterranean Outflow Water after its exit from the Strait of Gibraltar: Global and conceptual implications. *Geology* 42 (3): 227-230.
- HERNÁNDEZ-MOLINA, F.J., STOW, D.A.V., ALVAREZ-ZARIKIAN, C.A., ACTON, G., BAHR, A., BALESTRA, B., DUCASSOU, E., FLOOD, R., FLORES, J.A., FUROTA, S., GRUNERT, P., HODELL, D., JIMENEZ-ESPEJO, F., KIM, J.K., KRISSEK, L., KURODA, J., LI, B., LLAVE, E., LOFI, J., LOURENS, L., MILLER, M., NANAYAMA, F., NISHIDA, N., RICHTER, C., ROQUE, C., PEREIRA, H., SANCHEZ GOÑI, M.F., SIERRO, F.J., SINGH, A.D., SLOSS, C., TAKASHIMIZU, Y., TZANOVA, A., VOELKER, A., WILLIAMS, T. & XUAN, C. 2014. Onset of Mediterranean outflow into the North Atlantic. *Science* 344 (6189): 1244-1250.
- HERNÁNDEZ-MOLINA, F.J., SIERRO, F.J., LLAVE, E., ROQUE, C., STOW, D.A.V., WILLIAMS, T., LOFI, J., VAN DER SCHEE, M., ARNAIZ, A., LEDESMA, S., ROSALES, C., RODRIGUEZ-TOVAR, F.J., PARDO-IGUZZQUIZA, E. & BRACKENRIDGE, R.E. 2016. Evolution of the Gulf of Cadiz margin and southwest Portugal contourite depositional system: tectonic, sedimentary and paleoceanographic implications from IODP expedition 339. *Marine Geology* 337: 7-39.
- HSÜ, K.J., RYAN, W.B.F. & CITA, M.B. 1973. Late Miocene desiccation of the Mediterranean. *Nature* 242 (5395): 240-244.
- IZQUIERDO, F.J., ESTERAS, M. & SANDOVAL, N.G. 1996. Depósitos coralinos litificados en el Estrecho de Gibraltar. *Geogaceta*, 20 (2): 401-404.
- JUAN, C., ERCILLA, G., HERNÁNDEZ-MOLINA, F.J., ESTRADA, F., ALONSO, B., CASAS, D., GARCÍA, M., FARRAN, M., LLAVE, E., PALOMINO, D., VÁZQUEZ, J.-T., MEDIALDEA, T., GORINI, C., D'ACREMONT, E., EL MOUMNI, B. & AMMAR, A., 2016. Seismic evidence of current-controlled sedimentation in the Alboran Sea during the Pliocene and Quaternary: Palaeoceanographic implications. *Marine Geology* 378: 292-311.

- JUAN, C., ERCILLA, G., ESTRADA, F., ALONSO, B., CASAS, D., VÁZQUEZ, J.T., D'ACREMONT, E., MEDIALDEA, T., HERNÁNDEZ-MOLINA, F.J., GORINI, C., EL MOUMNI, B. & VALENCIA, J. 2020. Multiple factors controlling the deep marine sedimentation of the Alborán Sea (SW Mediterranean) after the Zanclean Atlantic Mega-flood. *Marine Geology*, 423: 106138.
- KRIJGSMAN, W., GABOARDI, S., HILGEN, F.J., IACCARINO, S., DE KAENEL, E. & VAN DER LAAN, E. 2004. Revised astrochronology for the Ain el Beida section (Atlantic Morocco): no glacio-eustatic control for the onset of the Messinian Salinity Crisis. *Stratigraphy* 1: 87–101.
- LLAVE, E., HERNÁNDEZ-MOLINA, F.J., ERCILLA, G., ROQUE, C., VAN ROOIJ, D., GARCÍA, M., JUAN, C., MENA, A., BRACKENRIDGE, R., JANÉ, G., STOW, D. & GÓMEZ-BALLESTEROS, M. 2015. Procesos sedimentarios por orrientes de fondo a lo largo del margen continental ibérico. *Boletín Geológico y Minero*, 126 (2-3): 219-256.
- LOGET, N., DRIESSCHE, J.V.D. & DAVY, P. 2005. How did the Messinian salinity crisis end?. *Terra Nova*, 17 (5): 414-419.
- LOGET, N. & VAN DEN DRIESSCHE, J.V.D. 2006. On the origin of the Strait of Gibraltar. *Sedimentary Geology*, 188: 341-356.
- LOUARN, E. & MORIN, P. 2011. Antarctic intermediate water influence on Mediterranean Sea water outflow. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 58 (9): 932-942.
- LUJÁN, M., CRESPO-BLANC, A., COMAS, M. 2011. Morphology and structure of the Camarinal Sill from high-resolution bathymetry: evidence of fault zones in the Gibraltar Strait. *Geo-Marine Letters*, 31: 163-174.
- LUJÁN, M., LOBO, F.J., BRUNO, M. & DE CASTRO, S. 2018. Morpho-stratigraphic features of the northern shelf of the Strait of Gibraltar: Tectonic and sedimentary processes acting at different temporal scales. *Continental Shelf Research*, 162: 13-26.
- LUJÁN, M., STORTI, F., BALANYÁ, J.-C., CRESPO-BLANC, A. & ROSSETTI, F. 2003. Role of décollement material with different rheological properties in the structure of the Aljibe thrust imbricate (Flysch Trough, Gibraltar Arc): An analogue modelling approach. *Journal of Structural Geology*, 25 (6): 867-881.
- MALOD, J.A., & DIDON, J. 1975. Étude géologique par sismique réflexion et carottage de roches du plateau continental de la baie de Cadix (Espagne), *Comptes Rendues Academie Sciences Paris, Ser. D*, 280: 149–152.
- MASCLE, G. & MASCLE, J. 2019. The Messinian salinity legacy: 50 years later. *Mediterranean Geoscience Reviews*, 1 (1): 5-15.
- MARCHÉS, E., MULDER, T., CREMER, M., BONNEL, C., HANQUIEZ, V., GONTHIER, E. & LECROART, P. 2007. Contourite drift construction influenced by capture of Mediterranean Outflow Water deep-sea current by the Portimão submarine canyon (Gulf of Cadiz, South Portugal) *Marine Geology* 242. 247-260.
- MARCHÉS, E., MULDER, T., GONTHIER, E., CREMER, M., HANQUIEZ, V., GARLAN, V. & LECROAT, P. 2010. Perched lobe formation in the Gulf of Cadiz: Interactions between gravity processes and contour currents (Algarve Margin, Southern Portugal). *Sedimentary Geology* 229: 81-24.
- MULDER, T., LECROART, P., HANQUIEZ, V., MARCHES, E., GONTHIER, E., GUEDES, J.C., THIÉBOT, E., JAAIDI, B., KENYON, N., VOISSET, M., PEREZ, C., SAYAGO, M., FUCHEY, Y. & BUJAN, S. 2006. The western part of the Gulf of Cadiz: contour currents and turbidity currents interactions. *Geo-Marine Letters* 26: 31-41.
- NARANJO, C., GARCÍA-LAFUENTE, J., SÁNCHEZ-GARRIDO, J.C., SÁNCHEZ-ROMÁN, A. & DELGADO-CABELLO, J. 2012. The Western Alboran Gyre helps ventilate the Western Mediterranean Deep Water through Gibraltar. *Deep Sea Research* 1 63:157–163.



- NELSON C.H., BARAZA J., MALDONADO A., RODERO J., ESCUTIA C. & BARBER J.H. 1999. Influence of the Atlantic inflow and Mediterranean outflow currents on Late Quaternary sedimentary facies of the Gulf of Cadiz continental margin. *Marine Geology* 155: 99-129.
- PALANO, M., GONZÁLEZ, P.J., & FERNÁNDEZ, J. 2015. The diffuse plate boundary of Nubia and Iberia in the Western Mediterranean: Crustal deformation evidence for viscous coupling and fragmented lithosphere. *Earth and Planetary Science Letters*, 430: 439-447. doi:10.1016/j.epsl.2015.08.040
- PALOMINO, D., DÍAZ DEL RÍO, V., VÁZQUEZ, J.T., FERNÁNDEZ SALAS, L.M. 2009. Evidencia de fuertes erosiones por abrasión hídrica en el Estrecho de Gibraltar: Aspectos morfométricos. En J.A. MORALES, M. CANTANO, A. RODRÍGUEZ-RAMÍREZ & I. DELGADO Eds. *Nuevas Contribuciones sobre Geomorfología Litoral*, Sociedad Española de Geomorfología, Huelva: 59-62.
- PALOMINO, D., VÁZQUEZ, J.-T., ERCILLA, G., ALONSO, B., LÓPEZ-GONZÁLEZ, N. & DÍAZ-DEL-RÍO, V. 2011. Interaction between seabed morphology and water masses around the seamounts on the Motril Marginal Plateau (Alboran Sea, Western Mediterranean). *Geo-Marine Letters* 31: 465-479.
- RAMÍREZ, T., MUÑOZ, M., REUL, A., GARCÍA-MARTÍNEZ, M. C., MOYA, F., VARGAS-YÁÑEZ, M., & BAUTISTA, B. 2021. The Biogeochemical Context of Marine Planktonic Ecosystems. En: BAEZ, J. C., VÁZQUEZ, J. T., CAMIÑAS, J. A., & MALOULI IDRISI, M., Eds. *Alboran Sea - Ecosystems and Marine Resources*. Springer, Cham: 207-246.
- ROQUE, C., DUARTE, H., TERRINHA, P., VALADARES, V., NOIVA, J., CACHÃO, M., FERREIRA, J., LEGOINHA, P. & ZITELLINI, N. 2012. Pliocene and Quaternary depositional model of the Algarve margin contourite drifts (Gulf of Cadiz, SW Iberia): Seismic architecture, tectonic control and paleoceanographic insights. *Marine Geology*, 303–306: 42-62.
- ROVERI, M., FLECKER, R., KRIJGSMAN, W., LOFI, J., LUGLI, S., MANZI, V., SIERRO, F.J., BERTINI, A., CAMERLENGHI, A., DE LANGE, G. & GOVERS, R. 2014. The Messinian salinity crisis: past and future of a great challenge for marine sciences. *Marine Geology* 352: 25–58.
- SÁNCHEZ-LEAL, R.F., BELLANCO, M.J., FERNÁNDEZ-SALAS, L.M., GARCÍA-LAFUENTE, J., GASSER-RUBINAT, M., GONZÁLEZ-POLA, C., HERNÁNDEZ-MOLINA, F.J., PELEGRÍ, J.L., PELIZ, A., RELVAS, P., ROQUE, D., RUIZ-VILLARREAL, M., SAMMARTINO, S. & SÁNCHEZ-GARRIDO, J.C. 2017. The Mediterranean Overflow in the Gulf of Cadiz: A rugged journey. *Science Advances*, 3 (11): n° eaao0609.
- SANDOVAL, N., IZQUIERDO, J. & SANZ, J.L. 1995. Fisiografía y geología del área del umbral del Estrecho de Gibraltar. Corredor Punta Paloma (España) – Punta Malabata (Marruecos) IV *Coloquio Internacional sobre el enlace fijo del Estrecho de Gibraltar*. Sevilla: 9-18.
- SANDOVAL, N., SANZ, J.L. & IZQUIERDO, J. 1996. Fisiografía y geología del umbral del Estrecho de Gibraltar. *Geogaceta* 20: 343-346.
- SANZ, J.L., ACOSTA, J. & HERRANZ, P. 1989. Morfología y sedimentación del Estrecho de Gibraltar. En: F. DÍAZ DEL OLMO, F. & RODRÍGUEZ VIDAL, J. Eds. *El Cuaternario en Andalucía Occidental*, AEQUA Monografías 1: 145-153.
- SANZ, J.L., ACOSTA, J., ESTERAS, M., HERRANZ, P., PALOMO, C. & SANDOVAL, N. 1991. Prospección geofísica del Estrecho de Gibraltar. *Publicaciones Especiales del Instituto Español de Oceanografía* 7: 1-48.
- SANZ, J.L. & MAESTRO A. 2004. El margen continental del Estrecho de Gibraltar. En: MARTÍN SERRANO, A. Eds., *Mapa Geomorfológico de España y del margen continental a escala 1:1.000.000*. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid: 201-207.
- SERRA, N., AMBAR, I. & KÄSE, R. H. 2005. Observations and numerical modelling of the Mediterranean outflow splitting and eddy generation. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 52 (3-4): 383-408.



- SCOTSESE, C.R. (2004) *Plate Tectonics and Paleogeography* (animation), PALEOMAP Project, University of Texas at Arlington, Arlington, Texas (12:24) <https://www.youtube.com/watch?v=uLahVJNnoZ4> [Consulta: 17-02-2023]
- SILVA, P.G., GOY, J.L., BARDAJÍ, T., LARIA, J., SOMOZA, L., LUQUE, L. & GONZÁLEZ-HERNÁNDEZ, F.M. 2006. Neotectonic fault mapping at the Gibraltar Strait tunnel area, Bolonia Bay (south Spain) *Engineering Geology* 84: 31-47.
- STOW, D.A.V., FAUGÈRES, J.-C., HOWE, J.A., PUDSEY, C.J. & VIANA, A.R. 2002. Bottom Currents, Contourites and Deep-Sea Sediment Drifts: Current State-of-the-Art. En: STOW, D.A.V., PUDSEY, C.J., HOWE, J.A., FAUGÈRES, J.-C. & VIANA, A.R. Eds. *Deep-Water Contourite Systems: Modern Drifts and Ancient Series, Seismic and Sedimentary Characteristics*. Geological Society of London, Memoire 22: 7-20.
- STOW, D.A.V., HERNÁNDEZ-MOLINA, F.J., LLAVE, E., BRUNO, M., GARCÍA, M., DÍAZ DEL RÍO, V., SOMOZA, L. & BRACKENRIDGE, R.E. 2013. The Cadiz Contourite Channel: sandy contourites, bedforms and dynamic current interaction. *Marine Geology* 343: 99-114.
- VÁZQUEZ, J.T., ERCILLA, G., CATALÁN, M., DO Couto, D., GALINDO-ZALDÍVAR, J., JUAN, C., PALOMINO, D., VEGAS, R., ALONSO, B., CHALOUAN, A., AMMAR, A., AZZOUZ, O., BENMAKHOUL, M., D'ACREMONT, E., GORINI, C., MARTOS, Y. & SANZ DE GALDEANO, C. 2021. A Geological history for the Alboran Sea region. En: BAÉZ J.C., VÁZQUEZ, J.T., CAMIÑAS, J.A. & MALOULI IDRISI, M. Eds. *Alboran Sea - Ecosystems and Marine Resources*. Springer, Cham: 111-156.
- WARREN, J.K. 2010. Evaporites through time: tectonic, climatic and eustatic controls in marine and nonmarine deposits. *Earth Science Reviews* 98: 217-268.
- ZAZO, C., SILVA, P.G., GOY, J.L., HILLAIRE-MARCEL, C., LARIO, J., BARDAJÍ, T. & GONZALEZ, A. 1999. Coastal uplift in continental collision plate boundaries: data from the last interglacial marine terraces of the Gibraltar Strait area (south Spain). *Tectonophysics* 301: 95-109.
- ZITELLINI, N., GRÁCIA, E., MATIAS, L., TERRINHA, P., ABREU, M.A., DE ALTERIIS, G., HENRIET, J.P., DAÑOBEITIA, J.J., MASSON, D.G., MULDER, T., RAMELLA, R., SOMOZA, L. & DIEZ, S. 2009. The quest for the Africa-Eurasia plate boundary west of the Strait of Gibraltar. *Earth and Planetary Science Letters*, 280 (1-4): 13-50.

# Geomorfología de las costas ibéricas del estrecho de Gibraltar: transición paisajística y morfodinámica entre ámbitos atlántico y mediterráneo

## *Geomorphology of the Iberian coasts of the Strait of Gibraltar: landscape transition and morphodynamics between the Atlantic and Mediterranean realms*

**F. Javier Gracia<sup>1</sup>, Juan Montes<sup>1</sup>, Laura Del Río<sup>1</sup>, Javier Benavente<sup>1</sup>,  
Theocharis A. Plomaritis<sup>2</sup>, María Aranda<sup>3</sup> & Antonio Martínez<sup>3</sup>**

*1. Dpto. de Ciencias de la Tierra, Universidad de Cádiz. CASEM, Campus del Río San Pedro, 11510 Puerto Real, Cádiz (javier.gracia@uca.es)*

*2. Dpto. de Física Aplicada, Universidad de Cádiz. CASEM, Campus del Río San Pedro, 11510 Puerto Real, Cádiz*

*3. TRAGSATEC, c/ Julián Camarillo, 6B, 28037 Madrid*

**PALABRAS CLAVE:** estrecho de Gibraltar, geomorfología litoral, acantilados, playas, dunas

**KEY WORDS:** Strait of Gibraltar, coastal geomorphology, cliffs, beaches, dunes

### RESUMEN

El estrecho de Gibraltar es una zona de transición oceanográfica y continental de gran trascendencia ambiental bajo diversos puntos de vista. Coincide con un límite convergente de placas tectónicas, lo que resulta en una importante actividad neotectónica que favorece el movimiento vertical de bloques condicionando una estabilidad o incluso un descenso del nivel del mar relativo. En estas costas abundan los acantilados sobre distintas litologías, con vistosas formas de meteorización y que en ocasiones presentan perfiles complejos, controlados por la interacción histórica entre movimientos verticales y procesos de erosión costera. Las costas bajas de la zona consisten en playas, dunas y marismas, con un gran contraste entre los ámbitos atlántico y mediterráneo. En el ámbito atlántico, meso a micromareal, abundan las playas progradantes y las grandes dunas móviles, asociadas a fuertes vientos del este, así como las marismas mesomareales. En el ámbito mediterráneo, la falta de sedimentos y el rango micromareal producen playas pequeñas, de grano grueso, dunas algo más modestas y práctica ausencia de marismas. La bahía de Algeciras supone una transición entre estos dos ámbitos. Las corrientes de deriva litoral, dirigidas hacia el sur, son muy importantes y su bloqueo por obras portuarias da lugar a situaciones locales de erosión costera. Todos estos aspectos hacen del Estrecho un área con una gran geodiversidad, con ejemplos idóneos para comprender los diferentes procesos y formas costeras, por lo que se propone ampliar el grado de protección y la divulgación de sus valores geológicos y geomorfológicos.

## ABSTRACT

The Strait of Gibraltar is a very important transition zone between two marine basins and continents, under different scopes. It coincides with a convergent tectonic plate limit, which results in an important neotectonic activity. The consequences of this situation include vertical movement of blocks, or the stability or even falling of the regional relative sea level. On this coast, cliffs are common, on different lithologies, with outstanding weathering forms. They often present complex profiles, conditioned by the interaction between the vertical movements and the coastal erosion processes. Low coasts in the zone consist of beaches, dunes, and salt marshes, with a notable contrast between the Atlantic and the Mediterranean sides. The Atlantic side, meso to microtidal, contains abundant prograding beaches and big mobile dunes, associated with strong easterly winds, and also mesotidal salt marshes. On the Mediterranean side, the scarcity of available sediments and the microtidal regime produce small beaches of coarse sediments, modest dunes, and a virtual absence of salt marshes. The Bay of Algeciras is a transition zone between these two sides. The littoral drift currents, directed to the South, are very important and their blockage by harbour structures locally produce coastal erosion. All these aspects make the Strait a zone with great geodiversity, with examples adequate to understand different coastal processes and forms. For these reasons, an extension of its present grade of protection and divulgation of its geological and geomorphological values is proposed.

## 1. INTRODUCCIÓN

En geología dinámica, geomorfología y geografía física, así como en otras ciencias de la naturaleza, las zonas de transición son muy interesantes puesto que a ellas se asocian distintos gradientes que condicionan cambios rápidos en espacios relativamente reducidos. En el caso costero, su interés es si cabe aún mayor, ya que de por sí la costa es un ámbito de frontera y de fuertes gradientes ambientales entre sistemas continentales y marinos. En ese sentido, el estrecho de Gibraltar (Figura 1) es uno de los más importantes del planeta por conectar/separar dos grandes ámbitos marinos y continentales muy contrastados.

Bajo la óptica geológica, el Estrecho coincide con el límite convergente entre las placas tectónicas ibérica (euro-asiática) y africana (ZAZO *et al.*, 1999), lo que le confiere una complejidad especial, además de una importante actividad sismotectónica reciente y actual. Su gran riqueza paisajística, que incluye playas, sistemas dunares, acantilados, plataformas rocosas, marismas, lagunas costeras temporales, fondos marinos arenosos y rocosos, además de sierras, piedemontes, valles, etc. (DEL RÍO *et al.*, 2008) llevaron a declararlo parque natural marítimo-terrestre en 2003.

El presente trabajo pretende realizar un ensayo de síntesis sobre la morfología y la dinámica costeras del estrecho de Gibraltar en el lado ibérico. El objetivo principal de esta aportación consiste en identificar los factores que influyen en la transición paisajística y morfodinámica que se da en las costas de la región, cuáles son sus tendencias actuales, así como su riqueza patrimonial geológica.

Para ello abordaremos en primer lugar el papel que ha jugado la evolución geológica reciente en la generación de las principales morfoestructuras que conforman el relieve emergido del Estrecho, los depósitos cuaternarios asociados y las costas rocosas actuales derivadas de dicha evolución. A continuación se expondrá la dinámica actual de las costas del Estrecho, desde los agentes físicos dinámicos responsables de su comportamiento (viento, oleaje, mareas, etc.) hasta las formas costeras más destacadas (playas, dunas y humedales costeros), sus características morfológicas, ritmos de variación y tendencias observadas. Finalizaremos con unas consideraciones finales sobre los factores que controlan la transición de formas y procesos a lo largo de las costas del Estrecho, así como los elementos principales del patrimonio geológico y geomorfológico de la zona.

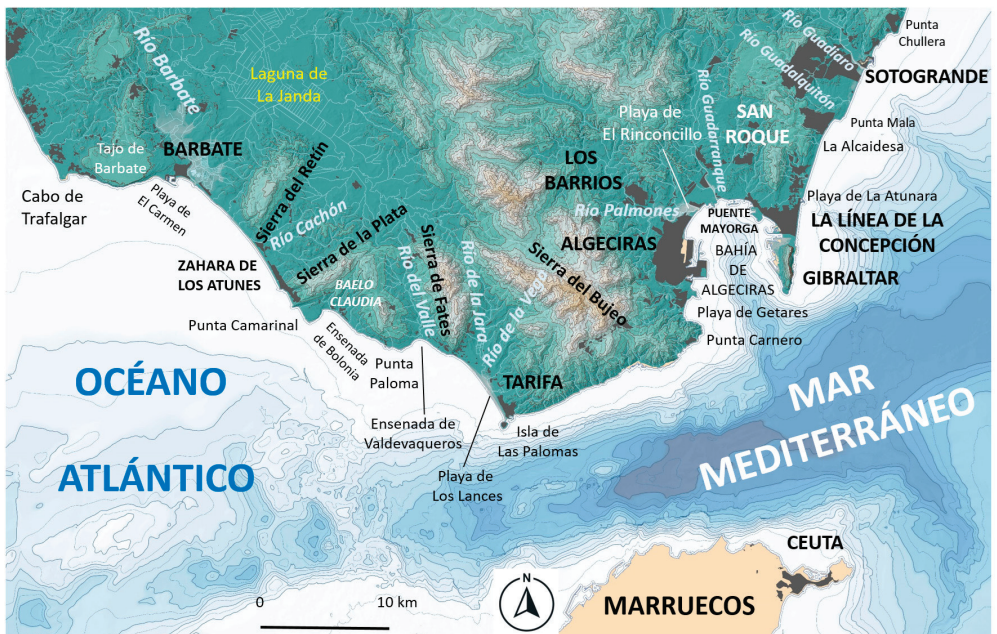


Figura 1. Principales topónimos y elementos geográficos del estrecho de Gibraltar. Topografía obtenida del Centro de Descargas del Centro Nacional de Información Geográfica (CNIG) (<https://centrodedescargas.cnig.es/>) (Instituto Geográfico Nacional). Batimetría obtenida de la European Marine Observation and Data Network (EMODnet)

## 2. MARCO MORFOESTRUCTURAL. COSTAS ROCOSAS Y VARIACIONES RELATIVAS DEL NIVEL DEL MAR.

El marco geológico del estrecho de Gibraltar está constituido por un borde convergente de placas tectónicas, que forma el arco bético-rifeño, donde el

Estrecho constituye la cuña de acreción de un borde de subducción asociado al movimiento hacia el oeste de la microplaca de Alborán, en el contacto entre las placas europea y africana (GUTSCHER *et al.*, 2002). En este complejo ámbito afloran diferentes unidades pertenecientes al Complejo del Campo de Gibraltar, de edad Cretácico-Mioceno inferior, y formado por el flysch del Campo de Gibraltar (RUIZ *et al.*, 1994). El flysch está compuesto por un conjunto de depósitos turbidíticos, cretácicos y terciarios, plegados y fallados por las distintas fases tectónicas alpinas. En los flysch cretácicos predominan las arcillas y margas, características de la llamada “Unidad de Almarchal”, que aflora en las ensenadas de Bolonia, Valdevaqueros y Los Lances (Figura 1). Entre los flysch terciarios destacan dos unidades: la “Unidad del Aljibe” o Manto Numídico (GUTIÉRREZ-MAS *et al.*, 1991), que incluye la formación de areniscas silíceas del Aljibe, la cual constituye las sierras al oeste de Tarifa, y la “Unidad de Algeciras”, de materiales más finos, que aflora principalmente al este de Tarifa, en los cerros del Estrecho.

En el Mioceno medio y superior, hasta el Tortoniense, se dieron los movimientos tectónicos principales de carácter vertical y la estructuración de las unidades que conforman el Campo de Gibraltar, mediante un conjunto de cabalgamientos complejos hacia el oeste (RODRÍGUEZ VIDAL & GRACIA, 2004). Las distintas escamas cabalgantes, formadas por areniscas de la Unidad del Aljibe, se desplazaron en su mayoría sobre un parautoctono constituido por las arcillas y margas de la Unidad del Almarchal. Posteriormente tuvo lugar la actuación de una tectónica de desgarre según accidentes dextrales paralelos al Estrecho, que provocó el giro y el deslizamiento gravitacional de las escamas más elevadas y el cambio a un régimen compresivo en sentido N-S (GONZÁLEZ LASTRA *et al.*, 1990).

El cierre del Estrecho durante el Messisiense, así como los fuertes descensos del nivel del mar Mediterráneo en esa época provocados por una intensa evaporación, influyeron en una importante incisión vertical de la red fluvial en esa vertiente, lo que llevó a la generación de profundos valles y cañones fluviales. Posteriormente, en el Zanclicense, bien por la actividad tectónica (LOGET & VAN DEN DRIESSCHE, 2006), o bien por procesos de erosión (PALOMINO *et al.*, 2009; GARCÍA-CASTELLANOS & VILLASEÑOR, 2011), tuvo lugar la reapertura del Estrecho y la rápida inundación del mar del Alborán y del resto del Mediterráneo durante el Plioceno inferior.

La actividad tectónica continuó durante el Cuaternario mediante la activación de un conjunto de fallas de direcciones NE-SO y NO-SE, algunas de ellas sismogénicas (SILVA *et al.*, 2006; GRÜTZNER *et al.*, 2012), que mediante un sistema conjugado, dieron lugar a bloques tectónicos con movimientos verticales diferenciales (ZAZO *et al.*, 1999). Se generaron así tanto relieves elevados como hundidos, con un fuerte control estructural. Entre los primeros destaca la zona central del Estrecho, entre Tarifa y Algeciras, así como el peñón de Gibraltar, constituido por calizas jurásicas (RODRÍGUEZ VIDAL *et al.*, 2004). Los bloques hundidos corresponden

a depresiones tectónicas, asociadas tanto a relevos distensivos entre fallas direccionales (como la depresión de la Janda, hoy ocupada por un sistema lacustre), como asociadas a la distensión E-O de fallas normales orientadas N-S (como la depresión de Barbate, hoy ocupada por un amplio conjunto de marismas).

Durante el Cuaternario, las sucesivas variaciones relativas del nivel del mar dieron lugar a un conjunto de depósitos costeros formados por playas y dunas fósiles que hoy día se reparten a lo largo de toda la costa del Estrecho y que fueron cartografiados en detalle por GONZÁLEZ LASTRA *et al.* (1990) y MARTÍN-SERRANO *et al.* (2012). Su análisis altimétrico, datación y correlación regional, así como las condiciones paleoambientales de formación de los distintos niveles fueron estudiadas por ZAZO *et al.* (1999; 2008a; 2008b). Cabe destacar que la distribución altimétrica de niveles de terrazas marinas pleistocenas muestra una clara desviación positiva de más de 20 m a lo largo del Estrecho, lo cual es indicativo de un proceso reciente de elevación tectónica asociado a la actividad de las numerosas fallas en la región, bajo un régimen compresivo N-S a NNO-SSE (ZAZO *et al.*, 1999). Esta tendencia se constata de manera muy notoria en el peñón de Gibraltar, en el que se reconoce una secuencia escalonada de tres tramos de cantil-talud (Figura 2A; Rodríguez Vidal & Gracia, 2000), así como varios niveles escalonados de terrazas marinas (Figura 2B); su determinación altimétrica y datación permitieron a RODRÍGUEZ VIDAL *et al.* (2004) establecer tasas de elevación tectónica del Peñón durante el Pleistoceno. Dicho estudio permite deducir una disminución progresiva de la tasa de elevación, desde los  $0,33 \pm 0,05$  mm/año para el periodo 240-220 ka, hasta descender a los 0,05 mm/año en el periodo 180-100 ka, y tras un posible evento cosísmico hace unos 90 ka, reducirse a apenas 0,01 mm/año en los últimos 80.000 años (Figura 2C).

En cuanto a los registros eólicos cuaternarios, nuevamente el peñón de Gibraltar constituye un ejemplo destacado, donde CÁCERES *et al.* (2013) distinguieron varios episodios de eolización entre 130 y 95 ka.

La evolución holocena de estas costas se ha registrado tanto en depósitos de relleno de lagunas costeras como en cordones litorales relictos. Entre los primeros destaca el correspondiente a la laguna asociada al istmo arenoso que une el peñón de Gibraltar con la llanura costera de La Línea de la Concepción (Clemente-Pérez *et al.*, 2016). Entre los segundos cabe citar el conjunto de cordones históricos preservados en la llanura litoral de Los Lances (Tarifa), cartografiados e interpretados por GRACIA *et al.* (2004) como generados durante épocas romana y medieval.

Las costas rocosas del Estrecho están asociadas a los bloques tectónicos elevados cuyo relieve cae abruptamente al mar, lo cual es común en las principales sierras formadas por series del flysch, que producen acantilados en areniscas (GUTIÉRREZ-MAS *et al.*, 2016). No obstante, no son raros los escarpes desarrollados



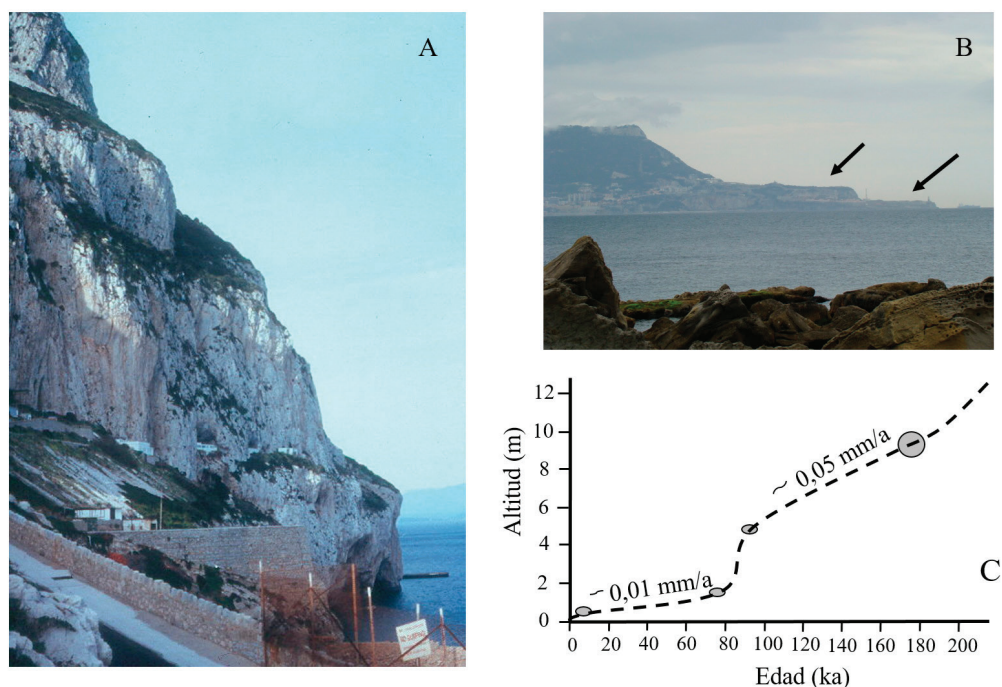


Figura 2. Registros eustáticos cuaternarios en el peñón de Gibraltar. A: acantilado compuesto en el lado mediterráneo del Peñón; B: Terrazas marinas escalonadas en su extremo meridional. C: Variación de nivel del mar relativo durante los últimos 200.000 años a partir de la datación de depósitos cuaternarios (modificado de RODRÍGUEZ VIDAL *et al.*,

sobre depósitos cuaternarios antiguos (ZAZO *et al.*, 1999), como los que conforman punta Camarinal (SILVA *et al.*, 2006), o lo que coronan la isla de las Palomas, en Tarifa (Figura 3A). En el tramo Tarifa – Algeciras los acantilados en areniscas presentan una gran vistosidad, ya que es habitual encontrar los estratos del flysch en disposición vertical, formando a menudo plataformas rocosas. Dado que las areniscas son rocas de cierta resistencia, mientras que las margas son fácilmente erosionables, la erosión diferencial por el oleaje ha dado como resultado que en bajamar los estratos de arenisca aparezcan alineados y separados por pasillos margosos que quedan inundados por el agua (Figura 3B).

Por otro lado, las areniscas miocenas en todo este tramo están expuestas a la presencia de sales aportadas por la maresía, así como a la acción de los fuertes vientos que azotan el Estrecho. Como consecuencia de ambos factores se dan intensos procesos de meteorización, fundamentalmente de haloclastismo, que genera espectaculares superficies rocosas alveolizadas y tafonizadas, junto con una acusada erosión diferencial que produce pináculos y resaltes muy llamativos (Figura 3C y D). Aparte de los acantilados desarrollados sobre areniscas, cabe citar los escarpes calcáreos del peñón de Gibraltar, sobre el que existe un sistema kárstico



Figura 3. Costas rocosas entre Tarifa y Algeciras. A: Acantilados de la isla de las Palomas (Tarifa), sobre areniscas del flysch coronadas por una terraza marina pleistocena. B: Plataforma de erosión diferencial sobre areniscas y margas del flysch de Algeciras (punta Carnero). C: Meteorización diferencial de areniscas al sur del casco urbano de Tarifa; D: Intensa alveolización en los afloramientos de punta Carnero.

de gran espectacularidad. La base de los escarpes alberga un buen número de cuevas y grutas, cuyo interior contiene registros morfosedimentarios cuaternarios de enorme interés paleoambiental y paleoantropológico (RODRÍGUEZ VIDAL & CÁCERES, 2020).

En lo que se refiere a las variaciones actuales del nivel del mar, las costas del Estrecho muestran una tendencia a la estabilidad o incluso periodos de ligero descenso del nivel relativo (Figura 4). Este comportamiento contrasta notablemente con los registros históricos recientes de los mareógrafos de Cádiz o de Málaga, en claro ascenso. Este comportamiento aparentemente anómalo del nivel del mar podría estar relacionado con el leve pero todavía activo ascenso tectónico de algunos de los tramos costeros del Estrecho, que posiblemente compense la tendencia regional a la subida del nivel del mar.

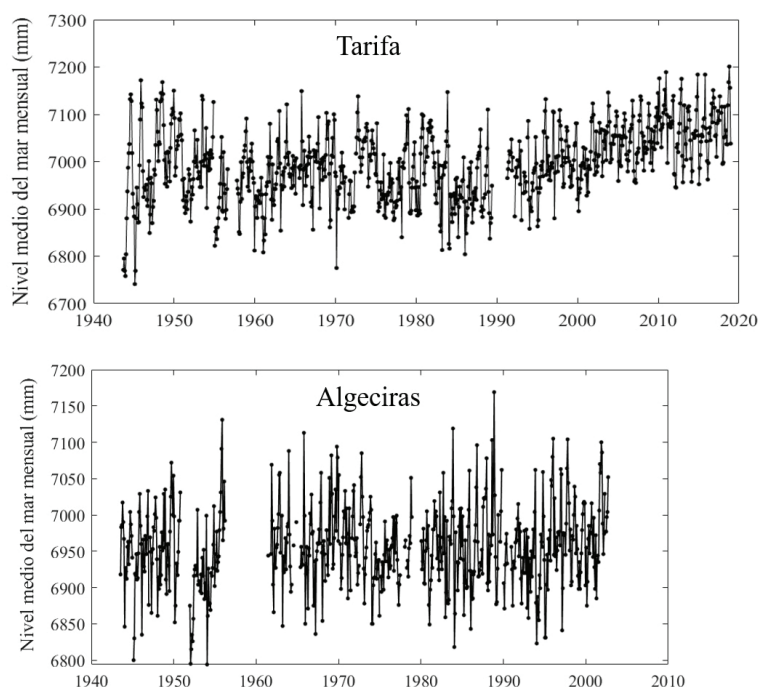


Figura 4. Variaciones recientes del nivel del mar registradas en los mareógrafos de Tarifa y Algeciras, obtenidos del Permanent Service for Mean Sea Level (<https://psmsl.org/data/obtaining/stations/488.php>).

### 3. MARCO OCEANOGRÁFICO ACTUAL: VIENTO, OLAJE, MAREAS Y CORRIENTES

Los vientos predominantes en el estrecho de Gibraltar presentan una marcada dualidad, con direcciones de procedencia este-sureste (levante), y oeste-suroeste (poniente) (DORMAN *et al.*, 1995). Los primeros presentan altas velocidades, atenuándose de forma progresiva hacia la parte atlántica (GRACIA & BENAVENTE, 2000). Debido a la dirección de procedencia, al *fetch* y a la orientación de la costa, estos vientos tienen una influencia opuesta en los procesos costeros de cada zona. El oleaje en la zona se considera de baja energía y presenta una fuerte dualidad acorde a los citados patrones de viento y la orientación de la costa (Figura 5). En la parte atlántica la altura media significativa del oleaje es inferior a 1 m, aunque puede sobrepasar los 3 m en condiciones de tormenta (DEL RÍO *et al.*, 2012). En la parte mediterránea la altura media significativa del oleaje es inferior a 0,75 m, pudiendo alcanzar los 5 m en condiciones de tormenta (MONTES, 2021). En el interior de la bahía de Algeciras, debido a su situación protegida ante los oleajes de levante y poniente predominantes en la zona, la altura significativa media es alrededor de 0,1 m y en condiciones de tormenta no sobrepasa 1,5 m de altura (MONTES, 2021).

Las corrientes de deriva litoral en la zona (Figura 5) están relacionadas con los citados regímenes de oleaje. En la parte atlántica se dirige principalmente hacia el suroeste, mientras que en la parte mediterránea se dirige hacia el suroeste. En el interior de la bahía de Algeciras originariamente seguía un sentido horario, pero actualmente está fuertemente influenciada por grandes estructuras antrópicas que han generado, en algunos puntos, una inversión de la corriente de deriva litoral (MONTES, 2021).

La marea, de carácter semidiurno, varía sustancialmente a un lado y otro del Estrecho, con rangos desde mesomareal en la parte atlántica hasta micromareal en la bahía de Algeciras y costa mediterránea. La disminución brusca de la anchura de la plataforma continental al sur del cabo Trafalgar provoca una caída muy importante del rango mareal medio, que en mareas vivas es de 2,30 m en Barbate, 1,22 m en Tarifa y 1 m en Algeciras (DEL RÍO *et al.*, 2019).

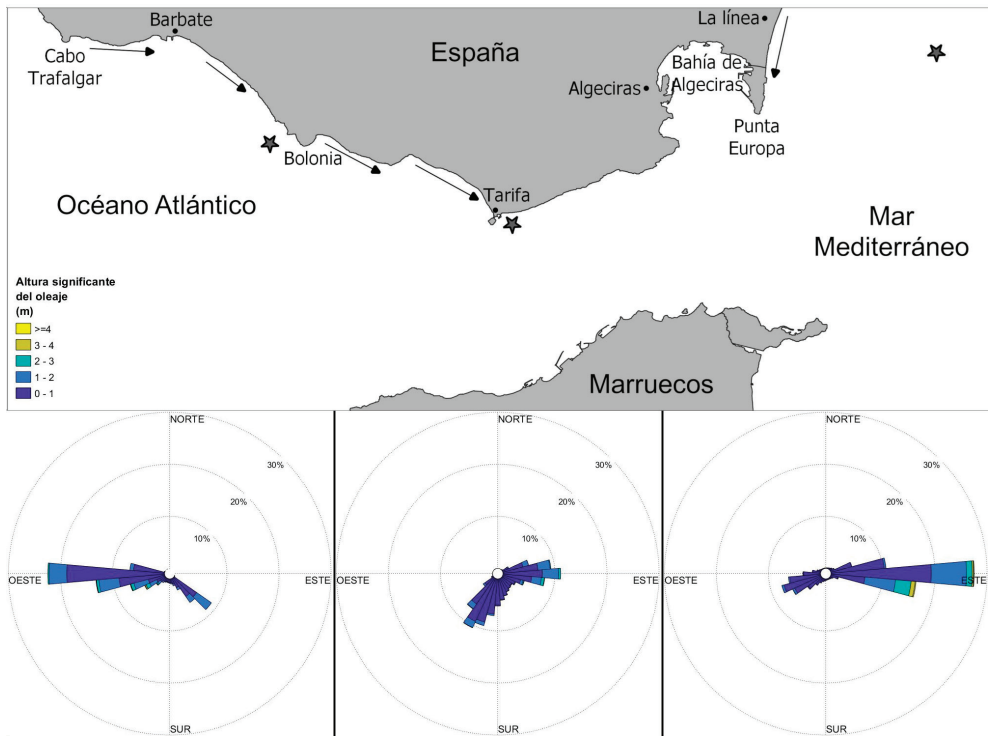


Figura 5. Rosas de oleaje para la zona Atlántica (izquierda, punto SIMAR 6040020), para la zona del Estrecho (centro, boya de Tarifa) y para la zona Mediterránea (derecha, punto SIMAR 2022074). Los asteriscos indican la posición de cada punto de oleaje (datos proporcionados por Puertos del Estado, <https://www.puertos.es/>). Las flechas indican la dirección de la corriente de deriva litoral dominante.



#### 4. COSTAS ARENOSAS: PLAYAS

Las playas en el litoral ibérico del estrecho de Gibraltar se distribuyen a lo largo de las distintas ensenadas que forman esta zona costera, presentando diversas morfologías. Entre el cabo Trafalgar y la punta de Tarifa dominan las playas rectilíneas, largas y expuestas, como las de Zahara (Barbate) o Los Lances (Tarifa), aunque la presencia de las bahías en Z de Bolonia y Valdevaqueros determina la existencia de tramos protegidos en la zona norte de ambas ensenadas. Asimismo, en algunos puntos aparecen pequeñas playas en bolsillo, asociadas a los relieves de las sierras que llegan a la costa. Todas las playas están formadas por arenas de cuarzo con tamaño de grano de fino a medio (DEL RÍO *et al.* 2019). Hacia el Mediterráneo, las playas se distribuyen en la bahía de Algeciras y en el tramo de costa situado entre Gibraltar y punta Chullera. Aquí las playas son generalmente rectilíneas, alineadas con la deriva y formadas por arenas de tamaño medio en la bahía de Algeciras y arenas gruesas en el litoral mediterráneo (MONTES, 2021).

La variación en los condicionantes geológicos y oceanográficos a lo largo de la zona determina que el comportamiento morfodinámico de las playas también presente gradaciones importantes. La aplicación de índices morfodinámicos clásicos como el parámetro de escala de surf (GUZA & INMAN, 1975), el parámetro de similaridad de surf (BATTJES, 1974) y el parámetro de Dean (GOURLAY, 1968; DEAN, 1973), permite clasificar a la mayor parte de las playas como de tipo intermedio a lo largo de todo el año, según los criterios de WRIGHT & SHORT (1984) (BENAVENTE *et al.*, 2015a). Tan sólo las playas de ambos extremos de la zona de estudio se comportan de forma diferente, ya que la playa de Barbate muestra un perfil claramente disipativo en invierno (DEL RÍO *et al.*, 2019), y las playas del sector mediterráneo, como La Atunara (La Línea de la Concepción) y Sotogrande (San Roque), presentan todo el año perfiles con morfología típicamente reflectiva (MONTES *et al.*, 2017).

La clasificación de MASSELINK & SHORT (1993), introduciendo el rango mareal relativo (RTR), corrobora el comportamiento reflectivo de las playas mediterráneas, con escasa variabilidad estacional tanto morfológica como morfodinámica, ya que sus cambios se producen por retroceso paralelo del perfil, sin apenas cambios de pendiente (MONTES, 2021). En cambio, los perfiles de las playas atlánticas sí muestran variaciones estacionales, ya que pivotan en torno al nivel de pleamar entre los meses de verano y de invierno (DEL RÍO *et al.*, 2019). En general, prácticamente todas las playas de la zona de estudio quedarían clasificadas como playas dominadas por el oleaje (MASSELINK & SHORT, 1993; SHORT, 2006), con escasa influencia mareal incluso en la fachada atlántica, con valores del RTR inferiores a 3 (DEL RÍO *et al.*, 2019). Cabe destacar asimismo que la mayor parte de las playas presentan con frecuencia barras intermareales y/o formas rítmicas (BENAVENTE *et al.*, 2015a).

El comportamiento morfodinámico de las playas está influido por las áreas fuente de sus sedimentos, especialmente donde las variaciones de la altura de ola

son pequeñas, y por tanto los cambios espacio-temporales en el tamaño de grano adquieren mayor relevancia (BENAVENTE *et al.*, 2015a). En este sentido, las playas en el entorno del estrecho de Gibraltar están alejadas de los principales ríos, por lo que sus sedimentos proceden de pequeños cursos fluviales con sedimentos poco maduros, y de la erosión de los acantilados costeros, siendo por tanto relativamente más gruesos.

En lo que respecta a las tendencias evolutivas de las playas, también muestran una gran variabilidad (Figura 6), relacionada con la heterogeneidad de la costa y la diversidad de factores que contribuyen a los balances erosión/acreción en las distintas playas (DEL RÍO *et al.* 2013; BENAVENTE *et al.*, 2015b). En la fachada atlántica predomina la estabilidad, aunque se han registrado retrocesos importantes en zonas puntuales en las últimas décadas. Así, por ejemplo, la rotación de la flecha litoral de Barbate genera erosión en el extremo libre de la playa de El Carmen, con tasas de retroceso de hasta 1,1 m/año, y acreción en el extremo adosado al puerto de Barbate (DEL RÍO *et al.*, 2013). El sector central de la playa de Bolonia se ha erosionado a un ritmo medio cercano a 1 m/año desde los años 50 del siglo XX, al igual que el extremo occidental de la playa de Valdevaqueros, en este último caso relacionado con la exposición a los temporales de levante (DEL RÍO *et al.*, 2013).

En la bahía de Algeciras, la evolución reciente de la línea de costa está ligada al masivo desarrollo industrial y portuario de la zona a partir de los años 60 del siglo pasado, con la construcción de numerosas infraestructuras artificiales (rellenos, diques, espigones, escolleras, etc.) (Manno *et al.*, 2016). Los cambios más importantes se han registrado en la playa de El Rinconcillo-Palmones (Algeciras), que ha basculado en torno a su sector central. Su extremo sur ha avanzado, adosado al dique del puerto de Algeciras, mientras que la playa y dunas del extremo norte han retrocedido a una tasa media de 0,5 m/año debido a los cambios en la deriva litoral y los patrones de propagación del oleaje, provocados por las mencionadas infraestructuras (MONTES, 2021). Por causas similares, las playas de Guadarranque y Puente Mayorga (San Roque), en el sector noreste de la Bahía, retrocedieron en las últimas décadas del siglo XX, pero posteriormente fueron estabilizadas mediante estructuras de ingeniería costera, y su situación resguardada en la Bahía evita que se sigan erosionando (DEL RÍO *et al.*, 2019).

En cuanto al sector mediterráneo, la mayor parte de las playas presentan un comportamiento estable. Sin embargo, la zona situada en torno a la desembocadura del río Guadiaro registra una importante erosión (Figura 7), con una tasa media de retroceso en la playa de Sotogrande en torno a los 3 m/año desde la década de los 70 del siglo XX (BENAVENTE *et al.*, 2015b). En algunos puntos de este sector, el retroceso de la línea de costa en los últimos 50 años supera los 200 m, fundamentalmente debido a la construcción del puerto deportivo de Sotogrande en 1986 (MONTES, 2021). La desaparición de la playa afectó a las viviendas de la urbanización de Sotogrande, construidas con posterioridad al comienzo de la erosión, lo que llevó a la construcción de escolleras y espigones para su protección (BENAVENTE *et al.*, 2015b).





Figura 6. Tendencias de la línea de costa en el estrecho de Gibraltar entre 1956 y 2016 (modificado de MONTES, 2021).

En lo referente a los riesgos que afectan en la actualidad a las playas del estrecho de Gibraltar, cabe destacar la relevancia de los temporales marítimos como generadores de riesgos de erosión e inundación. La intensidad de los daños causados por un temporal depende de su magnitud relativa (COOPER *et al.*, 2004), es decir, de la relación entre la altura de ola durante el temporal y la altura de ola media en la zona. En este sentido, al ser el área del Estrecho una costa de baja energía, los temporales de gran intensidad, ya sean de poniente en la fachada atlántica o de levante en la mediterránea, pueden producir daños significativos en las playas, que necesitan de un largo periodo de tiempo para recuperarse (BENAVENTE *et al.*, 2000). Las dunas pueden tardar aún más, ya que requieren grandes cantidades de sedimento y periodos de tiempo prolongados para reconstruirse y recuperar el frente dunar perdido (LENTZ & HAPKE, 2011). Como se mencionó anteriormente, los temporales

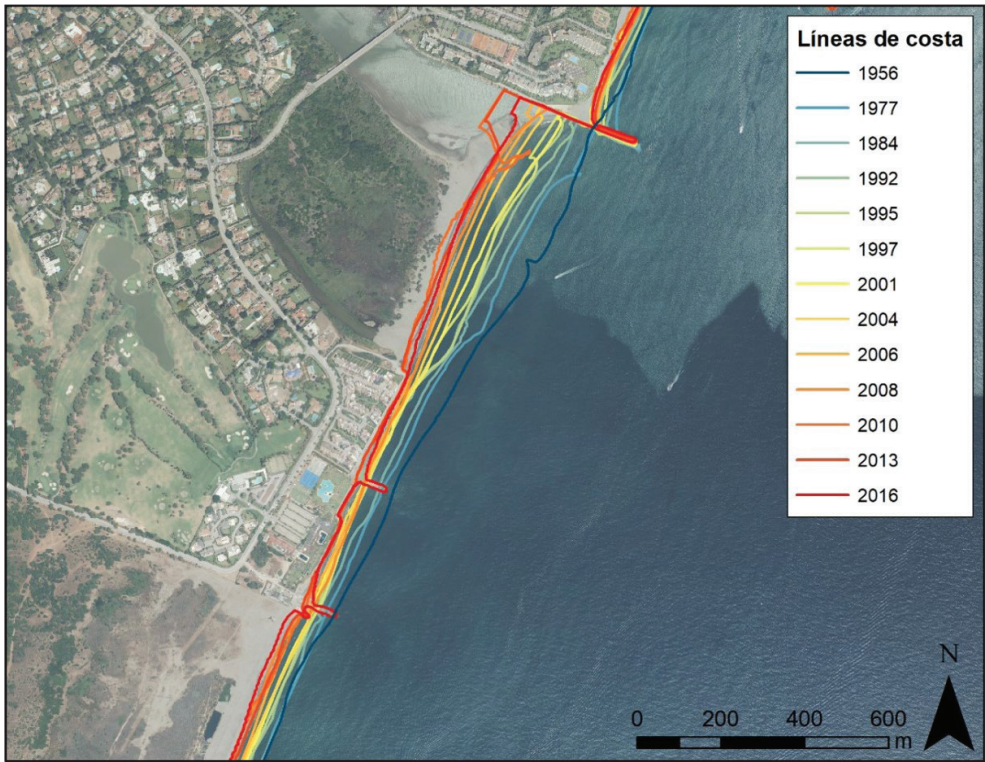


Figura 7. Evolución de la línea de costa en la playa de Sotogrande a partir de fotointerpretación (modificado de MONTES, 2021).

de poniente se asocian generalmente a borrascas, por lo que a la mayor energía del oleaje se suma el efecto de la marea meteorológica (*storm surge*), incrementando el alcance del oleaje y por tanto la erosión e inundación. En la bahía de Algeciras y zona mediterránea, los vientos fuertes de levante suelen asociarse a situaciones de altas presiones, por lo que la marea meteorológica no es importante y los riesgos de inundación son reducidos.

En líneas generales, la frecuencia y severidad de los riesgos derivados de este tipo de eventos se han incrementado en las últimas décadas, principalmente debido al aumento en la ocupación antrópica de la costa (BENAVENTE *et al.*, 2015b). Esto es evidente en la bahía de Algeciras y en la costa mediterránea, zonas muy transformadas donde los riesgos de erosión han aumentado en los sectores más urbanizados. En estas playas, los temporales de levante causan retrocesos significativos y daños a infraestructuras, sobre todo en las playas de El Rinconcillo-Palmones (Figura 8), la Atunara, la Alcaidesa y Sotogrande, y las tendencias erosivas se han incrementado de forma clara en los últimos 20 años (MONTES, 2021).



Figura 8. Ejemplos de daños producidos por temporales marítimos en la playa de El Rinconcillo (marzo de 2017).

## 5. COSTAS ARENOSAS: DUNAS

Prácticamente todas las playas del Estrecho desarrollan sistemas dunares. Los dos vientos dominantes en la zona, levante y poniente, presentan un carácter muy diferente en lo que se refiere a su potencial para el transporte de sedimentos arenosos y la generación de dunas costeras. El de levante es el más energético, lo que unido a la habitualmente baja humedad del aire asociado a este viento, le hacen ser el más idóneo para la formación de grandes dunas. No obstante, esta situación solo se da cuando la costa está orientada hacia el sur o hacia el este, ya que las costas orientadas al oeste están a su resguardo. La situación más favorable sería la de las costas mediterráneas, si no fuera porque sus playas están formadas mayoritariamente por arenas medias y gruesas, y son de carácter reflectivo, como se ha comentado en el apartado anterior. En consecuencia, el viento de levante genera dunas en pocos lugares, si bien son dunas de gran tamaño y movilidad: cabo Trafalgar, ensenada de Bolonia, ensenada de Valdevaqueros y peñón de Gibraltar. En las playas mediterráneas forma cordones de dimensiones modestas por la falta de suficiente sedimento disponible, si bien existen localmente condiciones favorables para su desarrollo, como en la playa de La Alcáidesa, y a menudo se trata de dunas muy móviles por la gran intensidad del viento (GRACIA *et al.*, 2011; 2017).

En contraste, los vientos de poniente soplan más o menos perpendicularmente a la línea de costa en el lado atlántico, si bien su intensidad es menor y el aire presenta mucha mayor humedad, que se transfiere a las arenas de las playas y limita mucho su movilidad. En consecuencia estos vientos generan cordones dunares con cierta continuidad lateral, pero de escasa movilidad y rápidamente colonizados y fijados por la vegetación (GRACIA *et al.*, 2017). El Retén, Bolonia (Figs. 9A y 9B), Valdevaqueros y Los Lances presentan sistemas dunares de poniente de suficiente entidad, especialmente esta última playa.

Históricamente todos estos conjuntos dunares se formaron a lo largo del

Holoceno y en épocas históricas. BORJA *et al.* (1999) distinguen tres episodios de eolización en las costas del golfo de Cádiz: 2700 a 2000 BP, s. XIV-XVII y s. XVII, si bien GRACIA *et al.* (2006) identificaron en la bahía de Cádiz otro más antiguo entre 7.2 y 6.8 ka BP. Sin embargo, las dunas de Bolonia y de Valdevaqueros, que figuran entre las más grandes de la península ibérica, son mucho más recientes: se generaron a mediados del s. XX como consecuencia de la intervención humana en las playas de las que se nutren. En la actualidad el complejo dunar de punta Paloma-Valdevaqueros presenta más de 30 m de altura y ha avanzado unos 150 m en los últimos 50 años (BELLO *et al.*, 2016), con un ritmo de 17,5 m/año y una tasa de acreción anual de hasta 140 m<sup>3</sup>/m (MUÑOZ PÉREZ *et al.*, 2009), ligada a una compleja dinámica de transporte de arena (NAVARRO *et al.*, 2015; 2016). Este sistema ocasiona periódicamente problemas de aterramiento de vías de comunicación durante episodios de fuerte viento de levante (GRACIA *et al.*, 2013; Figura 9C).

Mientras que en el interior de la bahía de Algeciras apenas destaca el modesto sistema dunar de la desembocadura del río Palmones, con dunas fijadas por vegetación de apenas 3 m de altura (GRACIA *et al.*, 2019), en la vertiente mediterránea del peñón de Gibraltar existen grandes depósitos eólicos históricos que forman un complejo de dunas remontantes que superan los 10 m de espesor y alcanzan cotas de hasta 300 m sobre el nivel del mar, si bien en la actualidad son inactivas y han sido cubiertas artificialmente. Se trata en su mayoría de dunas relictas cuaternarias que no obstante presentan un gran interés paleoambiental (RODRÍGUEZ VIDAL *et al.*, 2010; CÁCERES *et al.*, 2013). Más al norte, además de las dunas de La Atunara, destacan las de las playas de La Alcaidesa y de Guadalquítón-Sotogrande, de notable desarrollo en el pasado pero que han menguado sustancialmente por la extracción indiscriminada de arenas (GARCÍA DE LOMAS *et al.*, 2001).

En lo que se refiere a la gestión actual de los sistemas dunares, una parte de las actuaciones se centra en las dunas más móviles, como la ya citada de Valdevaqueros (Figura 9C), o las de la playa de Los Lances en Tarifa, donde se emplean técnicas de retención de la arena con captadores de madera (Figura 9D), o mediante la plantación de vegetación fijadora, si bien estos métodos no siempre dan resultado (GRACIA *et al.*, 2013). En la actualidad los sistemas dunares que están experimentando mayor degradación son los de Getares, La Atunara y La Alcaidesa - Sotogrande (GÓMEZ ZOTANO, 2014), ligada a una fuerte presión urbanística y una alimentación sedimentaria muy limitada. Otras causas de deterioro ambiental de estas dunas están relacionadas con la introducción de plantas invasoras (como *Carpobrotus* spp.) o la limpieza mecánica de playas. Entre 2008 y 2013, el gobierno autonómico andaluz desarrolló un plan de recuperación de dunas en la zona de Tarifa, que incluía la eliminación de especies exóticas (se retiraron 556 t y se recuperaron unas 2 ha de dunas; GARCÍA DE LOMAS *et al.*, 2014).



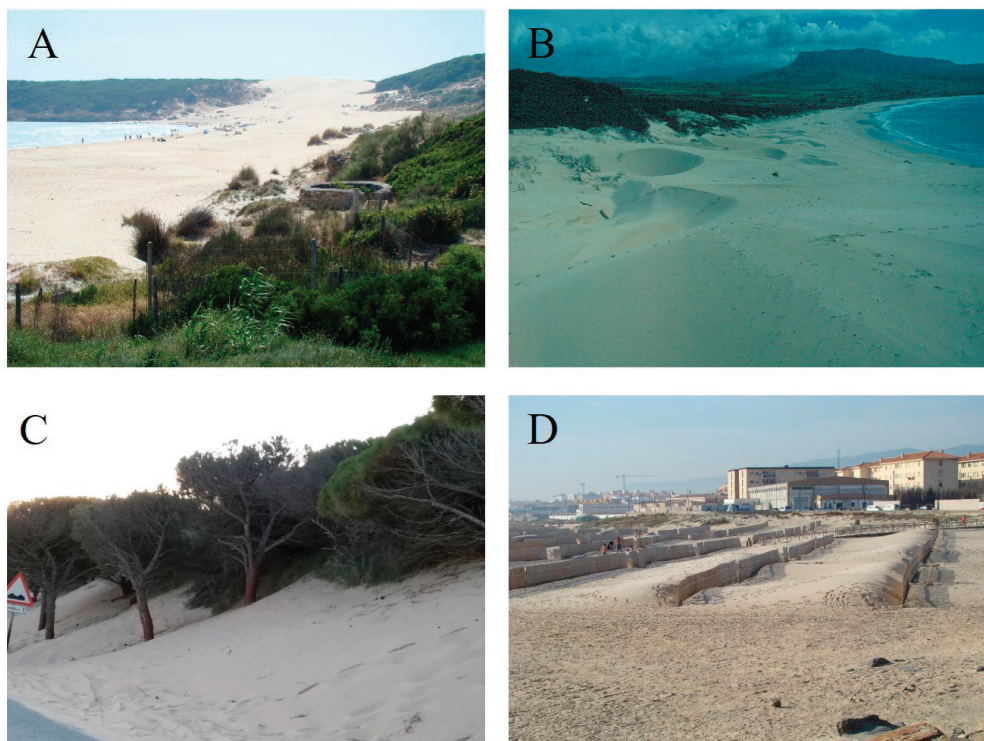


Figura 9. Edificios dunares en las costas del Estrecho. A: Perspectiva general de la gran duna de la Ensenada de Bolonia. B: Frentes barjanoides sobre la superficie de la duna de Bolonia vistos desde su coronación. C: Frente de avance de la duna de Valdevaqueros sobre carretera local. D: Trampas de arena eólica en la playa de Los Lances, Tarifa.

## 6. ESTUARIOS Y MARISMAS

Los principales ríos del Estrecho forman estuarios en sus desembocaduras, abiertas o cerradas según la entidad de los cursos fluviales. En algunos casos los ríos menores apenas tienen caudal para abrirse paso entre los depósitos arenosos, de modo que sus bocanas se cierran por el crecimiento longitudinal de barras de arena. Se forman así “charcones” o pequeñas lagunas fluviales en las zonas altas de algunas playas, como en Bolonia, Valdevaqueros o Los Lances. Sin embargo, los ríos de mayor entidad llegan a formar auténticas marismas, como el Barbate, o los ríos de la Jara y de la Vega en Tarifa, con importantes mantos de vegetación halófila (FERNÁNDEZ PALACIOS, 1994). No obstante, el rango micromareal de las costas del Estrecho no facilita el desarrollo de grandes sistemas de marismas y más bien favorece la dinámica fluvial (FERNÁNDEZ-PALACIOS & FIGUEROA, 1987), lo que modifica la configuración de la vegetación, que presenta zonaciones distintas a las de otras marismas mareales. Así, las marismas de Barbate se encuentran en estado de colmatación natural por los aportes del río, que en la actualidad drena la vecina laguna de la Janda.

Las marismas del río Palmones, en la bahía de Algeciras, cubren una extensión de unas 100 ha y se consideran marismas mareales mixtas, transicionales, ya que no alcanzan las dimensiones de unas marismas mareales típicas, como las plenamente atlánticas, pero tienen mayor entidad que las marismas mediterráneas. Por último, las marismas del río Guadiaro ocupan apenas unas 30 ha y están muy afectadas por actuaciones antrópicas.

## 7. CONSIDERACIONES FINALES

La costa del Estrecho incluye un número muy variado de formas activas, como acantilados activos y fósiles, terrazas marinas, playas, dunas, estuarios y marismas. Su morfología a pequeña escala y su grado de desarrollo, sin embargo, son muy diferentes en ambas vertientes oceánicas. Las costas atlánticas presentan amplias playas de grano fino alimentadas por ríos de cierta magnitud (Barbate, Cachón, Valle, Jara, Vega...), con tendencia a la estabilidad o al avance, lo que favorece la formación de grandes edificios dunares asociados a los fuertes vientos de levante. En contraste, las costas mediterráneas están alimentados por ríos pequeños o muy regulados, lo que produce escaso sedimento, playas más estrechas, de grano más grueso y a veces en retroceso, lo que limita el desarrollo dunar. Paralelamente, el rango mareal pasa de mesomareal bajo en el lado atlántico a micromareal en el mediterráneo, lo que se traduce en una disminución progresiva en el desarrollo de las marismas estuarinas, más amplias y completas en la parte atlántica. La mayor parte del Estrecho registra un régimen micromareal, lo que no permite el mantenimiento de desembocaduras fluviales abiertas cuando los ríos que llegan al mar son de escasa entidad. Se forman así charcones y pequeñas lagunas costeras en las zonas altas de las playas, una morfología muy característica de las playas de la zona. La bahía de Algeciras representa una zona transicional entre estas dos situaciones. Las tendencias climáticas actuales apuntan a un aumento de la frecuencia e intensidad de los vientos de levante en el golfo de Cádiz (Jiménez-Moreno et al., 2015), lo que derivaría probablemente en menor erosión en las playas atlánticas y mayor erosión de las playas mediterráneas, aunque podría favorecer el desarrollo y movilidad de las dunas costeras en esta última vertiente, al igual que las grandes dunas de levante de lado atlántico.

En lo que respecta al patrimonio geológico y geomorfológico de la región, Mancinelli et al. (2016) propusieron un listado de lugares de interés geomorfológico de la costa gaditana, entre los cuales al estrecho de Gibraltar correspondían la ensenada de Bolonia (Tarifa), el complejo dunar de punta Paloma-Valdevaqueros (Tarifa), la ensenada de Los Lances (Tarifa), los acantilados de Getares-punta Carnero (Algeciras), las marismas del río Palmones (Algeciras), y las dunas de La Atunara-La Alcaidesa-Guadalquítón (La Línea de la Concepción). De ellos los más afectados por impactos ambientales son las playas de Los Lances y de La Atunara, por afluencia de visitantes, así como la ensenada de Getares, por expansión urbanística.



## BIBLIOGRAFÍA

- BATTJES, J.A. 1974. Surf similarity. *Proceedings 14th Coastal Engineering Conference*, ASCE: 446-480.
- BELLO, F.J., SOMOANO, M., CLAVERO, M., GÓMEZ-PINA, G. & LOSADA, M.A. 2016. El sistema dunar de Valdevaqueros: evolución histórica y alternativas de gestión. *Ribagua*, 3 (2): 46-55.
- BENAVENTE, J., GRACIA, F.J. & LÓPEZ-AGUAYO, F. 2000. Empirical model of morphodynamic beach-face behaviour for low-energy mesotidal environments. *Marine Geology*, 167 (3-4): 375-390.
- BENAVENTE, J., GRACIA, F.J., DEL RÍO, L., ANFUSO, G. & RODRÍGUEZ-RAMÍREZ, A. 2015a. Morphodynamic characterization of the Spanish beaches of the Gulf of Cadiz. *Boletín Geológico y Minero*, 126 (2-3): 409-426.
- BENAVENTE, J., DEL RÍO, L. & GRACIA, F.J. 2015b. Riesgos de erosión costera en el litoral de Cadiz: problemática actual y perspectivas futuras. En: RODRÍGUEZ-VIDAL, J. & NÚÑEZ-LOZANO, M.C., Eds. *El litoral de Andalucía. Norma y naturaleza*. Servicio de Publicaciones de la Universidad de Huelva. Huelva: 65-91.
- BORJA, F., ZAZO, C., DABRIO, C.J., DÍAZ DEL OLMO, F., GOY, J.L. & LARIO, J. 1999. Holocene aeolian phases and human settlements along the Atlantic coast of southern Spain. *The Holocene*, 9 (3): 333-339.
- CÁCERES, L.M., RODRÍGUEZ VIDAL, J., ABAD, M., RUIZ, F., FINLAYSON, C., FINLAYSON, G., FA, D. & MUÑIZ, F. 2013. Modelo de construcción de dunas topográficas pleistocenas en la costa oriental de Gibraltar. En: BAENA, R., FERNÁNDEZ, J.J. & GUERRERO, I. Eds., *El Cuaternario ibérico: Investigación en el s. XXI*. AEQUA, Sevilla: 155-158.
- CLEMENTE-PÉREZ, M.J., GONZÁLEZ-REGALADO, M.L., RODRÍGUEZ VIDAL, J., CÁCERES, L.M., TOSCANO, A., GÓMEZ, P., RUIZ, F., ABAD, M., FINLAYSON, C., FINLAYSON, G. & FA, D. 2016. Evolución paleoambiental holocena de la Bahía de Algeciras/Gibraltar. IX Congreso Geológico de España. *Geo-Temas*, 16 (2): 395-398.
- COOPER, J.A.G., JACKSON, D.W.T., NAVAS, F., MCKENNA, J. & MALVAREZ, G. 2004. Identifying storm impacts on an embayed, high-energy coastline: examples from Western Ireland. *Marine Geology*, 210: 261-280.
- DEAN, R.G. 1973. Heuristic models of sand transport in the surf zone. *Proceedings of the Conference on Engineering Dynamics in the Surf Zone*, Sydney, NSW: 208-214.
- DEL RÍO, L., BENAVENTE, J., GRACIA, F.J., ALONSO, C., RODRÍGUEZ VIDAL, J. & ANFUSO, G. 2008. Los espacios protegidos del litoral gaditano. En: GRACIA, F.J., Ed. *Geomorfología de los espacios naturales protegidos de la provincia de Cádiz*, S.E.G., Universidad de Cádiz, Cádiz: 103-195.
- DEL RÍO, L., PLOMARITIS, T.A., BENAVENTE, J., VALLADARES, M. & RIBERA, P. 2012. Establishing storm thresholds for the Spanish Gulf of Cadiz coast. *Geomorphology*, 143-144: 13-23.
- DEL RÍO, L., GRACIA, F.J. & BENAVENTE, J. 2013. Shoreline change patterns in sandy coasts: a case study in SW Spain. *Geomorphology*, 196: 252-266.
- DEL RÍO, L., BENAVENTE, J., GRACIA, F.J., ANFUSO, G., ARANDA, M., MONTES, J.B., PUIG, M., TALAVERA, L. & PLOMARITIS, T.A. 2019. Beaches of Cadiz. In: MORALES, J.A. Ed. *The Spanish coastal systems. Dynamic processes, sediments and management*. Springer, Cham: 311-334.
- DORMAN, C.E., BEARDSLEY, R.C. & LIMEBURNER, R. 1995. Winds in the Strait of Gibraltar, *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 121(528): 1903-1921.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J. 1994. La vegetación halófila de las marismas de los ríos Jara y Vega en el litoral del estrecho. *Almoraima*, 11: 131-138.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J. & FIGUEROA, E. 1987. La Vegetación de las Marismas Gaditanas del Entorno del Estrecho. *Actas Congreso Internacional del Estrecho*. Ceuta.

- GARCÍA-CASTELLANOS, D. & VILLASEÑOR, A. 2011. Messinian salinity crisis regulated by competing tectonics and erosion at the Gibraltar arc. *Nature*, 480: 359-363.
- GARCÍA DE LOMAS, J., GARCÍA, C.M., HERNÁNDEZ, I., BENAVENTE, J., GRACIA, F.J. & LÓPEZ AGUAYO, F. 2001. *Dunas y arenales del litoral de la provincia de Cádiz: Recomendaciones para su conservación y restauración*. Dirección General de Costas, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid. Informe inédito, 184 pp.
- GARCÍA DE LOMAS, J., DANA, E. D., GIMENO, D., GARCÍA-MORILLA, J., & CEBALLOS, G. 2014. Control de uña de león (*Carpobrotus* spp.; *Aizoaceae*) en la Isla de Tarifa. *Revista de la Sociedad Gaditana de Historia Natural*, 8: 31–41.
- GÓMEZ ZOTANO, J. 2014. La degradación de dunas litorales en Andalucía: Aproximación geohistórica y multiescalar. *Investigaciones Geográficas*, 62: 23-39.
- GONZÁLEZ LASTRA, J., GARCÍA DE DOMINGO, A., HERNÁIZ, P.P., ZAZO, C., GOY, J.L., MORENO, F., MAYMO, A., ARDEVOL, L. & GARCÍA RAMOS, J.C. 1990. *Memoria y mapa geológico de España E. 1:50.000, hoja 1077, Tarifa*. Instituto Tecnológico GeoMinero de España, Madrid, 41 p. + 1 mapa.
- GOURLAY, M.R. 1968. Beach and dune erosion tests. *Delft Hydraulics Lab Report M935/M936*.
- GRACIA, F.J. & BENAVENTE, J. 2000. Geomorfología de la costa atlántica gaditana. En: DE ANDRÉS, J.R. & GRACIA, F.J. Eds., *Geomorfología litoral. Procesos activos*. Sociedad Española de Geomorfología, Instituto Tecnológico GeoMinero de España y Servicio de Publicaciones de la Universidad de Cádiz, Cádiz: 237-255.
- GRACIA, F.J., ALONSO, C., MARTÍNEZ-DEL-POZO, J.A., DEL RÍO, L., ANFUSO, G. & BENAVENTE, J. 2004. Evolución geomorfológica holocena e histórica de la Ensenada de Los Lances (Tarifa, Cádiz). En: BLANCO, R., LÓPEZ, J. & PÉREZ-ALBERTI, A. Eds., *Procesos geomorfológicos y evolución costera*. Universidad de Santiago de Compostela, Santiago de Compostela: 255 – 269.
- GRACIA, F.J., DEL RÍO, L., ALONSO, C., BENAVENTE, J. & ANFUSO, G. 2006. Historical evolution and present state of the coastal dune systems in the Atlantic coast of Cádiz (SW Spain): Palaeoclimatic and environmental implications. *Journal of Coastal Research*, SI 48: 55-63.
- GRACIA, F.J., BENAVENTE, J., ALONSO, C., DEL RÍO, L., ABARCA, J.M., GARCÍA DE LOMAS, J. & ANFUSO, G. 2011. Las dunas del litoral gaditano. En: SANJAUME, E. & GRACIA, F.J. Eds., *Las dunas en España*. Sociedad Española de Geomorfología, Cádiz: 359-384.
- GRACIA, F.J., NUÑO, T., DEL RÍO, L. & BENAVENTE, J. 2013. Valdevaqueros, Cádiz: La difícil gestión de una gran duna móvil. *Revista de Enseñanza de las Ciencias de la Tierra*, 21 (3): 332-335.
- GRACIA, F.J., DEL RÍO, L., ARANDA, M., ANFUSO, G., TALAVERA, L., MONTES, J.B. & BENAVENTE, J. 2017. Dunes in the Gibraltar Strait realm. In: MORALES, J.A. Ed., *The Spanish coastal systems. Dynamic processes, sediments and management*. Springer, Cham: 661-680.
- GRÜTZNER, C., REICHERTER, K., HÜBSCHER, C. & SILVA, P.G. 2012. Active faulting and neotectonics in the Baelo Claudia area, Campo de Gibraltar (southern Spain). *Tectonophysics*, 554-557: 127-142.
- GUTIÉRREZ-MAS, J.M., MARTÍN, A., DOMÍNGUEZ, S. & MORAL, J.P. 1991. *Introducción a la geología de la provincia de Cádiz*. Servicio de Publicaciones de la Universidad de Cádiz, Cádiz.
- GUTIÉRREZ MAS, J.M., GRACIA PRIETO, F.J., LUJÁN MARTÍNEZ, M. & SÁNCHEZ BELLÓN, A. 2016. *Geología del Campo de Gibraltar*. Geología Cádiz 16. Departamento de Ciencias de la Tierra, Universidad de Cádiz, 22 pp.
- GUTSCHER, M.A., MALOD, J., RAHAULT, J.P., CONTRUCCI, I., KLINGELHOEFER, F., MENDES-VICTOR, L. & SPAKMAN, W. 2002. Evidence for active subduction beneath Gibraltar. *Geological Society of America*, 30 (12): 1071-1074.
- GUZA, R.T. & INMAN, D.L. 1975. Edge waves and beach cusps. *Journal of Geophysical Research*, 80 (21): 2997-3012.

- JIMÉNEZ-MORENO, G., RODRÍGUEZ-RAMÍREZ, A., PÉREZ-ASENSIO, J.N., CARRIÓN, J.S., LÓPEZ-SÁEZ, J.A., VILLARIAS-ROBLES, J.J.R., CELESTINO-PÉREZ, S., CERRILLO-CUENCA, E., LEÓN, A. & CONTRERAS, C. 2015. Impact of late-Holocene aridification trend, climate variability and geodynamic control on the environment from a coastal area in SW Spain. *The Holocene*, 25 (4): 607-617.
- LENTZ, E.E. & HAPKE, C.J. 2011. Geologic framework influences on the geomorphology of an anthropogenically modified barrier island: assessment of dune/beach changes at Fire Island, New York. *Geomorphology*, 126 (1-2): 82-96.
- LOGET, N. & VAN DEN DRIESCHE, J. 2006. On the origin of the Strait of Gibraltar. *Sedimentary Geology*, 188-189: 341-356.
- MANCINELLI, M.; BENAVENTE, J. & GRACIA, F.J. 2016. Evaluación de los lugares de interés geomorfológico de la costa gaditana. En: DURÁN, J.J., MONTES, M., ROBADOR, A. & SALAZAR, A., Eds., *Comprendiendo el relieve: del pasado al futuro*. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid: 523-530.
- MANNO, G.; ANFUSO, G.; MESSINA, E.; WILLIAMS, A.T.; SUFFO, M. & LIGUORI, V. 2016. Decadal evolution of coastline armouring along the Mediterranean Andalusia littoral (South of Spain). *Ocean and Coastal Management*, 124: 84-99.
- MARTÍN-SERRANO, A., PILES, E., VERA, J.A., GONZÁLEZ DONOSO, J.M., ZAZO, C., GOY, J.L., BAENA, J., JEREZ, L. & RUIZ, P. 2012. *Memoria y mapa geológico de España E. 1:50.000, hoja 1078, Algeciras*. Instituto Tecnológico GeoMinero de España, Madrid, 29 p. + 1 mapa.
- MASSELINK, G. & SHORT, A.D. 1993. The effect of tide range on beach morphodynamics and morphology: A conceptual beach model. *Journal of Coastal Research*, 9 (3): 785-800.
- MONTES, J. 2021. *Vulnerabilidad costera ante los procesos de erosión e inundación en el marco del cambio climático en la Bahía de Cádiz y Bahía de Algeciras*. Tesis Doctoral, Departamento de Ciencias de la Tierra de la Universidad de Cádiz, Cádiz.
- MONTES, J., DEL RÍO, L. & BENAVENTE, J. 2017. Caracterización morfodinámica y cambios recientes en las playas mediterráneas de la costa de Cadiz. *Geo-Temas*, 16: 63-66.
- MUÑOZ PÉREZ, J.J., NAVARRO, M., ROMÁN SIERRA, J., TEJEDOR, B., RODRÍGUEZ, I. & GÓMEZ PINA, G. 2009. Long-term evolution of a transgressive migrating dune using reconstruction of the EOF method. *Geomorphology*, 112: 167-177.
- NAVARRO, M., MUÑOZ PÉREZ, J.J., ROMÁN SIERRA, J., RUIZ CAÑAVATE, A. & GÓMEZ PINA, G. 2015. Characterization of wind-blown sediment transport with height in a highly mobile dune (SW Spain). *Geologica Acta*, 13 (2): 155-166.
- NAVARRO, M., MUÑOZ PÉREZ, J.J., ROMÁN SIERRA, J. & GARCÍA S. 2016. Evidence of coastal dune mobility increases over the last half century in response to historical human intervention. *Scientia Marina*, 80 (2): 261-272.
- PALOMINO, D., DÍAZ DEL RÍO, V., VÁZQUEZ, J.T. & FERNÁNDEZ SALAS, L.M. 2009. Evidencia de fuertes erosiones por abrasión hídrica en el Estrecho de Gibraltar: Aspectos morfométricos. En: Morales, J.A., Cantano, M., Rodríguez, A. & Delgado, I. Eds., *Nuevas contribuciones sobre geomorfología litoral*. Universidad de Huelva, Sociedad Geológica de España, Sociedad Española de Geomorfología, Huelva: 59-62.
- RODRÍGUEZ VIDAL, J. & GRACIA, F.J. 2000. Landform analysis and Quaternary processes of the Rock of Gibraltar. In: FINLAYSON, J.C., FINLAYSON, G. & FA, D.A. Eds., *Gibraltar during the Quaternary*. Gibraltar Government. Heritage Publications Monograph 1: 31 - 38.
- RODRÍGUEZ VIDAL, J., CÁCERES, L.M., FINLAYSON, J.C., GRACIA, F.J. & MARTÍNEZ AGUIRRE, A. 2004. Neotectonics and shoreline history of the Rock of Gibraltar, southern Iberia. *Quaternary Science Reviews*, 23 (18-19): 2017-2029.

- RODRÍGUEZ VIDAL, J. & GRACIA, F.J. 2004. Evolución geomorfológica del Sur de Iberia durante el Neógeno y el Cuaternario. En: BAQUEDANO, E. & RUBIO, S., Eds., *Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre*. Zona Arqueológica, 4, vol. I, Geología: 124 - 133.
- RODRÍGUEZ VIDAL, J., CÁCERES, L.M. & MARTÍNEZ, A. 2010. Implicaciones paleoambientales del registro de arenas eólicas pleistocenas en el Peñón de Gibraltar. En: *Cuaternario y Arqueología. Homenaje a Francisco Giles Pacheco*. Servicio de Publicaciones de la Diputación Provincial de Cádiz, Cádiz: 93-100.
- RODRÍGUEZ VIDAL, J. & CÁCERES, L.M. 2020. El Peñón: Un hito kárstico en el estrecho de Gibraltar. *Boletín de la Sociedad Española de Espeleología y Ciencias del Karst*, 15: 73-88.
- RUIZ, P., GARCÍA DE DOMINGO, A., HERNÁIZ, P.P., GONZÁLEZ, J., CABRA, P., BALANYA, J.C. & GARCÍA, V. 1994. *Memoria y Mapa Geológico de España, E. 1:200.000. Hoja nº 86: Cádiz*. Instituto Tecnológico Geominero de España, Madrid, 46 pp. + 1 mapa.
- SHORT, A.D. 2006. Australian beach systems - Nature and distribution. *Journal of Coastal Research*, 22 (1): 11-27.
- SILVA, P.G., GOY, J.L., ZAZO, C., BARDAJÍ, T., LARIO, J., SOMOZA, L., LUQUE, L. & GONZÁLEZ-HERNÁNDEZ, F.M. 2006. Neotectonic fault mapping at the Gibraltar Strait Tunnel área, Bolonia Bay (South Spain). *Engineering Geology*, 84 (1-2): 31-47.
- WRIGHT, L.D. & SHORT, A.D. 1984. Morphodynamic variability of surf zones and beaches: a synthesis. *Marine Geology*, 56 (1-4): 93-118.
- ZAZO, C., SILVA, P.G., GOY, J.L., HILLAIRE-MARCEL, C., GHALEB, B., LARIO, J., BARDAJÍ, T. & GONZÁLEZ, A. 1999. Coastal uplift in continental collision plate boundaries: data from the Last Interglacial marine terraces of the Gibraltar Strait area (south Spain). *Tectonophysics*, 301 (1-2): 95-109.
- ZAZO, C., MERCIER, N., LARIO, J., ROQUERO, E., GOY, J.L., SILVA, P.G., CABERO, A., BORJA, F., DABRIO, C.J., BARDAJÍ, T., SOLER, V., GARCÍA-BLÁZQUEZ, A. & DE LUQUE, L. 2008a. Palaeoenvironmental evolution of the Barbate-Trafalgar coast (Cádiz) during the last 140 ka: Climate, sea-level interactions and tectonics. *Geomorphology*, 100 (1-2): 212-222.
- ZAZO, C., DABRIO, C.J., GOY, J.L., LARIO, J., CABERO, A., SILVA, P.G., BARDAJÍ, T., MERCIER, N., BORJA, F. & ROQUERO, E. 2008b. The coastal archives of the last 15 ka in the Atlantic – Mediterranean Spanish linkage area: Sea level and climate changes. *Quaternary International*, 181 (1): 72-87.



## **Botánica**





## Macrófitos marinos (algas y angiospermas) de las costas de Cádiz

### *Marine macrophytes (seaweeds and seagrasses) in the coasts of Cadiz*

**J. L. Pérez-Lloréns<sup>1</sup>, F. G. Brun<sup>1</sup>, I. Hernández<sup>1</sup>, R. Bermejo<sup>2</sup> & Vergara J.J.<sup>1</sup>**

*1. Instituto Universitario de Investigación Marina (INMAR), Campus de Excelencia Internacional/ Global del Mar (CEI-MAR), Departamento de Biología, Facultad de Ciencias del Mar y Ambientales Universidad de Cádiz, Campus Universitario de Puerto Real. 11510-Puerto Real (Cádiz)*

*2. Universidad de Málaga. Instituto Andaluz de Biotecnología y Desarrollo Azul (IBYDA), Departamento de Ecología y Geología, Campus de Teatinos E29010 Málaga (Málaga)*

*Corresponding author: J.L. Pérez-Lloréns (joselucas.perez@uca.es)*

**PALABRAS CLAVE:** Algas, angiospermas, biodiversidad, carbono azul, distribución, especies exóticas invasoras, estudios ficológicos históricos

**KEYWORDS:** Seaweeds, seagrasses, biodiversity, blue carbon, distribution, invasive alien species, historical phycological studies.

#### RESUMEN

El macrofitobentos marino del estrecho de Gibraltar lo conforma una importante diversidad de especies de macroalgas y de angiospermas marinas, lo que hacen de esta región un punto caliente de biodiversidad. El litoral de la provincia de Cádiz a ambos lados del Estrecho ha sido objeto de atención desde los comienzos de la ficología en España hasta la actualidad. Aún hoy en día, a pesar del buen conocimiento de las comunidades macrofitobentónicas, desde el nivel supralitoral hasta el submareal profundo, siguen incorporándose nuevas citas al catálogo de especies. Tanto las macroalgas como las angiospermas marinas ofrecen servicios ecológicos esenciales, pero están amenazadas por numerosos problemas ambientales, destacando las invasiones biológicas y la crisis climática como retos fundamentales a los que hacer frente para una adecuada gestión.

#### ABSTRACT

Macrophytobenthos of the Strait of Gibraltar is characterized by a high diversity of seaweed and seagrass species which make this region a biodiversity hotspot. On both sides of the Strait, the province of Cadiz has been the object of attention from the beginnings of phycology in Spain to the present day, and even today, despite the good knowledge of macrophytobenthic communities from the supralittoral to the deep subtidal level, new records are still added to the species catalog. Both seaweeds and seagrasses offer essential ecological services, but they are threatened by many environmental problems, with biological invasions and climate change as fundamental challenges to be faced for an adequate environmental management.

## I. INTRODUCCIÓN

El macrofitobentos marino está constituido por todos aquellos productores primarios conspicuos (algas y angiospermas) que medran sobre los fondos marinos fóticos. Aunque estos dos grupos comparten una parte del ecosistema marino, son muy diferentes en cuanto a su origen filogenético, biología, diversidad específica y requerimientos ecológicos (LEE, 1999). Las algas (un término coloquial, pero sin validez taxonómica) poseen representantes en varios reinos biológicos siendo un grupo con una gran riqueza específica. Actualmente se estima que hay unas 8.700 especies de macroalgas marinas de las cuales unas 1.750 especies son pardas (Ochrophyta), 5.900 rojas (Rhodophyta) y 1.100 verdes (Chlorophyta) (<http://www.algaebase.org/>). En el caso concreto de las costas gaditanas, actualmente las cifras son de unas 72 especies y subespecies de algas pardas, casi 250 de algas rojas y cerca de 50 taxones de algas verdes. Estas cifras siguen incrementándose en la actualidad, lo que demuestra la necesidad de profundizar en el conocimiento de esta flora (FLORES-MOYA *et al.*, 1995a, b; CONDE *et al.*, 1996 a, b) ([https://uca-bluecarbonlab.uca.es/wp-content/uploads/2023/02/Tabla\\_Citas\\_Algas\\_Cadiz.pdf](https://uca-bluecarbonlab.uca.es/wp-content/uploads/2023/02/Tabla_Citas_Algas_Cadiz.pdf)). En cuanto a las angiospermas marinas, el número total de especies en el mundo es mucho menor (en torno a 62), y en el litoral de Cádiz crecen las cuatro especies nativas que pueden encontrarse en todos los mares que bañan el continente europeo, además de otras tres especies del género *Ruppia* que, según algunos autores, pueden considerarse también angiospermas marinas (ARROYO *et al.*, 2015).

La costa gaditana, que es su punto más cercano a África queda a menos de 14 km, es la región más meridional de Europa. Sus 250 km de longitud (entre los 36° y 36° 50' N, y los 5° 25' y los 6° 26' O) están bañados tanto por el océano Atlántico (190 km) como por el mar Mediterráneo (60 km). Esta ubicación entre dos continentes y entre dos grandes masas de agua con unas características hidrológicas y físico-químicas tan diferentes hacen de la costa gaditana, y muy especialmente del estrecho de Gibraltar, un enclave importantísimo ('punto caliente' o 'hot spot') de diversidad biológica confiriéndole, por tanto, un extraordinario valor ambiental.

La flora marina de las costas gaditanas no pasó desapercibida a los antiguos naturalistas como el griego Teofrasto (371 AC-287 AC), "Padre de la Botánica" y autor de la *Historia de las plantas* (traducción de DÍAZ-REGAÑÓN, 1988):

*Más allá de las Columnas de Hércules existe un sargazo azucarado [Laminaria saccharina?], admirable por su tamaño, según dicen, y es más ancha (la hoja) que la del alga de vidrieros [Posidonia oceanica], como de un palmo. Esta alga es transportada al mar interior [Mediterráneo] juntamente con la corriente del mar exterior [océano Atlántico] y la llaman sargazo azucarado. En algunas partes de este mar alcanza una altura que rebasa el ombligo de un hombre. Se dice que es anual y nace al término de la primavera, cobra vigor en el verano, se marchita en el otoño, y en el invierno perece y va a parar a la costa arrastrada por las olas. Todas las demás plantas marítimas dicen- se hacen más*

*flojas y débiles en el invierno. Éstas son, pues, las plantas marinas que, según se dice, viven cerca de la playa. Pero el alga de los vidrieros del océano, que los pescadores de esponjas extraen, prospera en el mar abierto.*

El poeta latino Avieno (siglo IV DC) relata el viaje del cartaginés Himilcón por el Océano Exterior [parte atlántica del estrecho de Gibraltar], donde “el nivel del agua llegaba a alcanzar un solo palmo, las algas se amontonaban y los monstruos marinos nadaban alrededor de los barcos incapaces de moverse.” (FERNÁNDEZ-CAMACHO, 2012).

Fue precisamente en estas costas gaditanas donde vieron la luz los primeros estudios ficológicos realizados en la península ibérica por Simón de Rojas Clemente y Rubio (1777-1827). Este ilustrado publicó el libro *Ensayo sobre las variedades de la vid común que vegetan en Andalucía* (1807) donde presentó tres listas de plantas, entre las que se encontraban las algas marinas del Reino de Sevilla (fundamentalmente de las localidades gaditanas de Rota, El Puerto de Santa María, Puerto Real, La Isla (San Fernando), Cádiz, Sancti Petri, Conil, Tarifa y Algeciras). Clemente entabló amistad con distintos naturalistas gaditanos, como el farmacéutico portuense Julián Heredia y el chiclanero Antonio Cabrera (1762-1827), canónigo Magistral de Cádiz, quienes le ayudaron en su tarea de herborización (las exicatas se encuentran actualmente depositadas en el Real Jardín Botánico de Madrid). El algólogo y explorador danés Peter Schousboe herborizó en las costas gaditanas entre 1815 y 1829 (BORNET, 1892). Miguel Colmeiro (1816-1901), cofundador y primer presidente de la Sociedad Española de Historia Natural (1871), publicó *Las algas observadas en Sanlúcar de Barrameda, Cádiz, puertos inmediatos, Tarifa y Algeciras* (1854). Posteriormente los estudios ficológicos en el litoral gaditano fueron retomados por el pediatra y naturalista sevillano Romualdo González Frago (1862-1928) cuya contribución más notable fue el artículo *Plantas marinas de la costa de Cádiz* (1886), donde figuraban medio centenar de especies, de las cuales 12 eran nuevas citas para España y 17 para Cádiz. Con la creación del Instituto Español de Oceanografía (IEO, 1914) y a partir de la incorporación de Luís Bellón Uriarte (1897-1954) como director del IEO de Málaga, se abordaron las investigaciones ficológicas en el Mediterráneo. La campaña del *Averroes* (1922) en la bahía de Algeciras dedicó una especial atención a la comunidad de algas calcáreas ('maërl') que conforman gran parte del fondo marino y a otras algas recolectadas en la expedición. Otros estudios destacados fueron los de SAUVAGEAU (1913), LEMOINE (1915), GONZÁLEZ-GUERRERO (*Hallazgos ficológicos en nuestra costa [de Cádiz]*) (1951) en el que comparó las asociaciones algales de las costas atlántica y mediterránea evidenciando, por primera vez, el polimorfismo que presentaban algunas de las especies (DOSIL, 2007; PÉREZ-LLORENS et al., 2012) y el del biólogo y malacólogo francés FISCHER-PIETTE (1959).

Uno de los primeros ficólogos de la nueva generación que se desarrolló a finales de los años 50 del siglo XX fue Juan Seoane Camba (1933-2017), cuya tesis doctoral *Estudio sobre las algas bentónicas de la costa sur de la Península Ibérica (litoral*

de Cádiz) (1965) es una obra de referencia obligada para todos los estudios ficológicos del litoral gaditano. Entre los ficólogos formados por Seoane cabe destacar al malagueño Francisco Conde (1948-2005), que realizó aportaciones interesantes a la taxonomía y corología de algunas especies del litoral gaditano. Conde formó en gran medida a otros ficólogos malagueños (Antonio Flores-Moya o María Altamirano) que han publicado numerosos artículos y notas sobre taxonomía y corología de macroalgas, muchas de las costas del Estrecho (por ejemplo, FLORES-MOYA, 2012; FLORES-MOYA *et al.*, 2021).

Un punto de inflexión importante en la forma de abordar los estudios del macrofitobentos del litoral gaditano (fundamentalmente en Punta Carnero) se produjo en el último cuarto del siglo XX por F. Xavier Niell (1947- ) y su grupo de investigación. Se trataba de un enfoque más ecológico y ecofisiológico que taxonómico, lo que incluía estudios de laboratorio encaminados a esclarecer las bases mecanicistas de los procesos de aclimatación de las especies a la variación de las principales variables ambientales con objeto de profundizar en el conocimiento de los procesos y los patrones de distribución observados. Con Niell se inició también el estudio de las angiospermas marinas de Cádiz (estuario del río Palmones) (PÉREZ-LLORENS *et al.*, 2012). Actualmente estos estudios tienen su continuidad, especialmente en la bahía de Cádiz (ver apartado 4).

## 2. LA FLORA MARINA DE LAS COSTAS DE CÁDIZ

La composición específica de las comunidades de algas y angiospermas marinas viene fundamentalmente determinada por una serie de variables abióticas (control 'bottom-up'; irradiancia, tipo de sustrato, hidrodinámica, temperatura, salinidad, nutrientes, etc.) y bióticas (control 'top-down'; competencia y depredación fundamentalmente). Estas variables, especialmente la irradiancia, temperatura e hidrodinámica presentan un gradiente batimétrico muy acusado, de forma que la presencia de determinadas especies dependerá, en gran medida, de sus requerimientos ecológicos y de sus umbrales de tolerancia. En este apartado se describirán los patrones de distribución vertical (zonación) de las principales especies del litoral gaditano, haciendo referencia, cuando sea apropiado, al área geográfica concreta.

### 2.1. La zona supralitoral

Esta zona no suele estar sumergida, por lo que las algas están sometidas a condiciones climáticas extremas. En costas rocosas está limitada a la zona donde alcanzan las salpicaduras del oleaje. La anchura es mayor en costas batidas (ej. la isla de Tarifa) que en las calmadas. En estas lo que más abunda son líquenes (*Lichina pygmaea* (Lightfoot) C. Agardh, 1820; *Caloplaca* spp.), y en grietas donde se mantiene cierto grado de humedad. En zonas muy batidas, pueden encontrarse algas

rojas incrustantes (*Hildenbrandia* spp.) y cespitosas (*Catenella caespitosa* (Withering) L.M. Irvine, 1976). En cubetas es frecuente observar algas verdes (*Ulva* spp., *Chaetomorpha aerea* (Dillwyn) Kützinger, 1849 o *Cladophora* spp.). En las marismas es muy característica la presencia del alga roja *Bostrychia scorpioides* (Hudson) Montagne, 1842 en la base de las amarantáceas.

## 2.2. La zona mediolitoral o intermareal

Las especies que medran aquí requieren y toleran la inmersión. El tiempo que permanezcan en emersión durante la bajamar dependerá fundamentalmente de la pendiente de la línea de costa y de la amplitud mareal. En la provincia de Cádiz esta amplitud oscila aproximadamente entre 3,5 m (litoral occidental) y 20 cm (litoral oriental). Esta zona intermareal se ha subdividido habitualmente en tres horizontes: superior, medio e inferior. Los límites de los distintos horizontes están delimitados por los niveles máximos y mínimos de las mareas vivas y muertas.

### 2.2.1. Horizonte superior

En las costas rocosas expuestas o semiexpuestas (ej. parte central del Estrecho) pueden encontrarse colonias de la cianobacteria *Rivularia bullata* Berkeley ex Bornet & Flahault; algas rojas (*Porphyra* spp., *Nemalion elminthoides* (Velley) Batters, 1902; *Lithophyllum byssoides* (Lamarck) Foslie, 1900 y el alga parda *Fucus spiralis* L. (Figura 1). En las cubetas abundan *Ulva* spp., *Cladophora* spp. y *Chaetomorpha linum* (O. F. Müller) Kützinger, 1845. En costas menos expuestas y en cubetas muy someras suelen ser comunes especímenes de *Hildenbrandia* spp. y *Pseudoralfsia verrucosa* (Areschoug) Parente, Fletcher & G.W.Saunders, 2020. En ambientes con cierto grado de polución por nutrientes proliferan las clorofitas *Ulva compressa* L. y *Blidingia minima* (Nägeli ex Kützinger) Kylin, 1947. En costas de sustrato blando (ej. bahía de Cádiz) pueden encontrarse algunas poblaciones de *Fucus vesiculosus* L. sobre piedras, conchas o diques de embarcaderos.

### 2.2.2. Horizonte medio

Las lajas del horizonte medio suelen estar recubiertas por una comunidad bastante diversa de algas cespitosas (*Gelidium pusillum* (Stackhouse) Le Jolis, 1863; *Caulacanthus ustulatus* (Turner) Kützinger, 1843; *Osmundea hybrida* (De Candolle) K.W.Nam, 1994; *Chondracanthus acicularis* (Roth) Fredericq, 1993; *Catenella caespitosa* (Withering) L.M.Irvine, 1976; *Jania* spp. o *Cladophora* spp.). En cubetas someras son típicas las especies fotófilas que soportan la presencia de arena (*Halopteris scoparia* (L.) Sauvageau, 1904; *Padina pavonica* (L.) Thivy, 1960; *Cladostephus spongiosus* (Hudson) C.Agardh, 1817; *Dictyota dichotoma* (Hudson) J.V.Lamouroux, 1809; *Liagora viscida*



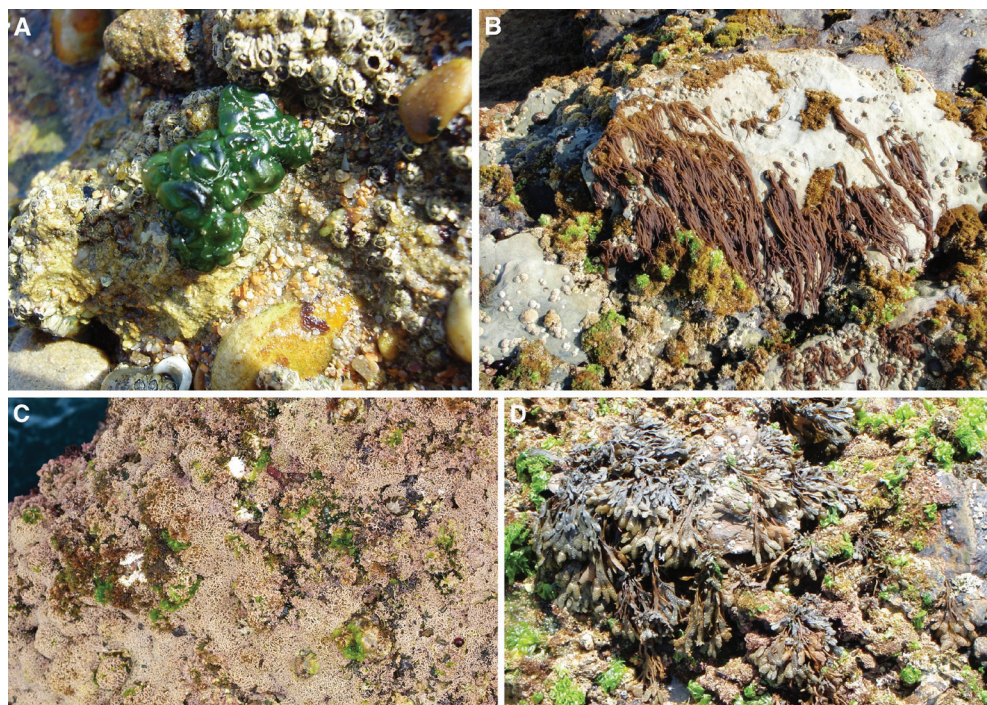


Figura 1. Especies típicas del horizonte superior del intermareal en la zona del Estrecho. *Rivularia bullata* (A), *Nemaion elminthoides* (B), *Lithophyllum byssoides* (C), *Fucus spiralis* (D) (Fotografías grupo investigación EDEA).

(Forsskål) C.Agardh, 1822; *Hypnea musciformis* (Wulfen) J.V.Lamouroux, 1813; *Lithophyllum incrustans* Philippi, 1837; *L. dentatum* (Kützinger) Foslie, 1898; *Hildenbrandia* spp., *Jania* spp., *Corallina* spp. o *Ulva* spp.). Es también frecuente la presencia del tetrasporofito de *Asparagopsis armata* Harvey, 1855 (*Falkenbergia rufolanosa*) flotando en las cubetas o enredada sobre algas de mayor porte (Figura 2).

En grietas, extraplomos y cornisas proliferan especies esciáfilas entre las que destacan *Valonia utricularis* (Roth) C.Agardh, 1823; *V. macrophysa* Kützinger, 1843; *Pedobesia simplex* (Meneghini ex Kützinger) M.J.Wynne & Leliaert, 2001; *Bryopsis* spp. o *Chondracanthus acicularis*. En costas más expuestas (ej. Estrecho) abundan *Mesophyllum lichenoides* (J.Ellis) Me.Lemoine, 1928; *Gelidium spinosum* (S.G.Gmelin) P.C.Silva, 1996; *Gymnogongrus griffithsia* (Turner) C.Martius, 1833 y *Corallina* spp. (Figura 3). En los fondos blandos (ej. bahía de Cádiz) hay praderas de angiospermas (*Zostera noltei* Horneman, 1832) y algunas algas pardas como *Scytosiphon lomentaria* (Lyngbye) Link, 1833; *Petalonia fascia* (O.F.Müller) Kuntze, 1898 y *Fucus vesiculosus*.

### 2.2.3. Horizonte inferior

Las lajas y las fisuras suelen estar tapizadas de las mismas especies cespitosas que se desarrollan en el horizonte medio. En esta zona intermareal son muy ca-



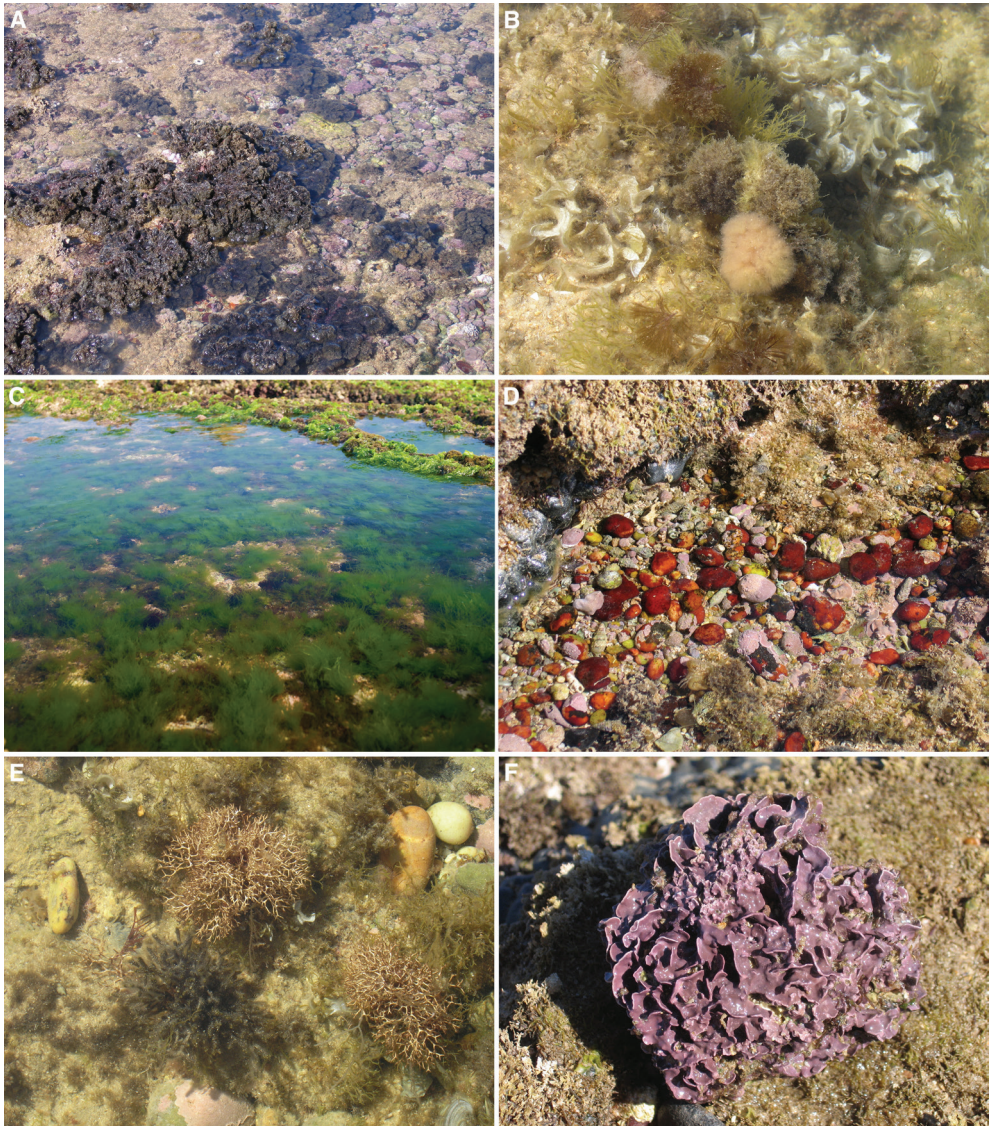


Figura 2. Comunidades típicas de las cubetas someras del horizonte medio del intermareal. *Halogeton scoparia* y coralináceas incrustantes (A), *Dictyota dichotoma*, *Padina pavonica* y *Falkenbergia rufolanosa* (B), *Ulva* spp. (C), *Hildenbrandia* spp. y coralináceas incrustantes (D), *Cladostephus spongiosus* y *Liagora viscida* (E), *Lithophyllum dentatum* (F) (Fotografías grupo investigación EDEA).

racterísticas las poblaciones de la clorofita *Codium adhaerens* C.Agardh, 1822, y en lugares con poca o moderada exposición también aparece la rodofita *Plocamium cartilagineum* (L.) P.S.Dixon, 1967. En las pozas y cubetas de cierta profundidad crece el alga roja *Pterocladia capillacea* (S.G.Gmelin) Santelices & Hommersand, 1997, la clorofita *Codium bursa* (L.) C.Agardh, 1817 y las algas pardas *Padina pavonia*, *Halogeton scoparia* y algunas especies del género *Cystoseira*. También es usual encontrar po-



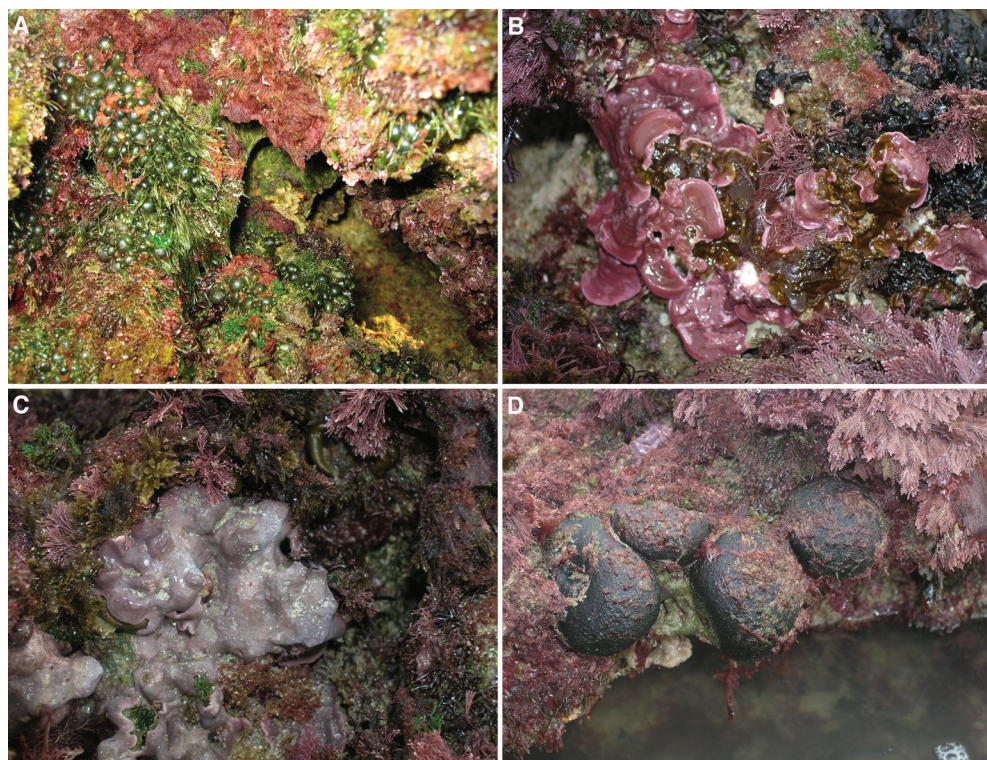


Figura 3. Comunidades de grietas y extraplomos del horizonte medio del intermareal. *Valonia* spp., *Pedobesia simplex* y *Plocamium cartilagineum* (A), *Mesophyllum lichenoides* y *Corallina* spp. (B), *Lithophyllum* spp., *Jania* spp. y *Cladophora* spp. (C), *Codium bursa* y *Corallina* spp. (D) (Fotografías grupo investigación EDEA).

blaciones de la rodofita *Halopithys incurva* (Hudson) Batters, 1902 bastante epifitadas por otras especies (*Jania* spp., *Cladophora* spp., *Ulva* spp.).

En grietas y extraplomos abundan las algas esciáfilas (*Valonia* spp., *Pedobesia simplex*, *Bryopsis* spp., *Flabellia petiolata* (Turra) Nizamuddin, 1987; *Botryocladia botryoides* (Wulfen) Feldmann, 1941; *Peyssonnelia* spp.). En costas más expuestas medran las coralináceas incrustantes (*Mesophyllum lichenoides*, *Lithophyllum incrustans*) y en las grietas más batidas aparece *Gymnogongrus* spp. En zonas muy localizadas del Estrecho (Punta Carnero) pueden verse las últimas poblaciones de la rodofita *Gelidium corneum* (Hudson) J.V.Lamouroux, 1813. En esta zona son abundantes las poblaciones del alga roja *Asparagopsis armata* y de la feofíceica *Ericaria selaginoides* (L.) Molinari & Guiry, 2020 (Figura 4). En fondos blandos (ej. bahía de Cádiz) son típicas las praderas de angiospermas marinas (*Zostera noltei*, *Z. marina* L., 1753 y *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson, 1870) y de *Caulerpa prolifera* (Forsskål) J.V.Lamouroux, 1809. Ocasionalmente aparecen proliferaciones de los pleustófitos *Gongolaria gibraltarica* f. *lacunarum* Neiva & Serrão, 2022 y de *Chaetomorpha linum* o *Chaetomorpha ligustica*



(Kützing) Kützing, 1849. En los caños mareales de las marismas encontramos distintas especies del género *Ulva* (*Ulva compressa*, *U. intestinalis* L., 1753 y *U. lactuca* L., 1753) así como la rodofita *Gracilariopsis longissima* (S.G.Gmelin) Steentoft, L.M.Irvine & Farnham, 1995.

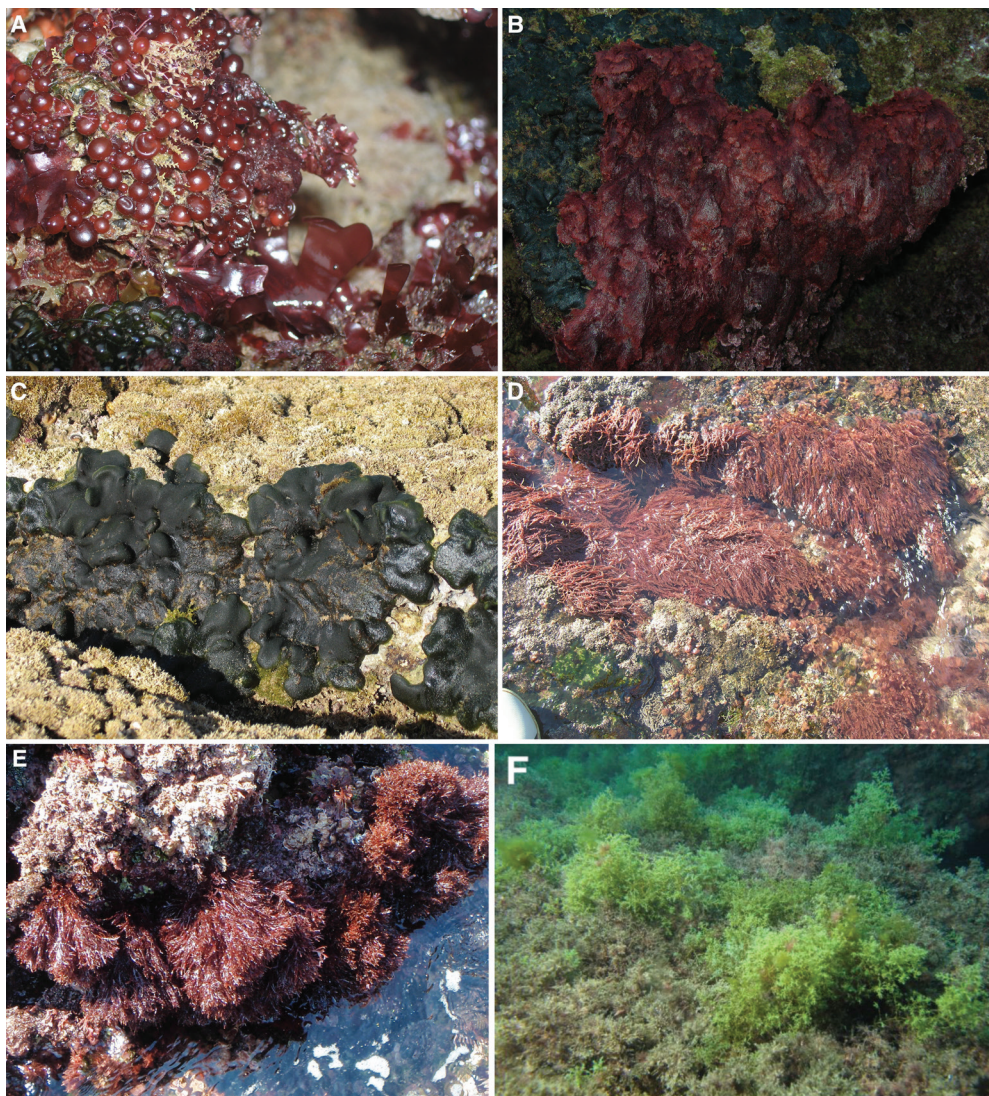


Figura 4. Especies características del horizonte inferior del intermareal. *Botryocladia botryoides* (A), *Plocamium cartilagineum* (B), *Codium adhaerens* (C), *Asparagopsis armata* (D), *Gelidium corneum* (E), *Ericaria selaginoides* (F) (Fotografías grupo investigación EDEA).

### 2.3. La zona infralitoral

Está comprendida entre el nivel de la bajamar más viva del año y el nivel en el que la luz incidente no permite la supervivencia de las algas fotófilas ni de las angiospermas marinas. La profundidad a la que crecen las especies depende de la transparencia de las aguas, desde pocos metros en bahías hasta más de 60 metros en aguas muy transparentes (ej. Tarifa). Algunas de las especies que encontramos son las que ya aparecían en el horizonte inferior, o incluso medio, de la zona intermareal. Así, en zonas con hidrodinámica moderada y bien iluminadas son frecuentes las rodofitas *Pterocladia capillacea* y *Halopithys incurva* y las pardas *Cladostephus spongius*, *Dictyopteris polypodioides* (De Candolle) J.V.Lamouroux, 1809; *Taonia atomaria* (Woodward) J.Agardh, 1848; *Halopectis filicina* (Grateloup) Kützinger, 1843; *Colpomenia sinuosa* (Mertens ex Roth) Derbès & Solier, 1851 y *Sargassum vulgare* C.Agardh, 1820. *Gongolaria usneoides* (L.) Molinari & Guiry, 2020 suele aparecer en lugares más resguardados como las pozas. En hábitats más esciáfilos o a mayor profundidad, crecen las rojas *Sphaerococcus coronopifolius* Stackhouse, 1797; *Peyssonnelia* spp., las calcáreas arbustivas (*Corallina* spp., *Jania* spp.) e incrustantes (*Lithophyllum incrustans* y *L. stictiforme* (Areschoug) Hauck, 1877). En lugares más batidos de la zona del Estrecho encontramos *Gelidium corneum*, *Asparagopsis armata* y *A. taxiformis* (Delile) Trevisan, 1845 (Figura 5).

En el Estrecho, a partir de profundidades de 12-15 m (y hasta unos 40 m), aparecen bosques de algas pardas de gran porte: *Saccorhiza polyschides* (Light-foot) Batters, 1902; *Laminaria ochroleuca* Bachelot Pylaie, 1824; *Phyllariopsis brevipes* (C.Agardh) E.C.Henry & G.R.South, 1987 y *P. purpurascens* (C.Agardh) E.C.Henry & G.R.South, 1987. Entre las especies más características del sotobosque están las pardas *Gongolaria usneoides* y *Zonaria tournefortii* (J.V.Lamouroux) Montagne, 1846 y las rojas *Sphaerococcus coronopifolius*, *Botryocladia botryoides*, *Peyssonnelia* spp., *Halymenia floresii* (Clemente) C.Agardh, 1817 o *Rhodomenia pseudopalmata* (J.V.Lamouroux) P.C.Silva, 1952 (Figura 5).

En el Estrecho, a mayores profundidades, cuando la luz es muy escasa, la flora ficológica queda reducida principalmente a algas rojas calcáreas incrustantes como *Mesophyllum alternans* (Foslie) Cabioch & M.L.Mendoza, 1998; *M. lichenoides* o *Lithophyllum stictiforme* (Areschoug) Hauck, 1877 y otras muchas que forman los fondos de 'maërl' pueden ocupar extensiones considerables. También suelen aparecer asociadas a estos lechos, pero también en fondos de arenas gruesas y cascajo, las algas pardas *Sporochnus pedunculatus* (Hudson) C.Agardh, 1817; *Carpomitra costata* (Stackhouse) Batters, 1902 y *Arthrocladia villosa* (Hudson) Duby, 1830. Entre las rodofitas son comunes *Sphaerococcus coronopifolius*, *Peyssonnelia* spp., *Rytiphlaea tinctoria* (Clemente) C.Agardh, 1824 y *Rhodomenia pseudopalmata* y entre las clorofitas *Valonia macrophysa*, *Codium bursa* o *Flabellia petiolata*.



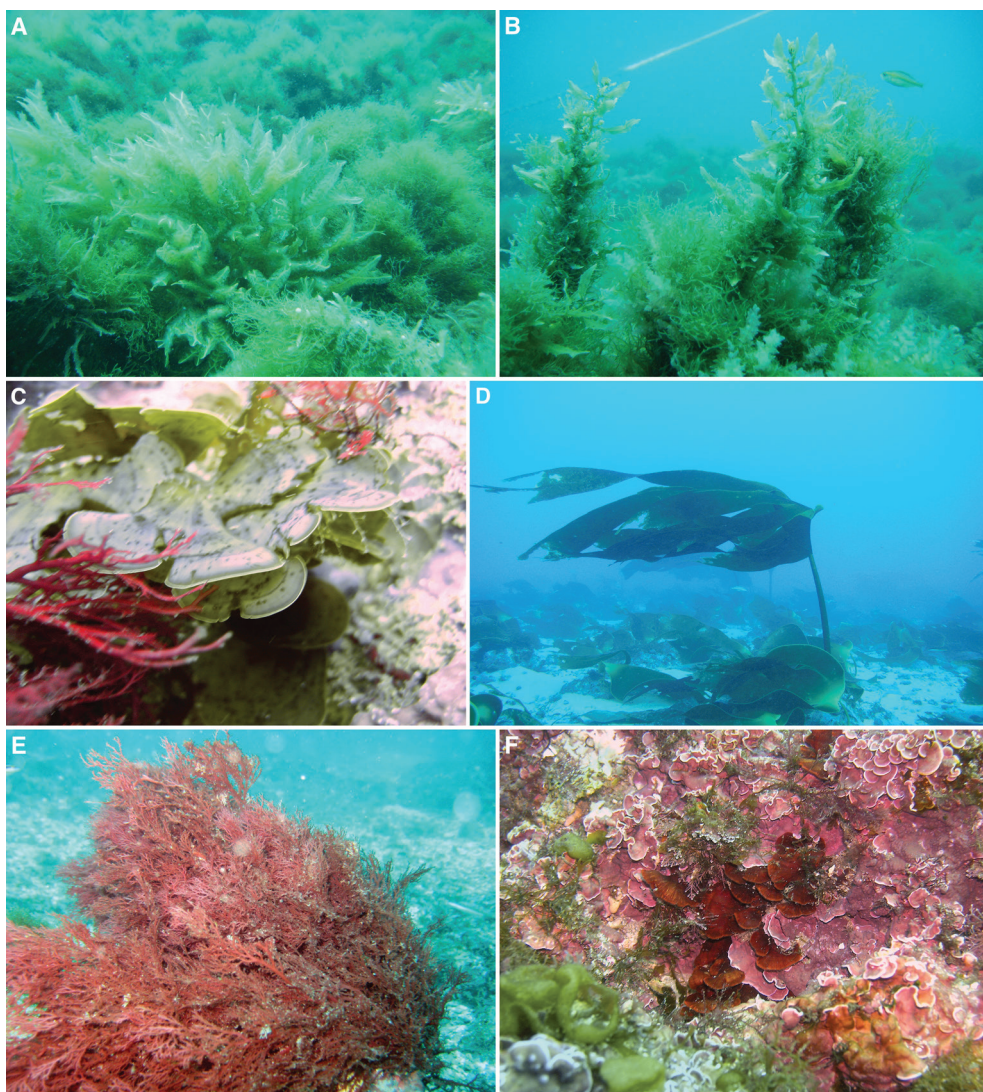


Figura 5. Algunas especies de la zona infralitoral del Estrecho. *Dictyopteris polypodioides* (A), *Sargassum vulgare* (B), *Zonaria tournefortii* (C), *Laminaria ochroleuca* (D), *Sphaerococcus coronopifolius* (E), *Peyssonnelia* spp. (rojo oscuro) y *Mesophyllum* spp. (rosáceo) (F) (Fotografías A, B, C, E y F grupo investigación EDEA, fotografía D de G. Mourente).



### 3. LAS INVASIONES FICOLÓGICAS EN EL ESTRECHO

Las especies invasoras suponen desde un punto de vista ambiental, un riesgo para las comunidades existentes, pudiendo llevar a la extinción local de las poblaciones, algunas únicas por la singularidad oceanográfica del lugar. El mar Mediterráneo es un punto caliente de invasiones biológicas, al estar conectado tanto con los océanos Atlántico e Índico (a través del canal de Suez), como por el intenso tráfico marítimo que soporta (ALTAMIRANO *et al.*, 2019). Se han descrito en torno a 1.000 especies invasoras, de las que 200 son macroalgas (VELARQUE *et al.*, 2015). En las costas de Andalucía aparecen siete especies de macroalgas exóticas invasoras (ALTAMIRANO *et al.*, 2019), siendo las más relevantes la rodofita *Asparagopsis taxiformis*, la clorofita *Caulerpa cylindracea* Sonder 1845, y la feofícea *Rugulopteryx okamurae* (E.Y.Dawson) I.K.Hwang, W.J.Lee & H.S.Kim 2009, de reciente aparición en 2015 en las costas de Ceuta (ALTAMIRANO *et al.*, 2016, 2017; GARCÍA-GÓMEZ *et al.*, 2018, 2020).

Las especies del género *Asparagopsis* son de origen indo-pacífico. *Asparagopsis armata* es una ‘vieja conocida’, ya que fue citada por primera vez por SEOANE-CAMBA (1965) y probablemente esté presente desde los años 30 del pasado siglo. Actualmente está ampliamente distribuida por el litoral andaluz (PÉREZ-LLORÉNS *et al.*, 2012). La invasión de *A. taxiformis*, más reciente y preocupante, sucede a principio del siglo XXI (BÁEZ *et al.*, 2001) y, aunque no alcanza la magnitud de la invasión de *R. okamurae*, provoca pérdidas de biodiversidad local. La clorofita *Caulerpa cylindracea* tiene un elevado potencial invasor. Se detectó en Andalucía en 2009 en las costas de Almería, apareciendo posteriormente en el Parque Natural del Estrecho en 2019 (ALTAMIRANO *et al.*, 2019). En esta especie predomina fundamentalmente la multiplicación vegetativa.

Las otras tres especies invasoras en Andalucía; la rodofita *Lophocladia lallemandii* (Montagne) F.Schmitz 1893, la clorofita *Codium fragile* (Suringar) Hariot 1889 y la feofícea *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt 1955 presentan poblaciones estables en diversos puntos de la costa gaditana, pero sin un fuerte potencial invasor (ALTAMIRANO *et al.*, 2019).

De todas las especies de macroalgas exóticas invasoras, el alga parda de origen asiático *Rugulopteryx okamurae* copa numerosas noticias de prensa por sus fuertes impactos ambientales, sociales y económicos. La especie fue incluida a finales de 2020 en el Catálogo Español de Especies Exóticas Invasoras (R.D. 630/2013 de 6 de agosto), y recientemente, en julio de 2022, se ha publicado en el Diario oficial de la UE el reglamento de ejecución que actualiza la lista de especies invasoras preocupantes incluyendo a *R. okamurae*. También se ha publicado en el mismo mes la ‘Estrategia de Control del alga *Rugulopteryx okamurae* en España’ por parte de la conferencia sectorial del ministerio de Transición Ecológica y Reto Demográfico. Este documento se considera una herramienta fundamental para la gestión de la invasión.

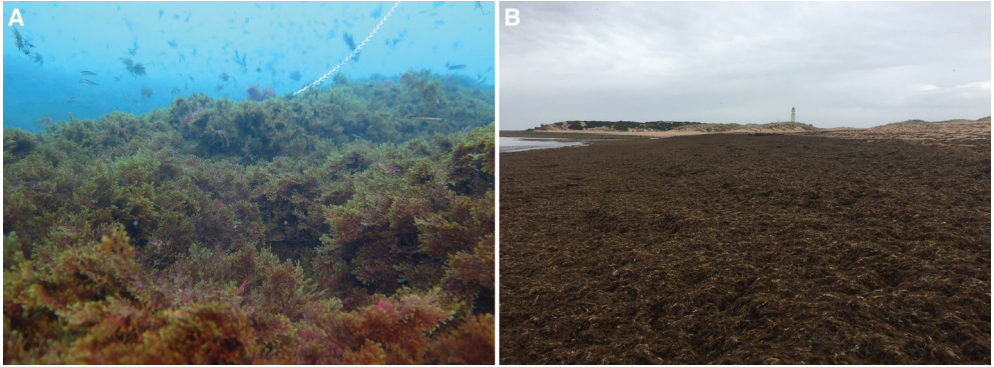


Figura 6. *Rugulopteryx okamurae*. Poblaciones submareales (A) y arribazón en las playas del cabo de Trafalgar (B). (Fotos de I. Hernández).

Parece haber consenso en que la principal causa de aparición de *R. okamurae* en las aguas del Estrecho han sido las aguas de lastre de los buques, por ser el Estrecho una zona de intenso tráfico marítimo (ROSAS-GUERERO *et al.*, 2018). Se trata de una invasión críptica, difícil de detectar, pues la morfología de *R. okamurae* se asemeja a especies nativas del género *Dictyota* (ALTAMIRANO *et al.*, 2019). Su proliferación actual está lejos de ser controlada y ya se ha identificado en todas las provincias del litoral andaluz (Figura 6). La falta de mecanismos de detección temprana hizo imposible su erradicación en las fases iniciales de la invasión.

La gran capacidad de crecimiento de *Rugulopteryx okamurae*, su amplia distribución batimétrica desde el intermareal hasta profundidades de 50 m, unido a la falta de consumidores que controlen las poblaciones, ha desembocado en una gran proliferación de esta especie, la cual provoca arribazones masivos en las playas. En este sentido, la alta concentración del metabolito dilkamural en esta especie y sus efectos negativos sobre el erizo de mar ha sido puesta de manifiesto por CASAL-PORRAS *et al.* (2021). Este compuesto es responsable de las propiedades disuasorias del alga para los herbívoros, además de generar efectos letales sobre sus consumidores.

El alga asiática, o ‘roña’ como comúnmente se la conoce, ha sustituido prácticamente a la flora local en ecosistemas tan valiosos como el Parque Natural del Estrecho, entre otros. Además, los enormes arribazones generan problemas en las playas, suponiendo un coste considerable para los Ayuntamientos responsables de su gestión. Por otro lado, la abundancia de biomasa arrancada y flotante provoca serios problemas en el sector pesquero, al colapsar las artes de pesca y reducir las capturas (ALTAMIRANO *et al.*, 2019). Se aporta más información sobre este alga en el capítulo de FIGUEROA *et al.* en este volumen.

#### 4. LAS ANGIOSPERMAS MARINAS DE LAS COSTAS DE CÁDIZ

Como ya se adelantó en la introducción, la provincia de Cádiz es la región de Europa con mayor diversidad de angiospermas marinas al albergar las cuatro especies de angiospermas marinas que medran en los mares europeos: *Posidonia oceanica* (L.) Delile, 1813; *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson 1870; *Zostera marina* L. y *Z. noltei* Hornemann 1832 (BRUN et al., 2015, AZCÁRATE-GARCÍA et al., 2023; Figura 7).

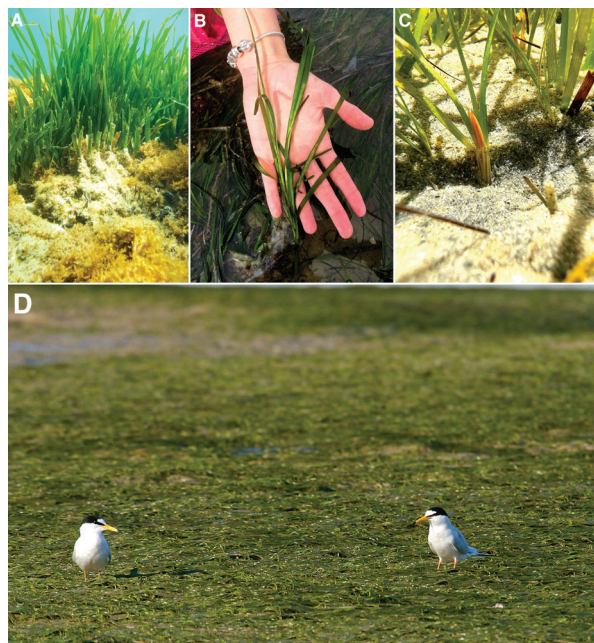


Figura 7. Especies de angiospermas marinas presentes en la provincia de Cádiz (A), *Posidonia oceanica* rodeada del alga invasora *Rugulopteryx okamurae* (B), haz generativo de *Zostera marina* (C), *Cymodocea nodosa* y flor masculina (D), pradera intermareal de *Zostera noltei*. (Fotos de F.G. Brun).

Además, también pueden encontrarse en otros ambientes salinos e hipersalinos (esteros y salinas) tres especies del género *Ruppia*, que algunos autores suelen considerarlas también angiospermas marinas: *R. maritima* L.; *R. cirrhosa* (Petagna) Grande 1918 y *R. drepanensis* Tineo ex Guss, siendo ésta última especie endémica (ARROYO et al., 2015).

La distribución de las angiospermas marinas en la provincia de Cádiz no es homogénea, estando un 98% de la superficie cartografiada en la bahía de Cádiz (unos 17 km<sup>2</sup>). De estos 17 km<sup>2</sup>, unos 8,3 km<sup>2</sup> están ocupados por *Cymodocea nodosa* y 8,7 km<sup>2</sup> por *Zostera noltei* (Brun et al., 2015, Arroyo et al., 2015). *Zostera marina* y *P. oceanica* ocupan una superficie relativamente esca-

sa (<100 m<sup>2</sup>), siendo Cádiz para ambas especies su límite de distribución occidental, y cobrando, por tanto, su seguimiento una gran importancia como centinelas del efecto del cambio climático (AZCÁRATE-GARCÍA et al., 2023). El hábitat colonizado por las angiospermas marinas en la provincia de Cádiz es muy variado, desde zonas rocosas como en el caso de las poblaciones de *P. oceanica* en Cala Sardina (AZCÁRATE-GARCÍA et al., 2023) o *C. nodosa* en el Chato o en los corrales de Chipiona (DE LOS SANTOS et al., 2013); zonas arenosas como el Bajo de la Cabezuela, el saco interno de la Bahía de Cádiz o la ensenada de Bolonia donde crecen poblaciones de *C. nodosa*, *Z. marina* y *Z. noltei* (BRUN et al., 2003a, 2015, JIMÉNEZ-RAMOS et al., 2017); o zonas fan-

gosas como el saco interno de la bahía de Cádiz, caños de Sancti Petri, marismas de Barbate o desembocadura del río Palmones colonizadas principalmente por *Z. noltei* además de *C. nodosa* (PÉREZ-LLORÉNS & NIELL, 1993, PERALTA et al., 2021).

Las praderas de angiospermas marinas tienen una gran importancia ecológica y económica, debido a la gran variedad de funciones y servicios ecosistémicos que proporcionan, es decir los beneficios directos e indirectos que los ciudadanos reciben de ellos (DEWSBURY et al., 2016). Entre estos destacan el incremento de la diversidad específica (GONZÁLEZ-ORTIZ et al., 2016; BRUN et al., 2021), la reducción de las fuerzas hidrodinámicas (MORRIS et al., 2008; GONZÁLEZ-ORTIZ et al., 2014), la retención de sedimento (BRUN et al., 2005) o la elevada producción primaria. En el caso del saco interno de la bahía de Cádiz se ha estimado una producción primaria neta anual de unas 55.000 toneladas de biomasa seca, lo que equivale a una incorporación (retirada) de unas 70.000 toneladas anuales de CO<sup>2</sup> atmosférico (BRUN et al., 2003a). Estos valores se incrementan aun más si se incluye la alta producción de carbono orgánico disuelto asociada a estas comunidades (EGEA et al., 2019a). Esta alta producción primaria puede servir de base a la red trófica en estos ecosistemas, bien a través de un consumo directo de hasta un 75% de su producción foliar (JIMÉNEZ-RAMOS et al., 2021), o a través de su exportación a otros ecosistemas o de su enterramiento a largo plazo en el sedimento (DUARTE & CEBRIÁN, 1996). El enterramiento de este carbono a largo plazo, también denominado ‘carbono azul’, es una de las funciones y servicios que más repercusión está teniendo actualmente debido a la importancia en la mitigación del cambio climático (SERRANO et al., 2019). Las praderas de angiospermas marinas de la bahía de Cádiz poseen una alta capacidad de enterramiento de carbono a largo plazo, estimándose unos valores de 108.000 toneladas de carbono orgánico en el primer metro de sedimento (DE LOS SANTOS et al., 2022). A pesar de su importancia ecológica y económica, existen en la provincia de Cádiz multitud de amenazas que ponen en peligro a estas comunidades, como algunas formas de marisqueo en zonas someras de la bahía de Cádiz, la presencia de especies exóticas invasoras como *Rugulopteryx okamurae* (AZCÁRATE-GARCÍA et al., 2023), los elevados niveles de nutrientes (BRUN et al., 2002), el crecimiento exacerbado de macroalgas efemerófitas (BRUN et al., 2003b; MORENO-MARÍN et al., 2016), el cambio climático (EGEA et al., 2019b, 2023) o la combinación de estos factores (EGEA et al., 2018). Todo esto ha contribuido a la desaparición de importantes poblaciones en zonas como el Bajo de la Cabezuela, en los márgenes del Río San Pedro, así como en las pozas de las rasas rocosas del Chato (BRUN et al., 2005; ARROYO et al., 2015). A pesar de ello, el estado ecológico de las poblaciones puede considerarse como bueno (GARCÍA-MARÍN et al., 2013) y hay constancia de que las poblaciones de *C. nodosa* del saco interno de la bahía de Cádiz han permanecido estables en las últimas décadas (PERALTA et al., 2021).

#### 4. CONCLUSIÓN

La flora marina de las costas de Cádiz destaca por la singularidad que le confiere el estrecho de Gibraltar, así como por la existencia de fondos intermareales y submareales, tanto rocosos en el litoral expuesto como blandos en sistemas de caños y estuarios. La singularidad de poseer las cuatro especies de angiospermas marinas y la amplia diversidad específica se enfrentan a retos importantes para su conservación, la cual debe ser debidamente atendida desde el organismo competente en materia ambiental de nuestra Comunidad. ¡Qué mejor colofón a este capítulo que las palabras dedicadas a la flora del Estrecho de D. Romualdo González Fragoso (1886)!:

*Pocas regiones hay tan dignas de un estudio detenido, desde el punto de vista botánico, como la provincia de Cádiz. Centinela avanzado de la Península Ibérica, casi tocando con las próximas costas africanas, su flora presenta un carácter especial que no puede confundirse con ninguna otra; y si es así en lo que á flora terrestre se refiere, aún es más en cuanto con la flora marina se relaciona. En sus costas se confunden las aguas del Mediterráneo y el Atlántico, y las algas de ambos mares son arrojadas por las tempestades á sus playas. Es el país de promisión para el algólogo, que puede reunir en corto tiempo riquísima colección de esas hermosas plantas que pueblan el seno de los mares, deleitan con sus brillantes colores la vista del más indiferente, y hacen admirar la naturaleza siempre tan admirable en sus detalles como en sus grandezas. ¡Lástima grande que el estudio de nuestra flora y fauna marina se halle tan abandonado, y ojalá que esta nota, tan modesta en pretensiones como pobre en ciencia es su autor, sea la señal de nuevos y más importantes trabajos sobre la flora de nuestras costas!...*

#### BIBLIOGRAFÍA

- ALTAMIRANO, M., DE LA ROSA, J. & MARTÍNEZ, F.J. 2016. Arribazones de la especie exótica *Rugulopteryx okamurae* en el estrecho de Gibraltar: primera cita para el Atlántico y España. *Algas*, 52: 20.
- ALTAMIRANO, M., DE LA ROSA, J., MARTÍNEZ, F.J. & MUÑOZ, A.R. 2017. Prolifera en el Estrecho un alga nunca citada en nuestro litoral de origen asiático. *Quercus*, 374: 32–33.
- ALTAMIRANO, M., DE LA ROSA, J., CARMONA, R., ZANOLLA, M. & MUÑOZ, A.R. 2019. Macroalgas invasoras en las costas andaluzas. *Algas*, 55e: 10–13.
- ARROYO, M.C., BARRAJÓN, A., BRUN, F.G., DEL CASTILLO, F., DE LA ROSA, J., DÍAZ, E., FERNÁNDEZ CASADO, M., HERNÁNDEZ, I., MORENO, D., PÉREZ-LLORÉNS, J.L., OTERO, M.M., REMÓN, J.M., VERGARA, J.J. & VIVAS, M.S. 2015. Praderas de angiospermas marinas de Andalucía. EN: RUIZ, J.M., GUILLÉN, J.E., RAMOS SEGURA, A. & OTERO, M.M., Eds. *Atlas de las praderas marinas de España*. IEO/IEL/UICN, Murcia-Alicante-Málaga: 3 28 pp.
- AZCÁRATE-GARCÍA, T., BECA-CARRETERO, P. & BRUN, F.G. 2023. Plant and meadow structure characterisation of *Posidonia oceanica* in its Westernmost distribution range. *Diversity*, 15(1): 101.
- BÁEZ, J.C., CONDE, F. & FLORES-MOYA, A. 2001. Notas corológicas del macrofitobentos de Andalucía (España). V. *Acta Botanica Malacitana*, 26: 193–196.



- BORNET, M.E. 1892. Les algues de P.K.A. Schousboe, recoltés au Maroc et dans la Méditerranée de 1815 à 1829. *Extrait des Mémoires de la Société Nationale des Sciences Naturelles et Mathématiques de Cherbourg* 28: 165-376.
- BRUN, F.G., HERNÁNDEZ, I., VERGARA, J.J., PERALTA, G. & PÉREZ-LLORENS, J.L. 2002. Assessing the toxicity of ammonium pulses to the survival and growth of *Zostera noltii*. *Marine Ecology Progress Series*, 225: 177–187.
- BRUN, F.G., PÉREZ-LLORENS, J.L., HERNÁNDEZ, I. & VERGARA, J.J. 2003a. Patch distribution and within-patch dynamics of the seagrass *Zostera noltii* Hornem. in los Toruños Salt-Marsh, Cádiz Bay, Natural Park, Spain. *Botanica marina*, 46(6): 513–524.
- BRUN, F.G., VERGARA, J.J., NAVARRO, G., HERNÁNDEZ, I. & PÉREZ-LLORENS, J.L. 2003b. Effect of shading by *Ulva rigida* canopies on growth and carbon balance of the seagrass *Zostera noltii*. *Marine Ecology Progress Series*, (265): 85–96.
- BRUN, F.G., VERGARA, J.J., HERNÁNDEZ, I. & PÉREZ-LLORENS, J.L. 2005. Evidence for vertical growth in *Zostera noltii* Hornem. *Botanica marina*, 48 (5): 446–450.
- BRUN, F.G., VERGARA, J.J., PÉREZ-LLORENS, J.L., RAMÍREZ, C., MORRIS, E.P., PERALTA, G. & HERNÁNDEZ, I. 2015. Diversidad de angiospermas marinas en la bahía de Cádiz: redescubriendo a *Zostera marina*. *Chronica Naturae* (5), 45–56.
- BRUN, F.G., COBO-DÍAZ, J.F., GONZÁLEZ-ORTIZ, V., VARELA, J.L., PÉREZ-LLORENS, J.L. & VERGARA, J.J. 2021. Seagrass patch complexity affects macroinfaunal community structure in intertidal areas: an in situ experiment using seagrass mimics. *Diversity*, 13(11), 572.
- CASAL-PORRAS, I., ZUBÍA, E. & BRUN, F.G. 2021. Dilkamural: A novel chemical weapon involved in the invasive capacity of the alga *Rugulopteryx okamurae* in the Strait of Gibraltar. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 257: 107398.
- CLEMENTE, S. DE R. 1807. *Ensayo sobre las variedades de la vid común que vegetan en Andalucía, con un índice etimológico y tres listas de plantas en que se caracterizan varias especies nuevas*. Villalpando, Madrid.
- COLMEIRO, M. 1854. Algas observadas en Sanlúcar de Barrameda, Cádiz, puertos inmediatos, Tarifa y Algeciras. *Revista de los Progresos de las Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 9: 525–528.
- CONDE, F., FLORES-MOYA, A., SOTO, J., ALTAMIRANO, M. & SÁNCHEZ, A. 1996a. Check-List of Andalusia (S. Spain) seaweeds. III. Rhodophyceae. *Acta Botanica Malacitana*, 21: 7–33.
- CONDE, F., ALTAMIRANO, M. & FLORES-MOYA, A. 1996b. Notas corológicas del macrofitobentos de Andalucía (España). IV. *Acta Botanica Malacitana*, 21: 303–305.
- DE LOS SANTOS, C.B., BRUN, F.G., VERGARA, J.J. & PÉREZ-LLORENS, J.L. 2013. New aspect in seagrass acclimation: leaf mechanical properties vary spatially and seasonally in the temperate species *Cymodocea nodosa* Ucria (Ascherson). *Marine Biology*, 160(5): 1083–1093.
- DE LOS SANTOS, C.B., EGGA, L.G., MARTINS, M., SANTOS, R., MASQUÉ, P., PERALTA, G., BRUN, F.G. & JIMÉNEZ-RAMOS, R. 2022. Sedimentary organic carbon and nitrogen sequestration across a vertical gradient on a temperate wetland seascape including salt marshes, seagrass meadows and rhizophytic macroalgae beds. *Ecosystems*, 1–17.
- DEWSBURY, B.M., BHAT, M. & FOURQUREAN, J.W. 2016. A review of seagrass economic valuations: gaps and progress in valuation approaches. *Ecosystem Services*, 18: 68–77.
- DÍAZ-REGAÑÓN, J.M. 1988. *Teofrasto. Historia de las plantas*. Biblioteca Clásica Gredos, 112, Madrid.
- DOSIL, F.J. 2007. *Los albores de la botánica marina española (1814-1939)*. Consejo Superior de Investigaciones Marinas, Madrid.
- DUARTE, C.M. & CEBRIÁN, J. 1996. The fate of marine autotrophic production. *Limnology and Oceanography*, 41(8): 1758–1766.



- EGEA, L.G., JIMÉNEZ-RAMOS, R., VERGARA, J.J., HERNÁNDEZ, I. & BRUN, F.G. 2018. Interactive effect of temperature, acidification and ammonium enrichment on the seagrass *Cymodocea nodosa*. *Marine Pollution Bulletin*, 134: 14–26.
- EGEA, L.G., BARRÓN, C., JIMÉNEZ-RAMOS, R., HERNÁNDEZ, I., VERGARA, J.J., PÉREZ-LLORENS, J.L. & BRUN, F.G. 2019a. Coupling carbon metabolism and dissolved organic carbon fluxes in benthic and pelagic coastal communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 227: 106336.
- EGEA, L.G., JIMÉNEZ-RAMOS, R., HERNÁNDEZ, I. & BRUN, F.G. 2019b. Effect of in situ short-term temperature increase on carbon metabolism and dissolved organic carbon (DOC) fluxes in a community dominated by the seagrass *Cymodocea nodosa*. *PloS one*, 14(1): e0210386.
- EGEA, L.G., JIMÉNEZ-RAMOS, R., ROMERA-CASTILLO, C., CASAL-PORRAS, I., BONET-MELIÀ, P., YAMUZA-MAGDALENO, A., CEREZO-SEPÚLVEDA, L., PÉREZ-LLORENS, J.L. & BRUN, F.G. 2022. Effect of marine heat waves on carbon metabolism, optical characterization, and bioavailability of dissolved organic carbon in coastal vegetated communities. *Limnology and Oceanography*. <https://doi.org/10.1002/lno.12286>.
- FERNÁNDEZ-CAMACHO, P. 2012. *La imagen de Cádiz en los textos griegos y latinos: un análisis filológico-literario*. Tesis Doctoral, Universidad de Cádiz.
- FISCHER-PIETTE, E. 1959. Contribution à l'écologie intercotidale du Détroit de Gibraltar. *Bulletin de l'Institut océanographique de Monaco*, 1145: 1–32.
- FLORES-MOYA, A., SOTO, J., SÁNCHEZ, A., ALTAMIRANO, M., REYES, G. & CONDE, F. 1995a. Check-List of Andalusia (S. Spain) seaweeds. I. Phaeophyceae. *Acta Botanica Malacitana*, 20: 5–18.
- 1995b. Check-List of Andalusia (S. Spain) seaweeds. II. Chlorophyceae. *Acta Botanica Malacitana*, 20: 19–26.
- FLORES-MOYA, A. 2012. Warm temperate seaweed communities: A case study of deep-water kelp forest from the Alboran sea (SW Mediterranean Sea) and the Strait of Gibraltar. En: WIENCKE, C. & BISCHOF, K., Eds. *Seaweed Biology. Ecological Studies 219*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg, 315–326 pp.
- FLORES-MOYA, A., MORENO, D., DE LA ROSA, J., ALTAMIRANO, M., BAÑARES-ESPAÑA, E. 2021. Seaweeds and Seagrasses. En: BÁEZ, J.C., VÁZQUEZ, J.T., CAMIÑAS, J.A. & MALOULI IDRISI, M., Eds. *Alboran Sea-Ecosystems and Marine Resources*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg, 274–284 pp.
- GARCÍA-GÓMEZ, J.C., SEMPÉR-VALVERDE, J., OSTALÉ-VALRIBERAS, E., MARTÍNEZ, M., OLAYA-PONZONE, L., GONZÁLEZ, A.R., ESPINOSA, F., SÁNCHEZ-MOYANO, E., MEGINA, C. & PARADA, J.A. 2018. *Rugulopteryx okamurae* (E.Y. Dawson) I.K. Hwang, W.J. Lee & H.S. Kim (Dictyotales, Ochrophyta), alga exótica “explosiva” en el estrecho de Gibraltar. Observaciones preliminares de su distribución e impacto. *Almoraima*, 49: 97–113.
- GARCÍA-GÓMEZ, J.C., SEMPÉR-VALVERDE, J., GONZÁLEZ, A.R., MARTÍNEZ-CHACÓN, M., OLAYA-PONZONE, L., SÁNCHEZ-MOYANO, E., OSTALÉ-VALRIBERAS, E. & MEGINA, C. 2020. From exotic to invasive in record time: The extreme impact of *Rugulopteryx okamurae* (Dictyotales, Ochrophyta) in the strait of Gibraltar. *Science of the Total Environment*, 704: 135408.
- GARCÍA-MARÍN, P., CABAÇO, S., HERNÁNDEZ, I., VERGARA, J.J., SILVA, J. & SANTOS, R. 2013. Multi-metric index based on the seagrass *Zostera noltii* (ZoNI) for ecological quality assessment of coastal and estuarine systems in SW Iberian Peninsula. *Marine Pollution Bulletin*, 68(1-2): 46–54.
- GONZÁLEZ-FRAGOSO, R. 1886. Plantas marinas de la Provincia de Cádiz. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural*, 15: 117–130.
- GONZÁLEZ-GUERRERO, P. 1951. Hallazgos ficológicos en nuestra costa. *Anales del Instituto Botánico A.J. Cavanilles*, 1(1): 191–230.

- GONZÁLEZ-ORTIZ, V., EGEA, L.G., JIMÉNEZ-RAMOS, R., MORENO-MARÍN, F., PÉREZ-LLORENS, J.L., BOUMA, T.J. & BRUN, F.G. 2014. Interactions between seagrass complexity, hydrodynamic flow and biomixing alter food availability for associated filter-feeding organisms. *PLoS One*, 9(8): e104949.
- 2016. Submerged vegetation complexity modifies benthic infauna communities: the hidden role of the belowground system. *Marine Ecology*, 37(3): 543–552.
- JIMÉNEZ-RAMOS, R., EGEA, L.G., ORTEGA, M.J., HERNÁNDEZ, I., VERGARA, J.J. & BRUN, F.G. 2017. Global and local disturbances interact to modify seagrass palatability. *PLoS One*, 12(8): e0183256.
- JIMÉNEZ-RAMOS R., EGEA LG, VERGARA JJ, BRUN FG. 2021. Factors modulating herbivory patterns in *Cymodocea nodosa* meadows. *Limnology and Oceanography* 66(6): 2218–2233.
- LEE, R.E. 1999. *Phycology*. 3rd. Ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- LEMOINE, P. 1915. *Calcareous algae. Report on the Danish Oceanographical Expeditions 1908-10 to the Mediterranean and adjacent seas*. V2 Biology (K1) Høst & Son; Copenhagen: 1915. 130.
- MINISTERIO PARA LA TRANSICIÓN ECOLÓGICA Y EL RETO DEMOGRÁFICO. 2023. *Estrategia de control del alga Rugulopteryx okamurae en España*. [https://www.miteco.gob.es/es/biodiversidad/publicaciones/pbl\\_fauna\\_flora\\_estrategia\\_R\\_okamurae.aspx](https://www.miteco.gob.es/es/biodiversidad/publicaciones/pbl_fauna_flora_estrategia_R_okamurae.aspx) Consultado el 15/01/2023.
- MORENO-MARÍN, F., VERGARA, J.J., PÉREZ-LLORENS, J.L., PEDERSEN, M.F. & BRUN, F.G. 2016. Interaction between ammonium toxicity and green tide development over seagrass meadows: a laboratory study. *PLoS One*, 11(4): e0152971.
- MORRIS, E.P., PERALTA, G., BRUN, F.G., VAN DUREN, L., BOUMA, T.J. & PÉREZ-LLORENS, J.L. 2008. Interaction between hydrodynamics and seagrass canopy structure: Spatially explicit effects on ammonium uptake rates. *Limnology and Oceanography*, 53(4): 1531–1539.
- PERALTA, G., GODOY, O., EGEA, L.G., DE LOS SANTOS, C.B., JIMÉNEZ-RAMOS, R., LARA, M. & PÉREZ-LLORENS, J.L. 2021. The morphometric acclimation to depth explains the long-term resilience of the seagrass *Cymodocea nodosa* in a shallow tidal lagoon. *Journal of Environmental Management*, 299: 113452.
- PÉREZ-LLORENS, J.L. & NIELL, F.X. 1993. Temperature and emergence effects on the net photosynthesis of two *Zostera noltii* Hornem. morphotypes. *Hydrobiologia*, 254(1): 53–64.
- PÉREZ-LLORENS, J.L., HERNÁNDEZ, I., BERMEJO, R., PERALTA, G., BRUN, F.G. & VERGARA, J.J. 2012. *Flora marina del litoral gaditano. Biología, ecología, usos y guía de identificación*. Monografías Ciencias de la Naturaleza. Servicio de Publicaciones de la Universidad de Cádiz, Cádiz.
- ROSAS-GUERRERO, J., MECO, Y.E. & ALTAMIRANO, M. 2018. Could *Rugulopteryx okamurae* (Dictyotales, Ochrophyta) have been introduced by ballast waters? *Algas*, 54: 52.
- SAUVAGEAU, C. 1913. Sur les Fucacées du détroit de Gibraltar. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 157: 1–3.
- SEOANE-CAMBA, J. 1965. Estudios sobre las algas bentónicas en la costa sur de la Península Ibérica (Litoral de Cádiz). *Investigaciones Pesqueras*, 29: 3–216.
- SERRANO, O., KELLEWAY, J.J., LOVELOCK, C. & LAVERY, P.S. 2019. Conservation of blue carbon ecosystems for climate change mitigation and adaptation. En: PERILLO, G.M.E., WOLANSKI, E., CAHOON, D.R. & HOPKINSON, C.S., Eds. *Coastal Wetlands*. Elsevier, pp. 965–996.
- VERLAQUE, M., RUITTON, S., MINEUR, F. & BOUDERESQUE, C. F. 2015. *CIESM Atlas of exotic species of the Mediterranean macrophytes*. CIESM Publishers, Monaco.



## **Interdisciplinary research (oceanography, botany, ecophysiology and biotechnology) about the invasive exotic species *Rugulopteryx okamurae* (Ochrophyta), in the frame of the project “BLUEMARO”**

### ***Investigación interdisciplinar (oceanografía, botánica, ecofisiología y biotecnología) sobre la especie exótica invasora *Rugulopteryx okamurae* (Ochrophyta), en el marco del proyecto BLUEMARO”***

**Félix L. Figueroa<sup>1</sup>, Elena Bañares<sup>2</sup>, Rafael Sesmero Carrasco<sup>2</sup>, Salvador Arijó<sup>3</sup>, Jesús García-Lafuente<sup>4</sup>, Simmone Sammartino<sup>5</sup>, Irene Nadal<sup>4</sup>, Raimundo Real<sup>6</sup>, Teodoro Ramírez<sup>7</sup>, Javier Rodríguez-Jiménez<sup>7</sup>, Begoña Bautista<sup>1</sup>, Andreas Reul<sup>1</sup>, Teresa S. Catalá<sup>8</sup>, José L. Ferres-García<sup>1</sup>, Victor Robles<sup>1</sup>, Julia Vega<sup>1</sup>, María Muñoz<sup>1</sup>, Roberto T. Abdala Díaz<sup>1</sup> & Nathalie Korb<sup>1</sup>**

1. Universidad de Málaga. Instituto andaluz de Biotecnología y Desarrollo Azul (IBYDA). Departamento de Ecología y Geología. Facultad de Ciencias. Campus Universitario de Teatinos s/n, 29071 Málaga, Spain. Email: Felixlfigueroa@uma.es

2. Universidad de Málaga. Instituto andaluz de Biotecnología y Desarrollo Azul (IBYDA). Departamento de Botánica y Fisiología Vegetal. Facultad de Ciencias. Campus Universitario de Teatinos s/n, 29071 Málaga, Spain

3. Universidad de Málaga. Instituto andaluz de Biotecnología y Desarrollo Azul (IBYDA). Departamento de Microbiología. Facultad de Ciencias. Campus Universitario de Teatinos s/n, 29071 Málaga, Spain

4. Universidad de Málaga, Instituto andaluz de Biotecnología y Desarrollo Azul (IBYDA), Grupo de Oceanografía Física, 29071 Málaga, Spain

5. Universidad de Málaga, Instituto de Ingeniería Oceánica (IIO), Physical Oceanography Group, Málaga, Spain.

6. Universidad de Málaga. Instituto andaluz de Biotecnología y Desarrollo Azul (IBYDA). Departamento de Biología Animal. Facultad de Ciencias. Campus Universitario de Teatinos s/n, 29071 Málaga, Spain

7. Centro Oceanográfico de Málaga (COMA-IEO), CSIC. Puerto Pesquero de Fuengirola s/n. 29640 Fuengirola, Málaga, España

8. Organization for Science, Education and Global Society, 70563 Stuttgart, Germany

**KEY WORDS:** Alboran sea, biogeography, blue biotechnology, bioinvasion, bioactive compounds, ecophysiology, oceanography, risk maps, *Rugulopteryx okamurae*

**PALABRAS CLAVE:** biogeografía, bioinvasión, biotecnología azul, compuestos bioactivos, ecofisiología, mapa de riesgos, mar de Alborán, oceanografía, *Rugulopteryx okamurae*

#### ABSTRACT

The bioinvasion of *Rugulopteryx okamurae* in the coastal waters of Andalusia, through the Strait of Gibraltar, is producing both high ecological and socioeconomical impacts. This manuscript presents a summary on the first results of the research Project "Interdisciplinary research for blue management of the invasive alien algae *Rugulopteryx okamurae* in the Mediterranean (BLUEMARO)". Research at different space-temporal scales has been conducted in order to gain knowledge of the autoecology and ecophysiological strategies that allowed its acclimation to the present environmental conditions and to predict the evolution of the next future. The project is structured in three fields: (1) Observational studies and modelling including oceanographic studies, environmental conditions in three coastal areas (Strait of Gibraltar, Estepona and Maro-Cerro Gordo) and to adapt, validate and re-calibrate a full 3-D hydrodynamic model. (2) Benthonic studies: ecophysiology of *R. okamurae* meadows and the in situ trophic interaction with other communities, mainly: *Posidonia oceanica* and *Cystoseira* spp. are analyzed. In addition, experiments to study the effects of light, temperature and nutrients on photosynthesis and biochemical composition are conducted in the laboratory and (3) Biotechnology approach: Research on the bioactive compounds of *R. okamurae*, and their uses in different applications: Aquaculture (feed for fishes), Agriculture (biostimulants and compost) and Cosmeceutic (photoprotectors, antioxidants, antibacterial and antitumoral), are evaluated. The interdisciplinary research on *R. okamurae* will increase the basic knowledge on this species and can help to the management of the invasion.

#### RESUMEN

La bioinvasión de *Rugulopteryx okamurae* en las aguas costeras de Andalucía, a través del estrecho de Gibraltar, está produciendo altos impactos ecológicos y socioeconómicos. Este artículo presenta un resumen de los primeros resultados del Proyecto "Investigación interdisciplinar para la gestión azul de la especie exótica invasora *Rugulopteryx okamurae* en el Mediterráneo (BLUEMARO)". Se desarrolla investigación básica interdisciplinar a diferentes escalas espacio-temporales con el fin de ampliar el conocimiento sobre las estrategias autoecológicas y ecofisiológicas que ha permitido su aclimatación a las condiciones ambientales presentes y poder realizar una predicción sobre la evolución futura. El proyecto está estructurado en tres campos: (1) Estudios observacionales y modelado, que incluye estudios oceanográficos y condiciones ambientales en tres áreas costeras (estrecho de Gibraltar, Marbella-Estepona y Maro-Cerro Gordo) y adaptar, validar y recalibrar un modelo 3D hidrodinámico. (2) Estudios bentónicos: ecofisiología de las praderas *R. okamurae* e interacción trófica in situ con otras comunidades, especialmente: *Posidonia oceanica* y *Cystoseira* spp. Además, se están realizando experimentos en el laboratorio de los efectos de la radiación, temperatura y nutrientes sobre la fotosíntesis y composición bioquímica y (3) Aproximación biotecnológica: Investigación de sus compuestos bioactivos y evaluación de posibles aplicaciones: acuicultura (piensos de peces), agricultura (compost y bioestimulantes) y cosmeceutica (fotoprotectores, antioxidantes, antibacterianos y antitumorales). La investigación interdisciplinar sobre *R. okamurae* incrementará el conocimiento básico sobre esta especie y podrá ayudar a la gestión del control de la bioinvasión.



## I. INTRODUCTION

Introduced species are considered one of the greatest threats to marine biodiversity and resource values of the world's oceans (SCHAFTELKE *et al.*, 2006). Regional studies have identified hundreds of non-indigenous marine species introduced by humans (CROOKS, 2002). Shipping has been identified as a major pathway for introducing species to new environments (COPE *et al.*, 2019). The problem increased as trade and traffic volume expanded over the last few decades, in particular with the introduction of steel hulls, allowing vessels to use water instead of solid materials as ballast. A great effort is producing to improve manage of aquatic invasions by integrating network, ecological and environmental data as data mining for social good (Xu *et al.*, 2014), including the development of new technologies applied to ballast water treatment with special emphasis on onboard treatment methods (TSOLAKI & DIAMADOPOULOS, 2010).

In a global map of human impact on marine ecosystems, HALPERN *et al.* (2008) identified among different anthropogenic drives commercial shipping, ocean base pollution and species invasion, being the Mediterranean highly negative impacted. At the same time climate change factors are altering the geographical distribution of subtidal (DIEZ *et al.*, 2012) and intertidal species (MARTÍNEZ *et al.*, 2012). Since 2015 the Mediterranean and Atlantic coasts around the Strait of Gibraltar, including the Natural Park of El Estrecho (Spain) are suffering drastic invasion by the algae *Rugulopteryx okamurae* (E.Y.Dawson) I.K.Hwang, W.J.Lee & H.S.Kim 2009 (GARCÍA-GÓMEZ *et al.*, 2020). This species is a brown alga of Dictyotales family and original from east Asia (China, Japan, Korea). The first citation in Europe was in 2002 in Thau Lagoon (Mediterranean) associated to oyster aquaculture (VERLAQUE *et al.*, 2009). The algae expanded in 2016 into the Mediterranean close to Strait of Gibraltar (ALTAMIRANO *et al.*, 2016) and at the same time into the Morocco Mediterranean coast (EL AAMRI *et al.*, 2018). In a few years, this species has colonized the rocky shores from 0 to 40 m of large extended coastal areas of high ecological value, with maxima coverage found at 10-20 m depths (GARCÍA-GÓMEZ *et al.*, 2020), reducing drastically the previous reported algal diversity in that areas (BERMEJO *et al.*, 2012; BERMEJO *et al.*, 2014). Recently, *R. okamurae* specimens are also occupying large coastal areas of Algarve and Azores (Portugal) (FARIA *et al.*, 2022), in the Atlantic Ocean, and also of Marseille (France), in the Mediterranean Sea (RUITTON *et al.*, 2021). The specimens present vegetative propagules, tetra and monosporangia explaining its rapid propagation in those areas (ALTAMIRANO-JESCHKE *et al.*, 2016). By other hand, the explosive expansion of this species could be explained in part, due to the temperatures found in the photic zone, down to 60 m which allow the growth and reproduction of *R. okamurae*, as it is a subtropical species (VERLAQUE *et al.*, 2009). Therefore, broken thallus by tides and waves interaction in the Strait of Gibraltar can serve as a seeding population. In addition, the inflowing water into the Mediterranean, disperse *R. okamurae* eastward

along the Mediterranean coast and coastal countercurrent along the Gulf of Cadiz also spread the algae along the coast of the Gulf of Cadiz (GARCÍA-LAFUENTE *et al.*, 2006; MUÑOZ *et al.*, 2015). More information on *R.okamurae* and other six macroalga exotic invasive species in Andalusia is included in the chapter PÉREZ-LLORÉNS *et al.* in this volume.

## 2. THE BLUEMARO PROJECT

The strategy to respond to the massive invasion by *R. okamurae* has to be an interdisciplinary approach, applying methodology of risk analysis as well as, strategies for eradication and/or control of invasive species. In the case of Spain specific laws as the Spanish law of invasive alien species, has recently included (December, 2020) *R. okamurae* in the list of invasive alien algae. Finally, it is necessary to conduct basic research at different space-temporal in order to have knowledge of the autecological and the ecophysiological strategies to acclimate to the environmental of this species in the coastal area of the Strait of Gibraltar and the Mediterranean coast with an interdisciplinary approach including oceanography (physics, chemistry and biology), impact on benthonic algal communities and pelagic trophic network,

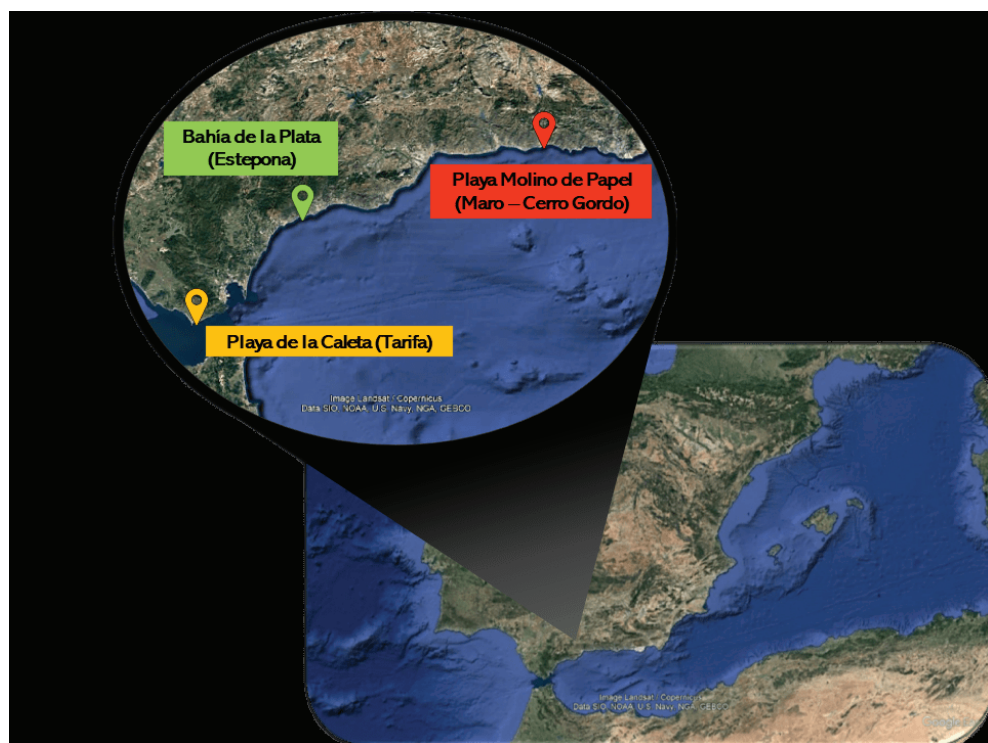


Figure 1. Coastal area of Andalusia where the bioinvasion by *R. okamurae* is studied by the BLUEMARO Project

technological studies for harvesting and biotechnological studies for the valorization of the resources as strategy to reduce the expansion in parallel to the potential exploitation. *R. okamurai* seems not to be consumed by local marine herbivores. This can be due by the presence of potent secondary metabolites with feeding-deterrent properties due to the presence of diterpenoids (KAZUYA *et al.*, 1988; OCHI *et al.*, 1982). Among the potential applications of biomass are agriculture (biostimulants and compost), cosmeceutical, feed for animal, biopolymers for different industries, bioenergy, among others. Algal valorization can contribute to the restoration, since the collection of algae for other uses would contribute to fight against its expansion and therefore to the recovery of impacted areas. In this project, research activities have been conducted in coastal areas where prevention strategies should be applied urgently (i.e., Paraje Natural Maro-Cerro Gordo), in areas whereas *R. okamurai* is already widely spreaded as in the Strait of Gibraltar (Natural Park El Estrecho, Cádiz), as well as in areas where the spreading of *R. okamurai* is affecting high sensible marine communities, such as *Posidonia oceanica* (Linnaeus) Delile 1813 meadows (Estepona, LIC ES6170037 El Saladillo – Punta de Baños, Málaga).

In this context, BLUEMARO project hypothesizes that there is a positive relationship between the nutrient inputs to coastal areas and the development of *R. okamurai* meadows. This species could be therefore taking advantage of these nutrient inputs to growth and spread easily. In this sense, anthropogenic nutrients are responsible for macroalgal blooms in many areas around world (TEICHBERG *et al.*, 2010), but in the area of study the inputs of new nutrient into the photic zone by natural processes can largely overcome the anthropogenic inputs. These natural processes include recurrent wind driven upwelling events and several other fertilization mechanisms occurring in the Alborán Sea and the Strait (HUERTAS *et al.*, 2012; RAMÍREZ *et al.*, 2005; RAMÍREZ *et al.*, in this volume). Moreover, other environmental factors mainly irradiance and temperature, and the circulation pattern variability could have favored the spreading of *R. okamurai* in this region. On the other hand, this species produces bioactive substances that could have helped the alga in its successful colonization of Mediterranean and Strait of Gibraltar coastal waters.

### 3. OBJECTIVES AND WORK PACKAGES OF BLUEMARO

The main objective is to study the environmental conditions that could explain changes in the population of *R. okamurai* over the last years and its effect on the structure of the communities around. Manipulative experiments aimed at disclosing the response of the alga to future fluctuations of environmental variables related to global change, as well as to the potential use of its bioactive compounds in aquaculture (feed), agriculture (biostimulants and compost) and cosmeceutics will be accomplished. The objectives of the project are distributed in three work packages (Figure 2).

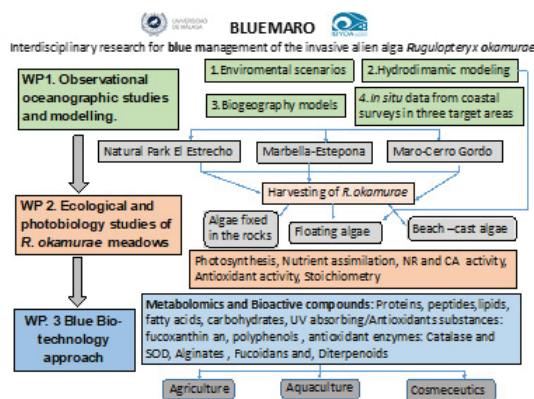


Figure 2. Work packages of BLUEMARO project and the links among them, showing the interdisciplinary research.

### 3.1. WPI. Observational oceanographic studies and modelling.

The appearance at nearly the same time of *R. okamurae* in both shores of the Strait of Gibraltar is highly improbable. A more likely hypothesis is that algae first settled in one shore, more probably the south one through maritime exchanges of French with Moroccan ports (ALTAMIRANO-JESCHKE *et al.*, 2016; EL AAMRI *et al.*, 2018), from which it invaded the northern coasts via human-mediated

mechanisms (e.g., algae attached to fishing nets, ballast waters, or recreational boats (ASHTON *et al.*, 2022).

But it could well have been the opposite, a first settlement in the north coast from which it expanded to the south. Also, an alternative spreading mechanism based on hydrodynamic processes without direct human intervention cannot be discarded.

The spreading of the algae propagules, considered as purely passive particles advected by currents, would be achievable in the cross-strait direction. However, the success of this transport would be limited by the zonal-intense velocity currents resulting from the exchange between the Atlantic and Mediterranean waters, which can displace the algal fragments out of the area of the Strait before they are transported from one side to the other. There exists, however, an opportunity window for successful crossing, which is the vanishing of the along-strait velocity at the depth of interface, located at around 100-150 m. Should exist cross-strait secondary flows at these depths, even if weak, the chances to successfully go across the Strait would be no-null.

This hypothesis has been assessed by revisiting velocity observations coming from currentmeter data collected in six stations located in the eastern Strait and at the main sill of Camarinal (GARCÍA LAFUENTE *et al.*, 2000; 2002; 2023). In all examined stations, profiles have no-null component of cross-stream velocity and, therefore, provide a reliable mechanism for crossing the Strait meridionally. Each profile shows a mid-depth layer of positive cross-strait velocity flanked by a negative part on both the surface and depth. Accordingly, northward connection would be feasible within the intermediate layer, whereas southward connection would take place either through the surface or the deep layer.

Meteorological and fortnightly modulation of the average current may attain to modify this average regime at several-day timescales. Such fluctuations allow to offer favorable opportunity windows for cross-strait exchanges. High-pressure over the Mediterranean and local winds from the southwest, may reduce the inflow and, due to Earth rotation, favor south-to-north flow within the intermediate layer. If moreover, these particular conditions are met during neap tides, the resulting scenario would gather the best conditions for northward connectivity. The opposite would happen when low pressure is concomitant with local northeasterly winds and spring tides, which would decrease the chances of crossing flows.

Even so, the successful cross-strait exchange relies on a chain of circumstantial events that makes every of these contingencies surmountable. Algae thalli should be re-suspended from the seafloor by natural causes or human activities in the nearly surface illuminated layers. Their propagules or spores should be displaced horizontally offshore, and transported vertically to the depth range of the interface. Then, they should be transported across the deepest part of the Strait until reaching the opposite continental slope, be raised to the surface and displaced shoreward and, finally, settle and thrive in the new environment. The process will take weeks, and much of the time the algae would be under extreme low-light conditions. The feasibility of this possibility only can be checked with the help of high spatial resolution advection schemes coupled to fully 3D, non-hydrostatic numerical models, a study that is currently in progress within the framework of this project.

Time series of temperature, salinity and nutrients in the Strait of Gibraltar (SoG) were researched by MERCADO *et al.* (2022) to analyse which factors explain the invasive success of *R. okamurare*, which has colonized wide coastal areas at the Spanish and Moroccan coasts since 2016. Temperature and salinity were higher in the SoG compared to its native habitat, implying that the alga is active during the whole seasonal cycle and grows optimally at the high salinities occurring in the SoG. Nitrate removal experiments indicate that the alga is able to linearly increase its N uptake rates following boost in nitrate concentration. Furthermore, *R. okamurae* N content ranged from 1.4% to 4.5% suggesting that this species has high N storage capacity potentially usable when the external N concentration decreases. These physiological characteristics would explain sharp growth of the alga in the SoG where high N concentrations are registered occasionally.

Additionally in the framework of the BLUEMARO project and in order to further assess the possible effects of environmental conditions on the degree of colonization by *R. okamurare* of different areas of the northern Alboran Sea coast, SST (monthly average) from March 2015 to February 2022 were examined at each of the three sampling areas of the BLUEMARO Project (Tarifa, Estepona and Maro-Cerro Gordo). In addition, monthly average chlorophyll-a (Chla) data from satellite (from 2015 to 2019) were also analyzed for each of these 3 areas. The results show a clear seasonal cycle of SST at the three areas of study, with maximum mean values



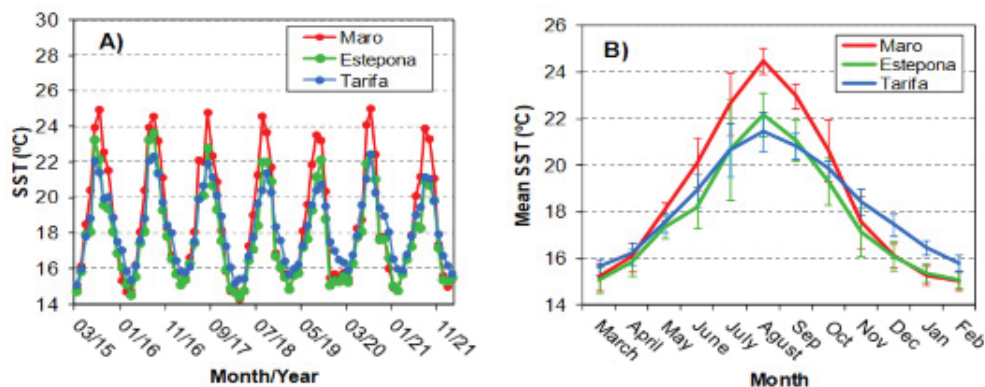


Figure 3. A) Monthly average SST (°C) from satellite data from 2015 (March) to 2022 (February) at the three sampling areas of the BLUEMARO project (Maro, Estepona and Tarifa). B) Mean seasonal cycle of SST (°C) from 2015 (March) to 2022 (February) at each of the sampling areas (error bars indicate the standard deviations). (Monthly SST time series courtesy of NOAA Coral ReefWatch)<sup>1</sup>.

of SST in August and minimum values in February-March for the three areas. The higher SST were observed in the area of Maro (further away from the Strait) with values close to 25°C, except for the years 2019 and 2021 when values were close or lower to 24°C. The SST time series for Tarifa and Estepona were quite similar, although slightly lower SST were registered at Tarifa until 2018, (Figure 3A). The minimum SST values were recorded at Estepona and Maro, between February-March 2018. In 2019, the cold period in Estepona extended from November to March, while in Tarifa the waters were slightly warmer in the same time period compared to other years.

The mean SST seasonal cycle (Figure 3B) revealed higher SST in Maro from May to October, while on that time period the SST seasonal cycle at Estepona and Tarifa were quite similar, being both areas under the influence of colder waters. The slightly lower SST registered at Estepona and Tarifa in summer compared to Maro are consistent with the occurrence in the area of Estepona of different upwelling mechanisms (SARHAN *et al.*, 2000). Meanwhile, the SST at Tarifa in summer months is consistent with the SST difference at that time of the year between the Atlantic (colder) and the Mediterranean (warmer), although it may also reflects the influence of colder nutrient rich waters from the mixing processes at the Strait of Gibraltar (RAMÍREZ *et al.*, 2021). The SST seasonal cycle in Tarifa indicates the presence of warmer waters between November and February, compared to the other two areas. This can be explained by the thermal inversion of the SST in the Alboran Sea with respect to the Atlantic waters during winter (PARADA & CANTON, 1998). The time series of SST anomalies indicates a slight but significant trend of SST to decrease in

<sup>1</sup> NOAA CORAL REEF WATCH 2018. SST and SST Anomaly, NOAA Global Coral Bleaching Monitoring, 5km, V.3.1, Monthly, 1985-Present (LIU *et al.*, 2014; SKIRVING *et al.*, 2020)

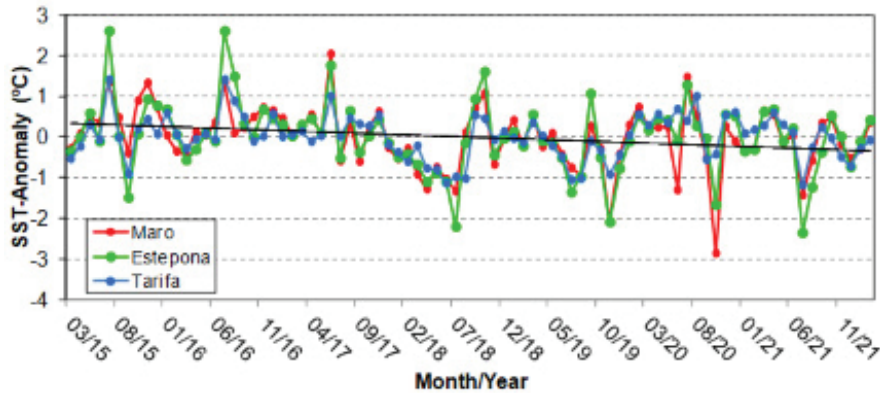


Figure 4. SST (°C) anomaly time series at the three sampling areas of the BLUEMARO project (Maro, Estepona and Tarifa) estimated from the monthly SST (Jan 2015- Feb 2022). The black line represents the significant trend line for the time series of Maro and Estepona. (Monthly SST time series courtesy of NOAA Coral Reef Watch)<sup>2</sup>

both Maro and Estepona (from March 2015 to Feb. 2022), being the trend similar in both areas,  $-0.0003^{\circ}\text{C}\cdot\text{month}^{-1}$  ( $r^2= 0.07$ ,  $p<0.020$  and  $r^2= 0.05$ ,  $p<0.05$ ) respectively (Figure 4). The trend of SST in Maro and Estepona may indicate a slight increase of the upwelling along the northern coast of the Alboran Sea. In contrast, the analysis of the SST time series in Tarifa did not show any significant trend.

At difference from the SST data, the Chla time series data from satellite (2015-2019) did not show a clear seasonal pattern for none areas under study (Figure 5), presenting the time evolution a quite erratic behavior at first view, particularly in

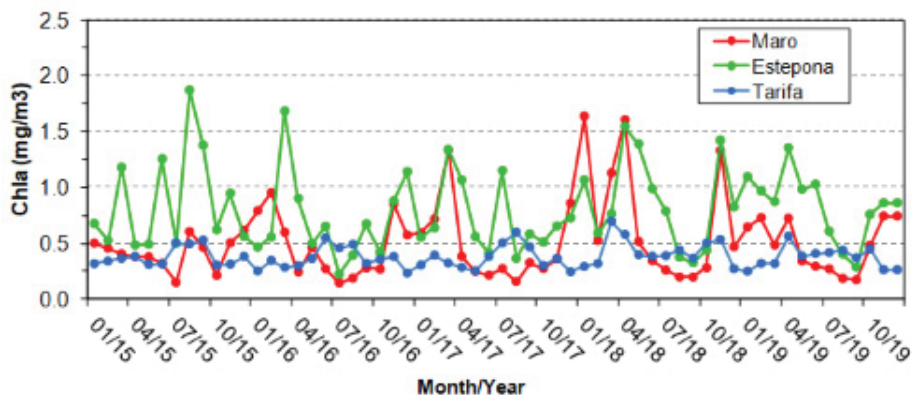


Fig. 5. Monthly average chlorophyll-a (Chla) concentration (mg/m3) data from Jan.-2015 to Dec.-2019 at the three sampling areas of the BLUEMARO project (Maro, Estepona and Tarifa). Data provided by NERC Earth Observation Data Acquisition and Analysis Service (NEODAAS) (<https://www.neodaas.ac.uk/>).

<sup>2</sup> NOAA CORAL REEF WATCH 2018. SST and SST Anomaly, NOAA Global Coral Bleaching Monitoring, 5km, V.3.1, Monthly, 1985-Present (LIU et al., 2014; SKIRVING et al., 2020)

Maro and Estepona. Nevertheless, low Chla concentrations in Maro were usually detected in summer (July-August) (Figure 5), while the higher values were usually found at sometime between November-March. In Estepona, lower values were detected in July-August, but the variability was extremely high the rest of the year. Differences in Chla between zones were significant (ANOVA,  $SS=5.55$ ,  $Df=2$ ,  $MS=2.77$ ,  $F=31.07$ ,  $p<0.0001$ ; Tukey HSD,  $p<0.05$ ). The area of Tarifa was characterized by much lower Chla values compared to the other two areas (2015-2019) (Figure 5), while higher Chla values corresponded to Estepona (Tukey HSD,  $p<0.05$ ). Chla anomalies did not show any significant trend. However, a negative correlation was found between Chla anomalies and SST anomalies in Maro ( $r=-0.39$ ,  $p<0.005$ ) and Estepona ( $r=-0.43$ ,  $p=0.001$ ), while Chla anomaly data in Tarifa did not correlate with SST anomaly. The results obtained in Maro and Estepona suggest a link between the variability of Chla (from 2015 to 2019) and the decline of SST. An increase of the upwelling, as the decline of SST anomaly suggests, would provide more favorable conditions for the growth and colonization of *R. okamurai* in northern Alboran Sea by enhancing the supply of nitrate.

Biogeographic risk maps of invasion and proliferation of *R. okamurai* for the North coast of the Alboran sea in different environmental scenarios are being produced.



Figure 6. Confirmed (in black) and doubtful (in red) occurrence of *Rugulopteryx okamurai* in the north of the Alboran sea from 2016 to 2020. Data extracted from the environmental information network of Andalusia (REDIAM).

Georeferenced database with spatial, biological, environmental and human variables from marine areas, with potential to affect the distribution and proliferation of the species at present were conducted. Information about the occurrence of *R. okamurai* from 2016 to 2020 in the study area, available at REDIAM (Network of environmental information of Andalusia). Data recovered from the REDIAM network show a clear spatial-temporal diffusion towards the east of the north coast (Figure 6).

### 3.2.WP2. Ecological and physiological studies of *Rugulopteryx okamurai*

*R. okamurai* presents different morphologies, thus it is very difficult to distinguish at morphological levels from other Dictyotales (Figure 7). Therefore, it is necessary to conduct microscopical studies.

Dictyota species thalli present a three layer-cell structure (unilayered medulla and cortex) that remains the same until the end, while in *Taonia* species, singled layer medulla is replaced by a multilayer structure towards the thallus base. *R. okamurai*

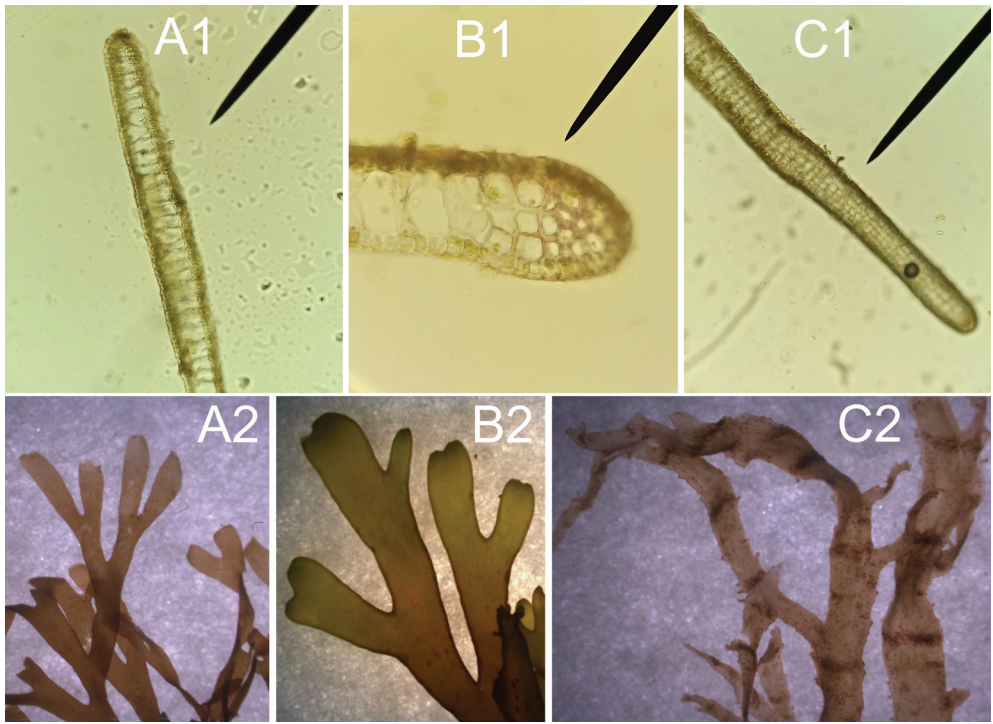


Figure 7. Morphology and optical view of apical parts and horizontal cuts of species with similar morphology: *Dictyota dichotoma* (A), *Rugulopteryx okamurae* (B) and *Taonia* sp (C). Discontinued lines show the orientation of cuts.

presents a medulla regularly unilayered becoming multilayered near the blade margins (Figure 7).

The analysis of ashore algae from the Strait of Gibraltar (Tarifa) revealed that between 90-95% of them was *R. okamurae*, the remainder 5-10% corresponded to other invasive species, such as *Asparagopsis taxiformis* (Delile) Trevisan 1845, as well as to native species such as *Sphaerococcus coronopifolius* Stackhouse 1797 and *Placodium cartilagineum* (Linnaeus) P.S.Dixon 1967. However, in Maro-Cerro Gordo Cliffs Natural Area the biomass of ashore algae is not relevant.

In order to characterize the plant communities affected by *R. okamurae*, a benthic study was carried out in a community of *P. oceanica* of the Maro-Cerro Gordo Cliffs Natural Area (Special Site of Conservation, SAC, ES6170002) (Figure 8). Similar samplings took place in Bahía de la Plata, Fondos Marinos de Estepona SAC (ES6170036) Estepona, Malaga; to compare different *P. oceanica* communities and the evolution over time.

The coverage of *R. okamurae* in *P. oceanica* meadows was analyzed by the transect-intercept method. Sampling was carried out in spring, summer and autumn. Winter sampling was not possible due to inclement weather. Three 20 m transect were deployed at each sampling station to analyze the *R. okamurae* and *P. oceanica*



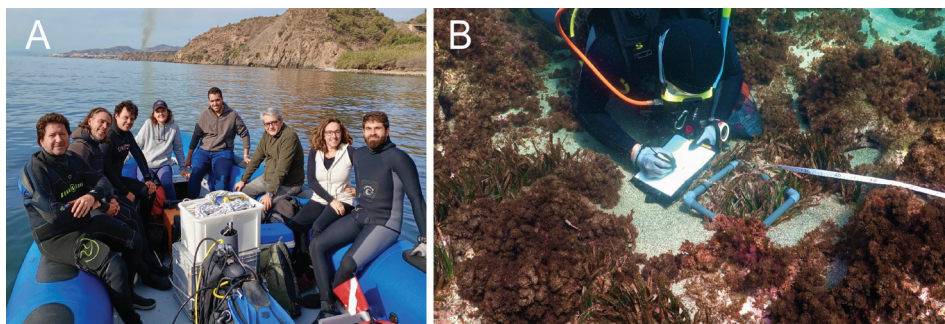


Figure 8. A) Sampling team in Maro during the autumn season (2022), and B) sampling at one of the benthic transect.

coverage (Figure 8). To determine shoots/thalli densities 20x20 cm quadrants were located on alternate sides of each transect at 5 m intervals ( $n=15$ ). An orthogonal image of each quadrant was obtained and the number of *P. oceanica* shoots and *R. okamurae* talli were recorded. The maximum height of the canopy and the presence of accompanying species were also registered. Finally, those specimens that could not be identified during the dive sampling were collected for subsequent processing and identification at the laboratory. The results indicated a gradual decrease in *R. okamurae* coverage from spring to summer (Figure 9). These results contrast with the increment found during the autumn sampling when the coverage reached 40% values in some quadrants.

Results reveal some areas of the *P. oceanica* community dominated by *R. okamurae* (Figures 10 and 11). Future subsequent samplings will allow to know the seasonal trend of the invasive process in Estepona.

Photosynthetic activity was studied by using *in vivo* chlorophyll a fluorescence (FIGUEROA *et al.*, 2020). The photosynthetic activity did not present high variations through the year, although maximal values are reached in summer time and minimal in winter. Maximal quantum yield was reduced in summer time, indicating photoinhibition in both algae collected in surface and at 2 m depth at Tarifa coastal zone (Figure 12A), but the photosynthetic capacity estimated as electron transport rate (ETR) was maintained high in summer time (Figure 12B). The photoinhibition is considered a physiological strategy of photoprotection since an excess of light is dissipated avoiding photodamage, i.e., photooxidation of proteins, pigments or lipids.

### 3.3.WP3. Blue Biotechnology approach

Biochemical composition (protein, lipids, carbohydrates, photosynthetic pigments) stoichiometry (C:N:S) and bioactive compounds as fucoidans and carotenoids (fucoxanthin) and polyphenols with antioxidant capacity are studied in different places and time (seasonal variation) biotechnological applications in different sectors as:



### 3.3.1. Agriculture (Compost and Biostimulants)

Spontaneous process of composting and the quality of the final product: the compost was analyzed. Before the definition of the experimental design, contacts were made with different research groups in Spain in order to know the cutting-edge knowledge in composting of *R. okamurai* and avoid duplications. The organic

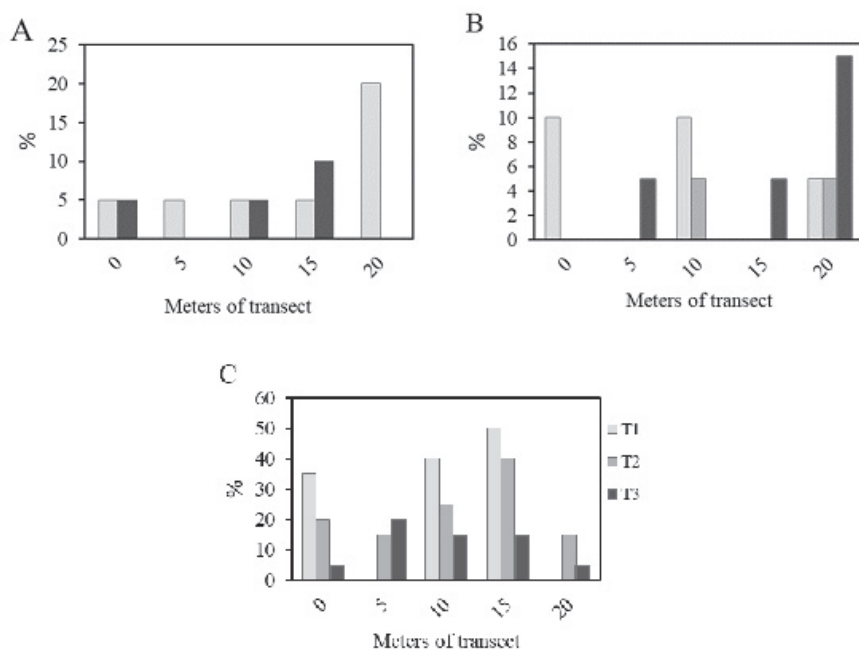


Figure 9. Seasonal coverage in spring (A), summer (B) and autumn (C) of *R. okamurai* found in the quadrants of each transect deployed over *P. oceanica* communities of Maro-Cerro Gordo Cliffs Natural Area

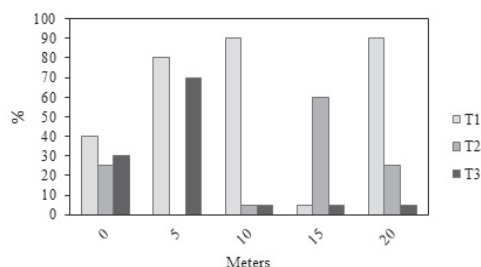


Figure 10. *R. okamurai* coverage found in spring in the quadrants of each transect (T1-T3) deployed over *P. oceanica* communities of Estepona.



Figure 11. Photograph showing *R. okamurai* surrounding *P. oceanica* meadows

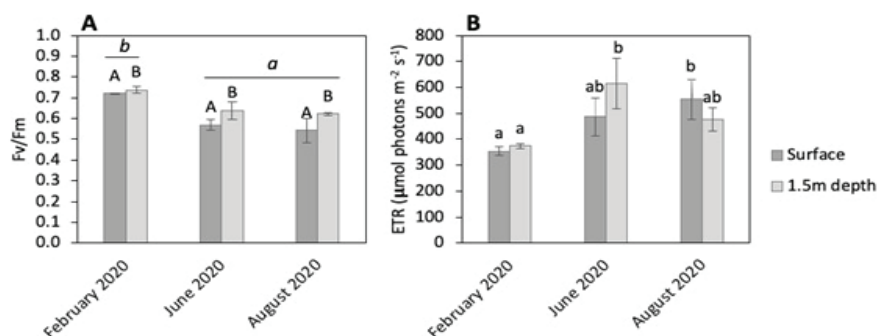


Figure 12. A) Maximal quantum yield (Fv/Fm) as indicator of photoinhibition and B) Electron Transport Rate (ETR) as indicator of photosynthetic capacity in *R. okamurae* collected at the surface or at 1.5 m depth in La Caleta beach (Tarifa) throughout the year 2020 (February, June and August). Different letters indicate significant differences among treatments. Lower-case letters indicate significant interaction between collection time (February, June or August) and location (surface or 1.5 m depth). Italic lower-case letters indicate significant differences among collection period, and capital letters indicate significant differences between locations (ANOVA, Newman-Keul,  $p < 0.05$ ).

material was mixed in trapezoidal-shaped piles of 1,5m high inside a shade house (Figure 13). We decided to use dry wheat straw as bulking agents and essay different proportions of *R. okamurae* (25-75%, 50%-50% and 75%-25%). Two controls were included: 100% *R. okamurae* and 50-50% using prune residues as bulking agent, the same used by one of the research groups consulted. We also established two different processing methods before the alga was mixed with the bulking agent: washing off the algae previously up to the electrical conductivity of the water decreases, and the other one is mixing straightforward.

Real-time monitorization of temperature and volumetric water content was performed using TEROS-II sensors and data were recorded in datalogger ZL6 and monitored using Zentra Cloud system (Meter Group, WA, USA). Despite the fact of spanning a C:N from 15 to 63, controlling watering and performing regular turnings of the different piles, appropriate temperatures for composting were not reached in any of them. The maximum temperature (48°C) was reached in 25-75% *R. okamurae*-Straw for less than 48h, which is insufficient to consider that the transformation process is finished and the compost is ready for use. Next attempts will be made using N-rich bulking agents like fresh horse manure.

### 3.3.2. Aquaculture: Feed for fishes

In cooperation with Vizcaino *et al.* from University of Almeria (Department of Biology and Geology), positive effects of transformed biomass of *R. okamurae* in fish feed was demonstrated. The enzymatic hydrolysis and fermentation of *R. okamurae* biomass (5%) produced a good quality fish feed in experiment conducted for 90 d with sea bass (*Dicentrarchus labrax*, Linnaeus, 1758). The alkaline protease activity in-



Figure 13. Piles of *R. okamurae* biomass mixed with different proportions of wheat straw for composting.

created by using processed *R. okamurae* feed. The thickness of serose and submucose layer was reduced and protection against enteritis and esteastosis was observed. Differentiated allometric growth among diets, coupled with intestinal epithelium alterations in permeability, integrity, and amino acid transport was observed (FONSECA *et al.*, 2023). Additionally, evidence of microbiota dysbiosis and contrasting immune responses between experimental diets, i.e., pro-inflammatory vs. anti-inflammatory, are also described. In conclusion, *R. okamurae* could be a suitable resource for aquafeeds for the European sea bass, although its use requires a pre-treatment before inclusion. Otherwise, while the fish still have a positive growth performance, the gastrointestinal tract pays a toll on the integrity, transport, and inflammatory processes.

### 3.3.3. Cosmeceutics: Antioxidant, Anti-microbial and selection of alga-lysing bacteria.

VEGA *et al.* (2022) analyzed the biochemical composition, the antioxidant capacity and the anti-microbial potential against some human pathogens, as well as the molecular diversity through Fourier transform ion cyclotron mass spectroscopy (FT-ICR-MS). A total of 3042 molecular formulas were identified from the different extracts of *R. okamurae*. The distilled H<sub>2</sub>O extracts were the most molecularly different, with a total of 3042 identified molecular formulas. *R. okamurae* was rich in carbonated compounds (total carbon, lipids, CHO, and CHOP, although presented low content of phenolic compounds). The antioxidant capacity and phenolic content were related. *R. okamurae* showed inhibition against human bacteria (*Staphylococcus aureus*, Rosenbach 1884 and *Cutibacterium acnes* (Gilchrist 1900) SCHOLZ & KILIAN, 2016). Several molecules with a great number of pharmaceutical activities (e.g., anti-inflammatory or anti-tumoral), antibacterial, biomaterial, and other utilities were found.

Seasonal variations of bioactive compounds as fucoidans were observed (Figure 14). In algae collected in surface waters the level of fucoidans decreased from winter to summertime, increasing again in autumn. However, in algae collected at 1.5 m no clear seasonal variations were observed, with similar levels in summertime compared to winter/spring. Fucoidans are sulphated polysaccharides with antiviral, antioxidant, antitumoral and antithrombosis properties (WANG *et al.*, 2018).

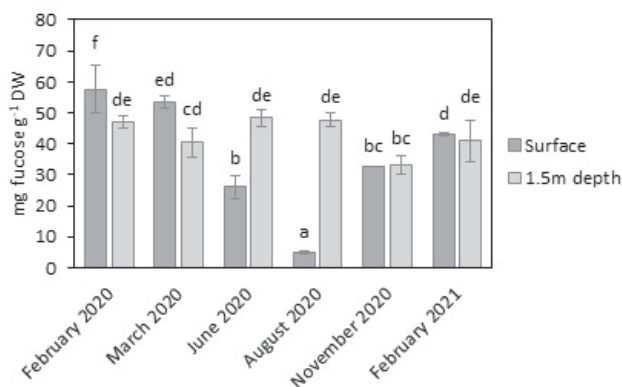


Figure 14. Seasonal variation of fucoidans in *R. okamurae* collected in surface waters and at 1.5 m depth in the coast of Tarifa (Playa de La Caleta). Different letters indicate significant differences among collection periods and location (ANOVA, Newman-Keuls,  $p < 0.05$ ) (n.d. = not detected)

### 3.3.4. Selection of alga-lysing microorganisms

Alga-lysing bacteria have been paid much attention to in recent years, mainly focused on the use of microalgae lysing bacteria (IMAMURA *et al.*, 2001), but knowledge of macroalgae lysing bacteria is scarce (YANG *et al.*, 2020). Mechanistic knowledge about the lysis effects of algicidal bacteria on their prey is still deficient (WANG *et al.*, 2020). Most known algicidal bacteria belong to the genera *Alteromonas*, *Bacillus*, *Cellulophaga*, *Cytophaga*, *Flavobacterium*, *Micrococcus*, *Planomicrobium*, *Pseudoalteromonas*, *Pseudomonas*, *Saprospira*, *Vibrio*, and *Zobellia* (MAYALI & AZAM, 2004).

Thus, one of the tasks of the project is the selection of bacteria isolated from *R. okamurae* with some of the following functions: (a) Enabling the degradation of the algae in the composting process; (b) accelerating the degradation of algae deposits on beaches through bioaugmentation processes; and (c) fermentation of algae for incorporation into fish feed. For this purpose, samples of *R. okamurae* were taken in summer, spring and autumn 2022. Fresh algae were collected from the seabed and the water column (divagating algae). Dead algae settled on the beach were also sampled. The samples were washed in the laboratory and homogenised in saline solution using a Stomacher homogeniser.

The bacteria isolation was carried out using an agar culture medium composed by 15 g/L agar and 10 % (v/v) fresh seaweed extracts as the sole source of nutrients. A total of 15 strains were isolated for metabolic characterization. Bacteria will be selected on the basis of their enzyme profile, using a bacterial consortium that can establish a synergistic relationship that allows the degradation of the algae. The alga-lysing activity will be tested by inoculating the bacteria into algal cultures, controlling the algal lysis over time. Finally, microorganisms will be selected in base to their algacide activity and high capacity to degrade the algae wastes.

The optimization of the biotechnological procedures will allow to obtain high added-value products from macroalgae biomass by simple, economical and industrially scalable processes. The harvesting on beach cast algae is the major request

and high cost of the municipalities affected by the invasion. So, the valorization of this biomass of floating and beach cast algae for aquaculture purposes will reduce the cost of waste treatments since a commercial product can be produced. The biotechnological use of invasive algal species has taken interest to contribute to the control of the bioinvasions as a worried phenomena related to global change. The use of invasive species to obtain natural bioactive compounds presents us with a two-folded opportunity: 1) high availability of the biological material for the extraction of unique bioactive compounds for new products development, and 2) the harvesting of specimens helps to mitigate the negative effects caused by alien species, contributing to ecosystem integrity and sustainability (PEREIRA *et al.*, 2021; PINTEUS *et al.*, 2018). In this context, the BLUEMARO project aims to study the valorization *R. okamurae* biomass to transform a problem into an opportunity for obtaining new products able to be used in agriculture (biostimulants and compost), aquaculture (fish nutrition) and cosmeceutics according to objective of the Law 7/2022 on Wastes and Contaminated Soils for a Circular Economy.

## ACKNOWLEDGEMENTS

This research work has been done under the framework of the BLUEMARO Project funded by Spanish State Research Agency, Ministry of Science and Innovation, Spanish Government (grant number PID2020-116136RB-I00). The authors thank the NERC Earth Observation Data Acquisition and Analysis Service (NEODAAS) for supplying data for this study. The authors thank NOAA Coral Reef Watch for supplying monthly SST data for this study. Data about the physico-chemical conditions of the waters were extracted from Bio.ORACLE - <https://www.bio-oracle.org/downloads-to-email.php>. Data on the distribution *R. okamurae* was obtained from the European Marine Observation and Data Network (EMODnet) <https://emodnet.ec.europa.eu/>, Junta de Andalucía [https://www.juntadeandalucia.es/institutoestadisticaycartografia/DERA/datos\\_espaciales.htm](https://www.juntadeandalucia.es/institutoestadisticaycartografia/DERA/datos_espaciales.htm), MITECO- <https://www.miteco.gob.es/es/biodiversidad/servicios/banco-datos-naturaleza/informacion-disponible/bdn-cart-aux-descargas-marina.aspx>, and GEBCO- [https://www.gebco.net/data\\_and\\_products/gridded\\_bathymetry\\_data/polar\\_grids/](https://www.gebco.net/data_and_products/gridded_bathymetry_data/polar_grids/)

## BIBLIOGRAPHY

- ALTAMIRANO-JESCHKE, M., DE LA ROSA ÁLAMOS, J. & MARTÍNEZ MEDINA, F. J. 2016. Arribazones de la especie exótica *Rugulopteryx okamurae* (E.Y. Dawson) en el Estrecho de Gibraltar. *Algas*, 52: 20. Retrieved from <http://hdl.handle.net/10630/12433>
- ASHTON, G. V., ZABIN, C. J., DAVIDSON, I. C., & RUIZ, G. M. 2022. Recreational boats routinely transfer organisms and promote marine bioinvasions. *Biological Invasions*, 1-14. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02699-x>



- BERMEJO, R., MANGIALAJO, L., VERGARA, J. J., & HERNÁNDEZ, I. 2014. Comparison of two indices based on macrophyte assemblages to assess the ecological status of coastal waters in the transition between the Atlantic and Mediterranean eco-regions. *Journal of Applied Phycology*, 26 (4): 1899–1909. <https://doi.org/10.1007/s10811-013-0226-x>
- BERMEJO, R., VERGARA, J. J. & HERNÁNDEZ, I. 2012. Application and reassessment of the reduced species list index for macroalgae to assess the ecological status under the Water Framework Directive in the Atlantic coast of Southern Spain. *Ecological Indicators*, 12 (1): 46–57. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.04.008>
- COPE, R. C., ROSS, J. V., WITTMANN, T. A., WATTS, M. J., & CASSEY, P. 2019. Predicting the Risk of Biological Invasions Using Environmental Similarity and Transport Network Connectedness. *Risk Analysis*, 39 (1): 35–53. <https://doi.org/10.1111/risa.12870>
- CROOKS, J. A. 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: The role of ecosystem engineers. *Oikos*, 97 (2): 153–166. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.970201.x>
- DIEZ, J. M., D'ANTONIO, C. M., DUKES, J. S., GROSHOLZ, E. D., OLDEN, J. D., SORTE, C. J. BLUMENTHAL, D. M., BRADLEY, B. A., EARLY, R., IBÁÑEZ, I., JONES, S. J., LAWLER, J. J. & MILLER, L. P. 2012. Will extreme climatic events facilitate biological invasions? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10 (5): 249–257. <https://doi.org/10.1890/110137>
- EL AAMRI, F., IDHALLA, M., & TAMSOURI, M. N. 2018. Occurrence of the invasive brown seaweed *Rugulopteryx okamurae* (E.Y.Dawson) I.K.Hwang, W.J.Lee & H.S.Kim (Dictyotales, Phaeophyta) in Morocco (Mediterranean Sea). *Mediterranean Fisheries and Aquaculture Research*, 1 (2): 92–96.
- FARIA, J., PRESTES, A. C. L., MOREU, I., MARTINS, G. M., NETO, A. I. & CACABELOS, E. 2022. Arrival and proliferation of the invasive seaweed *Rugulopteryx okamurae* in NE Atlantic islands. *Botanica Marina*, 65 (1): 45–50. <https://doi.org/10.1515/bot-2021-0060>
- FIGUEROA, F. L., VEGA, J., GÓMEZ-VALDERRAMA, M., KORBEE, N., BAÑARES, E., FLORES-MOYA, A. 2020. Invasión de la especie exótica *Rugulopteryx okamurae* en Andalucía: I. Estudios preiniciales de la actividad fotosintética. *Algas* 56:3-46
- FONSECA, F., FUENTES, J., VIZCAÍNO, A. J., ALARCÓN, F. J., MANCERA, J. M., MARTÍNEZ-RODRÍGUEZ, G., & MARTOS-SITCHA, J. A. 2023. From invasion to fish fodder: Inclusion of the brown algae *Rugulopteryx okamurae* in aquafeeds for European sea bass *Dicentrarchus labrax* (L., 1758). *Aquaculture*, 568, 739318. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2023.739318>
- GARCÍA-GÓMEZ, J. C., SEMPERE-VALVERDE, J., GONZÁLEZ, A. R., MARTÍNEZ-CHACÓN, M., OLAYA-PONZONE, L., SÁNCHEZ-MOYANO, E., OSTALÉ-VALRIBERAS, E. & MEGINA, C. 2020. From exotic to invasive in record time: The extreme impact of *Rugulopteryx okamurae* (Dictyotales, Ochrophyta) in the strait of Gibraltar. *Science of the Total Environment*, 704, 135408. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135408>
- GARCÍA-LAFUENTE, J., DELGADO, J., CRIADO-ALDEANUEVA, F., BRUNO, M., DEL RÍO, J., & MIGUEL VARGAS, J. 2006. Water mass circulation on the continental shelf of the Gulf of Cádiz. Deep-Sea Research Part II: *Topical Studies in Oceanography*, 53 (11–13): 1182–1197. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.04.011>
- GARCÍA-LAFUENTE, J., NADALL, I., SAMMARTINO, S., KORBEE, N., FIGUEROA, F. L. (2023). Could secondary flows have made possible the cross-strait transport and explosive invasion of *Rugulopteryx okamurae* algae in the Strait of Gibraltar?. *Ploss One.*, 18 (5). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0285470>
- GARCÍA-LAFUENTE, J. G., VARGAS, J. M., PLAZA, F., SARHAN, T., CANDELA, J., & BASCHECK, B. 2000. Tide at the eastern section of the Strait of Gibraltar. *Journal of Geophysical Research: Oceans*,

- 105(C6), 14197-14213. <https://doi.org/10.1029/2000JC900007>
- GARCÍA-LAFUENTE, J. G., DELGADO, J., VARGAS, J. M., VARGAS, M., PLAZA, F., & SARHAN, T. 2002. Low-frequency variability of the exchanged flows through the Strait of Gibraltar during CANIGO. Deep Sea Research Part II: *Topical Studies in Oceanography*, 49(19), 4051-4067. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(02\)00142-X](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(02)00142-X)
- HALPERN, B. S., WALBRIDGE, S., SELKOE, K. A., KAPPEL, C. V., MICHELI, F., D'AGROSA, C., BRUNO, J. F., CASEY, K. S., EBERT, C. & WATSON, R. 2008. A global map of human impact on marine ecosystems. *Science*, 319 (5865): 948-952. <https://doi.org/10.1126/science.1149345>
- HUERTAS, I. E., RÍOS, A. F., GARCÍA-LAFUENTE, J., NAVARRO, G., MAKAOUI, A., SÁNCHEZ-ROMÁN, A., RODRÍGUEZ-GALVEZ, S., ORBI, A., RUÍZ, J. & PÉREZ, F. F. 2012. Atlantic forcing of the Mediterranean oligotrophy. *Global Biogeochemical Cycles*, 26 (2): 1-9. <https://doi.org/10.1029/2011GB004167>
- IMAMURA, N., MOTOIKE, I., SHIMADA, N., NISHIKORI, M., MORISAKI, H. & FUKAMI, H. 2001. An Efficient Screening Approach for Anti-Microcystis Compounds Based on Knowledge of Aquatic Microbial Ecosystem. *The Journal of Antibiotics* 54 (7) 582-587. <https://doi.org/10.7164/antibiotics.54.582>
- KAZUYA, K., SUZUKI, M., SHIRAIISHI, K. & TANIGUCHI, K. 1988. Spatane-type diterpenes with biological activity from the brown alga *Dilophus okamurai*. *Phytochemistry*, 27 (5): 1321-1324. [https://doi.org/10.1016/0031-9422\(88\)80185-7](https://doi.org/10.1016/0031-9422(88)80185-7)
- LIU, G., SKIRVING, W. J., GEIGER, E. F., DE LA COUR, J. L., MARSH, B. L., HERON, S. F., TIRAK, K. V., STRONG, A. E. & EAKIN, C. M. 2017. NOAA Coral Reef Watch's 5km Satellite Coral Bleaching Heat Stress Monitoring Product Suite Version 3 and Four-Month Outlook Version 4. *Reef Encounter*, 45 32(1): 39-4
- MARTÍNEZ, B., ARENAS, F., RUBAL, M., BURGÚES, S., ESTEBAN, R., GARCÍA-PLAZAOLA, I., FIGUEROA, F. L., PEREIRA, R., SALDAÑA, L., SOUSA-PINTO, I., TRILLA, A. & VIEJO, R. M. 2012. Physical factors driving intertidal macroalgae distribution: physiological stress of a dominant furoid at its southern limit. *Oecologia*, 170 (2): 341-353. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2324-x>
- MAYALI, X. & AZAM, F. 2004. Algicidal Bacteria in the Sea and their Impact on Algal Blooms. *Eukaryotic Microbiology*. 51 (2), 139-144, <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2004.tb00538.x>
- MERCADO, J. M., GÓMEZ-JAKOBSEN, F., KORBEE, N., AVILES, A., BONOMI-BARUFI, J., MUÑOZ, M., REUL, A. & FIGUEROA, F. L. 2022. Analyzing environmental factors that favor the growth of the invasive brown macroalga *Rugulopteryx okamurai* (Ochrophyta): The probable role of the nutrient excess. *Marine Pollution Bulletin*, 174, 113315. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2021.113315>
- MUÑOZ, M., REUL, A., PLAZA, F., GÓMEZ-MORENO, M. L., VARGAS-YAÑEZ, M., RODRÍGUEZ, V., & RODRÍGUEZ, J. 2015. Implication of regionalization and connectivity analysis for marine spatial planning and coastal management in the Gulf of Cadiz and Alboran Sea. *Ocean and Coastal Management*, 118 (2015): 60-74. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2015.04.011>
- NOAA CORAL REEF WATCH. 2018. SST and SST Anomaly, NOAA Global Coral Bleaching Monitoring, 5km, V.3.1, Monthly, 1985-Present. Jan. 2015, Feb. 2022. Data set accessed 2023-02-16 at <https://coralreefwatch.noaa.gov/product/5km/index.php>
- OCHI, M., MASUI, N., KOTSUKI, H., MIURA, I., & TOKOROYAMA, T. 1982. The structures of fukurinolal and fukurinal, two new diterpenoids from the brown species *Diophus okamurai* Dawson. *Chemistry Letters*, 11 (12): 1927-1930.
- PARADA, M., & CANTON, M. 1998. The spatial and temporal evolution of thermal structures in the Alboran Sea Mediterranean basin. *International Journal of Remote Sensing*, 19 (11): 2119-2131. <https://doi.org/10.1080/014311698214901>

- PEREIRA, A. G., FRAGA-CORRAL, M., GARCIA-OLIVEIRA, P., LOURENÇO-LOPES, C., CARPENA, M., PRIETO, M.A., & SIMAL-GANDARA, J. 2021. The use of invasive algae species as a source of secondary metabolites and biological activities: Spain as case-study. *Marine Drugs*, 19 (4), 178. <https://doi.org/10.3390/md19040178>
- PINTEUS, S., LEMOS, M. F. L., ALVES, C., NEUGEBAUER, A., SILVA, J., THOMAS, O. P., BOTANA, L.M., GASPAR, H. & PEDROSA, R. 2018. Marine invasive macroalgae: Turning a real threat into a major opportunity - the biotechnological potential of *Sargassum muticum* and *Asparagopsis armata*. *Algal Research*, 34: 217–234. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2018.06.018>
- RAMÍREZ, T., CORTÉS, D., MERCADO, J. M., VARGAS-YÁÑEZ, M., SEBASTIÁN, M., & LIGER, E. 2005. Seasonal dynamics of inorganic nutrients and phytoplankton biomass in the NW Alboran Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 65 (4): 654–670. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.07.012>
- RAMÍREZ, TEODORO, MUÑOZ, M., REUL, A., GARCÍA-MARTÍNEZ, M. C., MOYA, F., VARGAS-YÁÑEZ, M. & BAUTISTA, B. 2021. The Biogeochemical Context of Marine Planktonic Ecosystems. En: BÁEZ, J. C., VÁZQUEZ, J. T., CAMIÑAS, J. A., & MALOULI IDRISI, M., Ed. *Alboran Sea - Ecosystems and Marine Resources*. Springer, Cham: 207–246. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-65516-7\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-030-65516-7_7)
- RUITTON, S., BLANFUNE, A., BOUDOURESQUE, C.-F., GUILLEMAIN, D., MICHOTÉY, V., ROBLET, S., THIBAUT, D., THIBAUT, T. & VERLAQUE, M. 2021. Rapid Spread of the Invasive Brown Alga *Rugulopteryx okamurae* in a National Park in Provence (France, Mediterranean Sea). *Water*, 13 (16): 2306.
- SARHAN, T., GARCÍA-LAFUENTE, J., VARGAS, M., VARGAS, J. M., & PLAZA, F. 2000. Upwelling mechanisms in the northwestern Alboran Sea. *Journal of Marine Systems*, 23 (4): 317–331. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(99\)00068-8](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(99)00068-8)
- SCHAFFELKE, B., SMITH, J. E. & HEWITT, C. L. 2006. Introduced macroalgae - A growing concern. *Journal of Applied Phycology*, 18 (3–5): 529–541. <https://doi.org/10.1007/s10811-006-9074-2>
- SKIRVING, W., MARSH, B., DE LA COUR, J., LIU, G., HARRIS, A., MATURI, E., GEIGER, E., EAKIN, C.M. 2020. CoralTemp and the Coral Reef Watch Coral Bleaching Heat Stress Product Suite Version 3.1. *Remote Sensing*, 12, 3856; <https://doi.org/10.3390/rs12233856>
- TEICHBERG, M., FOX, S. E., OLSEN, Y. S., VALIELA, I., MARTINETTO, P., IRIBARNE, O., MUTO, E. Y., PETTI, M. A. V., CORBISIER, T. N., SOTO-JIMÉNEZ, M., PÁEZ-OSUNA, F., CASTRO, P., FREITAS, H., ZITELLI, A., CARDINALETTI, M. & TAGLIAPIETRA, D. 2010. Eutrophication and macroalgal blooms in temperate and tropical coastal waters: Nutrient enrichment experiments with *Ulva* spp. *Global Change Biology*, 16 (9): 2624–2637. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02108.x>
- TSOLAKI, E., & DIAMADOPOULOS, E. 2010. Technologies for ballast water treatment: A review. *Journal of Chemical Technology and Biotechnology*, 85 (1): 19–32. <https://doi.org/10.1002/jctb.2276>
- VEGA, J., CATALÁ, T. S., GARCÍA-MÁRQUEZ, J., SPEIDEL, L. G., ARIJO, S., CORNELIUS KUNZ, N., GEISLER, C. & FIGUEROA, F. L. 2022. Molecular Diversity and Biochemical Content in Two Invasive Alien Species: Looking for Chemical Similarities and Bioactivities. *Marine Drugs*, 21 (1): 5. <https://doi.org/10.3390/md21010005>
- VERLAQUE, M., STEEN, F., & DE CLERCK, O. 2009. *Rugulopteryx* (Dictyotales, Phaeophyceae), a genus recently introduced to the Mediterranean. *Phycologia*, 48 (6): 536–542. <https://doi.org/10.2216/08-103.1>
- Wang, M., Chen, S., Zhou, W., Yuan, W. & Wang, D. (2020). Algal cell lysis by bacteria: A review

- and comparison to conventional methods. *Algal Research*, 46, 101794. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2020.101794>
- WANG, L., LEE, W., OH, J. Y., CUI, Y. R., RYU, B., & JEON, Y. J. 2018. Protective effect of sulfated polysaccharides from celluclast-assisted extract of *Hizikia fusiforme* against ultraviolet B-Induced skin damage by regulating NF- $\kappa$ B, AP-1, and MAPKs signaling pathways in vitro in human dermal fibroblasts. *Marine drugs*, 16(7), 239. <https://doi.org/10.3390/md16070239>
- XU, J., WICKRAMARATHNE, T. L., CHAWLA, N. V., GREY, E. K., STEINHAEUSER, K., KELLER, R. P., DRAKE, J. M. & LODGE, D. M. 2014. Improving management of aquatic invasions by integrating shipping network, ecological, and environmental data: Data mining for social good. Proceedings of the 20th ACM SIGKDD International Conference on Knowledge Discovery and Data Mining, 1699–1708. <https://doi.org/10.1145/2623330.2623364>
- YANG, R., LIU, Q., HE, Y., TAO, Z., XU, M., LUO, Q., CHEN, J. & CHEN, H. 2020. Isolation and identification of *Vibrio mediterranei* 117-T6 as a pathogen associated with yellow spot disease of *Pyropia* (Bangiales, Rhodophyta). *Aquaculture* 526, 735372. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.735372>





## **ZOOLOGÍA**



# La migración de aves por el estrecho de Gibraltar

## *Bird Migration through the Strait of Gibraltar*

**Alejandro Onrubia<sup>1</sup>, Beatriz Martín<sup>1,2</sup>, Salvador García-Barcelona<sup>3</sup>  
& Joaquín López<sup>4</sup>**

1. Fundación Migres. 11380-Tarifa, España. [aonrubia@fundacionmigres.org](mailto:aonrubia@fundacionmigres.org).

2. Randbee Consultants. 29008-Málaga. España.

3. Centro Oceanográfico de Málaga (COMA-IEO), CSIC. Puerto Pesquero de Fuengirola s/n. 29640 Fuengirola, Málaga, España

4. Sociedad de Estudios Ornitológicos de Ceuta. 51002-Ceuta.

**PALABRAS CLAVE:** migración de aves, estrecho de Gibraltar, aves planeadoras, aves marinas, paseriformes, seguimiento, cambio climático.

**KEYWORDS:** Bird migration, Strait of Gibraltar, soaring birds, seabirds, songbirds, monitoring, climate change.

### RESUMEN

El estrecho de Gibraltar está considerado uno de los lugares de concentración de aves migratorias más importantes del mundo, especialmente de aves planeadoras. La migración de aves terrestres a su paso por el Estrecho está dominada por especies que se reproducen en Europa occidental y se dirigen hacia sus áreas de invernada del Sahel africano o en menor medida hacia el norte de África. Asimismo, el Estrecho constituye un importante lugar de paso para aves marinas en sus desplazamientos estacionales entre el mar Mediterráneo y el océano Atlántico. En total más de 200 especies de aves, que suman en torno a medio millón de ejemplares de cigüeñas y rapaces, casi un millón de aves marinas y posiblemente más de 30 millones de pequeños migrantes (paseriformes y afines), cruzan este embudo natural que canaliza a todas estas aves en cada una de sus migraciones estacionales. El Estrecho concentra el paso de la práctica totalidad de las poblaciones reproductoras europeas de grandes aves planeadoras y de algunas aves marinas que crían en el Mediterráneo. Los programas de seguimiento que se realizan desde hace décadas en la zona muestran incrementos en los números en paso de la mayoría de cigüeñas y rapaces, algunas aves marinas y sólo unos pocos paseriformes, contrastando con los declives marcados que se detectan en la mayoría de pequeños migrantes y en algunas de las aves marinas. Estos cambios son un reflejo de alteraciones poblacionales, pero también de variaciones en los patrones migratorios, con acortamientos de los desplazamientos o con la incorporación de especies de filiación africana, consecuencia del cambio global en general y del cambio climático en particular.

### ABSTRACT

The Strait of Gibraltar is considered one of the most important sites for migratory birds in the world, especially for soaring birds. Their passage at the Strait is dominated by species that breed in Western Europe and overwinter in the African Sahel or, to a lesser extent, in North Africa. Likewise, the Strait is an important corridor for seabirds in their

seasonal movements between the Mediterranean Sea and the Atlantic Ocean. In total, more than 200 species of birds that add up to around half a million of individuals belonging to storks and birds of prey, almost a million of seabirds and possibly more than 30 million of small migrants (passerines and allies), crossing this natural bottleneck in each of their seasonal migrations. The Strait concentrates the passage of practically all of the European breeding populations of large soaring birds and some seabird species that breed in the Mediterranean. Monitoring programs that have been carried out for decades in the area show increases in passing numbers for most of stork and raptor species, some seabirds and a few passerine species, and marked declines in most of the small migrants and some seabird species. These shifts are caused by population changes but also by variations in migratory patterns, such as the shortening of the migratory route as well as the incorporation of species of African affiliation, as a result of global change and particularly climate change.

## I. EL ESTRECHO DE GIBRALTAR Y LAS AVES MIGRATORIAS

El estrecho de Gibraltar es una de las áreas más importantes del mundo para las aves migratorias, especialmente por la concentración de grandes planeadoras, constituyendo el punto principal de conexión entre Europa y África en la vía occidental del sistema migratorio Paleártico-Africano (MOREAU, 1972; BERNIS, 1980; FINLAYSON, 1992; ZALLES & BILDSTEIN, 2000; NEWTON, 2008). Esta situación estratégica en el eje principal de un gran corredor migratorio, unida a la singular conformación geográfica de las costas y al efecto de los vientos predominantes del este (levante) y del oeste (poniente), hacen del estrecho de Gibraltar uno de los “cuellos de botella” más importantes para la migración en el Mediterráneo, siendo paso obligado para millones de aves terrestres en sus desplazamientos migratorios anuales entre las zonas de cría en Europa y las zonas de invernada africanas situadas al sur del Sahara, cuando se trata de migrantes transaharianos, o en el Maghreb, caso de los migrantes presaharianos (MOREAU, 1972; BERNIS, 1980; TELLERÍA 1981).

Particularmente relevante en el Estrecho es la migración masiva de aves planeadoras, principalmente grandes rapaces y cigüeñas que se concentran aquí cada año, para las que el estrecho de Gibraltar constituye un paso obligado, ya que por las limitaciones que estas especies presentan a la hora de efectuar un vuelo batido sostenido, evitan cruzar grandes extensiones de agua donde no se forman térmicas (BERNIS 1980; ZALLES & BILDSTEIN 2000; NEWTON 2008; ONRUBIA 2016). Por este motivo, el Estrecho les ofrece el lugar óptimo para superar el brazo de mar que separa África de Europa, pues en este punto, la distancia entre ambas orillas es mínima, con tan solo unos 14 km.

En el caso de los pequeños migrantes terrestres (Paseriformes y grupos afines), la migración entre ambos continentes ocurre en un frente amplio, ya que estas especies, en contraste con las aves planeadoras, no tienen problemas en desplazarse batiendo sus alas por lo que, para cruzar de una orilla a otra del Mediterráneo, no dependen de aquellas áreas terrestres más cercanas entre los continentes. No

obstante, existen evidencias de que el estrecho de Gibraltar recibe importantes concentraciones de pequeños migrantes durante ambos pasos migratorios, pre- y postnupcial, tanto de migrantes diurnos (fringílidos, abejarucos, hirundínidos, etc.) como nocturnos (TELLERÍA, 1981; HILGERLOH, 1989 Y 1991; JIMÉNEZ & NAVARRETE, 2001; ONRUBIA *et al.*, 2009; ONRUBIA & PETER, 2010 y 2021).

El estrecho de Gibraltar constituye también una de las zonas más importantes de Europa para la migración de las aves marinas y costeras, especialmente para aquellas que crían o invernán en el Mediterráneo. Este canal es la única conexión natural entre el mar Mediterráneo y el océano Atlántico, lo que le convierte en la principal vía de migración para las aves marinas que utilizan el Mediterráneo en alguna fase de su ciclo vital (TELLERÍA, 1981; FINLAYSON, 1992; PROGRAMA MIGRES, 2009), constituyendo un paso obligado para estas especies. Además, dado que las aves marinas realizan la totalidad de sus desplazamientos por mar, los efectivos que se concentran en el Estrecho abarcan la práctica totalidad de las poblaciones migratorias que se desplazan entre el Atlántico y el Mediterráneo (TELLERÍA, 1981).

Esta relevancia del estrecho de Gibraltar para la migración de diversos grupos de aves ha convertido a ésta área en una de las zonas de la península Ibérica con mayor tradición ornitológica. Fiel reflejo de ello es el notable bagaje de información disponible en forma de libros, artículos y notas que existen publicadas en la actualidad. El primer estudio exhaustivo sobre el Estrecho se debe a H.L.Irby, quien en 1875 publicó su primera edición de *Ornithology of the Strait of Gibraltar*. Desde entonces se han sucedido notables contribuciones procedentes tanto del lado marroquí como del lado ibérico, destacando por su profundidad y rigor los trabajos pioneros sobre aves planeadoras de BERNIS (1980) y sobre aves no planeadoras de TELLERÍA (1981), continuados con otras revisiones de carácter general (caso de CORTES *et al.*, 1980; FINLAYSON, 1992) o monográficos. Cabe señalar también los trabajos sobre la migración primaveral de aves planeadoras publicados por EVANS & LATHBURY (1973) y BENSUSAN *et al.* (2007), en los que se recogen datos de más de treinta años de seguimiento de rapaces a través de la Bahía de Algeciras y Gibraltar, o la migración observada desde la orilla africana en los años 1970s (PINEAU & GIRAUD-AUDINE 1974, 1976 y 1979; THIOLLAY & PERTHUIS, 1975) o más específicamente desde la ciudad de Ceuta entre los años 1985 y 1999 (JIMÉNEZ & NAVARRETE, 2001). En el campo de la migración de las aves marinas, destacan los trabajos desarrollados por científicos gibraltareños (FINLAYSON & CORTES, 1984; FINLAYSON, 1992) y españoles (TELLERÍA, 1980; ARROYO & CUENCA, 2004; MATEOS, 2009; MATEOS & ARROYO 2011), así como los estudios de HASHMI (2000). En cuanto a la migración de passeriformes y ordenes afines, destacan los trabajos mediante radar que han estudiado tanto la migración otoñal (HILGERLOH, 1989) como la primaveral (HILGERLOH, 1991). Esta profusión de estudios ha producido un notable conocimiento sobre la migración de las aves en general, y de su paso a través del Estrecho en particular, especialmente en lo relativo a la composición de especies, calendarios de paso, patrones temporales y espaciales de



la migración, o el comportamiento de estas especies a su paso por la zona, entre otros muchos aspectos.

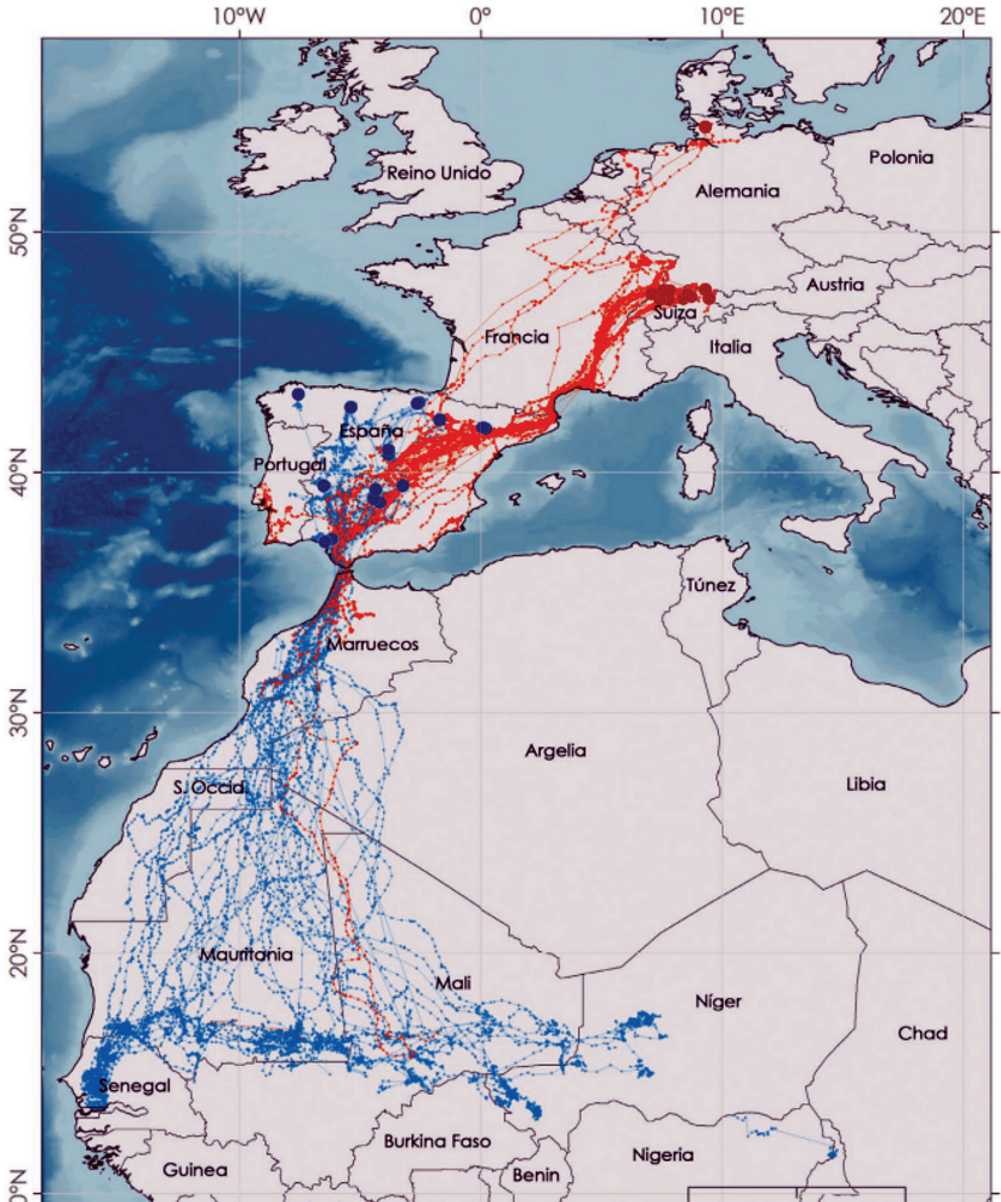
Desde finales de los años setenta, el Estrecho cuenta con un programa de seguimiento de aves desarrollado por la Gibraltar Ornithological & Natural History Society. Desde 1997, además, se desarrolla un programa de seguimiento integrado de la migración, denominado Programa Migres, que fue iniciado por la Sociedad Española de Ornitología (SEO/BirdLife) pero que desde 2003 ha sido coordinado y desarrollado por la Fundación Migres. Este programa contó para su desarrollo con financiación de la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía hasta el año 2012. Este proyecto cuenta con varios programas de seguimiento (Planeadoras, Marinas y Paseriformes) basados en protocolos estandarizados de esfuerzo constante e incluye campañas de voluntariado de notable éxito (PROGRAMA MIGRES, 2009, DE LA CRUZ *et al.*, 2011). Asimismo, existen otras iniciativas de seguimiento de la migración de aves marinas y passeriformes en la Ciudad Autónoma de Ceuta, o específicamente sobre aves marinas tanto en Tarifa y Ceuta como en las proximidades del estrecho (punta de Calaburras, Málaga) (RAM- Red de Observación de Aves y Mamíferos Marinos - <http://redavesmarinas.blogspot.com/>- GARCÍA-BARCELONA *et al.*, 2015). La información que aquí se expone está obtenida a partir de estos programas de seguimiento.

## 2. LA MIGRACIÓN DE CIGÜEÑAS Y AVES RAPACES

En el estrecho de Gibraltar se dan cita de forma regular unas 30 especies de aves planeadoras para las que se estima que cruzan cada año cerca de medio millón de aves, entre cigüeñas y rapaces, lo que sitúa al Estrecho como uno de los cinco lugares más importantes del mundo en cuanto a migración de aves planeadoras (ONRUBIA, 2016). De estas, contando solo con las diez especies más abundantes, se alcanzan cifras realmente elevadas que implican varios miles de individuos (tabla 1). Entre las especies más características que cruzan a través del Estrecho destacan los milanos negros y las cigüeñas blancas (> 130.000 ind.), abejeros europeos (> 70.000 ind.), culebreras europeas y aguilillas calzadas (> 20.000 ind. de cada), buitres leonados (> 8.000 ind.), cigüeñas negras y alimoches (> 3.000 ind.), aguiluchos cenizos, laguneros y gavilanes (unos pocos miles de cada), cernícalos primillas, águilas pescadoras, busardos ratoneros y alcotanes (unos pocos cientos), y números menores de otras especies (MARTÍN *et al.*, 2016; ONRUBIA, 2016). Para algunas rapaces como águilas pescadoras, aguiluchos o falcónidos, que se sienten cómodas con el vuelo batido y pueden permitirse el recorrer grandes distancias sobre el mar, el Estrecho apenas recoge una pequeña fracción de un total de individuos que se desplazan en un frente de paso mucho más amplio. Sin embargo, en el caso de las planeadoras más estrictas, el Estrecho se convierte en punto de encuentro para la mayor parte de las poblaciones reproductoras de Europa occidental, lo que hace de este lugar un

enclave privilegiado para el seguimiento poblacional de estas especies, muchas veces difíciles de censar en sus áreas de cría (MARTÍN *et al.*, 2016; ONRUBIA, 2016, Mapa 1).

La mayor parte del paso de planeadoras a través del Estrecho está dominado por migradores transaharianos (ver al comienzo de esta sección la descripción de-



Mapa I. Rutas migratorias de cigüeñas blancas marcadas con dispositivos GPS en España (en azul, 53 ejemplares) y en Centroeuropa (en rojo, 26 ejemplares) (BECARES *et al.* 2019), que ilustran la concentración de individuos alrededor del Estrecho y ejemplifican el papel como “cuello de botella” para las grandes planeadoras y el interés de este accidente geográfico para controlar sus poblaciones.

tallada de las especies) y, en menor medida, por migrantes presaharianos (como el busardo ratonero, el milano real, el aguilucho pálido y el esmerejón). No obstante, también pueden observarse ejemplares juveniles en dispersión pertenecientes a grandes águilas y buitres. En general, se trata de un viaje de ida y vuelta, en el que las aves emprenden rumbo al sur a finales del verano, con el fin de alcanzar sus cuarteles de invernada en África para después volver en primavera a sus áreas de reproducción en Europa. Sin embargo, en algunos casos, el paso incluye muchos ejemplares juveniles que permanecerán en las zonas de invernada africanas de dos a tres años antes de regresar ya como adultos reproductores a las zonas de cría, como es el caso de cigüeñas, alimoches, abejeros y buitres leonados (BERNIS, 1980; FINLAYSON, 1992; ONRUBIA, 2016).

Dada la confluencia de aves en paso prenupcial y postnupcial, y debido a la amplia diversidad de especies, fenologías y áreas de cría y reproducción implicadas en estos movimientos migratorios, en el estrecho de Gibraltar pueden observarse aves planeadoras en migración durante todo el año (figura 1 y tabla 1). La migración primaveral o prenupcial ocupa las últimas semanas de enero y se alarga hasta mediados de junio, con dos momentos álgidos: uno que se extiende desde la mitad de febrero hasta finales de marzo, protagonizado por la entrada masiva de cigüeñas, milanos negros, águilas culebreras, calzadas y aguiluchos; y un segundo pico que se produce a finales de abril o principios de mayo, con la arribada masiva de abejeros y buitres

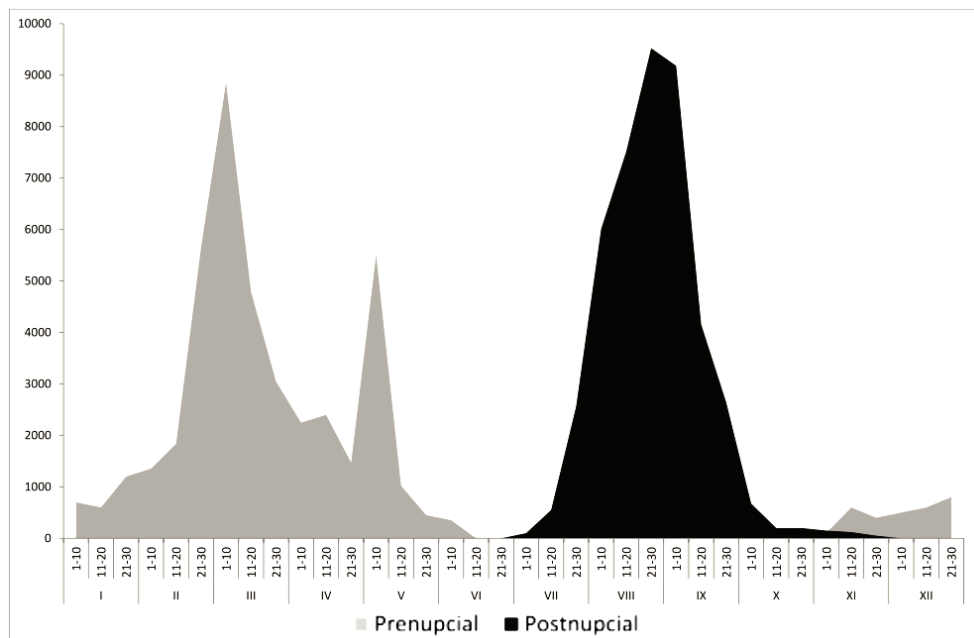


Figura 1. Fenología de anual paso de aves planeadoras por el estrecho de Gibraltar (promedio de aves al día), para el periodo 2008-2020 (Datos Programa Migres).

Tabla I. Listado de especies planeadoras registradas en paso por el estrecho de Gibraltar en la última década (2012-2021). Se indica el promedio del número de ejemplares registrado en paso cada año (Datos Programa Migres) y las estimas de la magnitud real, así como las fechas medias y la duración de la migración pre- y postnupcial (90% del paso total). Se señalan con un asterisco (\*) aquellas especies registradas ocasionalmente.

	Especie	Nombre científico	Promedio 10 años (2012-2021)	Estima magnitud paso (nº individuos)	Migración primaveral		Migración otoñal	
					Fecha media paso	Duración 90% paso (nº días)	Fecha media paso	Duración 90% paso (nº días)
1	Cigüeña negra	<i>Ciconia nigra</i>	3,600	3,000 - 4,000	19 Marzo	65	21 Septiembre	26
2	Cigüeña blanca	<i>Ciconia ciconia</i>	111,000	132,000 - 156,000	30 Enero	160	12 Agosto	50
3	Águila pescadora	<i>Pandion haliaetus</i>	100	100 - 800	30 Marzo	90	14 Septiembre	33
4	Elanio común	<i>Elanus caeruleus</i>	< 5					
5	Quebrantahuesos	<i>Gypaetus barbatus</i>	*					
6	Alimoche común	<i>Neophron percnopterus</i>	2,850	2,500 - 3,000	8 Marzo	79	8 Septiembre	33
7	Abejero europeo	<i>Pernis apivorus</i>	70,700	60,000 - 100,000	8 Mayo	24	1 Septiembre	20
8	Buitre dorsiblanco africano	<i>Gyps africanus</i>	*					
9	Buitre moteado	<i>Gyps rueppelli</i>	35					
10	Buitre leonado	<i>Gyps fulvus</i>	9,870	8,700 - 11,200	8 Mayo	54	30 Octubre	114
11	Buitre negro	<i>Aegypius monachus</i>	< 5					
12	Águila volatinera	<i>Terathopius ecaudatus</i>	*					
13	Culebrera europea	<i>Circus gallicus</i>	19,760	19,000 - 21,000	10 Marzo	63	21 Septiembre	41
14	Águila pomerana	<i>Clanga pomarina</i>	10					
15	Águila moteada	<i>Clanga clanga</i>	*					
16	Águila calzada	<i>Hieraetus pennatus</i>	31,240	21,400 - 33,700	1 Abril	58	18 Septiembre	41
17	Águila esteparia	<i>Aquila nipalensis</i>	*					
18	Águila imperial ibérica	<i>Aquila adalberti</i>	15					
19	Águila real	<i>Aquila chrysaetos</i>	< 5					
20	Águila perdicera	<i>Aquila fasciata</i>	40					
21	Gavilán común	<i>Accipiter nisus</i>	2,025	3,000 - 4,200	2 Abril	55	21 Septiembre	34
22	Azor común	<i>Accipiter gentilis</i>	5					
23	Aguilucho lagunero	<i>Circus aeruginosus</i>	700	700 - 2,300	29 Marzo	77	16 Septiembre	40
24	Aguilucho pálido	<i>Circus cyaneus</i>	10				5 Septiembre	66
25	Aguilucho papialbo	<i>Circus macrourus</i>	5					
26	Aguilucho cenizo	<i>Circus pygargus</i>	450	1,300 - 1,400	9 Abril	33	29 Agosto	46
27	Milano real	<i>Milvus milvus</i>	50	30 - 100			24 Septiembre	66
28	Milano negro	<i>Milvus migrans</i>	137,700	170,000 - 225,000	15 Marzo	80	16 Agosto	44
29	Busardo moro	<i>Buteo rufinus</i>	10					
30	Busardo ratonero	<i>Buteo buteo</i>	140	130 - 170	14 Marzo	91	21 Septiembre	46
31	Cernícalo primilla	<i>Falco naumanni</i>	500	350 - 1,800	2 Marzo	62	15 Septiembre	41
32	Cernícalo común	<i>Falco tinnunculus</i>	20				22 Septiembre	45
33	Cernícalo patirrojo	<i>Falco vespertinus</i>	< 5					
34	Halcón de Eleonora	<i>Falco eleonorae</i>	10				7 Septiembre	49
35	Esmerlejo	<i>Falco columbarius</i>	< 5					
36	Alcotán europeo	<i>Falco subbuteo</i>	45	40 - 100	24 Abril	44	28 Septiembre	25
37	Halcón bormi	<i>Falco biarmicus</i>	5					
38	Halcón peregrino	<i>Falco peregrinus</i>	35	20 - 60	25 Marzo	93	19 Septiembre	55
TOTAL			276,330	430,000 - 515,000				

leonados. Por su parte, el paso otoñal o postnupcial se extiende entre mediados de julio y principios de noviembre, y en él se van sucediendo diferentes oleadas de migrantes. Julio y agosto están dominados por el paso de millares de cigüeñas blancas y milanos negros- poca variedad de especies, pero igualmente espectacular por los números implicados. A finales de agosto y principios de septiembre se produce el paso masivo de los abejeros: ¡varias decenas de miles en tan solo unos pocos días! En contraste con los meses previos, septiembre es un mes de enorme variedad en cuanto a las especies que atraviesan el Estrecho, con el paso de alimoches, gavilanes, cigüeñas negras, aguiluchos, águilas calzadas y culebreras, pescadoras, etc. En octubre y noviembre pueden observarse los últimos coletazos de cigüeñas negras, calzadas

y culebreras, además del paso de los migradores presaharianos (ratoneros, milanos reales...) y el cruce espectacular, de los buitres leonados (ONRUBIA, 2016).

La duración del paso en la mayoría de las aves planeadoras es más extensa durante la migración prenupcial que en la migración postnupcial (entre 15 días y más de un mes, dependiendo de las especies, ver tabla 1), hecho que se ha relacionado con la entrada más tardía y difusa en primavera de ejemplares inmaduros o no reproductores (NEWTON, 2008).

### 3. LA MIGRACIÓN DE PASERIFORMES Y OTROS GRUPOS AFINES

A diferencia de las planeadoras y gracias al vuelo batido, los migrantes de menor tamaño (paseriformes y grupos afines) se desplazan en un frente amplio, por lo que no tienden a concentrarse en estrechos. No obstante, existen evidencias de que la costa y en menor medida las sierras interiores del Estrecho, actúan como líneas canalizadoras que guían hasta cierto punto el desplazamiento migratorio en este grupo, produciendo también grandes concentraciones de estas especies en la zona, especialmente de migrantes diurnos (fringílidos, hirundínidos, abejarucos...). De este modo, más de 120 especies de passeriformes y grupos afines se registran regularmente en la zona durante la migración, incluyendo tanto migrantes nocturnos como diurnos (TELLERÍA 1981; FINLAYSON 1992; JIMÉNEZ & NAVARRETE 2001; ONRUBIA *et al.*, 2008 y 2009).

La migración diurna en el Estrecho está dominada por los fringílidos (5 especies), vencejos (3 especies), aviones y golondrinas (5 especies), y abejarucos, con decenas o centenares de miles de individuos en paso, dependiendo de las especies. En menor medida es importante también el paso de gorriones, alondras, lavanderas y bisbitas, así como de estorninos. En este grupo, la migración primaveral se extiende desde mediados de enero hasta mediados de junio, dominando los fringílidos y las golondrinas el paso en los meses de febrero y marzo, mientras que los vencejos y los abejarucos lo hacen desde finales de marzo hasta mayo. Por su parte, la migración postnupcial se extiende de finales de julio hasta mediados de diciembre, y en ella pueden identificarse varias oleadas de migrantes: un pico en agosto protagonizado por los vencejos; un segundo pico migratorio en septiembre dominado por las golondrinas y los abejarucos; un tercer máximo a finales de septiembre-principios de octubre propiciado por el paso de los aviones comunes, golondrinas dáuricas y las lavanderas boyeras; un último pico muy notorio entre mediados de octubre y finales de noviembre protagonizado por los migrantes presaharianos: fringílidos, gorriones, estorninos, aviones roqueros, lavanderas blancas y bisbitas comunes, entre otros (TELLERÍA, 1981; FINLAYSON, 1992; JIMÉNEZ & NAVARRETE, 2001; ONRUBIA *et al.*, 2008 y 2009) (figura 2).

La migración nocturna, mucho más importante que la diurna en cuanto a número de especies e individuos, ha sido estudiada mediante técnicas de radar



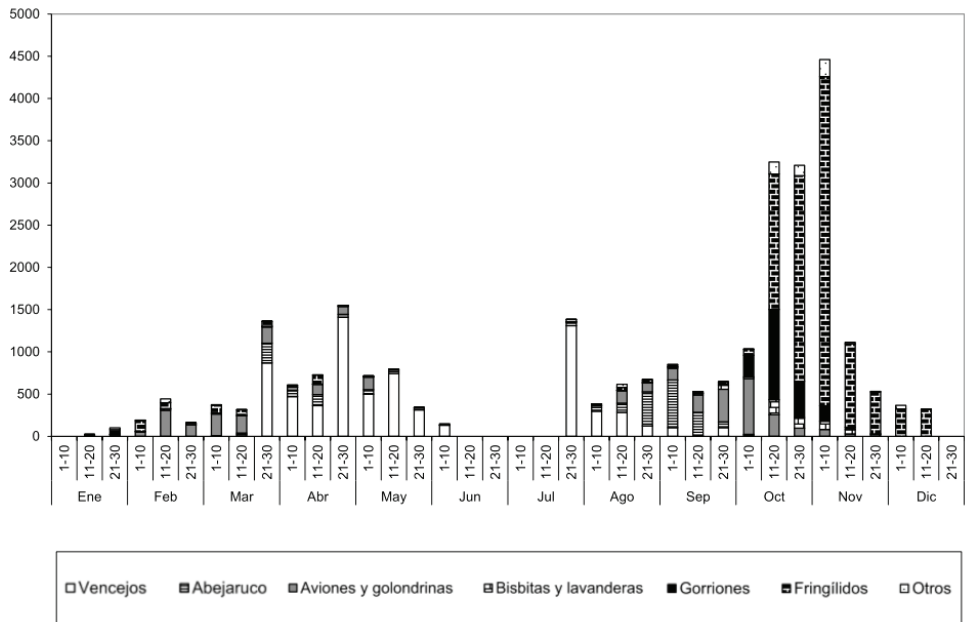


Figura 2. Fenología anual del paso diurno de los principales grupos de pequeños migrantes (promedio de aves al día).

y observación del disco lunar (HILGERLOH 1989 Y 1991; ONRUBIA & PETER 2010 y 2021). Está dominada por túrdidos, sílvidos y otras familias de paseriformes (mirlos, zorzales, petirrojos, tarabillas, colirrojos, ruiseñores, collalbas, carriceros, mosquiteros, zarceros, papamoscas, alcaudones) y en menor medida otros grupos (limícolas, anátidas, garzas, chotacabras, tórtolas, codornices, abubillas, martines pescadores, rapaces nocturnas...). Presenta máximos en marzo y abril (migración primaveral) y entre agosto y noviembre (migración postnupcial) (figura 3). Solo el paso en agosto, septiembre y octubre supera las 2.000 a 2.500 aves por kilómetro de cielo y hora, con algunas noches concretas con más de 8.000 aves por kilómetro de cielo y hora. Considerando el patrón de paso a lo largo de la noche (FORTIN *et al.* 1999) y extrapolando las tasas medias de tráfico nocturno mensuales con la duración del período migratorio postnupcial (julio-noviembre), se estima un paso nocturno global que podría oscilar entre 30 y 50 millones de aves cada otoño (ONRUBIA & PETER 2010 y 2021). No obstante, estas cifras deben considerarse meramente aproximativas, y quedan pendientes de confirmar con el empleo de nuevas tecnologías de seguimiento remoto (ej. radar, NUSSBAUMER *et al.* 2021).

Con carácter general, los migrantes presaharianos tienden a migrar pronto en primavera y tarde en otoño, lo que resulta en una ocupación temporal más extensa de las zonas de cría, mientras que los migrantes transaharianos tienden a pasar más tarde en primavera y marcharse más pronto en otoño (menor ventana temporal en las áreas de reproducción), aspecto que parece relacionado con sus diferentes

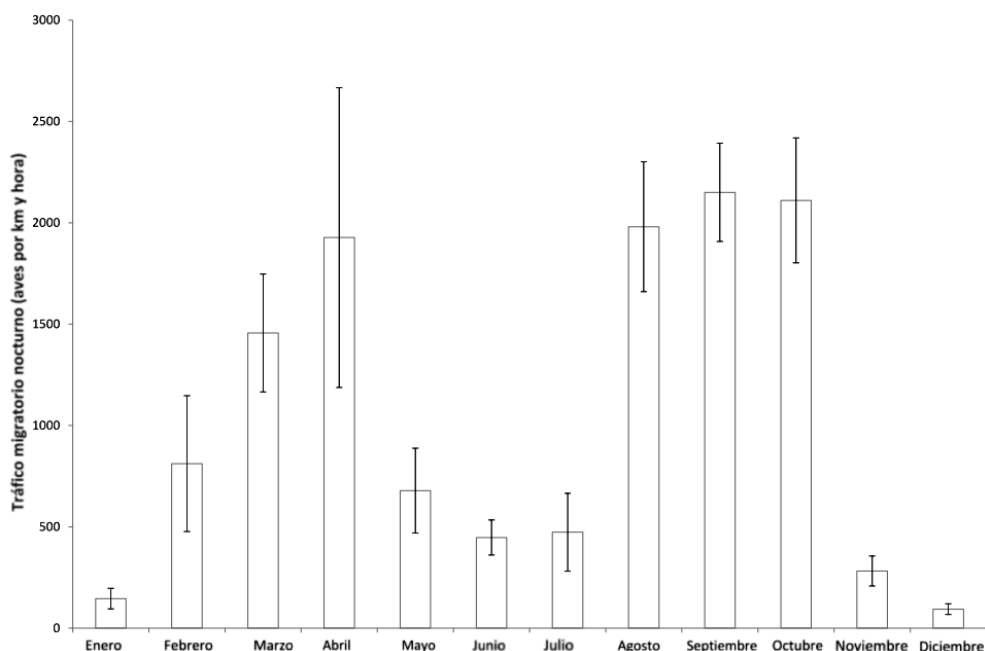


Figura 3. Fenología de anual del paso nocturno de aves (individuos por kilómetro y hora) por el estrecho de Gibraltar.

estrategias vitales (diferente dieta, hábitat... -BRUDERER 2017, BAIRLEIN, 2022-). En todos los casos el tráfico migratorio nocturno es más intenso que el diurno y el paso otoñal más numeroso que el primaveral. No obstante, llama la atención que mientras los patrones de paso nocturno durante la migración prenupcial tienen su espejo en el paso diurno (máximos de febrero a mayo), los máximos de tráfico nocturno durante la migración postnupcial (agosto-octubre) son ligeramente diferentes a los encontrados en el paso diurno (julio, octubre y noviembre), aspecto pendiente de un estudio más específico.

#### 4. EL PASO DE LAS AVES MARINAS Y COSTERAS

Pero el estrecho de Gibraltar es también un corredor marino que comunica el mar Mediterráneo y el Atlántico, de los más importantes en el Paleártico y que es usado por aves reproductoras en el Mediterráneo que pasan el invierno en el Atlántico (pardelas cenicienta y balear, paños comunes o gaviota de Audouin) y viceversa (alcatrazes, álcidos, págalos o negrones) (FINLAYSON, 1992; ARROYO & CUENCA, 2004; ARROYO *et al.*, 2011). Y es especialmente importante para las especies que únicamente pueden desplazarse sobre el mar, como las pertenecientes a la familia de los procelariiformes o los álcidos.

Unas 27 especies de aves marinas y acuáticas se observan regularmente durante los pasos migratorios, con una estima de paso superior a las 750.000 aves, entre las que destacan las cifras registradas para la pardela cenicienta *Calonectris diomedea* (> 600.000 individuos), el alcatraz *Morus bassanus* (> 18.000 ind), la pardela balear *Puffinus mauretanicus* (> 25.000 ind), el págalo grande *Stercorarius skua* (3.700 ind), las alcas *Alca torda* (> 4.000 ind), los frailecillos *Fratercula arctica* (15.000 ind) y los charranes patinegros *Thalasseus sandvicensis* (> 4.000 ind) (JIMÉNEZ & NAVARRETE, 2001; ARROYO & CUENCA, 2004; NAVARRETE, 2008; ARCOS *et al.*, 2009; ARROYO *et al.*, 2011 Y 2014; DE LA CRUZ *et al.*, 2011 Y 2022; LÓPEZ & NAVARRETE, 2019). A esto se suma el importante paso de larolímícolas (charranes, fumareles, diversas especies de limícolas y gaviotas varias, pañños) y otras aves, que usan la zona como corredor migratorio y como zona de descanso y alimentación en sus viajes, parando en enclaves como la playa de los Lances (situada en la localidad gaditana de Tarifa), las marismas de Palmones (Algeciras-Los Barrios) y Barbate, o la desembocadura del Guadiaro (Sotogrande), entre otros (TELLERÍA, 1981; FINLAYSON, 1992; ARROYO & CUENCA, 2004). Además, el Estrecho se convierte en la puerta de acceso “fortuito” al Mediterráneo de numerosas aves que son empujadas por los fuertes temporales del Oeste en el Atlántico, promoviendo la entrada de números inusualmente elevados de álcidos, gaviotas tridáctilas u otras especies (p.e. GARCÍA-BARCELONA & DOMÍNGUEZ SANTAELLA, 2009).

El paso primaveral (paso prenupcial) se concentra entre enero y abril, cuando se produce la entrada al Mediterráneo de miles de pardelas cenicientas y la salida al Atlántico de alcatraces, alcas y frailecillos. Entre mediados de mayo y mediados de julio se produce la salida de las pardelas baleares del Mediterráneo en su migración postnupcial hacia las zonas de muda del Atlántico y el golfo de Bizkaia. Para el resto de especies, la migración postnupcial rumbo al Atlántico se extiende entre septiembre y diciembre, con máximos numéricos entre finales de septiembre y principios de noviembre, destacando el espectacular paso de cientos de miles de pardelas cenicientas a finales de octubre y principios de noviembre (figuras 4 y 5).

## 5. CENTINELAS ALADOS. IMPORTANCIA DEL ESTRECHO DE GIBRALTAR PARA EL ESTUDIO DE LA MIGRACIÓN DE LAS AVES

La actividad humana está ejerciendo un fuerte impacto sobre la Tierra y sus repercusiones globales distan mucho de estar bien evaluadas. La actual crisis ambiental ha motivado la puesta en marcha de iniciativas de ámbito internacional tendentes a frenar la creciente pérdida de biodiversidad (CBD 2010). Sin embargo, para que estas iniciativas sean efectivas, es necesario entender cómo repercute la influencia del ser humano sobre cada una de las millones de especies que habitan la Tierra. Esto ha obligado a centrar los esfuerzos de estudio en grupos de organismos con

un marcado carácter bioindicador, cuya respuesta particular al cambio global refleje los efectos generales de dicho cambio sobre todos los elementos que componen el ecosistema. Las aves juegan un papel clave como centinelas ambientales puesto que se trata de organismos bien conocidos y relativamente fáciles de estudiar, se encuentran distribuidos por prácticamente todos los ambientes de la Tierra, ocupan los niveles superiores de las pirámides tróficas, y sus poblaciones responden cum-

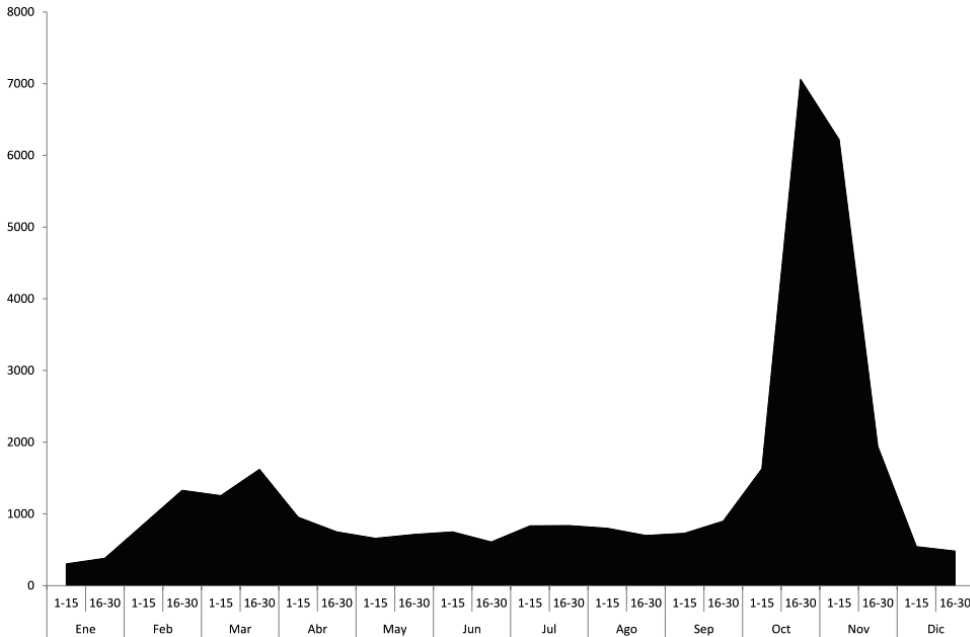


Figura 4. Fenología de anual del paso de aves marinas (media de aves al día) por el estrecho de Gibraltar.

plidamente a los cambios que experimentan los ecosistemas (MEKONEN, 2017). En este sentido, resultan especialmente valiosas las respuestas de las aves de presa, por sus elevadas exigencias ecológicas, y también de las aves migratorias, que precisan de un buen estado de conservación de los distintos ambientes que utilizan durante sus periplos migratorios, así como de sus áreas de cría e invernada, situadas en lugares sumamente distantes del planeta y que ocupan una gran variedad de hábitats, sometidos a numerosos y diversos riesgos y amenazas. Como ya discutíamos previamente en este mismo capítulo, el estrecho de Gibraltar es uno de los lugares de concentración de aves migratorias más importantes del mundo, especialmente en lo que se refiere a las aves planeadoras. El seguimiento continuado a largo plazo de la migración en el Estrecho mediante la implementación de programas de seguimiento científicos, que aplican un esfuerzo de muestreo constante y estandarizado, está aportando una valiosa información sobre estos centinelas alados, útil no sólo

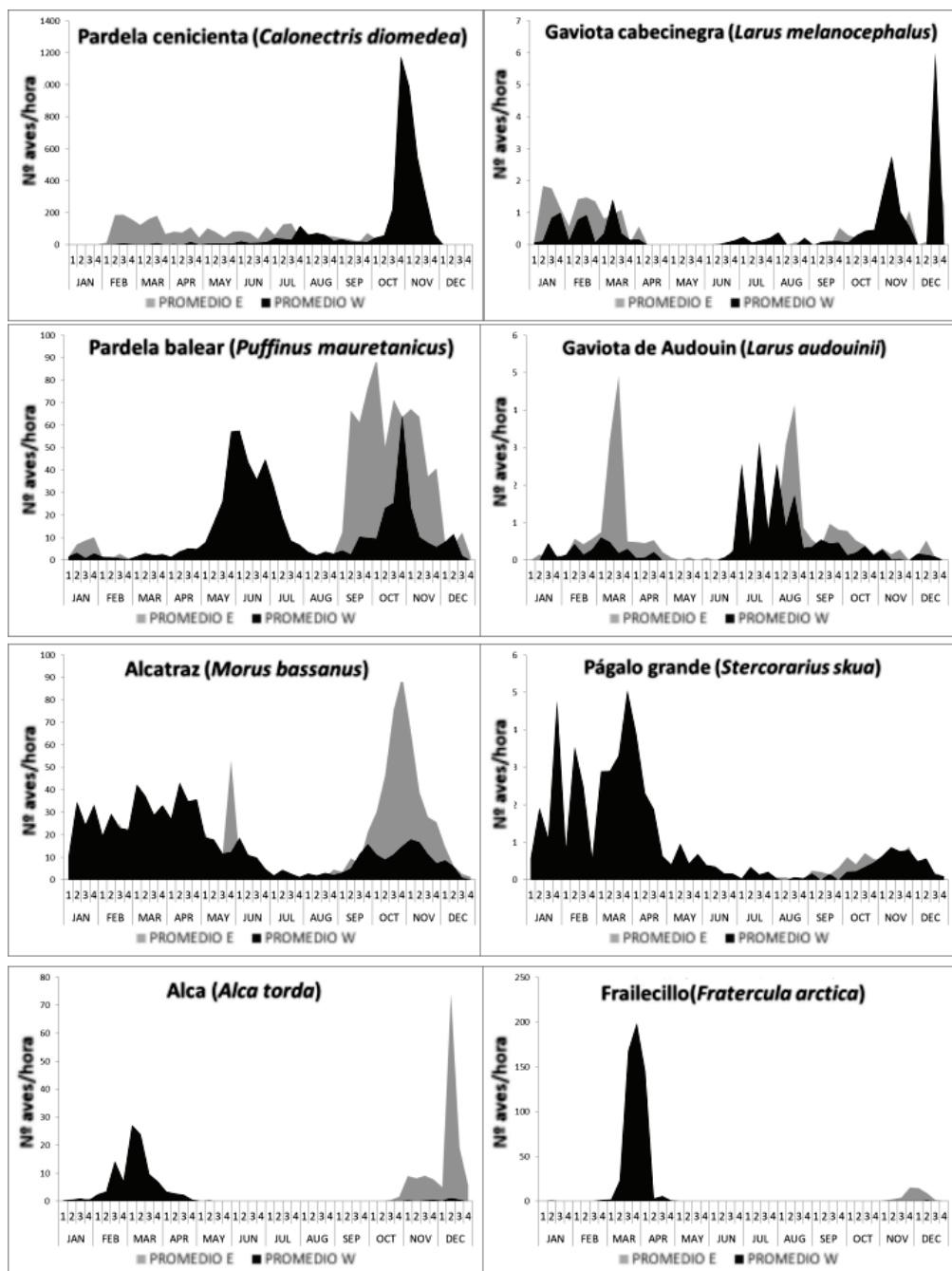


Figura 5. Fenología de anual del paso de las principales especies de aves marinas por el estrecho de Gibraltar. Se indican los promedios de aves/hora volando hacia el este –E– (entrando al Mediterráneo) o hacia el oeste –W– (saliendo al Atlántico).



para poder evaluar el impacto del cambio global sobre sus poblaciones y patrones migratorios, sino también para, indirectamente, poder inferir y comprender cuál es el efecto que la actividad humana está ejerciendo sobre los ecosistemas que habitan.

La comparativa entre los resultados de los censos realizados en 1976-1977 (BERNIS, 1980) y los realizados posteriormente, muestra un incremento generalizado en el número de cigüeñas y aves rapaces en paso, aunque este aumento parece haberse producido mayoritariamente en la última década (BENSUSAN *et al.*, 2007; MARTÍN *et al.*, 2016; Onrubia, 2016; PANUCCIO *et al.*, 2016) (figura 6). Las especies más abundantes en los años 70 también lo son en la actualidad, aunque la contribución de cada una de ellas al paso total ha cambiado ligeramente entre ambos periodos (BENSUSAN *et al.*, 2007; MARTÍN *et al.*, 2016; ONRUBIA, 2016). Hay un aumento general y significativo de migrantes transaharianos. También ha crecido el número de las especies residentes de las que pueden observarse ejemplares en dispersión (grandes águilas y buitre leonado). Este patrón contrasta con la estabilidad o disminución generalizada de los migrantes presaharianos (cernícalo vulgar, busardo ratonero, aguilucho pálido, esmerejón, azor, milano real), con la excepción del gavilán, y también de algunas especies concretas de transaharianos (aguiluchos cenizos, cernícalos primillas, alcotanes). Estas tendencias son consistentes con las obtenidas en otros lugares de concentración de migrantes del centro y norte de Europa (MARTÍN *et al.*, 2016, ONRUBIA, 2016; PANUCCIO *et al.*, 2016). En general estos cambios detectados están relacionados con las tendencias de las poblaciones de origen, pero en algunos casos son debidos a cambios en los patrones migratorios, consecuencia del acortamiento de la distancia de migración recorrida, de cambios en la propia ruta de migración o de variaciones en el rango de distribución de las especies afectadas (MARTÍN *et al.* 2014; Onrubia, 2016). Pero quizá el fenómeno observado en el Estrecho más fascinante sea la aparición de nuevas especies nunca antes vistas en nuestras latitudes. De este modo, se están produciendo nuevas incorporaciones de especies con filiación africana (como el buitre moteado, el busardo moro, el halcón borní o el escribano sahariano) y de algunos migrantes orientales (águilas pomeranas, aguiluchos papialbos).

Este aumento generalizado previamente descrito para cigüeñas y rapaces contrasta notablemente con las tendencias encontradas en el paso de pequeños y medianos migrantes a través del Estrecho. En general, para este grupo amplio, se registra una disminución de aves en paso, especialmente de insectívoros (vencejos, golondrinas...), y en particular de migrantes presaharianos, que está vinculado con un declive en la mayoría de las poblaciones. El efecto de este declive en el número de aves observadas en el Estrecho se solapa con otro fenómeno, el reciente acortamiento de la distancia de migración recorrida por algunas especies concretas, que supone que el viaje migratorio de estas aves finalice antes y, en consecuencia, ya no lleguen a cruzar el Estrecho (ONRUBIA & TELLERÍA, 2012). No obstante, algunas especies de aves de pequeño y mediano tamaño también muestran una tendencia positiva en los números en paso, especialmente en el caso de aquellos taxones más termófilos (ej. abejaruco, golondrina dáurica, vencejo cafre).

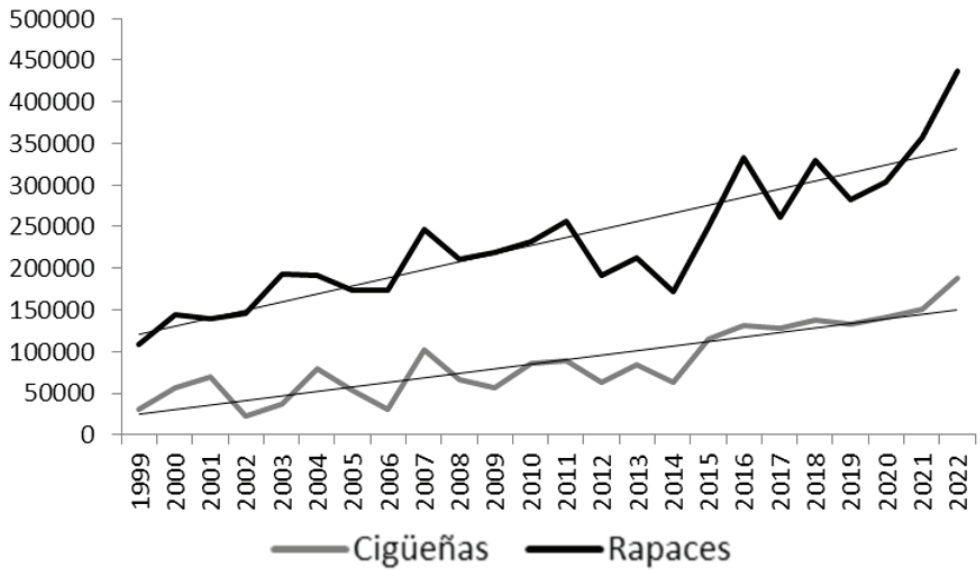


Figura 6. Tendencias en el paso otoñal global de cigüeñas (2 especies) y rapaces (28 especies) por el estrecho de Gibraltar en el periodo 1999-2022, en base a los conteos estandarizados del programa Migres.

Por su parte, las tendencias en el paso de aves marinas muestran patrones dispares: estabilidad o aumentos en algunas especies (pardela cenicienta, gaviota cabecinegra, charranes, págalos, negrones) y disminuciones en otras (alcatraces, alcas, frailecillos) (LÓPEZ & NAVARRETE, 2019; MARTÍN *et al.*, 2019; DE LA CRUZ *et al.*, 2022). Por otro lado las cifras registradas de pardelas cenicientas y balears en paso por el estrecho superan sensiblemente las estimas realizadas en décadas pasadas décadas y han obligado a revisar los efectivos poblacionales que nidifican en el Mediterráneo (JIMÉNEZ & NAVARRETE, 2001; NAVARRETE, 2008; ARROYO *et al.* 2014).

Respecto a los calendarios de paso, que representan uno de los aspectos de la migración más sensibles al calentamiento global, en la mayoría de especies se observa una tendencia general al adelanto de las llegadas durante el paso migratorio primaveral, en consonancia con las primaveras más tempranas que estamos experimentando recientemente en nuestras latitudes, que se suma a un aumento de la duración de los periodos de paso en esta estación. Por su parte la migración postupcial muestra dos tendencias contrapuestas: adelanto del paso otoñal en los migrantes transaharianos frente a estabilidad o incluso retraso en el paso de los migrantes presaharianos. En todos los casos, las variaciones en la fenología de paso que se observan son más marcadas entre 1970 y 2000 que en las décadas posteriores, coincidiendo con el patrón de aumento global en la temperatura, que se produjo con mayor intensidad en ese periodo. En aquellas especies que han retrasado su fecha de paso a través del Estrecho, dicha demora, combinada con el alargamiento de la duración del propio paso migratorio, podrían estar relacionados con la tendencia creciente observada en

muchas de las especies a permanecer durante el invierno cerca de las zonas de cría, acortando de tal manera las distancias totales recorridas en el viaje migratorio. La mayor duración y la fecha retardada del paso podrían estarse produciendo también como consecuencia de la expansión hacia el norte del área de distribución que están experimentando algunas especies en Europa (SCHOLER *et al.*, 2016). Aquellas especies que no han modificado sus calendarios de paso en las últimas décadas tienden a tener tendencias poblacionales negativas, lo que indica que el ajuste del calendario migratorio a los picos de producción estacionales resulta fundamental para los balances demográficos (PANUCCIO *et al.*, 2016).

De los numerosos trabajos publicados, y de la sustanciosa información obtenida a partir de ellos, podemos concluir que el seguimiento de la migración realizado en el estrecho de Gibraltar representa una herramienta fundamental, eficaz y con un coste relativo muy bajo, para el estudio de las tendencias a largo plazo en un amplio abanico de especies. El registro de las aves que atraviesan el Estrecho en sus periplos migratorios aporta también información clave para entender las modificaciones que el cambio global, incluyendo a su gran protagonista, el famoso cambio climático, están operando en el comportamiento migratorio de estas especies, afectando a sus decisiones de cuándo, cómo y por dónde migrar. Finalmente, nos da valiosas pistas acerca de cuál es el impacto que la implacable acción humana está ejerciendo sobre una amplia variedad de ecosistemas a lo largo y ancho de nuestro planeta.

#### BIBLIOGRAFÍA

- ARCOS, J.M., BECARES, J., RODRIGUEZ, B. & RUIZ, A. 2009. *Áreas Importantes para la Conservación de las Aves Marinas en España*. Sociedad Española de Ornitología (SEO/BirdLife). Madrid.
- ARROYO, G.M. & CUENCA, D. 2004. La migración de aves marinas y costeras en el Estrecho de Gibraltar: Migres Marinas. *Almoraima*, 31: 231-243.
- ARROYO, G.M., CUENCA, D., BARRIOS, L., DE LA CRUZ, A., RAMÍREZ, J., ONRUBIA, A., GONZÁLEZ, M. & MUÑOZ, A.R. 2011. Seguimiento de la migración de aves marinas en el Estrecho de Gibraltar: el Programa Migres Marinas. En: X.VALEIRAS, G.MUÑOZ, A.BERMEJO, J.M.ARCOS & A.M.PATERSON (Eds): *Actas 6º Congreso GIAM y Taller Internacional sobre Ecología de Paños y Paredes en Sur de Europa*. Boletín Grupo Ibérico de Aves Marinas, 34: 43-48.
- ARROYO, G.M., MATEOS-RODRÍGUEZ, M., MUÑOZ, A.R., DE LA CRUZ, A., CUENCA, D. & ONRUBIA, A. 2014. New population estimates of a critically endangered species, the Balearic Shearwater *Puffinus mauretanicus*, based on coastal migration counts. *Bird Conservation International*, 26 (1): 87-99.
- BAIRLEIN, F. 2022. *Das große Buch vom Vogelzug*. Aula-Verlag Wiebelsheim.
- BÉCARES, J.; BLAS, J.; LÓPEZ-LÓPEZ, P.; SCHULZ, H.; TORRES-MEDINA, F.; FLACK, A.; ENGGIST, P.; HÖFLE, U.; BERMEJO, A. & DE LA PUENTE, J. 2019. Migración y ecología espacial de la cigüeña blanca en España. *Monografía nº 5 del programa Migra*. SEO/BirdLife. Madrid. <https://doi.org/10.31170/0071>.
- BENSUSAN, K.J., GARCÍA, E.F.J. & CORTES, J.E. 2007. Trends in abundance of migrating raptors at Gibraltar in spring. *Ardea*, 95 (1): 83-90.
- BERNIS, F. 1980. *La Migración de las aves en el Estrecho de Gibraltar. Vol. I. Aves Planeadoras*. Universidad Complutense. Madrid.

- BRUDERER, B. 2017. *Vogelzug. Eine schweizerische Perspektive*. Der Ornithologische Beobachter, 12.
- CBD (CONVENTION ON BIOLOGICAL DIVERSITY) 2010. *The Strategic Plan for Biodiversity 2011–2020 and the Aichi Biodiversity Targets*.
- CORTES, J.E., FINLAYSON, J.C., GARCIA, E.F.J. & MOSQUERA, M.A.J. 1980. *The birds of Gibraltar*. Gibraltar Books. Gibraltar.
- DE LA CRUZ, A., ONRUBIA, A., PÉREZ, B., TORRALVO, C., ARROYO, G.M., ELORRIAGA, J., RAMÍREZ, J., GONZÁLEZ, M. & BENJUMEA, R. 2011. Seguimiento de la migración de las aves en el Estrecho de Gibraltar: resultados del programa Migres 2009. *Migres, Revista de Ecología*, 2: 65-78.
- DE LA CRUZ, A., ROLLÁN, L., PÉREZ, B., GUERRERO, M., ELORRIAGA, J., BENJUMEA, R., GONZÁLEZ, M., SEMINARIO, Y., ARROYO, G.M. & RAMÍREZ, J. 2022. Phenology and Wintering Population Estimates of Auks in the Mediterranean Sea Based on Counts from a Strategic Coastal Location in the Strait of Gibraltar. *Ardeola*, 69 (2): 303-317.
- EVANS, P.R. & LATHBURY, G.W. 1973. Raptor migration across the Straits of Gibraltar. *Ibis*, 115: 572-585.
- FINLAYSON, C. 1992. *Birds of the Strait of Gibraltar*. T & A D Poyser. London.
- FINLAYSON, J.C. & Cortés, J.E. 1987. *The Birds of the Straits of Gibraltar, its water and northern shore*. *Alectoris*, 6.
- FORTIN, D., LIECHTI, F. & BRUDERER B. 1999. Variation in the nocturnal flight behaviour of migratory birds along the northwest coast of the Mediterranean Sea. *Ibis* 141/3, S: 480–488.
- GARCÍA-BARCELONA, S. & DOMÍNGUEZ-SANTAELLA, M. 2009. Gaviota tridáctila. *Noticiario Ornitológico*. *Ardeola*, 56 (1): 165.
- García-Barcelona, S., López, B., Jerez, D. et al. 2015. Invernada de aves marinas en el Mar de Alborán 2008 – 2014: descripción de las comunidades utilizando como fuente la RAM. Pp: 671-674, En: DEL RÍO V. D., BÁRCENAS P. ET AL. (Eds) *Volumen de comunicaciones presentadas en el VIII Simposio sobre el Margen Ibero Atlántico*. SIA Graf, Málaga.
- HASHMI, D. 2000. Opportunities for monitoring seabirds and cetaceans in the Strait of Gibraltar. Pp: 176-191, En: P.YESOU & J.SULTANA (Eds): *Monitoring and conservation of the birds, mammals and turtles of the Mediterranean and Black seas. Proceedings of the 5 th Medmaravis Symposium*, Gozo, Malta. Malta.
- HILGERLOH, G. 1989. Autumn migration of trans-saharan migrating passerines in the Straits of Gibraltar. *The Auk* 106: 233-239.
- 1991. Spring migration of passerine trans-saharan migrants across the Strait of Gibraltar. *Ardea* 79: 57-62.
- IRBY, L.H.L. 1895. *The ornithology of the Straits of Gibraltar*. Ed. Porter. London.
- JIMÉNEZ, J. & NAVARRETE, J. 2001. *Estatus y Fenología de las Aves de Ceuta*. Instituto de Estudios Ceutíes.
- LÓPEZ J. & NAVARRETE J. 2019. *Censo de pardela cenicienta (Calonectris diomedea) durante el paso post-reproductor de 2017 y 2018 por el Estrecho de Gibraltar, para la posible designación de una ZEPA marina, en el marco del proyecto LIFE IP-PAF INTERMARES (LIEFE15 IPE ES 012)..*
- MARTÍN, B., ONRUBIA, A. & FERRER, M. 2014. Effect of climate change on the migratory behavior of the common buzzard *Buteo buteo*. *Climate Research*, 60:187-197.
- 2019. Endemic shearwaters are increasing in the Mediterranean in relation to factors that are closely related to human activities. *Global Ecology and Conservation*, 20: e00740.
- MARTIN, B., ONRUBIA, A., DE LA CRUZ, A. & FERRER, M. 2016. Trends of autumn counts at Iberian migration bottlenecks as a tool for monitoring continental populations of soaring birds in Europe. *Biodiversity and Conservation* 25 (2): 295-309.

- MATEOS, M. 2009. *Aplicación de la tecnología de radar al estudio de la migración de las aves marinas a través del Estrecho de Gibraltar*. Tesis Doctoral Universidad de Cádiz.
- MATEOS, M. & ARROYO, G.M. 2011. Aplicación conjunta de censos visuales y de radar al estudio de la migración de las aves marinas pelágicas. *Migres, Revista de Ecología*, 2: 53-61.
- MEKONEN, S. 2017. Birds as Biodiversity and Environmental Indicator. *Journal of Natural Sciences Research* 7 (21): 28-34.
- MOREAU, R.E. 1972. *The Palearctic-African Bird Migration System*. Academic Press. London.
- NAVARRETE J. 2008. Migración postnupcial de la Pardela Cenicienta – *Calonectris diomedea* por las aguas costeras de Ceuta. *Boletín GIAM*, 31: 2-6.
- NEWTON, I. 2008. *The migration ecology of birds*. Academic Press.
- NUSSBAUMER, R., BAUER, S., BENOIT, L., MARIETHOZ, G., LIECHTI, F., SCHMID, B. 2021. Quantifying year-round nocturnal bird migration with a fluid dynamics model. *Journal Royal Society Interface*, 18: 20210194.
- ONRUBIA, A. 2016. *Patrones espacio-temporales de la migración de aves planeadoras por el estrecho de Gibraltar*. Tesis Doctoral, Universidad de León.
- ONRUBIA, A. & TELLERÍA, J.L. 2012. Has the number of birds wintering in the Maghreb decreased? A test in the Gibraltar Strait. *Ardeola*, 59 (1): 123-129.
- ONRUBIA, A., ARROYO, G.M., BARRIOS, L., MUÑOZ, A.R., CUENCA, D., DE LA CRUZ, A., RAMÍREZ, J., CARRERO, M. & GONZÁLEZ, M. 2008. *Programa de Seguimiento de la Migración de Paseriformes y Afines en el Estrecho de Gibraltar*. Fundación Migres, Sevilla.
- ONRUBIA, A., ARROYO, G.M., BARRIOS, L., MUÑOZ, A.R., DE LA CRUZ, A., RAMÍREZ, J., GONZÁLEZ, M. & CUENCA, D. 2009. Migración diurna visible de pequeñas aves en el Estrecho de Gibraltar. *MIGRES, Revista de Ecología*, 1: 65-72.
- ONRUBIA, A. & PETER, D. 2010. *Estudio de la migración nocturna de las aves en la península Ibérica, Baleares y Canarias mediante la observación del disco lunar*. Informe técnico Fundación Migres, Vogelwarte Sempach y Fundación Biodiversidad.
- 2021. La migración nocturna de aves por el Estrecho de Gibraltar. Un estudio mediante observación del disco lunar. *Libro de "IX Jornadas de Historia Natural de Cádiz"*, San Fernando, Cadiz, 15-17 Octubre 2021.
- PANUCCIO, M., MARTÍN, B., MORGANTI, M., ONRUBIA, A. & FERRER, M. 2016. Long-term changes in autumn migration dates at the Straits of Gibraltar reflect population trends of soaring birds. *Ibis*, 159: 55-65.
- PINEAU, J. & GIRAUD-AUDINE, M. 1974. Notes sur les migrateurs traversant l'extrême nordouest du Maroc. *Alauda*, 42: 159-188.
- 1976. Notes sur les oiseaux hivernant dans l'extrême nordouest du Maroc: reproduction et mouvements. *Alauda*, 45: 75-103.
- 1979. Les oiseaux de la Peninsula Tingitane. *Travaux Institute Sciences Serie Zoologie* 1, 38. 122 pp.
- PROGRAMA MIGRES 2009. Seguimiento de la migración de las aves en el Estrecho de Gibraltar. *Migres, Revista de Ecología*, 1: 3-21.
- TELLERÍA, J.L. 1981. *La migración de las aves por el Estrecho de Gibraltar*. Vol. 2. *Aves No Planeadoras*. Universidad Complutense, Madrid.
- THIOLLAY, J.M. & PERTHUIS, A. 1975. La migration d'automne a Gibraltar (1-20 octobre 1974): Analyse et interpretation. *Ardeola*, 21: 595-614.
- ZALLES, J.I., & BILDSTEIN, K.L. 2000. *Raptor watch: a global directory of raptor migration site: a global directory of raptor migration sites*. Birdlife Conservation Series no. 9. BirdLife International, Cambridge, UK.

# Movimientos y migración de la megafauna marina a través del estrecho de Gibraltar: lagunas del conocimiento y retos de conservación

## *Movements and migration of marine megafauna through the strait of Gibraltar: knowledge gaps and conservation challenges*

**José Carlos Báez**

*Centro Oceanográfico de Málaga (COMA-IEO), CSIC. Puerto Pesquero de Fuengirola s/n,  
29640 Fuengirola, Málaga, España.  
josecarlos.baez@ieo.csic.es*

**PALABRAS CLAVE:** cetáceos, Mediterráneo, megafauna, tiburones, tortugas marinas.

**KEYWORDS:** cetaceans, Mediterranean, megafauna, sharks, sea turtles.

### RESUMEN

La megafauna marina definida comúnmente como aquella fauna superior a 45 kilos de peso, y que incluye usualmente mamíferos, tortugas, tiburones pelágicos y algunas especies de peces óseos como los túnidos, juegan una importante función en los ecosistemas en los que participan. Además, debido a la relación positiva entre el tamaño corporal y el uso del espacio suelen ser especies altamente móviles, por lo que conectan ecosistemas oceánicos a grandes escalas espaciales. En este sentido, el estrecho de Gibraltar representa un importante hito geográfico para esta fauna, ya que conecta el océano Atlántico con el mar Mediterráneo. El objetivo principal del presente trabajo es revisar el estado actual del conocimiento sobre los movimientos y migración de la megafauna marina a través del estrecho de Gibraltar. Finalmente se discute los principales retos para la conservación de este emblemático componente de la biodiversidad marina. La principal conclusión del presente trabajo es que el cambio climático, junto con las características oceanográficas del estrecho de Gibraltar podrían actuar como una trampa ecológica que perjudique aún más a esta fauna carismática.

### ABSTRACT

Marine megafauna, generally defined as fauna weighing more than 45 kg, and typically including cetaceans, sea turtles, pelagic sharks and some bony fish species such as tuna, play an important role in the ecosystems in which they participate. Moreover, due to the positive relationship between body size and use of space, they are highly mobile species, thus connecting ocean ecosystems at large spatial scales. In this sense, the Strait of Gibraltar represents an important geographical landmark for this fauna, as it connects the Atlantic Ocean with the Mediterranean Sea. The main aim of this paper is to review the current status of the knowledge about movements and migrations of marine megafauna through the Strait of Gibraltar. Finally, the main challenges for the conservation of this emblematic component of marine biodiversity are discussed. The main conclusion of this paper is that the climate



change, together with the oceanographic characteristics of the Strait of Gibraltar, could lead to an ecological trap that further damages this charismatic fauna.

## 1. INTRODUCCIÓN

El término megafauna literalmente hace referencia a las especies animales de tamaño corporal grande. Las principales características compartidas por la megafauna marina, además de su tamaño corporal, son la longevidad (MUSICK, 1999; BÁEZ *et al.*, 2021), y el consumo de una gran cantidad de biomasa que afecta a la dinámica trófica de los ecosistemas en los que participan (ESTES *et al.*, 2016). Además, dada la relación positiva entre el tamaño corporal y el uso del espacio (McCAULEY *et al.*, 2015), por lo general son especies altamente móviles, por lo que conectan ecosistemas oceánicos a grandes escalas espaciales (McCAULEY *et al.*, 2012; ESTES *et al.*, 2016; BÁEZ *et al.*, 2021). En su mayor parte la megafauna marina son depredadores apicales, de crecimiento lento y maduración tardía (BÁEZ *et al.*, 2021), aunque existen excepciones, como por ejemplo el atún rojo *Thunnus thynnus* Linnaeus, 1758, que presenta una elevada tasa de crecimiento (LA MESA *et al.*, 2005), o la tortuga verde *Chelonia mydas* (Linnaeus, 1758) que presenta una dieta mayoritariamente vegetariana (ESTEBAN *et al.*, 2020). Además, la megafauna marina es especialmente vulnerable a la mortalidad no natural debida a la pesca, y las poblaciones mermadas pueden tardar décadas en recuperarse (MUSICK, 1999). Por tanto, no existe una definición unificadora que permita delimitar unívocamente las especies bajo el termino megafauna marina (MOLEÓN *et al.*, 2020). No obstante, tradicionalmente de forma arbitraria en biología marina se usa el umbral heredado de la paleontología de 45 kilos (equivalente a 100 libras de peso), para delimitar la megafauna marina (ESTES *et al.*, 2016; MOLEÓN *et al.*, 2020). La megafauna marina suele incluir mamíferos marinos, tortugas marinas, tiburones pelágicos y algunas especies de peces óseos, pero en ocasiones también aves marinas, ya que comparten algunas características biológicas de las expuestas anteriormente (LEWISON *et al.*, 2007; ZYDELIS *et al.*, 2009; BÁEZ *et al.*, 2021). Otra característica en común de las especies de megafauna marina es que se consideran especies emblemáticas (carismáticas) (ZACHARIES & ROFF, 2001; ALBERT *et al.*, 2018). Así, la megafauna marina capta la atención del público y suele ser el foco mediático de las campañas conservacionistas. Sin embargo, a pesar de su interés e importancia, y debido a su alta movilidad se desconoce mucho sobre su estado de conservación, y la conectividad entre poblaciones.

El estrecho de Gibraltar, conecta el océano Atlántico y el mar Mediterráneo, por lo que es un hito geográfico relevante para la megafauna marina. En esta zona, el solapamiento de diversas actividades humanas (como por ejemplo, el tráfico marítimo o la pesca y la contaminación) tienen un fuerte impacto negativo sobre sus poblaciones (por ejemplo PONS *et al.*, 2022).

El objetivo principal del presente trabajo es revisar el estado actual sobre los movimientos y migración de la megafauna marina a través del estrecho de Gibraltar, con una especial atención a las amenazas e interacción con las actividades humanas. Finalmente se discute los principales retos para la conservación de este carismático componente de la biodiversidad marina.

## 2. MIGRACIÓN VERSUS DESPLAZAMIENTO ERRANTE A TRAVÉS DEL ESTRECHO DE GIBRALTAR

Normalmente, la migración es el desplazamiento de los individuos entre las áreas de reproducción a las áreas de no reproducción, a las que los individuos se desplazan cuando la disponibilidad de recursos en el área de reproducción disminuye. Además, la migración debe implicar el retorno predecible de los individuos, a las áreas de reproducción (ROBINSON *et al.*, 2009). Esta definición diferencia claramente los patrones de migración, con los movimientos errantes de algunas especies a través del Estrecho. Como por ejemplo, la presencia inusual de un ejemplar de foca de Groelandia *Pagophilus groenlandicus* (ERXLEBEN, 1777), varada en la costa de Motril (BELLIDO *et al.*, 2009), la presencia de ejemplares de ballena gris *Eschrichtius robustus* (Lilljeborg, 1861) en el Mediterráneo (SCHEININ *et al.*, 2011), o la de un ejemplar de tiburón tigre *Galeocerdo cuvier* Péron & Lesueur, 1822, capturado frente a las costas de Málaga (BÁEZ *et al.*, 2020). Sin duda, todos estos individuos tuvieron que atravesar el Estrecho, para adentrarse en el Mediterráneo.

En general desde un punto de vista histórico la migración de la megafauna marina a través del estrecho de Gibraltar ha pasado bastante desapercibida (por ejemplo PÉREZ-RUBÍN, 2021). Una excepción es el atún rojo del Atlántico, cuyos movimientos estacionales a través del Estrecho son bien conocidos y están documentados desde la antigüedad (por ejemplo ADOLF, 2019). Este hecho puede ser debido a que nuestras principales fuentes de información para su estudio son los varamientos en la costa, y la captura accidental o dirigida (BAEZ *et al.*, 2021). En las últimas décadas debido al incremento de los programas científicos de observación a bordo, el número de usuarios de embarcaciones deportivas, y las empresas de *whale-watching*, se ha incrementado significativamente el número avistamientos que pueden ayudar a comprender mejor los patrones de migración de estos animales (PÉREZ-JORGE *et al.*, 2007; DE STEPHANIS *et al.*, 2008; ANDRÉU *et al.*, 2009; TORREBLANCA *et al.*, 2022).

## 3. MAMÍFEROS MARINOS

Según la lista patrón de especies marinas (MINISTERIO PARA LA TRANSICIÓN ECOLÓGICA Y RETO DEMOGRÁFICO, 2023) hasta 45 especies de mamíferos marinos han sido localizados dentro de las cinco demarcaciones marinas españolas. De estas especies,

22 especies de cetáceos han sido avistados a ambos lados del estrecho de Gibraltar, a las que habría que añadir la ballena gris, y tres especies de focas (Tabla I). Por tanto, hasta 22 especies de cetáceos potencialmente pueden atravesar el Estrecho. No obstante, la lista de especies residentes, o con una presencia regular es mucho más baja. Las especies residentes de mamíferos marinos en el estrecho de Gibraltar incluyen: delfín común *Delphinus delphis* Linnaeus, 1758, delfín listado *Stenella coeruleoalba* (MEYEN, 1833), delfín mular *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821) y calderón común *Globicephala melas* (TRAIL, 1809). De estas especies el delfín común y el calderón común son avistadas frecuentemente (PÉREZ-JORGE *et al.*, 2007; ANDRÉU *et al.*, 2009). VERBORGH *et al.* (2007) estiman entre 209-407 la población de calderón común en el estrecho de Gibraltar, durante el periodo estival, y DE STEPHANIS *et al.*, (2008) lo

Tabla I. Mamíferos marinos registrados a ambos lados del estrecho de Gibraltar. Datos revisados desde la lista patrón de especies marinas del Ministerio de Transición Ecológica y Reto Demográfico.

Especie	Nombre común
<i>Balaenoptera acutorostrata</i> Lacépède, 1804	rorcual aliblanco
<i>Balaenoptera borealis</i> Lesson, 1828	rorcual norteño
<i>Balaenoptera musculus</i> (Linnaeus, 1758)	ballena azul
<i>Balaenoptera physalus</i> (Linnaeus, 1758)	rorcual común
<i>Delphinus delphis</i> Linnaeus, 1758	delfín común
<i>Eschrichtius robustus</i> (Lilljeborg, 1861)	ballena gris
<i>Eubalaena glacialis</i> (P.L.S. Müller, 1776)	ballena franca del norte
<i>Globicephala melas</i> (Trail, 1809)	calderón común
<i>Grampus griseus</i> (G. Cuvier, 1812)	calderón Gris
<i>Hyperoodon ampullatus</i> (Forster, 1770)	zifio calderón boreal
<i>Kogia sima</i> (Owen, 1866)	cachalote enano
<i>Megaptera novaeangliae</i> (Borowski, 1781)	yubarta
<i>Mesoplodon densirostris</i> (Blainville, 1817)	zifio de Blainville
<i>Mesoplodon europaeus</i> (Gervais, 1855)	zifio de Gervais
<i>Orcinus orca</i> (Linnaeus, 1758)	orca
<i>Phocoena phocoena</i> (Linnaeus, 1758)	marsopa común
<i>Physeter macrocephalus</i> Linnaeus, 1758	cachalote
<i>Pseudorca crassidens</i> (Owen, 1846)	falsa orca
<i>Stenella coeruleoalba</i> (Meyen, 1833)	delfín listado

estima en 216 individuos. Por otra parte, en el mismo estudio anteriormente mencionado, VERBORGH *et al.* (2007) estiman entre 222-234 la población de delfín mular.

Diferentes estudios genéticos señalan que existe un flujo genético limitado entre las poblaciones mediterráneas y atlánticas de las tres especies delfines (revisado en PAPALE *et al.*, 2021). Además, las especies de delfín común y delfín listado dentro del Mediterráneo presentan una marcada diferenciación poblacional entre cuencas, lo que soporta estas conclusiones (PAPALE *et al.*, 2021). Por otra parte, ANDRÉU *et al.* (2009), concluyen que la población residente de calderón común del estrecho de Gibraltar, podría desplazarse hacia aguas menos transitadas del mar de Alborán durante los meses de verano probablemente para reproducirse, aunque tampoco descartan que se deba a la interacción negativa con las orcas *Orcinus orca* (Linnaeus, 1758), o una combinación de ambas (ANDRÉU *et al.*, 2009).

Según PÉREZ-JORGE *et al.* (2007) tanto los cachalotes *Physeter macrocephalus* Linnaeus, 1758, como las orcas, podrían considerarse estacionalmente residentes en el estrecho de Gibraltar, atraídas a la zona por la alta disponibilidad de presas (es decir, calamares en el caso de los cachalotes, y atún rojo en el de las orcas). VERBORGH *et al.* (2007) estiman en 21 y 16 individuos la población estival de cachalotes y orcas, respectivamente.

El rorcual común *Balaenoptera physalus* (Linnaeus, 1758) a traviesa el estrecho de Gibraltar desde las áreas atlánticas cercanas hacia el Mediterráneo principalmente entre noviembre y abril, y en sentido contrario hacia el océano Atlántico entre mayo y octubre, junto a ballenas jóvenes (entre mayo y julio), lo que sugiere que el Mediterráneo es un área de parto, para una porción de la población (GAUFFIER *et al.*, 2018). Según TORREBLANCA *et al.* (2019) el golfo de León durante el verano, podría ser una importante zona de alimentación para esta población.

Más información sobre los cetáceos del área se aporta en el capítulo de SAAVEDRA & ESTEBAN (en este volumen).

#### 4. TORTUGAS MARINAS

Las especies de tortugas marinas frecuentes a ambos lados del estrecho de Gibraltar en orden de abundancia son: tortuga boba *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758), tortuga laúd *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761), tortuga verde *Chelonia mydas*, y tortuga lora *Lepidochelys kempii* (Garman, 1880). De estas la tortuga boba y verde presentan playas de puesta tanto en el Mediterráneo, como en el Atlántico oriental (CAMIÑAS *et al.*, 2021). En el caso de la tortuga boba BÁEZ *et al.* (2017) sugieren que los adultos se mueven desde el golfo de Cádiz a través del mar de Alborán desde mayo a junio, y entre junio a julio al mar Balear para alimentarse. Entre finales del verano y principios del otoño, los ejemplares de tortuga boba que salen del Mediterráneo podrían concentrarse en el golfo de Cádiz, esperando las mejores condiciones para cruzar el Atlántico (BÁEZ *et al.*, 2011; BELLIDO LÓPEZ *et al.*, 2018).

La tortuga verde no es frecuente en el estrecho de Gibraltar, sin embargo, en los últimos años se han incrementado los registros sobretodo en Ceuta. En 2018 dos ejemplares, un macho y una hembra, capturados accidentalmente juntos en la almadraba de Ceuta, y liberados posteriormente con marcas registradores satelitales, un ejemplar se desplazó al interior del Mediterráneo, y el otro cruzó el estrecho de Gibraltar y se encamino hacia las islas Canarias (CAMIÑAS *et al.*, 2021).

Según CAMIÑAS *et al.*, (2021), la tortuga laúd es frecuente en el Estrecho mientras que la tortuga lora tiene una presencia anecdótica en la zona.

## 5. TÚNIDOS, PECES ESPADA Y MARLINES

El caso del atún rojo ejemplifica una migración reproductiva regular. Así, los ejemplares reproductores desde sus áreas de alimentación en el océano Atlántico entre abril-mayo atraviesan el estrecho de Gibraltar, para reproducirse en el Mediterráneo, y comenzar su viaje de regreso a las áreas de alimentación del océano Atlántico inmediatamente después de la reproducción entre junio-agosto (CORT & ABAUNZA, 2019). Esta regularidad se ha aprovechado históricamente para su pesca, cuando los atunes se concentraban en el área del estrecho de Gibraltar (ADOLF, 2019). En este sentido, es destacable el desarrollo de las ciudades romanas de Baes-sipo (Barbate), Baelo Claudia (Bolonía) y Carteia (Algeciras), alrededor de la pesca del atún (SARRIA MUÑOZ, 1990). Las máximas capturas según los datos existentes se dieron entre los siglos XVI-XVIII con una fuerte reducción en el siglo XXI, debido a la introducción de nuevos métodos de capturas en el Mediterráneo, y las capturas de juveniles en el Atlántico (LÓPEZ GONZÁLEZ & RUIZ ACEVEDO, 2012; CORT & ABAUNZA, 2019). Actualmente, el atún rojo está sometido a un plan de recuperación, y su pesca está regulada y sometida a cupos.

Según ABID & IDRISI (2006), en el caso del pez espada *Xiphias gladius* Linnaeus, 1758 los programas de marcado no han revelado la existencia de una migración transatlántica, sin embargo el marcado convencional se encuentra limitado por la alta mortalidad post-liberación de esta especie. Por otra parte, en virtud del análisis de los índices gonadosomáticos de hembras de pez espada capturadas en la zona atlántica adyacente al estrecho de Gibraltar, se especula sobre una posible migración desde el Atlántico hacia el Mediterráneo, así como una segunda migración trófica en sentido inverso (revisado en ABID & IDRISI, 2006).

Con respecto a los marlines y peces pico se tiene poca información, ya que existen pocos estudios de marcado, pero se sabe que el marlín peto *Tetrapturus georgii* Lowe, 1841 realiza amplios movimientos en el océano Atlántico, por lo que podría penetrar en el Mediterráneo (HOOLIHAN, 2013).

## 6. CASOS DE LA TINTORERA, TIBURÓN PEREGRINO Y BLANCO

La tintorera *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) es un tiburón pelágico con una amplia distribución mundial en regiones templadas y boreales. Basándose en extensos datos de marcado de tintorera, FITZMAURICE *et al.* (2005) encontraron que sólo un pequeño número de ejemplares marcados en el océano Atlántico, han sido recuperados en el mar Mediterráneo. De hecho, ninguno de los ejemplares juveniles marcados en el mar de Alborán ha cruzado el Estrecho (BÁEZ *et al.*, 2020). Sin embargo, MEGALOFONOU *et al.* (2005) observaron una disminución significativa en el número de capturas de tintorera desde el estrecho de Gibraltar hacia el Este del mar Mediterráneo, por lo que concluyeron que debía de existir un importante refuerzo en el Mediterráneo de ejemplares procedentes del océano Atlántico, y que por tanto cruzan el Estrecho.

El tiburón peregrino *Cetorhinus maximus* Gunnerus, 1765, es una especie pelágica costera que se alimenta por filtración y se distribuye por todo el mundo en aguas boreales y templadas. En sus migraciones tróficas estacionales entre febrero y abril es abundante a lo largo de las costas de Galicia y Portugal (VALEIRAS *et al.*, 2019), durante estos desplazamientos y bajo determinadas condiciones oceanográficas se pueden observar en el estrecho de Gibraltar numerosos ejemplares de tiburón peregrino (por ejemplo, OLIVARES, 2020; CEUTALDIA, 2021).

En el mar Mediterráneo se han detectado la presencia regular del tiburón blanco *Carcharodon carcharias* Linnaeus 1758. Varios autores (GUBILI *et al.*, 2011) plantearon la hipótesis de la existencia de una población mediterránea distinta a la del Atlántico, y los análisis filogeográficos mostraron una gran distancia genética, y un escaso flujo genético entre los tiburones blancos del Mediterráneo y del Atlántico noroccidental (GUBILI *et al.*, 2011; 2015). Sin embargo, recurrentemente y siguiendo la dinámica de los atunes en su migración se han reportado avistamientos, capturas accidentales e incluso un ataque fortuito en 1986, de tiburones blancos en el Estrecho (por ejemplo, IGLESIAS TRIAY, 2009; ALGECIRAS ALMINUTO, 2015; SÁEZ, 2022).

## 7. DISCUSIÓN

La presencia de megafauna marina altamente móvil en el estrecho de Gibraltar es recurrente a lo largo de todo el año, aunque existen máximos estacionales coincidiendo con la migración reproductiva del atún rojo, la cual atrae a grandes depredadores como la orca y el tiburón blanco. Existe también una entrada recurrente al mar Mediterráneo, atravesando el Estrecho desde el océano Atlántico, de megafauna errante (como por ejemplo la anteriormente mencionadas ballena gris, tiburón tigre o foca groenlandesa). Este fenómeno podría deberse a dos factores. Por una parte, la configuración en forma de reloj de arena de la costas del sur de



la península ibérica y la del norte de África, que actúa como un vórtice canalizador, y por otra la dinámica de la corriente de agua superficial del agua entrante al Mediterráneo desde el Atlántico. No obstante, esta peculiaridad del estrecho de Gibraltar junto con el calentamiento global de las aguas oceánicas debido al cambio climático podrían conducir a una trampa ecológica a muchas especies de megafauna marina. Así, el pasado 11 de diciembre de 2022 se capturaba accidentalmente en la almadraba de pequeños túnidos de Ceuta un tiburón ballena *Rhincodon typus* Smith, 1829 (CAMPO DE GIBRALTAR SIGLO XXI, 2022). Esta especie tiene una distribución típicamente tropical, restringida a elevadas temperaturas, pero de hecho debido a la estabilidad climática se produjo un incremento de las temperaturas que favoreció la entrada desde el Atlántico de este ejemplar. El tiburón ballena, y la ballena gris son filtradores y necesitan de aguas muy productivas para su correcta alimentación, sin embargo, el mar Mediterráneo es un mar oligotrófico, por lo que la entrada de estos animales filtradores, podría ser perjudicial para ellos. Por ejemplo, el citado ejemplar de ballena gris terminó muriendo de inanición, mientras que el tiburón ballena fue atrapado accidentalmente en la almadraba de Ceuta y liberado, volviendo posteriormente al océano Atlántico.

En el caso del tiburón ballena, modelos predictivos de distribución asociados a diferentes escenarios de cambio climático sugieren que las condiciones ambientales del mar Mediterráneo en el futuro, podrían volverse favorables para esta especie, por lo que en sus migraciones tróficas podría verse atraído a entrar en el Mediterráneo, lo que supondría una trampa ecológica (BÁEZ *et al.*, 2020).

Otra megafauna tropical recientemente observada en aguas mediterráneas próximas al estrecho de Gibraltar es el atún patudo *Thunnus obesus* (LOWE, 1839) (PÉREZ BIELSA *et al.*, 2021).

Entre las amenazas regionales para las especies de megafauna marina en el Estrecho, se encuentran el tráfico marítimo y la contaminación (PONS *et al.*, 2022). El tráfico marítimo en el estrecho de Gibraltar es uno de los mayores del mundo, lo que puede producir colisiones con la megafauna marina presente en la zona, además de concentrar en un pequeño espacio, una elevada contaminación acústica. Estudios de marcado-recaptura mediante la foto-identificación entre 2002-2009 del delfín mular en la zona, han concluido que la probabilidad de supervivencia anual aparente se correlacionó negativamente con el tráfico de transbordadores, lo que explica >70% de la variación temporal de la supervivencia (TENAN *et al.*, 2020).

Teniendo en cuenta los grandes núcleos poblacionales en ambas orillas del estrecho de Gibraltar (es decir, La Línea de la Concepción, Gibraltar, Algeciras, Tarifa, Barbate, Ceuta, Alcazarseguir y Tanger), y mediante datos extraídos de Wikipedia, se puede estimar una población de más de 1,3 millones de habitantes, en tan solo 58 kilómetros longitudinales en ambas orillas del Estrecho. En comparación, es la misma población que la Comunidad Autónoma de Aragón, y 300 mil habitantes menos que la ciudad de Barcelona. Por tanto, estamos en una zona densamente poblada, con un incremento significativo en los meses de verano, coincidiendo con el turismo.

Además la zona del estrecho de Gibraltar está altamente industrializada, y junto a una de las principales rutas marítimas del mundo, con una intensa actividad portuaria a ambos lados del Estrecho (puertos de Algeciras y Tánger). La intensa actividad urbana, industrial y marítima puede ser una importante fuente de contaminantes al medio marino. Muchos de estos contaminantes, y en particular los orgánicos persistentes, se acumulan en organismos de niveles tróficos superiores, como es el caso de mamíferos marinos. De hecho existen estudios que revelan que los cetáceos del Estrecho tienen una de las mayores concentraciones de bifenilos policlorados del mundo (JEPSON *et al.*, 2016). Además estas sustancias son disruptores endocrinos, causando daños al sistema reproductivo y autoinmune de los mamíferos marinos (TROISI *et al.*, 2020), y se ha apuntado que la contaminación podría estar detrás de la alta frecuencia de enfermedades epizooticas observadas en mamíferos marinos de la zona (PONS *et al.*, 2022).

## AGRADECIMIENTOS

El presente estudio ha sido financiado por el proyecto de I+D+i del Ministerio de Ciencia e Innovación DINAMO (código PID2020-118150RB-I00).

## BIBLIOGRAFÍA

- ABID, N. & IDRISI, M. 2006. *Pez espada*. Manual de ICCAT. <[https://www.iccat.int/Documents/SCRS/Manual/CH2/2\\_I\\_9\\_SWO\\_SPA.pdf](https://www.iccat.int/Documents/SCRS/Manual/CH2/2_I_9_SWO_SPA.pdf)> [Consulta: 15-02-2023]
- ADOLF, S. 2019. *Tuna wars, powers around the fish we love to conserve*. Springer, Cham.
- ALBERT, C., LUQUE, G.M. & COURCHAMP, F. 2018. The twenty most charismatic species. *PLoS ONE*, 13 (7): e0199149. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0199149>
- ALGECIRAS ALMINUTO. 2015. *Un tiburón blanco es atrapado en Tarifa*. <<https://algecirasalminuto.com/articulo/actualidad-politica/un-tiburon-blanco-es-atrapado-en-tarifa/>> [Consulta: 15-02-2023]
- ANDRÉU, E., MEDINA, B., GARCÍA, A., MARTÍNEZ, M., GALLEGO, P. & CERVERA, J.L. 2009. Breves periodos de ausencia del calderón común *Globicephala melas* (Traill, 1809) en el estrecho de Gibraltar. *Galemys*, 21: 181-194.
- BÁEZ, J.C., BARBOSA, A.M., PASCUAL, P., RAMOS, M.L. & ABASCAL, F. 2020. Ensemble modeling of the potential distribution of the whale shark in the Atlantic Ocean. *Ecology and Evolution*, 10 (1): 175-184, <https://doi.org/10.1002/ece3.5884>
- BÁEZ, J.C., BELLIDO, J.J., FERRI-YÁÑEZ, F., CASTILLO, J.J., MARTÍN, J.J., MONS, J.L., ROMERO, D. & REAL, R. 2011. The North Atlantic Oscillation and Sea Surface Temperature affect loggerhead abundance around the Strait of Gibraltar. *Scientia Marina*, 75 (3): 571-575. <https://doi.org/10.3989/scimar.2011.75n3571>
- BÁEZ, J.C., MACÍAS, D., BELLIDO, J.J. & CAMIÑAS, J.A. 2017. Differential temporal and spatial distribution of adult loggerhead sea turtles from Gulf of Cádiz to western Mediterranean Sea. *Vie et milieu - Life and environment*, 67 (1): 1-5.

- BÁEZ, J.C., MACÍAS, D., GARCÍA-BARCELONA, S., POISSON, F., TORREBLANCA, E., BELLIDO, J.J., SERNA-QUINTERO, J.M., PINTO, F.J., MELÉNDEZ-VALLEJO, M.J. & CAMIÑAS, J.A. 2021. Marine Megafauna and Charismatic Vertebrate Species. En: BÁEZ J.C., VÁZQUEZ J.T., CAMIÑAS, J.A. & IDRISI M.M., Eds. *Alboran Sea, Ecosystems and Marine Resources*. Springer, Cham: 712-753.
- BELLIDO, J.J., CABOT, J., CASTILLO, J.J., BÁEZ, J.C., MARTÍN, J.J., MONS, J.L., LARIOS, J., RUBIA, J. & REAL, R. 2009. First record of harp seal (*Pagophilus groenlandicus*) extralimital presence in the Mediterranean Sea. *Marine Biodiversity Records*, <https://doi.org/10.1017/S1755267209990959>.
- BELLIDO LÓPEZ, J.J., TORREBLANCA, E., BÁEZ, J.C. & CAMIÑAS, J.A. 2018. Sea turtles in the eastern margin of the North Atlantic: the northern Ibero-Moroccan Gulf as an important neritic area for sea turtles. *Mediterranean Marine Science*, 19 (3): 662-672. <http://dx.doi.org/10.12681/mms.15835>
- CAMIÑAS, J.A., BÁEZ, J.C., AYLLÓN, E., MARCO, A., HERNÁNDEZ-SASTRE, L., LÓPEZ-PÉREZ, M.I., MORENO-COLERA, H., MACÍAS, D., CARDONA, L., BELDA, E.J., BELLIDO, J.J., TOMÁS, J., GARCÍA-DE-LOS-RÍOS-Y-DE-LOS-HUERTOS, Á., LÓPEZ-FERNÁNDEZ, A., ZALDUA-MENDIZÁBAL, N., LIRIA, A., VARO-CRUZ, N., GONZÁLEZ-CARBALLO, M., CARRILLO, M. & GARCÍA-BARCELONA, S. 2021. Estado de conservación de las tortugas marinas en España (revisión del periodo 2013-2018). *Anales de Biología*, 43: 175-198.
- CAMPO DE GIBRALTAR SIGLO XXI. 2022. *Ceuta: el misterio del tiburón ballena*. <<https://www.cam-podegibraltarsigloxxi.com/ceuta-el-misterio-del-tiburon-ballena/>> [Consulta: 15-02-2023]
- CARLUCCI, R., BATTISTA, D., CAPEZZUTO, F., SERENA, F. & SION, L. 2014. Occurrence of the basking shark *Cetorhinus maximus* (Gunnerus, 1765) (Lamniformes: Cetorhinidae) in the central-eastern Mediterranean Sea. *Italian Journal of Zoology*, 81 (2): 280-286.
- CEUTALDIA. 2021. *Avistan en la Punta del Morro un tiburón peregrino, descomunal pero inofensivo*. <<https://www.ceutaldia.com/articulo/medio-ambiente/avistan-punta-morro-tiburon-peregrino-descomunal-inofensivo/20210224191803229056.html>> [Consulta: 15-02-2023]
- CORT, J. & ABAUNZA, P. 2019. *The Bluefin Tuna Fishery in the Bay of Biscay*. Springer Briefs in Biology. Springer, Cham.
- DE STEPHANIS, R., CORNULIER, T., VERBORGH, P., SALAZAR-SIERRA, J., PÉREZ-GIMENO, N. & GUINET, C. 2008. Summer spatial distribution of cetaceans in the Strait of Gibraltar in relation to the oceanographic context. *Marine Ecology Progress Series*, 353: 272-288.
- ESTEBAN, N., MORTIMER, J.A., STOKES, H.J., LALOË, J.O., UNSWORTH, R.K.F. & HAYS, G.C. 2020. A global review of green turtle diet: sea surface temperature as a potential driver of omnivory levels. *Marine Biology*, 167, 183. <https://doi.org/10.1007/s00227-020-03786-8>.
- ESTES, J.A., HEITHAUS, M., MCCAULEY, D.J., RASHER, D.B. & WORM, B. 2016. Megafaunal impacts on structure and function of ocean ecosystems. *Annual Review of Environment and Resources*, 41: 83-116.
- FITZMAURICE, P., GREEN, P., KEIRSE, G., KENNY, M. & CLARKE, M. 2005. Stock discrimination of the blue shark, based on Irish tagging data. *Collective Volume of Scientific Papers - ICCAT*, 58 (3): 1171-1178.
- GAUFFIER, P., VERBORGH, P., GIMÉNEZ, J., ESTEBAN, R., SALAZAR-SIERRA, J.M. & DE STEPHANIS, R. 2018. Contemporary migration of fin whales through the Strait of Gibraltar. *Marine Ecology Progress Series*, 588: 215-228.

- GUBILI, C., KALKAN, E., ÜNSAL, K.S., JONES, C.S., SIMS, D.W., HAKAN, K., MARTIN, A.P. & NOBLE, L.R. 2011. Antipodean white sharks on a Mediterranean walkabout? Historical dispersal leads to genetic discontinuity and an endangered anomalous population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278 (1712): 1679–1686. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1856>
- GUBILI, C., CLIFF, G., WINTNER, S. P., DE SABATA, E., DE INNOCENTIIS, S., CANESE S., SIMS, D.W., MARTIN, A.P., NOBLE, L.R. & JONES, C.S. 2015. DNA from historical and trophy samples provides insights into white shark population origins and genetic diversity. *Endangered Species Research*, 27 (3): 233–241.
- HOOLIHAN, J. 2013. *Marlin peto*. Manual de ICCAT. <[https://www.iccat.int/Documents/SCRS/Manual/CH2/2\\_1\\_8\\_4\\_RSP\\_SPA.pdf](https://www.iccat.int/Documents/SCRS/Manual/CH2/2_1_8_4_RSP_SPA.pdf)> [Consulta: 15-02-2023]
- IGLESIAS TRIAY, I. 2009. Gibraltar prohíbe el baño tras ser avistado un tiburón blanco. *Euro-paSur*. <[https://www.europasur.es/gibraltar/Gibraltar-prohibe-avistado-tiburon-blanco\\_0\\_282272349.html](https://www.europasur.es/gibraltar/Gibraltar-prohibe-avistado-tiburon-blanco_0_282272349.html)> [Consulta: 15-02-2023]
- JEPSON, P., DEAVILLE, R., BARBER, J., AGUILAR, A., BORRELL, A., MURPHY, S., BARRY, J., BROWNLOW, A., BARNETT, J., BERROW, S., CUNNINGHAM, A.A., DAVISON, N.J., DOESCHATE, M., ESTEBAN, R., FERREIRA, M., FOOTE, A.D., GENOV, T., GIMÉNEZ, J., LOVERIDGE, J., LLAVONA, Á., MARTIN, V., MAXWELL, D.L., PAPACHLIMITZOU, A., PENROSE, R., PERKINS, M.W., SMITH, B., DE STEPHANIS, R., TREGENZA, N., VERBORGH, P., FERNANDEZ, A. & LAW, R.J. 2016. PCB pollution continues to impact populations of orcas and other dolphins in European waters. *Scientific Report*, 6, 18573. <https://doi.org/10.1038/srep18573>
- LA MESA, M., SINOPOLI, M. & ANDALORO, F. 2005. Age and Growth Rate of Juvenile Bluefin Tuna *Thunnus Thynnus* from the Mediterranean Sea (Sicily, Italy). *Scientia Marina*, 69 (2): 241–49. <https://doi.org/10.3989/scimar.2005.69n2241>.
- LEWISON, R.L., CROWDER, L.B., FREEMAN, S.A. & READ, A.J. 2007. Understanding impacts of fisheries bycatch on marine megafauna. *Trends in ecology and evolution*, 19 (11): 598–604.
- LÓPEZ GONZÁLEZ, J.A. & RUIZ ACEVEDO, J.M. 2012. Series Históricas de capturas del atún rojo en las almadrabas del Golfo De Cádiz (Siglos XVI–XXI). *Collective Volume of Scientific Papers - ICCAT*, 67 (1): 139–174
- MCCAULEY, D.J., PINSKY, M.L., PALUMBI, S.R., ESTES, J.A., JOYCE, F.H. & WARNER, R.R. 2015. Marine defaunation: animal loss in the global ocean. *Science* 347 (6219): 1255641.
- MCCAULEY, D.J., YOUNG, H.S., DUNBAR, R.B., ESTES, J.A., SEMMENS, B.X. & MICHELI, F. 2012. Assessing the effects of large mobile predators on ecosystem connectivity. *Ecological Applications*, 22: 1711–17.
- MEGALOFONOU, P., YANNOPOULOS, C., DAMALAS, D., METRIO, G., DEFLORIO, M., SERNA, J. & MACÍAS, D. 2005. Incidental catch and estimated discards of pelagic sharks from the swordfish and tuna fisheries in the Mediterranean Sea. *Fisheries Bulletin*, 103: 620–634.
- MINISTERIO PARA LA TRANSICIÓN ECOLÓGICA Y RETO DEMOGRÁFICO, 2023. *Lista patrón de las especies silvestres presentes en España*. <[https://www.miteco.gob.es/es/biodiversidad/servicios/banco-datos-naturaleza/informacion-disponible/BDN\\_listas\\_patron.aspx](https://www.miteco.gob.es/es/biodiversidad/servicios/banco-datos-naturaleza/informacion-disponible/BDN_listas_patron.aspx)> [Consulta: 15-02-2023]
- MOLEÓN, M., SÁNCHEZ-ZAPATA, J.A., DONÁZAR, J.A., REVILLA, E., MARTÍN-LÓPEZ, B., GUTIÉRREZ-CÁNOVAS, C., GETZ, W.M., MORALES-REYES, Z., CAMPOS-ARCEIZ, A., CROWDER, L.B., GALETTI, M., GONZÁLEZ-SUÁREZ, M., HE, F., JORDANO, P., LEWISON, R., NAIDOO, R., OWEN-SMITH, N., SELVA, N., SVENNING, J.C., TELLA, J.L., ZARFL, C., JÄHNIG, S.C., HAYWARD, M.W., FAURBY, S., GARCÍA, N., BARNOSKY, A.D. & TOCKNER, K. 2020. Rethinking megafauna. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287 (1922): 20192643.

- Musick, J.A. 1999. Ecology and conservation of long-lived marine animals. *American Fisheries Society Symposium*, 23: 1-10.
- OLIVARES, Y. 2020. *Estamos viendo tiburones peregrinos en el Estrecho, pero son inofensivos*. 8Directo <[https://www.8directo.com/destacadas/estamos-viendo-tiburones-peregrinos-en-el-estredo-pero-son-inofensivos\\_123790\\_102.html](https://www.8directo.com/destacadas/estamos-viendo-tiburones-peregrinos-en-el-estredo-pero-son-inofensivos_123790_102.html)> [Consulta: 15-02-2023].
- PAPALE, E.B., AZZOLIN, M.A., CASCÃO I., GANNIER A., LAMMERS M.O., MARTIN V.M., OSWALD J.N., PEREZ-GIL M., PRIETO R., SILVA M.A., TORRI M. & GIACOMA C. 2021. Dolphin whistles can be useful tools in identifying units of conservation. *BMC Zoology*, 6: 22. <https://doi.org/10.1186/s40850-021-00085-7>.
- PÉREZ BIELSA, N., OLLÉ, J., MACÍAS, D., SABER, S. & VIÑAS, J. 2021. Genetic validation of the unexpected presence of a tropical tuna, bigeye tuna (*Thunnus obesus*), in the Mediterranean. *Journal of Fish Biology*, 99 (5): 1761-1764.
- PÉREZ-RUBÍN, J. 2021. A historical approach to living resources on the Spanish coasts from Alboran Sea between the 16th and 20th centuries. En: BÁEZ J.C., VÁZQUEZ J.T., CAMIÑAS, J.A. & IDRISI M.M., Eds. *Alboran Sea, Ecosystems and Marine Resources*. Springer, Cham: 775-795.
- PÉREZ-JORGE, S., STEPHANIS, R. DE, VERBORGH, P., SANCHEZ-CABANES, A. & GUINET, C. 2007. Distribución espacial de cetáceos en el estrecho de Gibraltar durante la época estival. *Almoraima: Revista de Estudios Campogibraltares*, 35: 147-158.
- PONS, M., STEPHANIS, R. DE, VERBORGH, P. & GENOVART, M. 2022. Sharp decreases in survival probabilities in the long-finned pilot whales in Strait of Gibraltar. *Marine Biology*, 169 (44): <https://doi.org/10.1007/s00227-022-04030-1>
- ROBINSON, R., CRICK, H., LEARMONTH, J., MACLEAN, I., THOMAS, C., BAIRLEIN, F., FORCHHAMMER, M., FRANCIS, C., GILL, J., GODLEY, B., HARWOOD, J., HAYS, G., HUNTLEY, B., HUTSON, A., PIERCE, G., REHFISCH, M., SIMS, D., SANTOS, B., SPARKS, T. & VISSER, M. 2009. Travelling through a warming world: Climate change and migratory species. *Endangered Species Research*, 7: 87-99.
- SÁEZ, L. 2022. En España hay más tiburones de los que te piensas: estas son las playas españolas donde es más fácil que te los encuentres. *La Razón*. <<https://www.larazon.es/sociedad/20220801/2dnbcssysrcrrfqato3nxfefq.html>> [Consulta: 15-02-2023]
- SARRIA MUÑOZ, A. 1990. Las almadrabas en el área del estrecho de Gibraltar. *Almoraima: Revista de Estudios Campogibraltares*, 18: 37-47.
- SCHEININ, A., KEREM, D., MACLEOD, C., GAZO, M., CHICOTE, C. & CASTELLOTE, M. 2011. Gray whale (*Eschrichtius robustus*) in the Mediterranean Sea: Anomalous event or early sign of climate-driven distribution change?. *Marine Biodiversity Records*, 4: doi.10.1017/S1755267211000042.
- TENAN, S., HERNÁNDEZ, N., FEARNBACH, H., STEPHANIS, R. DE, VERBORGH, P. & ORO, D. 2020. Impact of maritime traffic and whale-watching on apparent survival of bottlenose dolphins in the Strait of Gibraltar. *Aquatic Conservation, Marine and Freshwater Ecosystems*, 30 (5): 949-958. <https://doi.org/10.1002/aqc.3292>
- TORREBLANCA, E., BÁEZ, J.C., REAL, R., MACÍAS, D., GARCÍA-BARCELONA, S., FERRI-YAÑEZ, F. & CAMIÑAS, J.A. 2022. Factors Associated with the Differential Distribution of Cetaceans Linked with Deep Habitats in the Western Mediterranean Sea. *Scientific Report*, 12:12918. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-14369-6>
- TORREBLANCA, E., CAMIÑAS, J.A., MACÍAS LÓPEZ, D., GARCÍA-BARCELONA, S., REAL GIMÉNEZ, R. & BÁEZ, J.C. 2019. Using opportunistic sightings to infer differential spatio-temporal use of western Mediterranean waters by the fin whale. *PeerJ*, 7: e6673. <https://doi.org/10.7717/peerj.6673>

- TROISI, G.M., BARTON, S.J., LIORI, O. & NYMAN, M. 2020. Polychlorinated Biphenyls (PCBs) and Sex Hormone Concentrations in Ringed and Grey Seals: A Possible Link to Endocrine Disruption?. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 78: 513–524. <https://doi.org/10.1007/s00244-020-00716-z>
- VALEIRAS, J., COVELO, P., FERREIRA, M., RUIZ, L., CERMEÑO, P., LARIA, L., EIRA, C. & LÓPEZ, A. 2019. Basking shark *Cetorhinus maximus*, (Lamniformes: Cetorhinidae), at northern and western Iberian Peninsula waters (NE Atlantic). *Frontiers in Marine Science Conference Abstract: XX Iberian Symposium on Marine Biology Studies (SIEBM XX)*. doi: 10.3389/conf.fmars.2019.08.00144
- VERBORGH, P., STEPHANIS, R. DE, PÉREZ-JORGE, S., SANCHEZ-CABANES, A. & GUINET, C. 2007. Estimación de la abundancia absoluta de las poblaciones residentes y semiresidentes de cetáceos en el Estrecho de Gibraltar. *Almoraima: Revista de Estudios Campogibraltares*, 35: 159-165.
- ZACHARIAS, M.A. & ROFF, J.C. 2001. Use of focal species in marine conservation and management: a review and critique. *Aquatic Conservation, Marine and Freshwater Ecosystems*, 11: 59–76. doi: 10.1002/aqc.429.
- ZYDELIS, R., WALLACE, B., GILMAN, E. & WERNER, T.B. 2009. Conservation of marine megafauna through fisheries bycatch. *Conservation Biology*, 23: 608–616.





# Monstruos marinos del fin del mundo. Pasado y presente de los cetáceos del Estrecho

## *Sea monsters of the end of the world. Past and present of cetaceans of the Strait of Gibraltar*

**Camilo Saavedra Penas<sup>1\*</sup> & Ruth Esteban Pavo<sup>2</sup>**

1. Centro Oceanográfico de Vigo (COV-IEO), CSIC, Vigo, España

2. Museu da Baleia de Madeira, Caniçal, Madeira, Portugal

\*camilo.saavedra@ieo.csic.es

**PALABRAS CLAVE:** Mamíferos marinos, Cetáceos, Historia, Estrecho de Gibraltar

**KEYWORDS:** Marine Mammals, Cetaceans, History, Strait of Gibraltar

### RESUMEN

Nuestra relación con los cetáceos del estrecho de Gibraltar se remonta a miles de años atrás. Esta región presenta unas características oceanográficas y orográficas únicas por ser la puerta de entrada al mar Mediterráneo. Por ese motivo siempre ha albergado una rica biodiversidad marina, y en ella han habitado diferentes especies de cetáceos, tanto de forma permanente como durante su paso desde o hacia el Mediterráneo. Los primeros registros históricos de interacción entre los humanos que habitaron el entorno del estrecho de Gibraltar y los cetáceos se remonta a la época paleolítica. Durante la edad antigua, las civilizaciones clásicas tenían una estrecha relación con los cetáceos, los cuales estaban muy presentes en sus relatos mitológicos, siendo además cazados activamente en todo el Mediterráneo. Los cetáceos del estrecho de Gibraltar continuaron siendo cazados durante los siglos posteriores a un ritmo pausado. Pero fue a principios del siglo XX cuando una importante industria ballenera se estableció en el entorno del estrecho de Gibraltar, esquilmando las poblaciones de rorcuales y cachalotes en apenas tres décadas. La época de la caza dio paso a la de la investigación, y ésta se intensificó durante las tres últimas décadas, en las que aumentó exponencialmente el conocimiento de las poblaciones de cetáceos de la zona. Actualmente las figuras de protección y los programas de estudio y conservación buscan alcanzar un buen estado ambiental y preservar la biodiversidad de la zona, una de las más importantes del planeta para la vida y conservación de los cetáceos.

### ABSTRACT

Our relationship with the cetaceans of the Strait of Gibraltar dates back thousands of years. This region presents unique oceanographic and orographic characteristics as it is the gateway to the Mediterranean Sea. For this reason, it has always housed a rich marine biodiversity, and different species of cetaceans have inhabited it, both permanently and during their way from or to the Mediterranean. The first historical records of interaction between humans who inhabited the area around the Strait of Gibraltar and cetaceans date back to

the Palaeolithic era. During ancient times, classical civilizations had a close relationship with cetaceans, which were very present in their mythological stories, and were also actively hunted throughout the Mediterranean. Cetaceans in the Strait of Gibraltar continued to be hunted over the following centuries at a slow rate. But it was at the beginning of the 20th century when an important whaling industry was established around the Strait of Gibraltar, depleting the baleen and sperm whale populations in just three decades. The era of hunting gave way to that of research, and this has intensified during the last three decades, when knowledge of cetacean populations in the area has increased exponentially. Currently, protection figures and study and conservation programs seek to achieve good environmental status and preserve the biodiversity of the area, one of the most important on the planet for the life and conservation of cetaceans.

## I. INTRODUCCIÓN

### 1.1. Los cetáceos

El término “cetáceo”, que en la nomenclatura científica hace referencia a todas las especies del infraorden Cetacea, al que pertenecen ballenas, delfines y marsopas, proviene del término griego *Kētō* o *Ceto*, que significaba monstruo marino. En la mitología griega, Ceto era una diosa marina primordial, la diosa de los monstruos marinos que Poseidón enviaba cuando quería vengar su ira. Su aspecto era monstruoso, a medio camino entre un dragón y un pez gigantesco.

Los cetáceos son los mamíferos marinos más vinculados al mar, ya que realizan todo su ciclo de vida en el agua y nunca salen fuera de ella. Como todos los mamíferos, están dotados de respiración pulmonar, por lo que tienen que ascender a la superficie para respirar. Presentan diferentes adaptaciones al medio acuático, como un cuerpo fusiforme carente de pelo (excepto algunos vellos vestigiales) que los hace hidrodinámicos. Las patas anteriores se han transformado en aletas, mientras que las posteriores han desaparecido y tan solo conservan unos vestigios óseos sin funcionalidad. La aleta caudal es horizontal (al contrario que en los peces) y se divide en dos lóbulos. También presentan una espesa capa de grasa que los aísla térmicamente, diversas adaptaciones para la vida acuática y el buceo prolongado.

El infraorden de los cetáceos contiene más de ochenta especies (todas marinas, excepto 5 delfines de agua dulce). Los cetáceos contemporáneos se dividen en dos parvódenes, los odontocetos (Odontoceti) o cetáceos dentados, y los mysticetos (Mysticeti) o ballenas barbadas. En la actualidad, las especies de cetáceos más frecuentes en el estrecho de Gibraltar son el delfín listado (*Stenella coeruleoalba* Meyen 1833), el delfín común (*Delphinus delphis* Linnaeus 1758), el delfín mular (*Tursiops truncatus* Montagu 1821), el calderón común (*Globicephala melas* Traill 1809), la orca (*Orcinus orca* Linnaeus 1758), el cachalote (*Physeter macrocephalus* Linnaeus 1758), y el rorcual común (*Balaenoptera physalus* Linnaeus 1758), pero no siempre ha sido así (RODRIGUES et al., 2018).

Se incluye más información sobre los cetáceos en el capítulo de BAEZ (en este volumen) sobre la megafauna marina.

## 1.2. El estrecho de Gibraltar

El estrecho de Gibraltar es el punto más meridional de Europa occidental, separa dos continentes y a la vez une dos regiones marinas. Aquí se produce el intercambio de las aguas atlánticas superficiales y las aguas mediterráneas ricas en nutrientes (SOTO-NAVARRO *et al.*, 2010). Los procesos físicos en el Estrecho y su entorno, particularmente en sector noroccidental del mar de Alborán, provocan afloramientos de nutrientes, confiriéndole a la zona una rica biodiversidad.

En su punto más estrecho, los continentes europeo y africano distan unos 13 kilómetros, y se alcanzan profundidades de hasta 900 metros. Hace cinco millones de años quedó geológicamente cerrado, pero en la actualidad es un lugar de paso importante para la fauna, tanto de aves migratorias como de peces y cetáceos, y más recientemente, también se ha convertido en una de las vías de navegación más importantes y concurridas del mundo (TENAN *et al.*, 2020).

## 2. LA PREHISTORIA (HASTA 3500 A.C. APROX.)

A través de yacimientos prehistóricos en el entorno del estrecho de Gibraltar, se ha podido describir la presencia de distintas especies de mamíferos marinos en la región, algunas de las cuales están ausentes hoy en día (RODRIGUES *et al.*, 2018). La explicación más plausible de la presencia de cetáceos en los yacimientos prehistóricos es su aprovechamiento para el consumo humano, principalmente proveniente de animales varados en las playas (STRINGER *et al.*, 2008; ÁLVAREZ-FERNÁNDEZ *et al.*, 2014; AURA TORTOSA *et al.*, 2016).

En las cuevas de Gorham y de Vanguard, ubicadas en Gibraltar, fueron identificados diversos restos de mamíferos marinos con marcas de carnicería, entre los que se identificaron delfines comunes y mulares, así como foca monje (*Monachus monachus* Hermann 1779) y gris (*Halichoerus grypus* Fabricius 1791), ambas desaparecidas a día de hoy en la región. Los restos datan de la época paleolítica, y se encontraron asociados a restos neandertales de hace más de 115.000 años (STRINGER *et al.*, 2008, AURA TORTOSA *et al.*, 2016).

Próximos al estrecho de Gibraltar, en su litoral este en la cueva de Nerja (Málaga), también fueron identificados restos de delfín común, delfín mular y de calderón gris (*Grampus griseus* Cuvier 1812), así como de foca monje y también foca común (*Phoca vitulina* Linnaeus 1758), igualmente desaparecida a día de hoy en la región. Además, también fue encontrada una costilla de un gran cetáceo indeterminado de más de 8 m de longitud (AURA TORTOSA *et al.*, 2016). De capas superiores de esta cueva datadas entre hace 14.500 y 13.500 años, se ha inferido el consumo de individuos

del género *Balaenoptera* en base a la presencia de 167 restos de balanos, muchos de los cuales se encontraron quemados en el interior de un hogar (ÁLVAREZ-FERNÁNDEZ *et al.*, 2014). De esta época data también la cueva de Atlanterra o cueva de las orcas, en Zahara de los Atunes. Esta cueva alberga pinturas rupestres, cuya principal teoría sugiere su uso como calendario solar, que funcionaba a modo de manual de pesca, señalando el día de la llegada de los atunes perseguidos por las orcas mediante la representación del símbolo de Aries u Oryx, nombre con el que se les conoció durante siglos y del cual proviene el nombre de orca (MUÑOZ REY, 2018).

### 3. LA EDAD ANTIGUA (HASTA EL 476 D.C.)

Existen indicios de que los fenicios, pero también los íberos, tartesios, cartagineses y pueblos bereberes que habitaron el entorno del estrecho de Gibraltar, explotaron los cetáceos para su consumo y otras utilidades, pero las referencias más completas se encuentran asociadas a las culturas clásicas griega y romana (BERNAL-CASASOLA & MONCLOVA-BOHÓRQUEZ, 2011; BERNAL-CASASOLA *et al.*, 2016).

#### 3.1. Los griegos

Las columnas de Hércules (Figura 1), fueron el límite del mundo conocido por los griegos hasta que, finalmente, lo atravesaron en torno al siglo VII a.C. tras establecer colonias comerciales en la costa sur de la península ibérica. Las columnas de Hércules fueron un elemento legendario de origen mitológico, referido a los promontorios que flanquean el estrecho de Gibraltar, las célebres Abila y Calpe, actuales ciudades de Ceuta y Gibraltar.

Los griegos adoraban al dios Poseidón, el dios del mar, y los cetáceos eran considerados sus animales sagrados. En ocasiones se realizaban ceremonias en honor a Poseidón en las que se sacrificaban ballenas y delfines, aunque no hay constancia de ello en el estrecho de Gibraltar. Además, en la literatura clásica griega existen numerosos relatos que hacen referencia a su caza.

Por ejemplo, Homero en su obra “La Odisea” describe cómo Odiseo y sus hombres cazan ballenas y delfines (Kelly, 2011). El poeta griego Arquíloco (siglo VII a.C.) también escribió sobre la caza de ballenas en su poema “La Cacería de Ballenas”. Posteriormente, Opiano, en

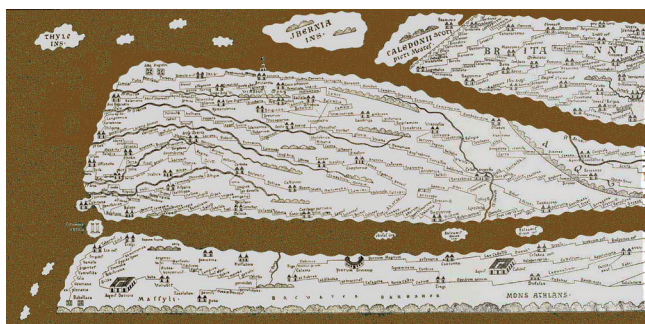


Figura 1. Detalle de “Las columnas de Hércules” representadas en la Tabula Peutingeriana, realizada en torno al siglo IV d.C.

su obra *Haliéutica* o *De la Pesca*, fechada entre el 177 y el 180 d.C. describe los cetáceos que “con frecuencia también se extravían y se aproximan a la playa, en la zona de agua profunda, cerca de la orilla, y allí es donde se les puede atacar”. También describe la pesca activa relatando cómo debían cooperar varios hombres, y lo compara al ataque a una ciudad. Opiano también relata por primera vez cómo los grandes cetáceos del estrecho de Gibraltar hacían incursiones en las aguas más occidentales del Mediterráneo, tras dejar el Atlántico (FAJEN, 1999).

Además de para la alimentación, los griegos utilizaban diferentes partes de los cetáceos para la fabricación de objetos decorativos y utensilios. Por ejemplo, el marfil de ballena se utilizaba para la producción de peines y joyas. El uso como mesas portátiles de trabajo aparece en el registro iconográfico de la cerámica griega. Estos “yunques” de hueso eran más eficientes que otros soportes, como la madera o piedra, ya que no mellaban los cuchillos, se limpiaban con más facilidad y no se deformaban por el uso prolongado (BERNAL-CASASOLA & MONCLOVA-BOHÓRQUEZ, 2011).

### 3.2. Los romanos

Durante el periodo romano, el estrecho de Gibraltar fue una importante ruta comercial y militar. A lo largo de los siglos I y II d.C., establecieron diversas colonias en la costa atlántica de España, especialmente en la zona de Cádiz y Huelva. Durante este período, la caza de cetáceos se convirtió en una actividad económica importante en la región. Además de para la alimentación, de forma fresca o salada, los romanos también utilizaban a los cetáceos con fines medicinales.

A pesar de esta explotación, los romanos también mostraron fascinación e interés por los cetáceos. Plinio el Viejo, en su obra *Historia Natural* (siglo I d.C.), aporta multitud de datos sobre los cetáceos y su presencia en el océano gaditano (DE HUERTA, 1624), y habla de la fascinación de la gente por los cetáceos. Asimismo, menciona varias especies de delfines y ballenas, describiendo sus hábitos y características. Cabe destacar su relato del ataque de unas orcas en la bahía de Cádiz a una ballena y a su cría recién nacida. En la actualidad, estos ataques son muy frecuentes sobre las crías de ballenas grises (*Eschrichtius robustus* Lilljeborg 1861) frente a la costa oeste de Estados Unidos, lo que podría sugerir la presencia de esta especie en aquella época. Algunos textos también sugieren que existía una conciencia en la época romana sobre la necesidad de proteger ciertas especies de animales, incluyendo los cetáceos. Por ejemplo, el filósofo Séneca escribió sobre la necesidad de proteger a los delfines, considerándolos criaturas nobles y amigas del hombre (SÉNECA, 2013).

Aunque no existe registro detallado de las especies que capturaban los romanos, en un estudio reciente de RODRIGUES *et al.*, (2018), a través de análisis genéticos se identificaron huesos de ballena franca o vasca (*Eubalaena glacialis* Müller 1776) y la ballena gris en cuatro factorías romanas a ambos lados del estrecho de Gibraltar. La ballena franca ha sido extinguida casi por completo tras siglos de persecución,



y en la actualidad tan solo queda una población atlántica muy amenazada frente a las costas de Norteamérica. La ballena gris ha desaparecido totalmente del océano Atlántico y actualmente, solo se encuentra en el Pacífico norte. Antes del estudio de RODRIGUES *et al.*, (2018), se desconocía que el mar Mediterráneo formara parte del área de distribución histórica de ambas especies. Sin embargo, aunque también se encontraron huesos de calderones y delfines en estas factorías, es de suponer que las ballenas que capturaban los romanos pertenecían principalmente a estas dos especies, ya que no disponían de la tecnología necesaria para capturar cachalotes y aún menos los rorcuales actualmente presentes en el Mediterráneo. La ballena gris y sus ballenatos pueden acercarse mucho a la costa, hasta ser visibles desde tierra, por otro lado, la ballena franca nada lentamente, y tiene la ventaja de que, una vez muerta se mantiene a flote, lo que facilitaría mucho su remolcado a tierra.

Tanto los relatos de autores clásicos, como los hallazgos científicos más recientes, evidencian la presencia en el pasado de especies de cetáceos que hoy ya no podemos observar en el entorno del Estrecho y del Mediterráneo, debido probablemente a las distintas presiones, directas e indirectas, que las sucesivas civilizaciones humanas infringieron sobre ellas.

#### 4. LA EDAD MEDIA (DEL 476 D.C. AL 1453 D.C.)

Aunque no se disponen de muchos datos detallados sobre la relación entre los pueblos de la época y los cetáceos en el estrecho de Gibraltar, se sabe que estos animales también eran valorados por su carne para la alimentación y por su aceite, que se utilizaba en la elaboración de cosméticos y medicinas. Posiblemente se seguía cazando ballenas francas y grises, y en menor medida calderones y delfines como en épocas anteriores

(RODRIGUES *et al.*, 2018), sin embargo, mientras que en el norte peninsular existen registros de una caza ballenera profesional desde 1190 (GONZÁLEZ ECHEGARAY, 1978), no hay tal constancia en el estrecho de Gibraltar.

En esta época empieza a haber numerosos grabados y mapas con cetáceos representados como grandes criaturas con dientes afilados, y de los que emanan chorros de agua por la cabeza (Fig. 2).



Figura 2. Grabado de la crónica “*Navigatio sancti Brandani*” en que relata la travesía del monje irlandés San Brandán en su viaje en busca de la “Tierra Prometida de los Santos”.

Algunos escritos de la época, como la enciclopedia “Liber de Natura Rerum” escrita alrededor de los años 1230-1245 por el monje español Tomás de Cantimpré, incluyen descripciones detalladas de la anatomía y también del comportamiento de los cetáceos. En esta obra Cantimpré describe a las orcas del estrecho de Gibraltar como grandes ballenas que depredan sobre otras ballenas, pero también relata sucesos del imaginario de la época, como grupos de delfines reunidos para bailar al son de la música o marineros que confunden grandes ballenas con islas.

## 5. LA EDAD MODERNA (DEL 1453 D.C. AL 1789 D.C.)

La principal referencia que encontramos en esta época sobre los cetáceos del Estrecho está en antiguos documentos sobre la almadraba de Zahara de los Atunes, donde se menciona cómo las orcas, o “espartes” como se les conoce en la zona, perseguían a los atunes que se introducían en estos laberintos de redes hasta acorralarlos en el fondo, asustándolos de tal manera que en ocasiones saltaban fuera del agua acabando tendidos en la costa para el disfrute de los lugareños. Esta cooperación entre orcas y humanos era vista con buenos ojos y la visita anual de las orcas era celebrada, pues marcaba el inicio de la temporada del atún.

En las costas norte peninsulares y regiones de ultramar del imperio español la situación era muy distinta, y mientras en estas regiones se capturaban ballenas, alimentando un ferviente mercado bien regulado y con tributos a la corona (DECRETO LVI 1811), las ballenas del sur de la península no parecían estar sometidas a esta presión y gozaban de un período de relativa tranquilidad, pero que no duraría por mucho tiempo.

## 6. LA EDAD CONTEMPORÁNEA (DEL 1789 D.C. HASTA LA ACTUALIDAD)

### 6.1. La caza ballenera

En la segunda mitad del siglo XIX la caza ballenera era una industria floreciente en muchos mares del mundo. Entre 1862 y 1889, barcos europeos y americanos capturaron al menos 237 cachalotes en la parte atlántica del estrecho, así como calderones, delfines e incluso una ballena azul (AGUILAR & BORRELL, 2007). Aunque no era muy común, los balleneros americanos a veces bajaban sus pequeños barcos para intentar capturar orcas (REEVES & MITCHELL, 1988). Una expedición noruega entre 1910-1911 informó de una gran presencia de ballenas en el Estrecho (TØNNESSEN & JOHNSEN, 1981). La Compañía Ballenera Española, con capital noruego, se estableció en 1914 en Getares, pero no comenzó su actividad hasta abril de 1921, debido a la primera guerra mundial (CABRERA, 1925, TØNNESSEN & JOHNSEN, 1981). En 1922 el secretario de la asociación noruega de balleneros, dijo que el “estrecho de Gibraltar estaba entre las mayores regiones balleneras nunca descubiertas”, y en

1923 se alcanzaron los mayores rendimientos conocidos hasta la época, solo superados posteriormente durante la temporada 1931-32 en la Antártida (TØNNESSEN & JOHNSEN, 1981). En 1924 estuvo operando una factoría flotante (*Bas II*) en el entorno de Huelva y en 1925 se estableció otra factoría flotante (*Rey Alfonso*), de la Sociedad Hispano-Africana de Crédito y Fomento, en la entrada del Estrecho. Los barcos balleneros a vapor capturaban ballenas en el propio Estrecho, más a la salida que a su entrada en el Mediterráneo, pero posteriormente tuvieron que adentrarse más en el Atlántico para capturarlas (SANPERA & AGUILAR, 1992). Entre 1921 y 1927 se capturaron al menos 6258 rorcuales (incluyendo varias especies), 528 cachalotes, y 27 individuos de otras especies (AGUILAR, 2013). Sin embargo, ya en 1930 todas las compañías dejaron de operar debido a la escasez de capturas (SANPERA & AGUILAR, 1992; CLAPHAM *et al.*, 2008).

En 1947 una nueva factoría se estableció en Benzú, Marruecos, y la antigua actividad se retomó. Los balleneros volvieron a capturar con la esperanza de que las poblaciones se hubieran recuperado, pero solo capturaron 448 rorcuales, 701 cachalotes y 194 cetáceos de otras especies entre 1947 y 1958, por lo que la actividad fue definitivamente abandonada en 1960 (SANPERA & AGUILAR, 1992). Más tarde, en el año 1986, entró en vigor una moratoria mundial (con escasas excepciones) acordada en la Comisión Ballenera Internacional, y desde entonces no está permitida su caza en la región.

## 6.2. Investigación

A principios de esta época se publicaron varias obras de naturalistas que visitaban la región y/o escribían sobre ella (BORY DE SAINT-VINCENT, 1804, GRAELLS 1897; 1889), describiendo a los cetáceos presentes así como la importancia de esta zona como lugar de paso para su migración desde y hacia el Mediterráneo. La captura de cetáceos para su investigación también fue una práctica muy extendida. A mediados del siglo XX se capturaron diversos individuos para estudiar su morfología, sobre todo pequeños definidos, calderones y orcas (ALONCLE, 1964; 1967).

Más recientemente, los estudios de investigación desarrollados en los últimos 30 años han puesto de manifiesto la importancia del estrecho de Gibraltar como hábitat preferente para varias especies de cetáceos, como pequeños delfines, calderones comunes, y orcas (CAÑADAS *et al.*, 2005; DE STEPHANIS *et al.*, 2008a; ESTEBAN *et al.*, 2014). Se ha podido demostrar que el Estrecho representa la principal ruta de movimientos (y flujo genético) entre el Mediterráneo y el Atlántico para las poblaciones de algunas especies como el delfín común (NATOLI *et al.*, 2008) o el rorcual común (GAUFFIER *et al.*, 2018; 2020). En el caso del cachalote, el Estrecho parece representar el límite de distribución de la población del Mediterráneo (CARPINELLI *et al.*, 2014), siendo el caso contrario para las orcas que raramente se adentran en él (ESTEBAN *et al.*, 2016a). Mediante la técnica de la foto-identificación, se han podido obtener

estimas de abundancia de diferentes especies (VERBORGH *et al.*, 2009; ESTEBAN *et al.*, 2016b). Incluso estas fotografías se han utilizado para describir su estructura social (DE STEPHANIS *et al.*, 2008b; ESTEBAN *et al.*, 2016c).

Por medio de biopsias se han conseguido determinar niveles hormonales (PÉREZ *et al.*, 2011), y estructuras poblaciones de varias especies (FOOTE *et al.*, 2011; NYKÄNEN *et al.*, 2019). Otros marcadores ecológicos han llevado a definir distintas unidades de gestión dentro de una misma población (ESTEBAN *et al.*, 2016d; GIMÉNEZ *et al.*, 2018a). Estas biopsias también han ayudado a la determinación de sus niveles tróficos y dieta, junto al análisis de contenidos estomacales, y aun siendo algunas especies bastante generalistas, como los pequeños delfínidos (GIMÉNEZ *et al.*, 2018b, SAAVEDRA *et al.*, 2022), se han encontrado diferencias de selección de presas entre diferentes grupos sociales de calderones (DE STEPHANIS *et al.*, 2008b) y de orcas (GARCÍA-TÍSCAR, 2010). El estudio de los animales varados en sus costas también han proporcionado información acerca de sus patologías (FERNÁNDEZ *et al.*, 2008; CÁMARA *et al.*, 2019), así como de su anatomía (GARCÍA DE LOS RÍOS *et al.*, 2019; 2021a,b).

### 6.3. Turismo

Los cetáceos, que en un momento fueron temidos y considerados “monstruos marinos”, a día de hoy son una de las principales atracciones turísticas del Estrecho. El turismo de avistamiento de cetáceos empezó en 1982, cuando las primeras operadoras salían a ver delfines comunes en la bahía de Algeciras. A partir de 1998 se extendió hasta Tarifa, donde se empezaron a hacer salidas de mayor duración, siendo las especies más avistadas los calderones comunes (CARBÓ *et al.*, 2007; DE STEPHANIS *et al.*, 2008b). Actualmente, se realizan salidas específicas para avistar la interacción entre las orcas y la pesquería de atún de palangre en la parte occidental del Estrecho. Esta industria comenzó con pequeños barcos con capacidad de unos 15 pasajeros, a la que se incorporaron barcos más grandes, con mayor capacidad y barcos más rápidos (ELEJABEITIA *et al.*, 2013). Esta industria favorece a la economía local (SCUDERI *et al.*, 2022) y en la actualidad cuenta con 7 embarcaciones autorizadas según la lista publicada por el MITECO en septiembre de 2022. El Real Decreto para la protección de los cetáceos (R. D. 1727 / 2007) regula la aproximación y avistamiento de cetáceos, aunque se ha visto que se incumple en numerosas ocasiones (CARBÓ *et al.*, 2007). Sin embargo, la supervivencia de las poblaciones de cetáceos no parece verse muy afectada por esta actividad (VERBORGH *et al.*, 2009; ESTEBAN *et al.*, 2016b). De hecho, el descenso detectado en la supervivencia de delfines mulares se acusó mayormente al aumento del tráfico marítimo y no al avistamiento de cetáceos (TENAN *et al.*, 2020), aunque se han observado comportamientos evasivos, así como signos de estrés tras la aproximación de estos barcos (ANDREU *et al.*, 2009; SENIGAGLIA *et al.*, 2012).

#### 6.4. Amenazas en la actualidad

A pesar de la prohibición de la caza comercial de cetáceos, éstos siguen enfrentando numerosas amenazas en el estrecho de Gibraltar, como la contaminación acústica, la contaminación química y la colisión con barcos, y en menor medida la presión turística ya descrita. Además, la pesca con redes y la sobrepesca de las especies de las que se alimentan también representan una amenaza importante para la supervivencia de los cetáceos en la zona.



Figura 3. Orca (*Orcinus orca*) en el estrecho de Gibraltar (Foto: Xabier Vázquez Pumariño).

La localización estratégica del estrecho de Gibraltar, como único punto de unión entre el mar Mediterráneo y el océano Atlántico, lo convierte en un lugar con elevadas presiones antropogénicas. En los últimos años se ha encontrado una alta concentración de contaminantes en varias especies de cetáceos de la zona (BARÓN *et al.*, 2015; JEPSON *et al.*, 2016). También se ha confirmado la colisión de barcos con calderones y cachalotes (DE STEPHANIS

& URQUIOLA, 2006), y otras especies de cetáceos (VERBORGH *et al.*, 2016), además de una gran cantidad de heridas y malformaciones, las cuales se cree que son debidas a interacciones con las pesquerías (OLAYA-PONZONE *et al.*, 2020). Una epizootia de morbillivirus azotó la población de calderones comunes entre 2006 y 2007 (FERNÁNDEZ *et al.*, 2008), afectando sobre todo a la supervivencia de los machos (Verborgh *et al.*, 2019), estando esta población ya en un precario estado antes de la epizootia (TENAN *et al.*, 2020), y mostrando un segundo colapso de su supervivencia en 2011 (PONS *et al.*, 2022). Desde el año 2020, uno de los grupos de orcas que visitan el Estrecho (Fig. 3), comenzó a interactuar con barcos veleros, provocando en algunos casos daños en las embarcaciones. Este comportamiento sin precedente es todo un misterio, ya que no se sabe qué podría estar motivando a los animales a comportarse de esta manera (Esteban *et al.*, 2022)

#### 6.5. Protección y conservación.

Se han puesto en marcha diferentes acciones para la protección y conservación de los cetáceos. Muchas de las especies que habitan el Estrecho están catalogadas como vulnerables dentro del Catálogo Español de Especies Amenazadas, y la orca



cuenta actualmente con su propio Plan de Conservación (Orden APM / 427 / 2017), mientras que los de otras especies se encuentra actualmente en elaboración. El Real Decreto para la protección de los cetáceos (R.D. 1727 / 2007) establece, entre otras medidas, las distancias y la manera de la que es permitida la aproximación a los cetáceos, tanto de empresas de observación de cetáceos como para embarcaciones particulares. En las actuales cartas de navegación del Estrecho existe una recomendación para cruzar sus aguas a menos de 13 nudos, limitando el peligro de colisión con los grandes cetáceos. A nivel europeo hay diferentes leyes que los amparan y protegen, como la Directiva Hábitats (COUNCIL DIRECTIVE 92/43/EEC, 1992), que ha ayudado a definir muchas reservas marinas, como el Parque Natural del Estrecho, el LIC del Estrecho Oriental, o el Parque Natural de la Breña y Marismas de Barbate. Más recientemente, y gracias a la Directiva Marco sobre la Estrategia Marina (DIRECTIVE 2008/56/EC, 2008), se han puesto en marcha diferentes acciones dedicadas al seguimiento y conservación de los cetáceos en aguas del Estrecho, identificando varias especies prioritarias como los delfines mulares, comunes, calderones comunes y orcas, así como rorcuales comunes y zifios de Cuvier (*Ziphius cavirostris* Cuvier, 1823) a ambos lados del Estrecho. Esta directiva europea, la primera específicamente dedicada a la conservación del medio marino, persigue alcanzar el buen estado ambiental de los hábitats y especies de todos los mares europeos, recobrando la esperanza de recuperar, al menos, parte de la inmensa biodiversidad que en un momento habitó las aguas del estrecho de Gibraltar.

#### BIBLIOGRAFÍA

- AGUILAR, A. 2013. *Chimán. La pesca ballenera moderna en la península ibérica*. Universitat de Barcelona, Barcelona.
- AGUILAR, A. & BORRELL, A. 2007. Open-boat whaling on the straits of Gibraltar ground and adjacent waters. *Marine Mammal Sciences*, 23 (2):322–342.
- ALONCLE, H. 1964. Premieres observations sur les petis cetaces des cotes marocaines. *Bulletin du l'Institut des Pêches Maritimes du Maroc*, 12:21–42.
- 1967. Deuxieme note sur les petits cétacés de la baie Ibero-Marocine. *Bulletin du l'Institut des Pêches Maritimes du Maroc*, 15:33–44.
- ÁLVAREZ-FERNÁNDEZ, E., CARRIOL, R.P., JORDÁ, J.F., AURA, J.E., AVEZUELA, B., BADAL, E., CARRIÓN, Y., GARCÍA-GUINEA J., MAESTRO, A., MORALES, J V., PEREZ G, PEREZ-RIPOLL, M., RODRIGO, M.J., SCARFF, J.E., VILLALBA, M.P. & WOOD, R. 2014. Occurrence of whale barnacles in Nerja Cave (Málaga, southern Spain): Indirect evidence of whale consumption by humans in the Upper Magdalenian. *Quaternary International*, 337:163–169.
- ANDREU, E., GALLEGU, P. & CERVERA, J. 2009. Long-finned pilot whale (*Globicephala melas*) response to whale-watching vessels in the Strait of Gibraltar. *Technical Report of the International Whaling Commission*.



- AURA TORTOSA, J.E., JORDÁ PARDO, J.F., ÁLVAREZ-FERNÁNDEZ, E., PÉREZ-RIPOLL, M., AVEZUELA, B., MORALES PÉREZ, J.V., RODRIGO GARCÍA, M.J., MARLASCA, R., ALCOVER, J.A., JARDÓN, P., PÉREZ HERRERO, C.I., PARDO-GORDÓ, S., MAESTRO, A., VILLALBA CURRÁS, M.P. & SALAZAR-GARCÍA D.C. 2016. Palaeolithic - Epipalaeolithic Seapeople of the Southern Iberian coast (Spain): an overview. En: DUPONT, C., MARCHAND, G. Eds. *Archéologie des chasseurs-cueilleurs maritimes. De la fonction des habitats à l'organisation de l'espace littoral. Archaeology of maritime hunter-gatherers. From settlement function to the organization of the coastal zone*. Actes de la séance de la Société Préhistorique Française de Rennes, 69-92.
- BARÓN, E., GIMÉNEZ, J., VERBORGH P., GAUFFIER, P., DE STEPHANIS, R., ELJARRAT, E. & BARCELÓ, D. 2015. Bioaccumulation and biomagnification of classical flame retardants, related halogenated natural compounds and alternative flame retardants in three delphinids from Southern European waters. *Environmental Pollution*, 203:107–115.
- BERNAL-CASASOLA, D., GARDEISEN, A., MORGENSEN, P., HORWITZ, L.K., PIQUÉS, G., THEODOROPLOU, T. & WILKENS, B. 2016. Ancient whale exploitation in the Mediterranean: the archaeological record. *Antiquity*, 90:914–927.
- BERNAL-CASASOLA, D. & MONCLOVA-BOHÓRQUEZ, A. 2011. Captura y aprovechamiento haliéutico de cetáceos en la Antigüedad. De Iulia Traducta a Atenas. En: BERNAL, D. Eds. *Pescar con arte. Fenicios y romanos en el origen de los aparejos andaluces*. Universidad de Cádiz, Cádiz, p 95–117.
- BORY DE SAINT-VINCENT J-B. 1804. *Voyage dans les quatre principales îles des mers d'Afrique*. Berger-Levrault, Barcelona.
- CABRERA, A. 1925. Los grandes cetáceos del estrecho de Gibraltar, su pesca y explotación. *Trabajos del Museo Natural de Ciencias Naturales. Serie Zoológica*, 52.
- CÂMARA, N., SIERRA, E., FERNÁNDEZ-MALDONADO, C., ESPINOSA DE LOS MONTEROS, A., ARBELO, M., FERNÁNDEZ, A. & HERRÁEZ, P. 2019. Stress cardiomyopathy in stranded cetaceans: A histological, histochemical and immunohistochemical study. *Veterinary Record*, 185:694.
- CAÑADAS, A., SAGARMINAGA, R., DE STEPHANIS, R., URQUIOLA, E. & HAMMOND, P.S. 2005. Habitat preference modelling as a conservation tool: Proposals for marine protected areas for cetaceans in southern Spanish waters. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 15:495–521.
- CARBÓ, M., SALAZAR, J., DE STEPHANIS, R. & ESTEBAN, R. 2007. Socioeconomic analysis of the whale-watching industry in Andalucía, Spain. En: *European Research on Cetaceans*. Proceedings of the Annual Conference of the European Cetacean Society 21. San Sebastian.
- CARPINELLI, E., GAUFFIER, P., VERBORGH, P., AIROLDI, S., DAVID, L., DI-MÉGLIO, N., CAÑADAS, A., FRANTZIS, A., RENDELL, L., LEWIS, T., MUSSI, B., PACE, D.S. & DE STEPHANIS, R. 2014. Assessing sperm whale (*Physeter macrocephalus*) movements within the western Mediterranean Sea through photo-identification. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 24:23–30.
- CLAPHAM, P.J., AGUILAR, A. & HATCH, L.T. 2008. Determining spatial and temporal scales for management: Lessons from whaling. *Marine Mammal Science*, 24:183–201.
- COUNCIL DIRECTIVE 92/43/EEC. 1992. Of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. OJ L 206/7. *Off J Eur Communities*, L206:7–50.
- DE HUERTA, G. 1624. *Historia natural de Cayo Plinio Segundo*. Traducida por el licenciado Gerónimo de Huerta, Médico y Familiar del Santo Oficio de la Inquisición. Luis Sanchez, Impresor del Rey N.S., Madrid.
- DE STEPHANIS, R. & URQUIOLA, E. 2006. *Collisions between ships and cetaceans in Spain*. International Whaling Commission. Scientific Committee, SC/58/BC5.
- DE STEPHANIS, R., CORNULIER, T., VERBORGH, P., SIERRA, J.S., GIMENO, N.P. & GUINET, C. 2008a. Summer spatial distribution of cetaceans in the Strait of Gibraltar in relation to the oceanographic context. *Marine Ecology Progress Series*, 353:275–288.

- DE STEPHANIS, R., VERBORGH, P., PÉREZ, S., ESTEBAN, R., MINVIELLE-SEBASTIA, L., GUINET, C. 2008b. Long-term social structure of long-finned pilot whales (*Globicephala melas*) in the Strait of Gibraltar. *Acta Ethologica*, 11:81–94.
- DECRETO LVI (1811) De 16 de abril de 1881. *Libertad del buceo de la perla, y de la pesca de la ballena, nutria y lobo marino en todos los dominios de Indias*.
- DIRECTIVE 2008/56/EC (2008) Of the European Parliament and of the Council of 17 June 2008 establishing a framework for community action in the field of marine environmental policy (Marine Strategy Framework Directive). OJ L 164/19. Off J Eur Union L164:19–40.
- ELEJABEITIA, C., URQUIOLA, E., VERBORGH, P. & DE STEPHANIS, R. 2013. Towards a sustainable whale-watching industry in the Mediterranean Sea. En: ROSALINO, L.M., SILVA, A.D. & ABREU, A.D. Eds. *New Trends Towards Mediterranean Tourism Sustainability*. p. 1–32
- ESTEBAN, R., VERBORGH, P., GAUFFIER, P., GIMÉNEZ, J., AFÁN, I., CAÑADAS, A., GARCÍA, P., MURCIA, J.L., MAGALHÃES, S., ANDREU, E. & DE STEPHANIS, R. 2014. Identifying key habitat and seasonal patterns of a critically endangered population of killer whales. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 94:1317–1325.
- ESTEBAN, R., VERBORGH, P., GAUFFIER, P., GIMÉNEZ, J., GUINET, C. DE STEPHANIS, R. 2016a. Dynamics of killer whale, bluefin tuna and human fisheries in the Strait of Gibraltar. *Biological Conservation*, 194:31–38.
- ESTEBAN, R., VERBORGH, P., GAUFFIER, P., ALARCÓN, D., SALAZAR-SIERRA, J.M., GIMÉNEZ, J., FOOTE, A.D.D. & DE STEPHANIS, R. 2016b. Conservation Status of Killer Whales, *Orcinus orca*, in the Strait of Gibraltar. *Advances in Marine Biology*, 141–172.
- ESTEBAN, R., VERBORGH, P., GAUFFIER, P., GIMÉNEZ, J., FOOTE, A.D. & DE STEPHANIS, R. 2016c. Maternal kinship and fisheries interaction influence killer whale social structure. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70:111–122.
- ESTEBAN, R., VERBORGH, P., GAUFFIER, P., GIMÉNEZ, J., MARTÍN, V., PÉREZ-GIL, M., TEJEDOR, M., ALMUNIA, J., JEPSON, P.D., GARCÍA-TÍSCAR, S., BARRETT-LENNARD, L.G., GUINET, C., FOOTE, A.D. & DE STEPHANIS, R. 2016d. Using a multi-disciplinary approach to identify a critically endangered killer whale management unit. *Ecological Indicators*, 66:291–300.
- ESTEBAN, R., LÓPEZ, A., DE LOS RÍOS, Á.G., FERREIRA, M., MARTINHO, F., MÉNDEZ-FERNÁNDEZ, P., ANDREU, E., GARCÍA-GÓMEZ, J.C., OLAYA-PONZONE, L., ESPADA-RUIZ, R., GIL-VERA, F.J., BERNAL, C.M., GARCÍA-BELLIDO, E., SEQUEIRA, M. & MARTÍNEZ-CEDEIRA, J.A. 2022. Killer whales of the Strait of Gibraltar, an endangered subpopulation showing a disruptive behavior. *Marine Mammal Science*, 1–11.
- FAJEN, F. 1999. *Oppianus*. Halieutica, Stuttgart-Leipzig.
- FERNÁNDEZ, A., ESPERO, F., HERRAÉZ, P., DE LOS MONTEROS, A.E., CLAVEL, C., BERNABÉ, A., SÁNCHEZ-VIZCAINO, J.M., VERBORGH, P., DE STEPHANIS, R., TOLEDANO, F. & BAYÓN, A. 2008. Morbillivirus and pilot whale deaths, Mediterranean Sea. *Emerging Infectious Diseases*, 14:792–794.
- FOOTE, A.D., VILSTRUP, J.T., DE STEPHANIS, R., VERBORGH, P., ABEL NIELSEN, S.C., DEAVILLE, R., KLEIVANE, L., MARTÍN, V., MILLER, P.J.O., ØIEN, N., PÉREZ-GIL, M., RASMUSSEN, M., REID, R.J., ROBERTSON, K.M., ROGAN, E., SIMILÄ, T., TEJEDOR, M.L., VESTER, H., VÍKINGSSON, G.A., WILLERSLEV, E., GILBERT, M.T.P. & PIERTNEY, S.B. 2011. Genetic differentiation among North Atlantic killer whale populations. *Molecular Ecology*, 20:629–641.
- GARCÍA-TÍSCAR, S.G. 2010. *Interacciones entre delfines mulares (Tursiops truncatus) orcas (Orcinus orca) y pesquerías en el mar de Alborán y estrecho de Gibraltar*. Tesis doctoral. Departamento de Ecología, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.

- GARCÍA DE LOS RÍOS, Á., ARENCIBIA, A., SOLER, M., GIL, F., MARTÍNEZ, F., LÓPEZ, A. & RAMÍREZ, G. 2019. A Study of the Head during Prenatal and Perinatal Development of Two Fetuses and One Newborn Striped Dolphin (*Stenella coeruleoalba*, Meyen 1833) Using Dissections, Sectional Anatomy, CT, and MRI: Anatomical and Functional Implications in Cetaceans. *Animals*, 9:1139.
- GARCÍA DE LOS RÍOS, Á., SOLER, M., ARENCIBIA, A., MARTÍNEZ, F., SÁNCHEZ, C., LÓPEZ, A., GIL, F., SEVA, J. & RAMÍREZ, G. 2021a. Endoscopic Study of the Oral and Pharyngeal Cavities in the Common Dolphin, Striped Dolphin, Risso's Dolphin, Harbour Porpoise and Pilot Whale: Reinforced with Other Diagnostic and Anatomic Techniques. *Animals*, 11:1507.
- GARCÍA DE LOS RÍOS, Á., SOLER, M., ARENCIBIA, A., LÓPEZ, A., COVELO, P., MARTÍNEZ, F., SÁNCHEZ, C., GARCÍA, N., RAMÍREZ, G. 2021b. Comparative Anatomy of the Nasal Cavity in the Common Dolphin *Delphinus delphis* L., Striped Dolphin *Stenella coeruleoalba* M. and Pilot Whale *Globicephala melas* T.: A Developmental Study. *Animals*, 11:441.
- GAUFFIER, P., BORRELL, A., SILVA, M.A., VIKINGSSON, G., LÓPEZ, A., GIMÉNEZ, J., COLAÇO, A., HALLDÓRSSON, S.D., VIGHI, M., PRIETO, R., DE STEPHANIS, R. & AGUILAR, A. (2020) Wait your turn, North Atlantic fin whales share a common feeding ground sequentially. *Marine Environmental Research*, 155:104884.
- GAUFFIER, P., VERBORGH, P., GIMÉNEZ, J., ESTEBAN, R., SALAZAR, J.M. & DE STEPHANIS, R. 2018. Contemporary migration of fin whales through the Strait of Gibraltar. *Marine Ecology Progress Series*, 588:215–228.
- GIMÉNEZ, J., LOUIS, M., BARÓN, E., RAMÍREZ, F., VERBORGH, P., GAUFFIER, P., ESTEBAN, R., ELJARRAT, E., BARCELÓ, D.G., FORERO, M. & DE STEPHANIS, R. 2018a. Towards the identification of ecological management units: A multidisciplinary approach for the effective management of bottlenose dolphins in the southern Iberian Peninsula. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 28:205–215.
- GIMÉNEZ, J., MARÇALO, A., GARCÍA-POLO, M., GARCÍA-BARÓN, I., CASTILLO, J.J., FERNÁNDEZ-MALDONADO, C., SAAVEDRA, C., SANTOS, M.B. & DE STEPHANIS, R. 2018b. Feeding ecology of Mediterranean common dolphins: The importance of mesopelagic fish in the diet of an endangered subpopulation. *Marine Mammal Science*, 34:136–154.
- GONZÁLEZ ECHEGARAY, R. 1978. *Balleneros cántabros*. Caja de Ahorros de Santander, Santander.
- GRAELLS M. DE LA P. 1897. *Fauna Mastológica Ibérica*. Luis Aguado, Madrid.
- 1889. Las ballenas en las costas oceánicas de España: Noticias recogidas e investigaciones hechas. *Memorias de la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, Volumen 13, Parte 3. Luis Aguado, Madrid.
- JEPSON, P.D., DEAVILLE, R., BARBER, J.L., AGUILAR, Á., BORRELL, A., MURPHY, S., BARRY, J., BROWNLOW, A., BARNETT, J., BERROW, S., CUNNINGHAM, A.A., DAVISON, N.J., TEN DOESCHATE, M., ESTEBAN, R., FERREIRA, M., FOOTE, A.D., GENOV, T., GIMÉNEZ, J., LOVERIDGE, J., LLAVONA, Á., MARTIN, V., MAXWELL, D.L., PAPACHLIMITZOU, A., PENROSE, R., PERKINS, M.W., SMITH, B., DE STEPHANIS, R., TREGENZA, N., VERBORGH, P., FERNANDEZ, A. & LAW, R.J. 2016. PCB pollution continues to impact populations of orcas and other dolphins in European waters. *Scientific Reports*, 6:1–17.
- KELLY, A.D. 2011. *Homerica*. En: FINKELBERG, M. Ed. *The Homer Encyclopedia*. Wiley-Blackwell, Chichester; Malden, MA.
- MUÑOZ REY, Y. 2018 La Cueva de Atlanterra. La iniciativa ciudadana en la protección del Arte Rupestre Sureño. *ArtyHum. Revista Digital de Artes y Humanidades*, 51:128–145.

- NATOLI, A., CAÑADAS, A., VAQUERO, C., POLITI, E., FERNANDEZ-NAVARRO, P. & HOELZEL, A.R. 2008. Conservation genetics of the short-beaked common dolphin (*Delphinus delphis*) in the Mediterranean Sea and in the eastern North Atlantic Ocean. *Conservation Genetics*, 9:1479–1487.
- NYKÄNEN, M., LOUIS, M., DILLANE, E., ALFONSI, E., BERROW, S., O'BRIEN, J., BROWNLOW, A., COVELO, P., DABIN, W., DEAVILLE, R., DE STEPHANIS, R., GALLY, F., GAUFFIER, P., INGRAM, S.N., LUCAS, T., MIRIMIN, L., PENROSE, R., ROGAN, E., SILVA, M.A., SIMON-BOUHET, B. & GAGGIOTTI, O.E. 2019. Fine-scale population structure and connectivity of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in European waters and implications for conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 29:197–211.
- OLAYA-PONZONE, L., ESPADA, R., MARTÍN, E., CÁRDENAS, I. & GARCÍA-GÓMEZ, J.C. 2020. Injuries, healing and management of common dolphins (*Delphinus delphis*) in human-impacted waters in the south Iberian Peninsula. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 100:315–325.
- ORDEN APM / 427 / (2017) , De 4 de mayo, por la que se aprueban las medidas de protección, y el Plan de Conservación de las orcas del Estrecho y Golfo de Cádiz. *Boletín Oficial del Estado*, A-2017-5474.
- PÉREZ, S., GARCÍA-LÓPEZ, Á., DE STEPHANIS, R., GIMÉNEZ, J., GARCÍA-TISCAR, S., VERBORGH, P., MANCERA, J.M. & MARTÍNEZ-RODRIGUEZ, G. 2011. Use of blubber levels of progesterone to determine pregnancy in free-ranging live cetaceans. *Marine Biology*, 158:1677–1680.
- PONS, M., DE STEPHANIS, R., VERBORGH, P. & GENOVART, M. 2022. Sharp decreases in survival probabilities in the long-finned pilot whales in Strait of Gibraltar. *Marine Biology*, 169:1–9.
- REAL DECRETO 1727 / (2007), De 21 de diciembre, por el que se establecen medidas de protección de los cetáceos. *Boletín Oficial del Estado*, 11516:2292.
- REEVES, R.R. & MITCHELL, E. 1988. Killer whale sightings and takes by American pelagic whalers in the North Atlantic. *Rit fiskideildar*, 11:7–23.
- RODRIGUES, A.S.L., CHARPENTIER, A., BERNAL-CASASOLA, D., GARDEISEN, A., NORES, C., MILLÁN, J.A.P., McGRATH, K. & SPELLER, C.F. 2018. Forgotten Mediterranean calving grounds of grey and North Atlantic right whales: evidence from Roman archaeological records. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285.
- SAAVEDRA, C., GIMÉNEZ, J., LUIS, J., JUAN, M., CASTILLO, J., FERNÁNDEZ-MALDONADO, C., DE STEPHANIS, R. & PIERCE, G.J. 2022. Diet of striped dolphins (*Stenella coeruleoalba*) in southern Spanish waters. *Marine Mammal Science*, 1–17.
- SANPERA, C. & AGUILAR, A. 1992. Modern whaling off the Iberian Peninsula during the 20th century. *Report of the International Whaling Commission*, 42:723–730.
- SCUDERI, A., GARCÍA SANABRIA, J., VIGHI, M., MERINO, L. & CARDOSO MARTINS, F. 2022. Insights into sustainable tourism policy: Identikit of the whale watchers and their economic contribution in Tarifa (Strait of Gibraltar). *Ocean & Coastal Management*, 227:106293.
- SÉNECA, L.A. 2013. *Sobre la felicidad*. Alianza editorial, Madrid.
- SENIGAGLIA, V., DE STEPHANIS, R., VERBORGH, P. & LUSSEAU, D. 2012. The role of synchronized swimming as affiliative and anti-predatory behavior in long-finned pilot whales. *Behavioural Processes*, 91:8–14.
- SOTO-NAVARRO, J., CRIADO-ALDEANUEVA, F., GARCÍA-LAFUENTE, J. & SÁNCHEZ-ROMÁN, A. 2010. Estimation of the Atlantic inflow through the Strait of Gibraltar from climatological and in situ data. *Journal of Geophysical Research*, 115:1–8.

- STRINGER, C.B., FINLAYSON, J.C., BARTON, R.N.E., FERNÁNDEZ-JALVO, Y., CÁCERES, I., SABIN, R.C., RHODES, E.J., CURRANT, A.P., RODRÍGUEZ-VIDAL, J., GILES-PACHECO, F. & RIQUELME-CANTAL, J.A. 2008. Neanderthal exploitation of marine mammals in Gibraltar. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105:14319–14324.
- TENAN, S., HERNÁNDEZ, N., FEARNBACH, H., DE STEPHANIS, R., VERBORGH, P. & ORO, D. 2020. Impact of maritime traffic and whale watching on apparent survival of bottlenose dolphins in the Strait of Gibraltar. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 30:949–958.
- TØNNESSEN, J.N. & JOHNSEN, A.O. 1981. *History of Modern Whaling*. University of California Press, Berkley and Los Angeles.
- VERBORGH, P., GAUFFIER, P., BRÉVART, C., GIMÉNEZ, J., ESTEBAN, R., CARBOU, M., DEBONS, E. & STEPHANIS, R. 2019. Epizootic effect and aftermath in a pilot whale population. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 29:820–828.
- VERBORGH, P., GAUFFIER, P., ESTEBAN, R., GIMÉNEZ, J., CAÑADAS, A., SALAZAR-SIERRA, J.M. & DE STEPHANIS, R. 2016. Conservation Status of Long-Finned Pilot Whales, *Globicephala melas*, in the Mediterranean Sea. *Advances in Marine Biology*, 75:173–203.
- VERBORGH, P., DE STEPHANIS, R., PÉREZ, S., JAGET, Y., BARBRAUD, C. & GUINET, C. 2009. Survival rate, abundance, and residency of long-finned pilot whales in the strait of Gibraltar. *Marine Mammal Science*, 25:523–536.

## Bluefin tuna in the Strait of Gibraltar. Reproductive and trophic biology

### *Atunes rojos en el estrecho de Gibraltar. Biología reproductora y trófica*

**José Luis Varela & Antonio Medina\***

*Departamento de Biología. Facultad de Ciencias del Mar y Ambientales. Universidad de Cádiz.  
11510 Puerto Real, Cádiz, Spain*

*\* antonio.medina@uca.es*

**KEYWORDS:** *Thunnus thynnus*, migrants, residents, reproduction, gonad histology, feeding patterns, stable isotope analysis.

**PALABRAS CLAVE:** *Thunnus thynnus*, migrantes, residentes, reproducción, histología, patrones de alimentación, análisis de isótopos estables.

#### ABSTRACT

Two distinct contingents of Atlantic bluefin tuna (ABFT), *Thunnus thynnus* (Linnaeus, 1758), occur in the Strait of Gibraltar (SoG): long-term residents and migrants. Long-term residents are commercially exploited all year round, while migrants are caught by traps on their migratory route towards Mediterranean spawning grounds. Although migrating ABFT sampled in the SoG have been the subject of diverse biological studies, the life history of resident individuals remains poorly investigated, and the relative importance of this subpopulation in relation to the whole ABFT eastern stock productivity is therefore unknown. The SoG has been shown to serve as a suitable foraging habitat for pelagic predators, and is capable to cover the nutritional needs of adult and sub-adult resident ABFT. Reproductive features and maturation schedules of resident ABFT throughout the year have not been addressed in close detail until very recently. This chapter compiles and synthesises existing information on the reproductive features and feeding habits of ABFT in the SoG. A proper understanding of these two key topics is essential to face current management and conservation challenges. It is our hope that the present updated review will encourage further investigations on poorly studied subpopulations of the two ABFT stocks.

#### RESUMEN

En el estrecho de Gibraltar (SoG) concurren dos contingentes distintos de atún rojo (ABFT), *Thunnus thynnus* (Linnaeus, 1758): residentes permanentes y migrantes. Los residentes son explotados comercialmente durante prácticamente todo el año, mientras que los migrantes son capturados por las almadrabas en su ruta migratoria hacia las zonas de desove del Mediterráneo. Aunque atunes muestreados en el SoG durante la migración reproductora han sido objeto de diversos estudios, la biología de los individuos residentes ha sido poco investigada, por lo que se desconoce la importancia relativa de este contingente



en el conjunto de la población oriental de ABFT. Se ha demostrado que el SoG es un hábitat adecuado para la alimentación de grandes depredadores pelágicos, permitiendo el mantenimiento de un contingente de atunes residentes adultos y subadultos. Por otra parte, hasta hace poco no se ha realizado un seguimiento detallado del estado reproductor del atún rojo en el SoG durante el año. Este capítulo recopila y sintetiza la información existente sobre las características reproductoras y los hábitos alimentarios del atún rojo en el SoG. Un profundo conocimiento de estos aspectos biológicos fundamentales es esencial para afrontar los actuales retos de gestión y conservación de la especie. Esperamos que esta revisión actualizada sirva para estimular futuras investigaciones sobre subpoblaciones poco estudiadas de los dos stocks de atún rojo atlántico.

## I. INTRODUCTION

The Strait of Gibraltar (SoG) is a crucial passageway for many migratory species moving between the Atlantic Ocean and the Mediterranean Sea or between Europe and Africa. Great animal migrations have always drawn the admiration and interest of mankind. Typical examples are the migrations of large herbivores through the Serengeti-Maasai Mara savannah or the seasonal migrations of many birds between Europe and Africa. Unlike overland and air migrations, the movements of aquatic organisms are hidden from view, making the migratory nature of many fishes, cetaceans and marine reptiles difficult to perceive. An exception is the Atlantic bluefin tuna (ABFT), *Thunnus thynnus* (Linnaeus, 1758), whose seasonal movements across the Strait of Gibraltar are well known and have been documented since antiquity (see Báez et al. in this volume). The ABFT is a highly migratory teleost that ranges throughout the Atlantic Ocean and Mediterranean Sea (Block et al., 2005; Tensek et al., 2018). ABFT can weigh up to 725 kg (CRANE, 1936; LEBEDEFF, 1936; HELDT, 1938), measure 3.3 m (Cort et al., 2013) and live more than thirty years (NEILSON & CAMPANA, 2008). Every boreal spring, ABFT schools from the eastern stock leave the Atlantic Ocean and cross the Strait of Gibraltar (SoG) towards spawning grounds in the Mediterranean Sea (RODRÍGUEZ-RODA, 1964). Later on, post-spawn fish migrate back to Atlantic feeding grounds passing again the SoG by July (DE LA SERNA et al., 2004; ARANDA et al., 2013; ABASCAL et al., 2016; MEDINA, 2020).

The SoG is often viewed as only a simple passing site for migratory animals moving between continents or oceanic basins. Nevertheless, this region is also a known foraging area for large pelagic fishes, cetaceans and turtles that dwell in its waters for longer periods (OCAÑA et al., 2005; DE STEPHANIS et al., 2008; Abid et al., 2017; SORELL et al., 2017; VARELA et al., 2020). The SoG is indeed characterized by singular oceanographic features that enhance primary production, giving rise to a diverse food web (GÓMEZ et al., 2004; MERCADO et al. in this volume; RAMÍREZ et al. in this volume).

The occurrence of commercial ABFT catches by hook and line gears (bait-boat, green stick, and the deep-water longline locally called “voracera”) in the SoG

throughout most of the year (Figure 1) is clear evidence of permanent residency of ABFT individuals. It is interesting to note that the residents are significantly smaller on average ( $<150$  cm in straight fork length, SFL) than the individuals intercepted on their migratory way by traps (SFL  $\geq 200$  cm) (DE LA SERNA *et al.*, 2004; MEDINA *et al.*, 2022). Long residency of ABFT contingents has also been found in the western, central and eastern Mediterranean Sea (KARAKULAK, 2003; FROMENTIN & LOPUSZANSKI, 2014; CERMEÑO *et al.*, 2015).

Two distinct ABFT stocks (the western stock and the eastern stock, which includes the Mediterranean Sea) are distinguished based on their natal spawning site fidelity. The Gulf of Mexico is the main spawning area for the western stock, while ABFT from the eastern stock spawn in specific grounds spread throughout the Mediterranean Sea, from the Balearic Sea to the Levantine Sea (MATHER *et al.*, 1995; KARAKULAK *et al.*, 2004; HEINISCH *et al.*, 2008; PORCH *et al.*, 2019). In addition to

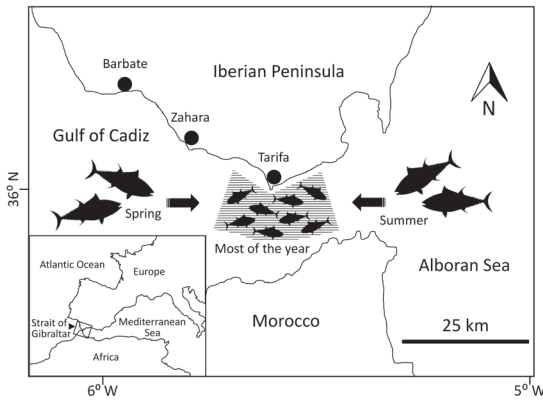


Figure 1. Large Atlantic bluefin tuna (represented by large icons) perform pre-spawn (boreal spring) and post-spawn (boreal summer) migrations between Atlantic and Mediterranean waters. Some of the migrating fish are caught by the commercial trap fishery. Smaller tuna (represented by small icons) stay at the Strait of Gibraltar for most of the year and are caught with hook and line gears (striped area). Atlantic bluefin tuna silhouettes by S. Humphries, obtained under Creative Commons from: <http://phylopic.org/image/16989401-0080-4502-828d-e85a45a262be/>

these two main spawning areas, ABFT larvae have been found in the Slope Sea (RICHARDSON *et al.* (2016) and Bay of Biscay (RODRÍGUEZ *et al.* (2021). The two large populations are managed as independent units by the International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas (ICCAT). Improvement of the management and conservation measures require an in-depth and comprehensive knowledge of their life history and habitat uses throughout their distributional ranges. In this chapter, we compile existing information on the reproductive performance and trophic ecology of eastern ABFT while staying in or travelling through the SoG.

## 2. REPRODUCTIVE BIOLOGY

As pointed out above, when the reproductive season approaches, adult ABFT from the eastern stock leave Atlantic wintering habitats and enter the Mediterranean Sea through the SoG to spawn. Most studies focused on the reproductive features of ABFT in the SoG area have been conducted on spawners caught in traps during their eastward migration. In contrast, reproductive schedules of permanent resident individuals have not been investigated until very recently (Medina et al., 2021, 2022).

Several studies have shown that migrating individuals sampled in the SoG are still at early maturation stages (MEDINA et al., 2002, 2021, 2022; ABASCAL et al., 2004; HEINISCH et al., 2008). In both females and males, the gonadosomatic index (GSI, percentage of the gonadal mass relative to the total body mass), is about four-fold lower than that of the individuals sampled afterwards during the spawning time around the Balearic archipelago (Figure 2). That is, the gonads undergo an increase of several times their weight within only one month, which is the approximate time taken to arrive in the spawning ground from the SoG. Therefore, the gonad maturation process towards reaching the spawning condition is rather fast.

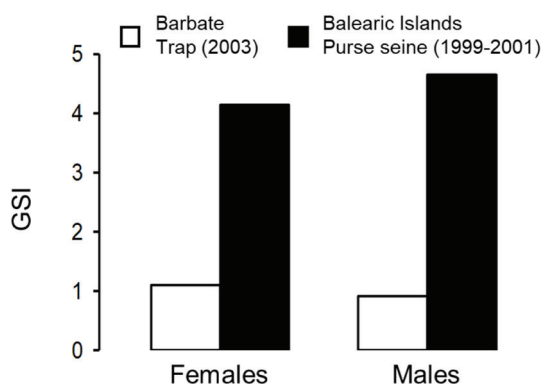


Figure 2. Comparison of gonadosomatic indices between Atlantic bluefin tuna spawners caught by trap in Barbate (SoG) and by purse seine in the Balearic spawning ground.

Microscopic observations carried out on histological sections (Figure 3) are consistent with the GSI values of migrant ABFT in the SoG (MEDINA et al., 2002; ABASCAL et al., 2004; HEINISCH et al., 2008). According to the standardised histological classification of BROWN-PETERSON et al. (2011) as modified for bluefin tuna by Medina et al. (2022), about 90% of the females intercepted at this point of their migratory route are spawning-capable (advanced yolked oocytes are the most advanced group of oocytes found in the

ovaries). A small proportion of the ovaries are, however, still at developing stage (the most advanced gametes are early yolked oocytes) or at an even earlier phase of the reproductive cycle (only previtellogenic oocytes are present). The absence in all cases of whether migratory-nucleus/hydrated oocytes or postovulatory follicles indicates that these migrating fish have not yet achieved the spawning functionality

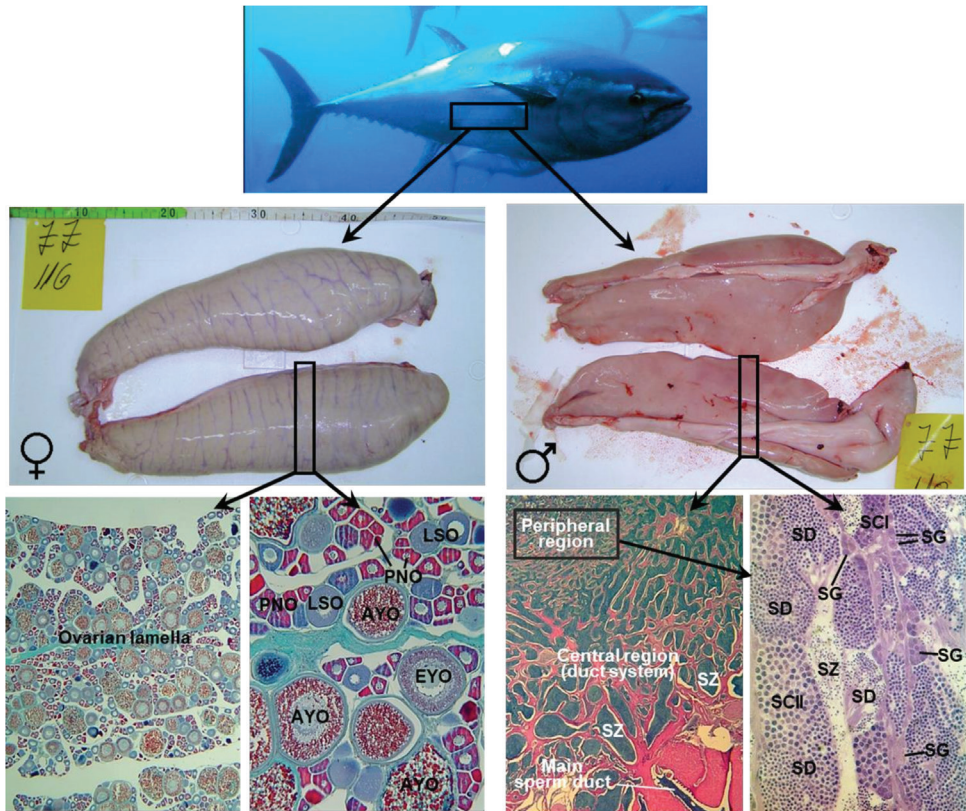


Figure 3. Major histological features of migrant Atlantic Bluefin tuna ovaries (♀) and testes (♂) sampled in the Strait of Gibraltar. Ovaries: AYO, advanced yolked oocytes; EYO, early yolked oocytes; LSO, lipid-stage (cortical alveoli) oocytes; PNO, perinucleolar oocytes. Testes: SCI, primary spermatocytes; SCII, secondary spermatocytes; SD, Spermatids (flagellate and aflagellate); SG, spermatogonia; SZ, spermatozoa.

that corresponds to the substage 'actively spawning' of the spawning-capable class (MEDINA *et al.*, 2002; HEINISCH *et al.*, 2008).

With regards to males, active spermatogenesis has been observed to occur in all ABFT as they pass through the SoG (ABASCAL *et al.*, 2004). Histological samples show all stages of germ cell differentiation, with high abundance of spermatocytes and spermatids as well as spermatozoa accumulating in the lumina of seminiferous lobules and sperm ducts (Figure 3). These features are typical of spawning-capable ABFT males (MEDINA *et al.*, 2022).

Reproductive traits of ABFT have been monitored throughout the year in the SoG in order to trace maturation patterns preceding spawning and compare the reproductive status of long-term residents with that of migrants arrived in April-June (MEDINA *et al.*, 2022). Overall, between August and April, the mean GSI values in females and males are very low (<0.8% and <0.5, respectively). Then, the GSI peaks to mean values over 1% in May, and slightly decreases in June. Comparing values of

the fish caught in May, the migrating females captured in traps showed significantly higher GSI values than residents caught by hook and line. However, in males the mean GSI values recorded in May were not significantly different.

Following the long resting period spanning September through April in the SoG, the ovaries start to ripen in May, where many females show histological features of developing or spawning-capable stages. Histological data are not available for most of the month of June due to lack of catches because by that time the fish have probably migrated. Over 95% of females caught by trap during May are spawning-capable. From the end of June, the ovaries of fish caught by hook and line shift into the regression stage.

During September-February the male gonads are at a resting state. Testes at developing stage appear already in April, and in May all the males captured by hook and line (as well as migrants captured by trap) are spawning capable. As in females, the regressing stage become apparent from the end of June. From the combination of morphometric and histological data, it may be concluded that the gonad maturation process starts earlier in males than in females (March vs May), and also that the spawning-capable stage is more long-lasting in males (April-July). Furthermore, the overall reproductive condition of the migrating females at the SoG is somewhat more advanced than that of the females caught by hook and line on the same dates. The difference in maturation schedules between the two ABFT contingents could thus result in lesser egg production and/or delayed spawning in SoG residents compared to the larger migrants (MEDINA *et al.*, 2022). Further research is needed to evaluate the contribution of small and mid-sized ABFT staying in the SoG to the productivity and recruitment of the whole eastern stock.

The histological survey reveals that long-term residents develop the gonads up to the spawning-capable stage preceding the actively spawning condition, which never occurs in the SoG. Furthermore, the catches of the local fishery dramatically drop during June, when ABFT spawning is known to take place in the western Mediterranean spawning ground. Such observations suggest that this contingent moves to neighbouring Mediterranean waters to spawn. In such a case, reproductive migrations of these fish would be shorter (therefore, more energy-saving) than the long-distance migrations described for older fish (e.g., BLOCK *et al.*, 2005; Aranda *et al.*, 2013). This is consistent with results of electronic tagging surveys suggesting size-dependent differences in ABFT migratory patterns (LUTCAVAGE *et al.*, 2013; ROUYER *et al.*, 2022), which also confirm the theory that ABFT migratory behaviour changes with age (HAMRE, 1961; cited by TIEWS, 1963).

### 3. TROPHIC BIOLOGY

Thus far, feeding patterns of ABFT in the SoG have been investigated from individuals captured by commercial fisheries (VARELA *et al.*, 2013, 2018, 2020; SORELL



*et al.*, 2017). Consequently, the existing information on ABFT trophic biology in the area refers only to the adult class, as sampling of juveniles is not currently possible due to fishing restrictions. However, targeted surveys conducted in nearby waters of Alboran (VARELA *et al.*, 2019) and Gulf of Cadiz (VARELA *et al.*, 2023) (Figure 1) have revealed trophic features of young-of-the-year ABFT.

Foraging habits of adult ABFT in the eastern Atlantic and Mediterranean have been explored in previous studies by means of direct identification and quantification of prey in stomach contents (KARAKULAK *et al.*, 2009; BATTAGLIA *et al.*, 2013; OLAFSDOTTIR *et al.*, 2016) or the use of this traditional technique in conjunction with analysis of carbon and nitrogen stable isotopes in tissues (VARELA *et al.*, 2022). Stable isotope ratios are useful trophic markers that are expressed in  $\delta\text{‰}$  (e.g.,  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ ) according to the equation of PETERSON & FRY (1987).

Stomach content analyses (SCA) enable high taxonomic resolution (to the species level) and quantitative assessment of food that has been ingested recently (< 24h) (Figure 4), thereby providing fine, though limited, spatial and temporal information on foraging patterns. Stable isotope analysis (SIA) is an increasingly used

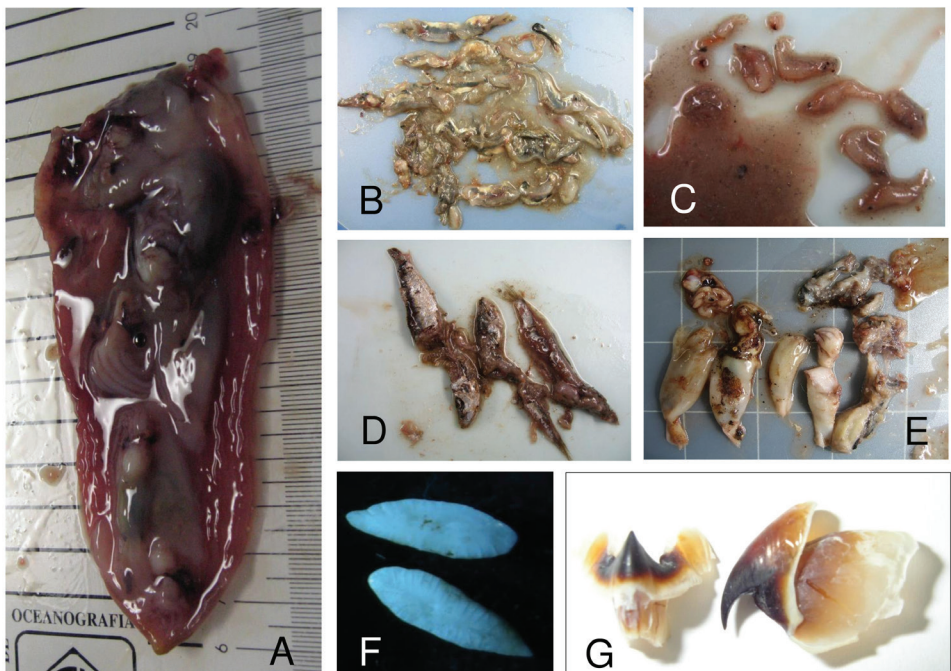


Figure 4. Atlantic Bluefin tuna stomach content analysis. Once the stomach is dissected and opened longitudinally (A), its contents are removed (B) and the prey are classified by taxonomic groups into crustaceans (C), fishes (D), cephalopods (E), etc. Hard parts such as fish otoliths (F) and cephalopod beaks (G) allow for identification of species ingested in past meals.



indirect method that allows for long-term integrated measures of diets assimilated over time, thus serving as a valuable complement or alternative to SCA in the study of ABFT trophic behaviour and diet reconstructions (SARÀ & SARÀ, 2007; LOGAN *et al.*, 2011; VARELA *et al.*, 2013; RUMOLO *et al.*, 2020). The joint use of consumer tissues with differing isotopic turnover rates allows the assessment of diets incorporated at different temporal scales (MADIGAN *et al.*, 2012). Thus, tissues with slow turnover rates, such as muscle, integrate information over a medium-time scale (months) (HESSLEIN *et al.*, 1993), while others showing fast turnover rates, like liver, provide information at a shorter temporal scale (weeks) (SUZUKI *et al.*, 2005).

There are cases where SCA is not effective enough in elucidating diet compositions. For instance, most of the stomachs (over 90%) of ABFT collected from traps appear completely empty or contain only hard remains such as fish otoliths, squid beaks or crab claws (RODRÍGUEZ-RODA, 1964; VARELA *et al.*, 2013). SoG traps capture ABFT during reproductive migration that do not appear to feed actively. In addition, extended stays in trap enclosures, as well as regurgitations commonly induced by the capture stress, may explain the high degree of stomach emptiness in these individuals. Thus, VARELA *et al.* (2013) combined SCA with SIA data coupled to mixing models for the reconstruction of diets of individuals caught by traps in the SoG, which mainly consisted of squid, krill and myctophid fishes.

Unlike the trap fishery, hook and line catches provide samples that are suitable for the implementation of SCA. A high proportion (about 70%) of the stomachs from ABFT caught in the SoG with this gear type contain prey. As in other Atlantic and Mediterranean habitats, the wide variety of pelagic and mesopelagic prey found in the stomach contents of ABFT residents in the SoG indicates a generalist and opportunistic feeding behaviour. The diet comprises a variety of fish, cephalopod and crustacean species. Crustaceans prove to be the predominant prey group followed by fishes and finally cephalopods, which are more poorly represented. Among the crustaceans, *Sergia robusta* is the most important prey in the SoG, and *AcanthePHYRA pelagica* is also a major prey, whereas mesopelagic fishes (notably stomiids and myctophids) account for the largest amount of fish prey. Epipelagic (clupeids) and bathypelagic (paralepidids and tetragonurids) fishes are less important diet components (SORELL *et al.*, 2017; VARELA *et al.*, 2020).

There is sound evidence of both interannual (Sorell *et al.*, 2017) and seasonal (VARELA *et al.*, 2020) variations in the feeding patterns of the ABFT population inhabiting the SoG. Significant differences were found in diet composition and food intake dynamics throughout the year. As the ABFT is known to be an opportunistic predator, dietary shifts appear to reflect temporal changes in the species composition of the available resources.

It has also been found that food consumption rates in residents of the SoG show significant seasonal variations, with the highest values occurring in spring, which is consistent with 100% of the stomachs containing prey. The intense fo-

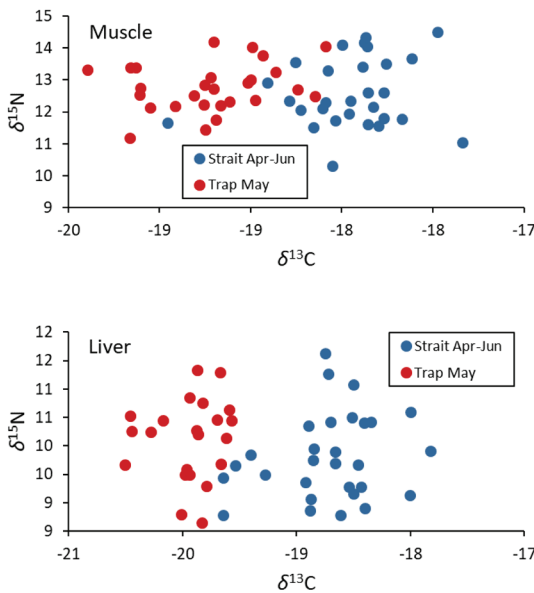


Figure 5. Scatter biplots of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  data from Atlantic bluefin tuna muscle and liver samples collected during the spring of 2021 in the Strait of Gibraltar by hook and line (H, “residents”) and trap (T, “reproductive migrants”). The two tuna groups are well separated by their isotopic compositions, namely  $\delta^{13}\text{C}$  values, which are higher in residents.

higher in residents. As in marine ecosystems  $\delta^{13}\text{C}$  values tend to be higher in inshore habitats than in offshore pelagic environments (GRAHAM *et al.*, 2010), the plots strongly suggest that the migrant ABFT individuals were foraging in distant oceanic feeding grounds before being captured in the SoG. These results again support the concurrence of two different ABFT subpopulations in the SoG during spring.

In addition to diet reconstructions and identification of movements between feeding grounds, SIA data is helpful in assessing trophic positions in food webs as well as trophic niche breadth and overlapping. VARELA *et al.* (2018) estimated trophic positions of striped dolphin, *Stenella coeruleoalba*, and ABFT in the SoG using muscle and liver  $\delta^{15}\text{N}$  data according to POST (2002). The results of that study placed the ABFT at an upper level of the food web, above the striped dolphin. Other estimates suggest similar trophic levels between ABFT and another top predator, the pilot whale *Globicephala melas*, and an upper position for the killer whale, *Orcinus orca*, in the SoG ecosystem (DE STEPHANIS *et al.*, 2015; SORELL *et al.*, 2017). These re-

raging activity that takes place shortly before the reproductive season may be explained by the need to store energy reserves to cope with the upcoming migration and spawning processes (VARELA *et al.*, 2020). These observations strengthen the view that the SoG is a suited foraging habitat for resident ABFT.

The isotopic fingerprint of an organism somehow reflects the environmental isotopic composition (baseline), such that significant variations in isotopic values may indicate change of the residence place. Figure 5 depicts scatter bi-plots of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  data from ABFT muscle and liver samples collected during the spring of 2021 in the SoG by hook and line (“residents”) and trap (“reproductive migrants”). Two groups appear well separated by their isotopic composition, namely  $\delta^{13}\text{C}$  values, which are

sults suggest that the ABFT in the SoG behaves as a mesopredator rather than an apex predator.

Estimates of isotopic niches as measured by Bayesian standard ellipse corrected areas (SEAc) using the SIBER package (JACKSON *et al.*, 2011) indicate that the

ABFT show a broader trophic niche than the striped dolphin. Furthermore, the respective isotopic niches do not significantly overlap (Figure 6), suggesting resource partitioning between the two predators in the SoG, such that the ABFT feeds on preys located at higher trophic positions (VARELA *et al.*, 2018).

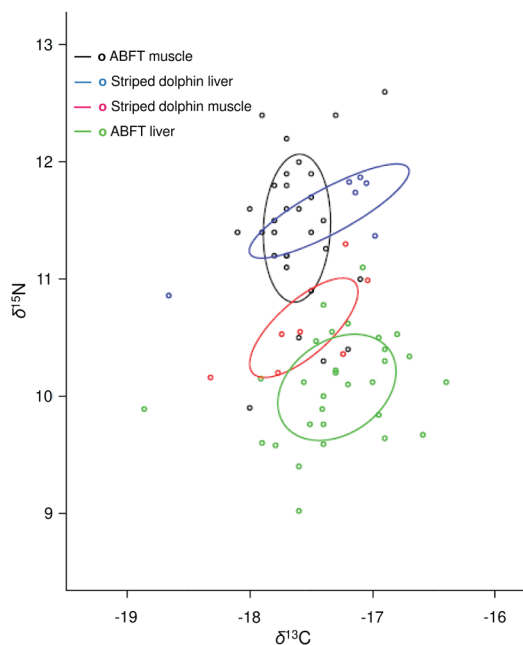


Figure 6. Biplot of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values from Atlantic bluefin tuna (ABFT) and striped dolphin muscle and liver samples collected in the Strait of Gibraltar. Estimations of trophic niche breadths are represented by standard ellipse corrected areas, SEAc (JACKSON *et al.*, 2016). Modified from VARELA *et al.* 2018.

## BIBLIOGRAPHY

- ABASCAL, F.J., MEGINA, C. & MEDINA, A. 2004. Testicular development in migrant and spawning bluefin tuna (*Thunnus thynnus* (L.)) from the eastern Atlantic and Mediterranean. *Fishery Bulletin*, 102 (3): 407-417.
- ABASCAL, F.J., MEGINA, C., MEDINA, A., DE LA SERNA, J.M., GODOY, D. & ARANDA, G. 2016. Tracking bluefin tuna reproductive migration into the Mediterranean Sea with electronic pop-up satellite archival tags using two tagging procedures. *Fisheries Oceanography*, 25 (1): 54-66.
- ABID, N., LAGLAOUI, A., ARAKRAK, A. & BAKKALI, M. 2017. The role of fish in the diet of swordfish (*Xiphias gladius*) in the Strait of Gibraltar. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 98 (4): 895-907.
- ARANDA, G., ABASCAL, F.J., VARELA, J.L. & MEDINA, A. 2013. Spawning behaviour and post-spawning migration patterns of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) ascertained from satellite archival tags. *PLoS ONE*, 8 (10): e76445.
- BATTAGLIA, P., ANDALORO, F., CONSOLI, P., ESPOSITO, V., MALARA, D., MUSOLINO, S., PEDÀ, C. & ROMEO, T. 2013. Feeding habits of the Atlantic bluefin tuna, *Thunnus thynnus* (L. 1758), in the central Mediterranean Sea (Strait of Messina). *Helgoland Marine Research*, 67: 97-107.

- BLOCK, B.A., TEO, S.L.H., WALLI, A., BOUSTANY, A., STOKESBURY, M.J.W., FARWELL, C.J., WENG, K.C., DEWAR, H. & WILLIAMS, T.D. (2005). Electronic tagging and population structure of Atlantic bluefin tuna. *Nature*, 434 (7037): 1121-1127.
- BROWN-PETERSON, N.J., WYANSKI, D.M., SABORIDO-REY, F., MACEWICZ, B.J. & LOWERRE-BARBIERI, S.K. 2011. A standardized terminology for describing reproductive development in fishes. *Marine and Coastal Fisheries*, 3: 52-70.
- CERMEÑO, P., QUÍLEZ-BADIA, G., OSPINA-ÁLVAREZ, A., SAINZ-TRÁPAGA, S., BOUSTANY, A.M., SEITZ, A.C., TUDELA, S. & BLOCK, B.A. 2015. Electronic tagging of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*, L.) reveals habitat use and behaviors in the Mediterranean Sea. *PLoS ONE*, 10 (2): e0116638.
- CORT, J. L., DEGUARA, S., GALAZ, T., MÉLICH, B., ARTETXE, I., ARREGI, I., ARREGI, I., NEILSON, J.D., ANDRUSHCHENKO, I.V., HANKE, A.R., NEVES DOS SANTOS, M., ESTRUCH, V., LUTCAVAGE, M.E., KNAPP, J.M., COMPEÁN-JIMÉNEZ, G., SOLANA-SANSORES, R., BELMONTE, A., MARTÍNEZ, D., PICCINETTI, C., KIMOTO, A., ADDIS, P., VELASCO, M., DE LA SERNA, J.M., GODOY, D., CEYHAN, T., ORAY, I.K., KARAKULAK, S., NØTTESTAD, L., LÓPEZ, A.J., RIBALTA, O., ABID, N. & IDRISSE, M.H. 2013. Determination of  $L_{max}$  for Atlantic bluefin tuna, *Thunnus thynnus* (L.), from meta-analysis of published and available biometric data. *Reviews in Fisheries Science*, 21 (2): 181-212.
- CRANE, J. 1936. Notes on the biology and ecology of giant tunas, *Thunnus thynnus* Linnaeus, observed at Portland, Maine. *Zoologica*, 21 (16): 207-212.
- DE LA SERNA, J.M., ALOT, E., MAJUELOS, E. & RIOJA, P. 2004. La migración trófica post-reproductiva del atún rojo (*Thunnus thynnus*) a través del estrecho de Gibraltar. *Collective Volume of Scientific Papers - ICCAT*, 56: 1196-1209.
- DE STEPHANIS, R., CORNULIER, T., VERBORGH, P., SALAZAR SIERRA, J., PÉREZ GIMENO, N. & GUINET, C. 2008. Summer spatial distribution of cetaceans in the Strait of Gibraltar in relation to the oceanographic context. *Marine Ecology Progress Series*, 353: 275-288.
- DE STEPHANIS, R., GIMÉNEZ, J., ESTEBAN, R., GAUFFIER, P., GARCÍA-TISCAR, S., SINDING, M.-H.S. & VERBORGH, P. 2015. Mobbing-like behavior by pilot whales towards killer whales: a response to resource competition or perceived predation risk? *Acta ethologica*, 18 (1): 69-78.
- FROMENTIN, J.-M. & LOPUSZANSKI, D. 2014. Migration, residency, and homing of bluefin tuna in the western Mediterranean Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 71 (3): 510-518.
- GÓMEZ, F., GORSKY, G., GARCÍA-GÓRRIZ, E. & PICHERAL, M. 2004. Control of the phytoplankton distribution in the Strait of Gibraltar by wind and fortnightly tides, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 59 (3): 485-497.
- GRAHAM, B.S., KOCH, P.L., NEWSOME, S.D., MCMAHON, K.W. & AURIOLES, D. 2010. Using isoscapes to trace the movements and foraging behavior of top predators in oceanic ecosystems. In: WEST J.B., BOWEN G.J., DAWSON T.E. & TU K.P., Eds. *Isoscapes: Understanding Movement, Pattern and Process on Earth Through Isotope Mapping*. Springer, New York, NY, USA: 299-318.
- HEINISCH, G., CORRIERO, A., MEDINA, A., ABASCAL, F.J., DE LA SERNA, J.M., VASSALLO-AGIUS, R., BELMONTE, A., GARCÍA, A., DE LA GÁNDARA, F. & FAUVEL, C. 2008. Spatial-temporal pattern of bluefin tuna (*Thunnus thynnus* L. 1758) gonad maturation across the Mediterranean Sea. *Marine Biology*, 154 (4): 623-630.
- HELDT, H. 1938. Le thon rouge et sa pêche. *Rapports et Procès-verbaux des Réunions Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la Mer Méditerranée*, 11: 311-358.
- HESSLEIN, R.H., HALLARD, K.A. & RAMLAL, P. 1993. Replacement of sulfur, carbon, and nitrogen in tissue of growing broad whitefish (*Coregonus nasus*) in response to a change in diet traced by  $\delta^{34}\text{S}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$ , and  $\delta^{15}\text{N}$ . *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50 (10): 2071-2076.

- JACKSON, A.L., INGER, R., PARNELL, A.C. & BEARHOP, S. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER – Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, 80 (3): 595-602.
- KARAKULAK, S. 2003. Bluefin tuna fishery in Turkey. In: *Workshop on Farming, Management and Conservation of Bluefin Tuna*, April 5–7, 2003, Istanbul, Turkey, Turkish Marine Research Foundation Publication No. 13: 120-133.
- KARAKULAK, S., ORAY, I., CORRIERO, A., DEFLORIO, M., SANTAMARIA, N., DESANTIS, S. & DE METRIO, G. 2004. Evidence of a spawning area for the bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the Eastern Mediterranean. *Journal of Applied Ichthyology*, 20 (4): 318-320.
- KARAKULAK, F.S., SALMAN, A. & ORAY, I.K. 2009. Diet composition of bluefin tuna (*Thunnus thynnus* L. 1758) in the Eastern Mediterranean Sea, Turkey. *Journal of Applied Ichthyology*, 25 (6): 757-761.
- LEBEDEFF, W. 1936. Paradise for big Game Fishing. Tunny, 700 kgs.; swordfish, 180 kgs.; shark, 1,800 kgs. Winter season 1935-36 in Turkey. *The Fishing Gazette*, 113 (3102): 420-421.
- LOGAN, J.M., RODRÍGUEZ-MARÍN, E., GOÑI, N., BARREIRO, S., ARRIZABALAGA, H., GOLET, W. & LUTCAVAGE, M. 2011. Diet of young Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in eastern and western Atlantic foraging grounds. *Marine Biology*, 158 (1): 73-85.
- LUTCAVAGE, M., GALUARDI, B. & LAM, T.C.H. 2013. Predicting potential Atlantic spawning grounds of western Atlantic bluefin tuna based on electronic tagging results, 2002–2011. *Collective Volume of Scientific Papers - ICCAT*, 69: 955-961.
- MADIGAN, D.J., LITVIN, S.Y., POPP, B.N., CARLISLE, A.B., FARWELL, C.J. & BLOCK, B.A. 2012. Tissue turnover rates and isotopic trophic discrimination factors in the endothermic teleost, Pacific bluefin tuna (*Thunnus orientalis*). *PLoS ONE*, 7 (11): e49220.
- MATHER, F.J., MASON, J.M. JR. & JONES, A.C. 1995. *Historical document: Life history and fisheries of Atlantic bluefin tuna*. NOAA Technical Memorandum NMFSSEFSC-370. Miami, FL, USA.
- MEDINA, A. 2020. Reproduction of Atlantic bluefin tuna. *Fish and Fisheries*, 21 (6): 1109-1119.
- MEDINA, A., ABASCAL, F.J., MEGINA, C. & GARCÍA, A. 2002. Stereological assessment of the reproductive status of female Atlantic northern bluefin tuna during migration to Mediterranean spawning grounds through the Strait of Gibraltar. *Journal of Fish Biology*, 60 (1): 203-217.
- MEDINA, A., MAGRO, A., PAULLADA-SALMERÓN, J.A. & VARELA, J.L. 2021. An autofluorescence-based survey of late follicular atresia in ovaries of a teleost fish (*Thunnus thynnus*). *Journal of Fish Biology*, 99 (3): 765-772.
- MEDINA, A., MAGRO, A., MACÍAS, D. & VARELA, J.L. 2022. Monitoring the reproductive status of resident and migrant Atlantic bluefin tuna in the Strait of Gibraltar. *Marine Ecology Progress Series*, 697: 97-108.
- NEILSON, J. & CAMPANA, S. E. 2008. A validated description of age and growth of western Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65 (8): 1523-1527.
- OCAÑA, O., DE LOS RÍOS Y LOSHUERTOS, A.G. & BRITO, A. 2005. The crab *Polybius henslowii* (Decapoda: Brachyura) as a main resource in the loggerhead turtle (*Caretta caretta*) diet from North Africa. *Revista de la Academia Canaria de Ciencias*, 17: 103-116.
- OLAFSDOTTIR, D., MACKENZIE, B.R., CHOSSON-P.V. & INGIMUNDARDOTTIR, T. 2016. Dietary evidence of mesopelagic and pelagic foraging by Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus* L.) during autumn migrations to the Iceland Basin. *Frontiers in Marine Science*, 3: 108.
- PETERSON, B.J. & FRY, B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 293-320.

- PORCH, C.E., BONHOMMEAU, S., DIAZ, G.A., ARRIZABALAGA, H. & MELVIN, G. 2019. The journey from overfishing to sustainability for Atlantic bluefin tuna, *Thunnus thynnus*. In: Block B.A., Ed. *The Future of Bluefin Tunas: Ecology, Fisheries Management, and Conservation*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD, USA: 3-44.
- POST, D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83 (3): 703-718.
- RICHARDSON, D.E., MARANCIK, K.E., GUYON, J.R., LUTCAVAGE, M.E., GALUARDI, B., LAM, C.H., WALSH, H.J., WILDES, S., YATES, D.A. & HARE, J.A. 2016. Discovery of spawning ground reveals diverse migration strategies in Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*). PNAS, 113 (12): 3299-3304.
- RODRÍGUEZ, J.M., JOHNSTON, C. & LOZANO-PERAL, D. 2021. Evidence of Atlantic bluefin tuna spawning in the Bay of Biscay, north-eastern Atlantic. *Journal of Fish Biology*, 99 (3): 964-969.
- Rodríguez-Roda, J. 1964. Biología del atún, *Thunnus thynnus* (L.), de la costa sudatlántica de España. *Investigación Pesquera*, 25: 33-146.
- ROUYER, T., BERNARD, S., KERZERHO, V., GIORDANO, N., GIORDANO, F., ELLUL, S., ELLUL, G., DERRIDJ, O., CANET, R., DEGUARA, S., WENDLING, B. & BONHOMMEAU, S. 2022. Electronic tagging of Bluefin Tunas from the Maltese spawning ground suggests size-dependent migration dynamics. *Environmental Biology of Fishes*, 105 (5): 635-644.
- RUMOLO, P., BONANNO, A., GENOVESE, S., ROMEO, T., MAZZOLA, S., BASILONE, G., GHERARDI, S., BATTAGLIA, P., ANDALORO, F. & BARRA, M. 2020. Growth-related trophic changes of *Thunnus thynnus* as evidenced by stable nitrogen isotopic values in the first dorsal spine. *Scientific Reports*, 10: 9899.
- SARÀ, G. & SARÀ, R. 2007. Feeding habits and trophic levels of bluefin tuna *Thunnus thynnus* of different size classes in the Mediterranean Sea. *Journal of Applied Ichthyology*, 23 (2): 122-127.
- SORELL, J.M., VARELA, J.L., GOÑI, N., MACÍAS, D., ARRIZABALAGA, H. & MEDINA, A. 2017. Diet and consumption rate of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the Strait of Gibraltar. *Fisheries Research*, 188: 112-120.
- SUZUKI, K., KASAI, A., NAKAYAMA, K. & TANAKA, M. 2005. Differential isotopic enrichment and half-life among tissues in Japanese temperate bass (*Lateolabrax japonicus*) juveniles: implications for analyzing migration. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62 (3): 671-678.
- TENSEK, S., PAGÀ GARCÍA, A. & DI NATALE, A. 2018. ICCAT GBYP tagging activities in phase 6. *Collective Volume of Scientific Papers - ICCAT*, 74 (6): 2861-2872.
- TIEWS, K. 1963. Synopsis of biological data on bluefin tuna, *Thunnus thynnus* (Atlantic and Mediterranean). *FAO Fisheries Biology Synopsis*, 6 (2): 422-481.
- VARELA, J.L., RODRÍGUEZ-MARÍN, E. & MEDINA, A. 2013. Estimating diets of pre-spawning Atlantic bluefin tuna from stomach content and stable isotope analyses. *Journal of Sea Research*, 76: 187-192.
- VARELA, J.L., ROJO-NIETO, E., SORELL, J.M. & MEDINA, A. 2018. Using stable isotope analysis to assess trophic relationships between Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) and striped dolphin (*Stenella coeruleoalba*) in the Strait of Gibraltar. *Marine Environmental Research*, 139: 57-63.
- VARELA, J.L., SORELL, J.M., LAIZ-CARRIÓN, R., BARO, I., URIARTE, A., MACÍAS, D. & MEDINA, A. 2019. Stomach content and stable isotope analyses reveal resource partitioning between juvenile bluefin tuna and Atlantic bonito in Alboran (SW Mediterranean). *Fisheries Research*, 215: 97-105.



- VARELA, J.L., CARRERA, I. & MEDINA, A. 2020. Seasonal feeding patterns of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the Strait of Gibraltar. *Marine Environmental Research*, 153: 104811.
- VARELA, J.L., MEDINA, A., DÉNIZ, S. & ABASCAL, F.J. 2022. Feeding of Atlantic bluefin tuna *Thunnus thynnus* around the Canary Islands assessed from stomach content and stable isotope analyses. *Marine Ecology Progress Series*, 686: 177-186.
- VARELA, J.L., ABASCAL, F.J. & MEDINA, A. 2023. Foraging patterns and trophic interactions of sympatric populations of young-of-the-year bluefin and skipjack tunas in the East Atlantic (Gulf of Cadiz). *Regional Studies in Marine Science*, 62: 102961.

## Los recursos de pequeños peces pelágicos neríticos en el golfo de Cádiz: monitoreo de sus poblaciones y pesquerías

### *The neritic small pelagic fish resources of the Gulf of Cádiz: monitoring of their populations and fisheries*

**Fernando Ramos**

*Centro Oceanográfico de Cádiz. Instituto Español de Oceanografía (IEO, CSIC).*

*fernando.ramos@ieo.csic.es*

**PALABRAS CLAVE:** golfo de Cádiz, peces pelágicos pequeños, boquerón, sardina, caballa del sur, pesquería de cerco, estimaciones acústicas, estado de los stocks.

**KEYWORDS:** Gulf of Cádiz, small pelagic fishes, European anchovy, European pilchard, Chub mackerel, acoustic-trawl survey's estimates, stock status.

#### RESUMEN

El golfo de Cádiz alberga una diversa comunidad íctica pelágica en aguas de su plataforma continental. En verano, las campañas anuales de evaluación acústica del Instituto Español de Oceanografía, IEO (serie "Ecocadiz", 2004-2020), demuestran que sólo tres especies de peces pelágicos de pequeño tamaño representan por término medio el 95% de la abundancia y el 84% de la biomasa del total de las especies pelágicas costeras evaluadas (pequeñas y medianas). En base a las medias históricas de biomasa poblacional, esas especies dominantes en el ecosistema pelágico nerítico estival son: la sardina *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) (aproximadamente 43 mil toneladas), la caballa del sur *Scomber colias* Gmelin, 1789 (idem 34 mil) y el boquerón *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) (idem 29 mil).

Conocemos la evolución de sus poblaciones a lo largo del año, y su marcada estacionalidad según la especie objetivo, a través de la información obtenida de la importante pesquería de cerco que se ha ido desarrollando, especialmente en aguas españolas. En su historia reciente (1993-2020), la biomasa total desembarcada anualmente en esta pesquería ha ascendido a unas 13,4 mil toneladas aproximadamente, aunque con claros altibajos. Aunque la especie objetivo es el boquerón, en términos de peso desembarcado es la sardina la especie más importante (40% del total anual de las capturas), seguida por el boquerón (33%), las caballas (19%; la casi totalidad correspondería a la caballa del sur) y los jureles (5%). Recientemente, los componentes locales de los stocks de boquerón y sardina muestran un estado preocupante de clara sobre-explotación, coincidiendo con las notables fluctuaciones detectadas en sus respectivos niveles poblacionales, como resultado de fallos sucesivos en los "reclutamientos" de los individuos jóvenes a la pesquería. Dada la importancia de la variabilidad medioambiental en diferentes sectores clave del área de estudio, incluimos información de diferentes procesos oceanográficos y biológicos que caracterizan al ecosistema nerítico del golfo de Cádiz.

## ABSTRACT

Gulf of Cádiz shelf waters accommodate a diverse pelagic fish species assemblage. The acoustic-trawl surveys conducted by the Spanish Institute of Oceanography (IEO) in summer ("Ecocadiz" survey series, 2004-2020), show that only three small pelagic fish species account on average for 95% and 84% of the total abundance and biomass of the assessed (small and mid-sized) coastal pelagic fish species, respectively. In terms of the time-series' average estimated biomass, these dominant species in the summer pelagic neritic ecosystem are: European pilchard *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) (c.a. 43 thousand tons), chub mackerel *Scomber colias* Gmelin, 1789 (c.a. 34 thousand tons), and European anchovy *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) (c.a. 29 thousand tons).

The monitoring of the important Spanish purse-seine fishery operating in the Gulf of Cádiz, which shows a marked seasonality according to the targeted species, has allowed knowing the evolution of their populations throughout the year. In its recent history (1993-2020), the total biomass landed annually amounts to c.a. 13,4 thousand tons on average, although showing clear ups and downs. Although anchovy is the target species, sardine is the most important species in terms of landed weight (40% of the total annual landings), followed by anchovy (33%), mackerel species (19%, almost the whole would correspond to chub mackerel) and horse mackerel species (5%). The local components of anchovy and sardine stocks showed recently a worrying status of a clear over-exploitation, which coincided with the strong fluctuations observed in their population levels, as a result of successive failed recruitments of young fish to the fishery. Given the importance of the environmental variability in different key sectors of the study area, the present study summarizes the more relevant information on the different oceanographic and biological processes featuring the Gulf of Cadiz pelagic neritic ecosystem.

## I. EL MEDIO PELÁGICO NERÍTICO DEL GOLFO DE CÁDIZ

### I.1. Rasgos generales

El golfo de Cádiz (gdC) se sitúa en el área septentrional del *Gran Ecosistema Marino de la Corriente de Canarias* (*Canary Current Large Marine Ecosystem*) y comparte muchas de las características oceanográficas típicas de los *Sistemas de Afloramiento del Límite Oriental* (*Eastern Boundary Upwelling Systems (EBUSs)*) en latitudes medias (e.g., alternancia estacional de un régimen de vientos favorable para el afloramiento costero, un alta productividad biológica asociada a este proceso, un sistema de frentes y corrientes zonales y una zona de transición costera con un conjunto de estructuras de meso-escala que deforman los frentes favoreciendo el intercambio costa-océano abierto). Sus principales rasgos distintivos son (Figura 1): i) la ruptura en cabo de San Vicente de la orientación N-S de la línea de costa típica de los *EBUSs* por una línea de costa con orientación E-W, que libera a la mayor parte del gdC del estrecho control del régimen de afloramiento de Portugal. Esto es particularmente cierto al este de cabo de Santa María, donde la influencia del afloramiento portugués se debilita, la plataforma se ensancha y las aguas alcanzan aquí las mayores temperaturas de la región; ii) la influencia de una rama septentrional de la corriente de las

Azores; iii) la presencia del estrecho de Gibraltar, con sus intercambios y mezcla de aguas atlánticas y mediterráneas, (RAMÍREZ *et al.*, en este volumen) y iv) la estacionalidad, que produce regímenes alternantes en las aguas superficiales y una intensa generación de meso-escala, regímenes que a la vez modulan y son modulados por el intercambio en el Estrecho (véanse e.g. revisiones por GARCÍA-LAFUENTE & RUIZ, 2007; ICES, 2012).

El cabo de Santa María divide al gdC en dos sectores que soportan diferentes procesos oceanográficos (forzamientos por entradas de masa y energía y procesos de marea), causando que la plataforma oriental sea más cálida y más productiva que la occidental, sujeta ésta a un afloramiento más permanente (NAVARRO & RUIZ, 2006; PRIETO *et al.*, 2009). Así, al oeste del citado cabo existe un régimen de afloramiento local que es independiente del de la corriente de Canarias y considerado como un proceso costero con una rápida respuesta temporal a los cambios del régimen de vientos (GARCÍA-LAFUENTE & RUIZ, 2007). Los vientos de poniente son los responsables de esos afloramientos (VARGAS-YAÑEZ *et al.*, en este volumen), mientras que los de levante tienen un efecto opuesto, causando un notable aumento en la temperatura (PRIETO, *et al.*, 2009). Este régimen de ponientes/levantes juega un papel central en la dinámica de la plataforma continental del área oriental, afectando a la retención dentro de esta zona más templada. Bajo los ponientes, los afloramientos locales aumentan la productividad y el plancton es confinado dentro de una celda ciclónica (Figura 1). En cambio, levantes fuertes y persistentes favorecerían la oligotrofia y la advección del plancton y larvas hacia el oeste y aguas afuera, afectando notablemente al éxito reproductivo de las especies (CATALÁN *et al.*, 2006; CASAUCO *et al.*, 2021), con negativas consecuencias en la fuerza del reclutamiento entrante de especies como el boquerón (RUIZ *et al.*, 2006; CASAUCO *et al.*, 2021).

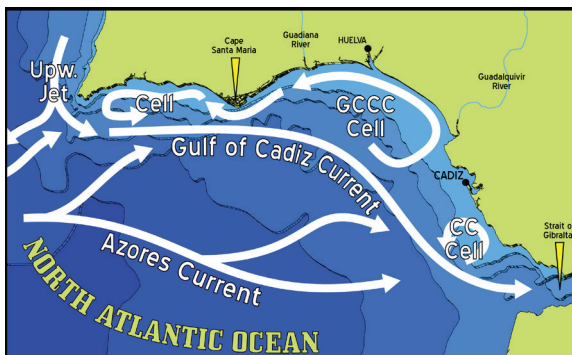


Figura 1. Circulación superficial en el golfo de Cádiz. CC Cell: celda ciclónica sobre los bajos de cabo de Trafalgar; GCCC Cell: contracorriente del golfo de Cádiz; Upw. Jet: afloramiento portugués. Fuente: Ricardo Sánchez-Leal, comunicación personal (según GARCÍA-LAFUENTE & RUIZ, 2007; PELIZ *et al.*, 2009; GAREL *et al.*, 2016 y referencias allí citadas).

En el sector oriental, más somero y con una intensidad de corrientes más baja, el estuario del Guadalquivir juega también un papel relevante en el control de la actividad biológica en la plataforma (gracias a una mezcla constante propiciada por las mareas).

## 1.2. El estuario del Guadalquivir y su papel como área de cría

A pesar del dinamismo de todos estos procesos, la entrada de nutrientes al gdC por las descargas de agua dulce del estua-

rio del Guadalquivir es un proceso dominante en zonas de la plataforma continental bajo la influencia de los aportes de este río, siendo el aporte fluvial de nutrientes el principal impulsor de la producción primaria en esas zonas (NAVARRO & RUIZ, 2006; PRIETO, et al., 2009). El caudal del Guadalquivir es regulado por la presa de Alcalá del Río, 110 km corriente arriba, controlando estrechamente el aporte de nutrientes y, por tanto, la producción primaria tanto dentro del estuario como en áreas adyacentes (FERNÁNDEZ-DELGADO et al., 2007; RUIZ, et al., 2017; DE CARVALHO-SOUZA et al., 2019; LLOPE et al., 2020). Dicho control tiene consecuencias en el flujo trófico y en el reclutamiento de especies de niveles tróficos medios como el boquerón *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) y la sardina *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792), en un proceso facilitado por las marismas del área natural de Doñana, que actúa como una región de cría para muchas especies marinas (DRAKE et al., 2002, 2007; BALDÓ et al., 2006; RUIZ et al., 2006; GONZÁLEZ-ORTEGÓN, et al., 2015).

La presencia del estuario del Guadalquivir y de las marismas junto con el forzamiento mareal generan una masa de agua templada en zonas someras de la plataforma continental próximas a su desembocadura durante la primavera y el verano (GARCÍA-LAFUENTE & RUIZ, 2007; CRIADO-ALDEANUEVA et al., 2009; GAREL et al., 2016), en la que además se mantienen altos niveles de nutrientes y de clorofila todo el año, lo que es particularmente importante durante el verano, cuando el resto de las aguas de la cuenca está estratificada dando lugar a condiciones oligotróficas. Estas condiciones particulares convierten al área bajo la influencia del Guadalquivir en la más productiva del gdC (NAVARRO & RUIZ, 2006).

Por tales razones, estas aguas de la plataforma del NE del gdC, principalmente aquellas de la plataforma interna que rodean la desembocadura del Guadalquivir, ofrecen un medio favorable para el desarrollo de los huevos y larvas de boquerón y sardina, convirtiéndose en sus principales áreas de puesta (BALDÓ et al., 2006). El tramo exterior del estuario del Guadalquivir es también usado casi sincrónicamente por post-larvas y juveniles de boquerón y otros componentes neotónicos como área de cría.

La combinación de los efectos naturales (régimen de vientos, afloramientos costeros, precipitaciones, régimen mareal) y antrópicos (descargas), da lugar a un amplio rango de posibles condiciones ambientales que hacen que la respuesta ecológica del ecosistema a estos aportes de agua dulce no sea inequívoca (GONZÁLEZ-ORTEGÓN et al., 2015). La función de área de cría es el principal servicio regulador que proporciona esta región en relación a las pesquerías del gdC. Es este factor estuarino, en el que convergen los procesos terrestres y marinos, el que convierte al gdC en un caso de estudio único (ICES, 2017; LLOPE, 2017).

## 2. LOS (PECES) PEQUEÑOS Y MEDIANOS PELÁGICOS DEL GOLFO DE CÁDIZ

### 2.1. Principales especies

En los ecosistemas marinos más productivos del mundo hay un nivel trófico intermedio, dominado por sólo unas pocas especies de peces pelágicos de pequeño y mediano tamaño, que ejercen un control fundamental en la trofodinámica y funcionamiento de estos ecosistemas (BAKUN, 1996; TORRES *et al.*, 2013; DE LA CRUZ *et al.*, 2022). Estas especies habitantes de la plataforma comparten varias características diferenciadoras: su coloración (contra-sombreado), alta capacidad natatoria, formación de densos cardúmenes o agregaciones, alimentación planctófaga durante la mayor parte de su vida, altas tasas de crecimiento, baja longevidad, fecundidad indeterminada (ponen los huevos en tandas, en varios eventos de puesta), altas abundancias poblacionales - configurándose en especies “forraje” para predadores superiores - que fluctúan naturalmente durante largos periodos de tiempo bajo la influencia tanto de factores medioambientales como del éxito de sus reclutamientos (BLAXTER & HUNTER, 1982; WHITEHEAD, 1985; WHITEHEAD, *et al.*, 1988; BEN-TUVIA, 1995). Mediante un mecanismo de “cintura de avispa” (“wasp waist” en inglés) controlan las poblaciones tanto de sus presas (zooplancton) como las de sus predadores (túridos y afines, tiburones, cetáceos y aves marinas) (BAKUN, 1996; CURY, *et al.*, 2000). Por tanto, la explotación de estos recursos tiene un impacto directo en la estructura y funcionamiento de todo el ecosistema (PAULY *et al.*, 1988; CURY *et al.*, 2000).

GARCÍA-SEOANE *et al.* (2019) caracterizaron las comunidades ícticas pelágicas a lo largo de la fachada atlántica de la península ibérica y el gdC durante el periodo 1996-2016. Este estudio confirma a la sardina como especie típica en todo el área de estudio, si bien desde 2006, cuando el stock ibero-atlántico empezó a experimentar un marcado descenso por fallos sucesivos en sus reclutamientos, la importancia de esta especie en las comunidades pelágicas locales ha disminuido a favor de otras especies tales como el boquerón, la caballa del sur (*Scomber colias* Gmelin, 1789), el jurel (*Trachurus trachurus* (Linnaeus, 1758)) y la boga (*Boops boops* (Linnaeus, 1758)). En el gdC la sardina, el boquerón y la caballa del sur son las especies típicas y dominantes de la comunidad pelágica de esta zona, si bien en el periodo coincidente con la crisis reciente de la sardina ibero-atlántica, el boquerón y la caballa del sur han ido ganando una importancia creciente (e.g. MARTINS *et al.*, 2013).

La información reportada tanto por las campañas de investigación españolas realizadas en el área como por las propias pesquerías que explotan este ecosistema nerítico (véanse secciones siguientes) indican que el ecosistema nerítico del gdC está habitado por una ictiofauna relativamente diversa, que incluye especies de peces pelágicos de pequeño (boquerón, sardina) y mediano tamaño (jurel *Trachurus trachurus*, jurel blanco *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868), jurel negro, *Trachurus picturatus* (Bowdich, 1825), caballa del sur *Scomber colias*, caballa atlántica



Tabla I. Listado de las especies autorizadas, principales y accesorias (estas marcadas con un asterisco), de la flota de cerco suratlántica española. En negrita se resaltan las especies rutinariamente evaluadas en las campañas del IEO de evaluación acústica de recursos pelágicos del gdC (series “Ecocadiz” y “Ecocadiz-reclutas”). El listado de especies se completa con una serie de familias cuyos representantes completarían el conjunto de especies de peces pelágicos de pequeño y mediano tamaño más comunes en nuestras latitudes (según BEN-TUVIA, 1995).

Familia	Especie	Nombre común
BELONIDAE	<i>Belone belone</i> (Linnaeus, 1761)	Aguja
SCOMBEROSOCIDAE	<i>Scomberesox saurus</i> (Walbaum, 1792)	Paparda, Algarín
CLUPEIDAE	<b><i>Sardina pilchardus</i></b> (Walbaum, 1792)	Sardina
	<i>Sardinella aurita</i> Valenciennes, 1847	Alacha
ENGRAULIDAE	<b><i>Engraulis encrasicolus</i></b> (Linnaeus, 1758)	Boquerón
CARANGIDAE	<b><i>Trachurus trachurus</i></b> (Linnaeus, 1758)	Jurel
	<b><i>T. mediterraneus</i></b> (Steindachner, 1868)	Jurel blanco
	<b><i>T. picturatus</i></b> (Bowdich, 1825)	Jurel negro
	<i>Caranx rhonchus</i> Geoffroy Saint-Hilaire, 1817	Jurel real, Jurel dorado o Jurela
	<i>Caranx hippos</i> (Linnaeus, 1766)	Jurel caballo
	<i>Pseudocaranx dentex</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Jurel limón
	<i>Seriola dumerili</i> (Risso, 1810)*	Pez limón
	<i>Trachinotus ovatus</i> (Linnaeus, 1758)	Palometa blanca o Pámpano blanco
SCOMBRIDAE	<i>Auxis rochei</i> (Risso, 1810)/ <i>A. thazard</i> (Lacèpede, 1800)	Melva
	<i>Euthynnus alletteratus</i> (Rafinesque, 1810)	Bacoreta
	<i>Katsowonus pelamis</i> (Linnaeus, 1758)	Listado o Bonito de vientre rayado
	<b><i>Scomber scombrus</i></b> Linnaeus, 1758	Caballa
	<b><i>S. colias</i></b> Gmelin, 1789	Estornino o Caballa del sur
	<i>Sarda sarda</i> (Bloch, 1793)	Bonito
SCIAENIDAE	<i>Argyrosomus regius</i> (Asso, 1810)	Corvina
MUGILIDAE	<i>Mugil spp.</i>	Mújoles o Lisas
HAEMULIDAE	<i>Pomadasys incisus</i> (Bowdich, 1825)	Roncador
BRAMIDAE	<i>Brama brama</i> (Bonnaterre, 1788)	Japuta
MORONIDAE	<i>Dicentrarchus labrax</i> (Linnaeus, 1758)	Lubina
	<i>D. punctatus</i> (Bloch, 1792)*	Baila

POMATOMIDAE	<i>Pomatomus saltatrix</i> (Linnaeus, 1766)	Anjova o Chova
SPARIDAE	<b><i>Boops boops</i></b> (Linnaeus, 1758)	Boga
	<i>Diplodus sargus</i> (Linnaeus, 1758)	Sargo
	<i>D. vulgaris</i> (Geoffroy Saint-Hilaire, 1817)	Mojarra
	<i>Lithognathus mormyrus</i> (Linnaeus, 1758)	Herrera
	<i>Oblada melanura</i> (Linnaeus, 1758)*	Oblada
	<i>Pagellus acarne</i> (Risso, 1827)	Aligote o Besugo blanco
	<i>P. bellottii</i> Steindachner, 1882	Breca chata
	<i>P. erythrinus</i> (Linnaeus, 1758)	Breca
	<i>Sparus aurata</i> (Linnaeus, 1758)	Dorada
	<i>Spondyliosoma cantharus</i> (Linnaeus, 1758)	Chopa
	<i>Sarpa salpa</i> (Linnaeus, 1758)	Salema
GADIDAE	<i>Micromesistius poutassou</i> (Risso, 1827)*	Bacaladilla o Lirio
ATHERINIDAE		
CORYPHENIDAE		
EXOCOETIDAE		
FISTULARIIDAE		
HEMIRAMPHIDAE		

*Scomber scombrus* Linnaeus, 1758, entre otros). Estas especies, típicas de los Grandes Ecosistemas Marinos de EBUSs, soportan importantes pesquerías en nuestras aguas. Curiosamente, una simple revisión de la composición específica de las capturas desembarcadas por la flota de cerco suratlántica española revela una diversidad aún mucho mayor que la reportada en nuestras campañas. Así, el listado de especies autorizadas principales y accesorias para dicha flota asciende a un total de 38 especies, con representantes de diversos taxones (Tabla I).

## 2.2. Indicadores poblacionales de abundancia y biomasa

El IEO realiza anualmente desde 2004 en el gdC campañas de evaluación de los recursos de especies pelágicas mediante métodos acústicos (eco-integración), en una serie estival (serie “Ecocadiz”) y otra otoñal (“Ecocadiz-reclutas”, iniciada en 2014 y dirigida a estimar el reclutamiento - edad 0 - del boquerón, sardina y caballa del sur del gdC) (MASSÉ et al., 2018; DORAY et al., 2021). El área de muestreo de estas campañas son las aguas de la plataforma continental del gdC (entre cabo de Trafalgar y cabo de San Vicente, entre los 20 y 200 m de profundidad). La serie histórica de estimaciones estivales más reciente (2007-2020) indica marcadas fluctuaciones

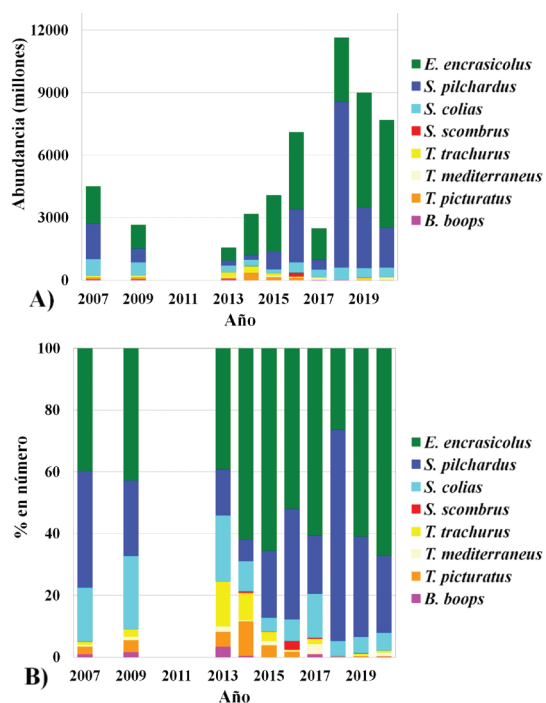


Figura 2.A) Serie histórica de índices de abundancia (en millones de peces) de las principales especies pelágicas estimadas durante las campañas del IEO de evaluación acústica de recursos pelágicos del gdC de la serie estival "Ecocadiz". B) Composición específica relativa de esas campañas expresadas en número.

en los niveles poblacionales de las tres principales especies de este ecosistema (boquerón, sardina y caballa del sur), experimentando las tres un marcado descenso en 2017. Esta situación adversa cambia en los últimos años (al menos hasta 2020, último año del que se disponen datos de esta serie), con recuperaciones poblacionales más evidentes en el boquerón y caballa del sur, pero no así con la sardina, que experimenta un descenso poblacional importante en 2019-2020 tras un máximo histórico en 2018 (Figuras 2 y 3). Las medias históricas de biomasa poblacional estival de estas especies son de unas 43 mil toneladas de sardina, 34 mil de caballa del sur y unas 29 mil toneladas de boquerón aproximadamente. Por término medio, estas tres especies han representado históricamente el 95% en abundancia y el 84% de la biomasa del total de especies evaluadas en estas campañas, pudiendo consi-

derárselas como las especies dominantes en el ecosistema nerítico del gdC (Figuras 2 y 3). La caballa atlántica *Scomber scombrus* Linnaeus, 1758 tiene una presencia bastante residual en el gdC, al menos en los últimos años. El conjunto de especies pelágicas evaluadas en esas campañas se completa básicamente con el grupo de carángidos del género *Trachurus* y la boga *Boops boops* (Linnaeus, 1758).

Al menos para el boquerón y la sardina, las aguas españolas del gdC son unas de las principales áreas de reclutamiento de sus respectivos stocks (DRAKE *et al.*, 2007; SILVA *et al.*, 2009). A diferencia de la relativamente optimista percepción de los niveles poblacionales registrados en las campañas estivales del periodo 2018-2020 para esas tres especies, los indicadores de la fuerza de sus reclutamientos subsiguientes (2020-2021 y posiblemente también 2022), de los que dependen directamente sus poblaciones, indican una alarmante tendencia decreciente que parece sugerir un régimen o escenario de baja productividad, con posibles consecuencias en la ulterior gestión (más cautelara, restrictiva) de sus stocks a corto plazo (Figura 4).

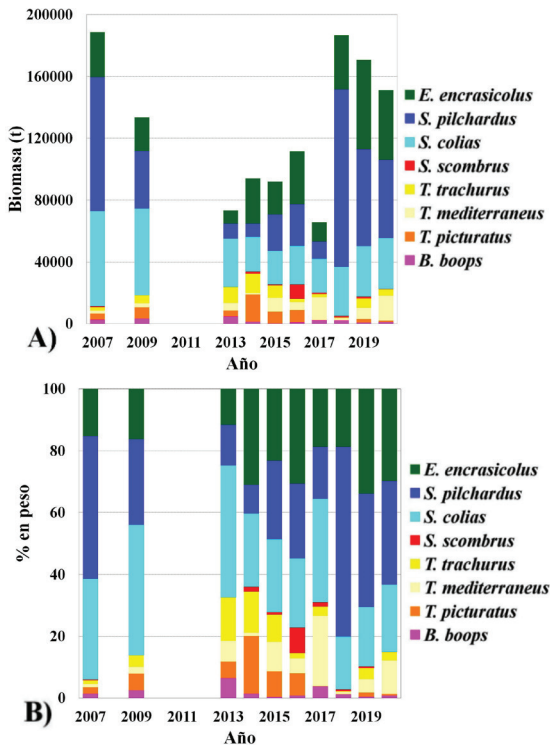


Figura 3. A) Serie histórica de índices de biomasa (en toneladas) de las principales especies pelágicas estimadas durante las campañas del IEO de evaluación acústica de recursos pelágicos del gdC de la serie estival "Ecocádiz". B) Composición específica relativa de esas campañas expresadas en peso.

### 2.3. Patrones de distribución

El boquerón suele presentar una amplia distribución en el gdC, mostrando las mayores densidades entre el cabo de Santa María y la bahía de Cádiz (Figura 5). La especie exhibe un patrón persistente en el área de estudio, al menos en periodo estival, con los boquerones más pequeños y jóvenes concentrados en las aguas más someras frente a la desembocadura del Guadalquivir y zonas adyacentes (su área de reclutamiento) y los más grandes en las aguas del Algarve (ICES, 2021a,b; DE LA CRUZ *et al.*, 2022). La sardina presenta una distribución más costera que el boquerón, con la frecuente aparición de bancos muy densos en la franja de 20-40 m de profundidad, comprendida entre las desembocaduras del Guadalquivir y el Guadiana, así como en la costa del Algarve (Figura 5). La fracción juvenil, al igual que ocurre con el

boquerón, se localiza principalmente en aguas relativamente someras a lo largo de la zona comprendida entre la ría de Huelva y la bahía de Cádiz, confirmando esa área como el área de reclutamiento principal de esas especies en el gdC (ICES, 2021a,b; DE LA CRUZ *et al.*, 2022). La caballa del sur se distribuye ampliamente por el área de estudio, principalmente por las aguas centrales y occidentales del gdC, aunque las densidades más altas suelen ser registradas en el Algarve occidental (Figura 5). Los ejemplares más jóvenes suelen encontrarse en las aguas portuguesas, las caballas sub-adultas principalmente en las aguas españolas de la plataforma externa, mientras que las de mayor tamaño son detectadas en sus aguas más costeras, frente a Matagorda (ICES, 2021a,b,c; CANSECO, 2016; DE LA CRUZ *et al.*, 2022). La caballa atlántica presenta unos bajos niveles de presencia en el gdC y generalmente restringida a las aguas españolas y aguas orientales del Algarve (ICES, 2021a,b; CANSECO, 2016; DE LA CRUZ *et al.*, 2022). El jurel blanco (*T. mediterraneus*) se distribuye principalmente

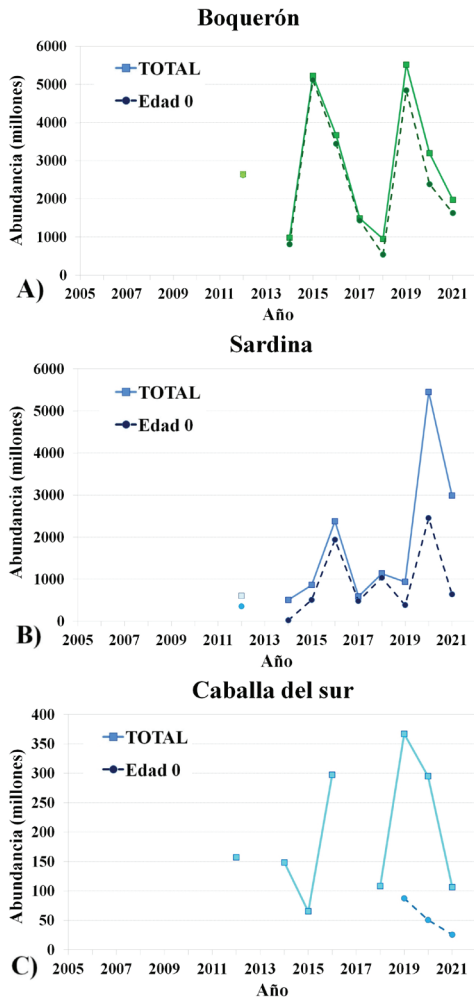


Figura 4. Series históricas de índices de abundancia (en millones de peces) para el total de la población y reclutas (fracción juvenil de edad 0) de A) boquerón, B) sardina y C) caballa del sur estimados en las campañas del IEO de evaluación acústica de recursos pelágicos del gdC de la serie otoñal “Ecocadiz-reclutas”.

por las aguas españolas de la plataforma interna-media (ICES, 2021a,b; CANSECO, 2016; DE LA CRUZ *et al.*, 2022), si bien en los últimos años está extendiéndose por las aguas más orientales del Algarve. En época estival su población está básicamente compuesta por peces adultos. Los jureles común y negro son especies que registran sus mayores densidades en las aguas portuguesas (ICES, 2021a,b; CANSECO, 2016; DE LA CRUZ *et al.*, 2022).

#### 2.4. Explotación pesquera

La explotación de estas especies en del gdC se realiza tradicionalmente en una pesquería de bajura realizada con arte de cerco de jareta o traña. La flota española es la principal responsable de esta pesquería. El IEO monitoriza estas pesquerías y la biología de sus principales especies objetivo desde mediados de los años 80 del siglo pasado (MILLÁN, 1992, 1999; URIARTE *et al.*, 1996; RAMOS & MILLÁN, 2004). La principal especie objetivo es el boquerón, seguida por la sardina y la caballa del sur. Actualmente (datos de la pesquería en 2021) la flota de cerco suratlántica española está compuesta por unas 73 unidades que se dedican, ya sea de manera permanente o estacional, a esta modalidad de pesca (ICES, 2022). No obstante lo anterior, la diversidad tanto de las flotas que operan en nuestro Caladero Nacional como la de las

especies explotadas (Tabla I), dan lugar a diferentes perfiles de captura y estrategias de pesca que aportan una marcada diversidad a esta pesquería (SILVA *et al.*, 2007).

Las estadísticas pesqueras que se presentan en este estudio son las reportadas por el Sistema de Información Andaluz de Producción Pesquera (IDAPES) de la Consejería de Agricultura, Ganadería, Pesca y Desarrollo Sostenible de la Junta de Andalucía. Esta información puede diferir de la reportada oficialmente por la

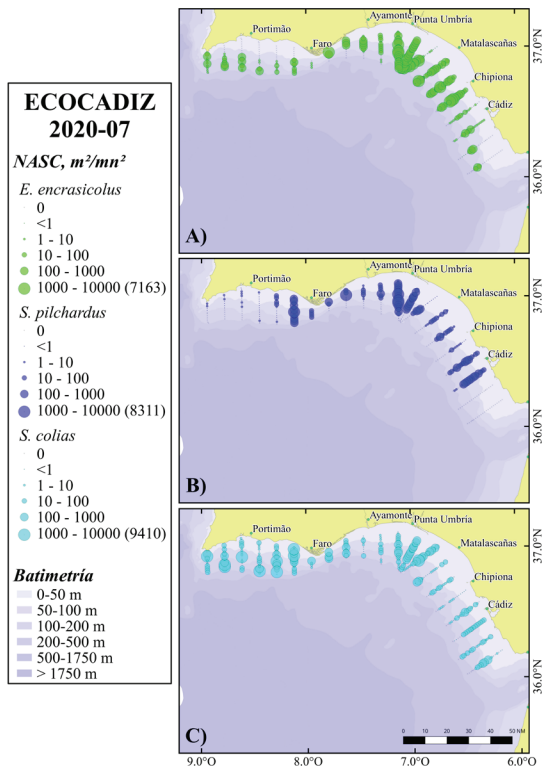


Figura 5. Mapa de distribución de la energía acústica (m<sup>2</sup> de eco-integración/mn<sup>2</sup>) atribuida a A) boquerón (arriba), B) sardina (centro) y C) caballa del sur (abajo) durante la campaña "Ecocadiz 2020-07" (01-14 agosto 2020).

Secretaría General de Pesca, pero en términos generales ofrece una buena imagen de la pesquería y de sus tendencias. En su historia reciente (1993-2020), la biomasa total desembarcada anualmente en esta pesquería ha ascendido por término medio a unas 13,4 mil toneladas aproximadamente, si bien la pesquería ha mostrado claros altibajos (Figura 6). Así, en los últimos años, tras un periodo de relativamente elevadas capturas de boquerón (2011-2016) y sardina (2011-2014), ambas especies han venido experimentando descensos progresivos en sus desembarcos hasta 2019, tendencia mucho más acusada en la sardina, como ya se ha señalado anteriormente. En el caso de las caballas el periodo de elevadas capturas, iniciado también en 2011, se prolonga hasta 2015, si bien muestra también a partir de entonces una tendencia decreciente. Al menos para el boquerón y sardina los

desembarcos de 2020 experimentaron un relativo ascenso, que parece mantenerse en los últimos años, tendencia que, sin embargo, no se corresponde con lo descrito para sus niveles poblacionales.

Aunque la especie objetivo es el boquerón, en términos de peso desembarcado es la sardina la especie más importante (40% del total anual desembarcado), seguida por el boquerón (33%), las caballas (19%; la casi totalidad correspondería a la caballa del sur) y los jureles (5%). La pesquería de cerco muestra un claro carácter secuencial en cuanto a la estacionalidad de los desembarcos de las principales especies. El boquerón es explotado principalmente en los meses de finales de primavera y verano, la caballa del sur es una especie eminentemente estival, mientras que la sardina es capturada principalmente en los meses de verano-principios de otoño (Figura 6).



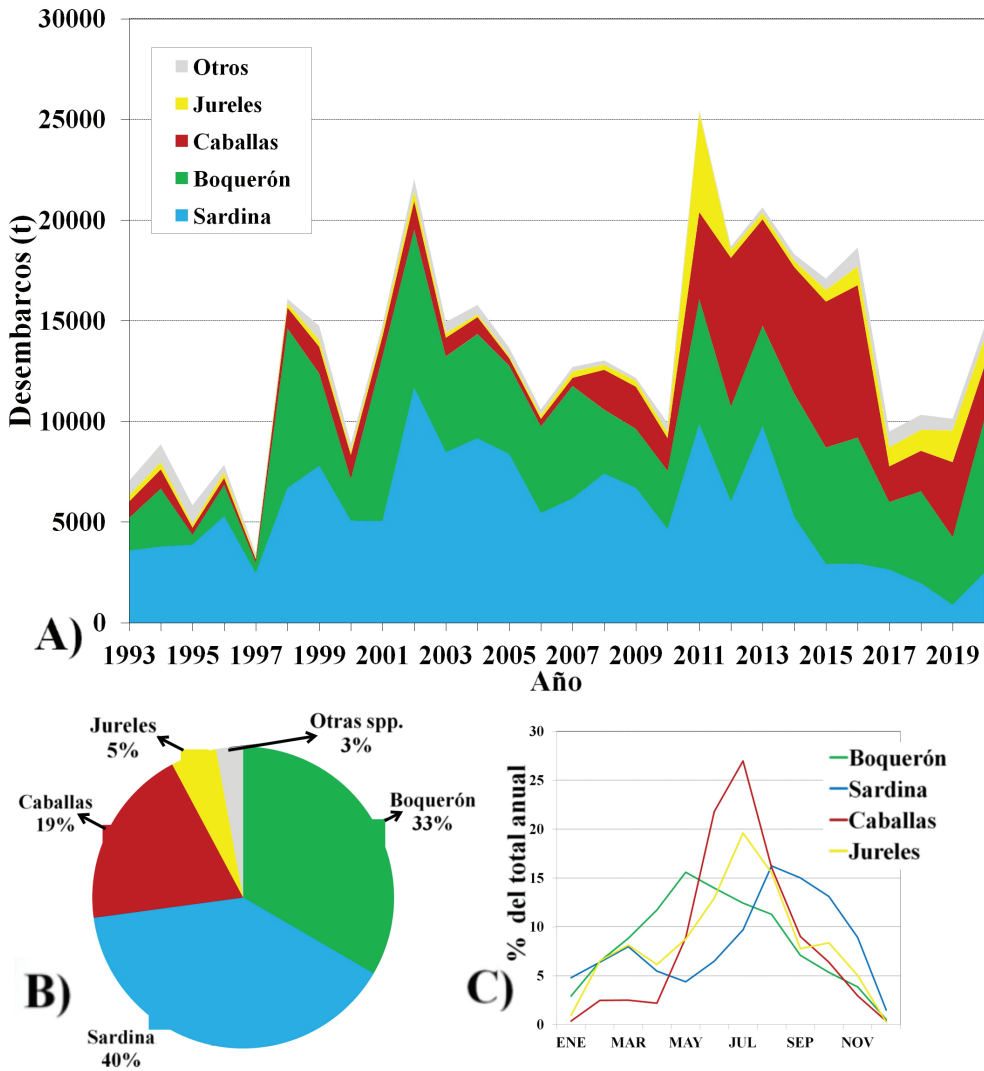


Figura 6. Pesquería de cerco suratlántica española. A) serie histórica de desembarcos (1993-2020). B) composición específica de los desembarcos para el promedio del periodo 2000-2020 y C) estacionalidad de los desembarcos de las principales especies, estimada a partir de la importancia relativa del promedio de los desembarcos mensuales para el mismo periodo (derecha). Fuente: IDAPES e IEO.

## 2.5. El estado de los stocks

Los peces pelágicos de pequeño tamaño constituyen la principal riqueza de los océanos. Su comportamiento gregario los hace muy vulnerables a los métodos de pesca actuales y su intensa explotación los conduce a menudo a situaciones de sobrepesca, especialmente en periodos de condiciones ambientales desfavorables para sus stocks.

Cada año, investigadores del IEO analizan conjuntamente con otros colegas europeos la información biológico-pesquera obtenida rutinariamente de los stocks de estas especies, junto con las estimas proporcionadas por los métodos directos de evaluación, en el marco de los Grupos de Expertos en Evaluación de Stocks del *Consejo Internacional para la Exploración del Mar* (CIEM-ICES). Los resultados de estas evaluaciones permiten al ICES proporcionar asesoramiento científico a la Comisión Europea sobre el estado de estos stocks y su explotación sostenible. El estado de estos stocks se define en relación a unos puntos de referencia límites (*lim*), precautorios (*pa*) u objetivo (caso del Rendimiento Máximo Sostenible, RMS), tanto para la biomasa (*B*) como para la mortalidad pesquera (*F*). El stock de boquerón que nos ocupa es el que se distribuye por la División 9a del ICES (Rías Baixas-cabo de Trafalgar). Actualmente se da consejo para dos componentes geográficos: el componente oeste (aguas gallegas y portuguesas de la fachada atlántica de la Península Ibérica) y el componente sur (aguas del gdC). El stock de sardina ibero-atlántica se extiende por la División 9a antes citada y las aguas de la Subárea 8c (Cantábrico). El stock del jurel del sur corresponde también a las aguas de la División 9a, mientras que para el stock de caballa del sur aún no están definidos sus límites en aguas atlánticas europeas (ICES, 2021c).

De manera sumaria las evaluaciones más recientes (ICES, 2022) indican que el stock de sardina ibero-atlántica, tras un periodo de crisis, muestra signos de recuperación. La biomasa adulta se encuentra por encima de los puntos de referencia límites, precautorio y objetivo y la mortalidad por pesca, aún elevada, por encima de los puntos objetivo y precautorio, pero por debajo de la  $F_{lim}$ . No obstante lo anterior, ICES considera que el stock se encuentra en un régimen de baja productividad y en el caso de la población local del gdC las tendencias recientes son preocupantes (Figura 4). El componente sur del boquerón de la 9a muestra incluso un estado alarmante, al encontrarse la biomasa del stock reproductor por debajo de los puntos precautorio y límite, representando un descenso del 71% en 2022 respecto a las estimas poblacionales de los dos años previos. Para el caso del jurel del sur de la 9a, la biomasa adulta se encuentra por encima de los puntos de referencia límites, precautorio y objetivo y la mortalidad por pesca por debajo de la FRMS objetivo. Sin embargo, ICES advierte que el consejo de capturas se refiere al jurel común *Trachurus*, mientras que el TAC se establece para el conjunto de especies de jurel (*Trachurus* spp.), lo que impide un control efectivo de la explotación de cada una de esas especies, pudiendo llevar a la sobre-explotación de alguna de ellas. La caballa del sur aún no dispone de una evaluación formal que permita conocer el estado de sus poblaciones en aguas europeas, aunque se han realizado algunos ejercicios exploratorios de evaluación (ICES, 2021c).

## BIBLIOGRAFÍA

- BALDÓ, F., GARCÍA-ISARCH, E., JIMÉNEZ, M. P., ROMERO, Z., SÁNCHEZ-LAMADRID, A. & CATALÁN, I.A. 2006. Spatial and temporal distribution of the early life stages of three commercial fish species in the North Eastern shelf of the Gulf of Cádiz. *Deep Sea Research Part II*, 53 (11–13): 1391–1401.
- BAKUN, A. 1996. *Patterns in the Ocean: Ocean Processes and Marine Population Dynamics*. University of California Sea Grant, San Diego, California, USA, in cooperation with Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, La Paz, Baja California Sur, México.
- BEN-TUVIA, A. 1995. Biological characteristics of middle-sized pelagic fishes. *Scientia Marina*, 59 (3–4): 205–209.
- BLAXTER, J.H.S. & HUNTER, J.R. 1982. The biology of the clupeoid fishes. *Advances in Marine Biology*, 20: 1–223.
- CANSECO, J.A. 2016. *Life history traits and spatial patterns of five mid-size pelagic fish species of the Gulf of Cadiz*. Tesis de Máster. Universidad de Cádiz.
- CASAUCAO, A., GÓNZALEZ-ORTEGÓN, E., JIMÉNEZ, M.P., TELES-MACHADO, A., PLECHA, S., PELIZ, A. J. & LAIZ, I. 2021. Assessment of the spawning habitat, spatial distribution, and Lagrangian dispersion of the European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) early stages in the Gulf of Cadiz during an apparent anomalous episode in 2016. *Science of the Total Environment*, 781, 146530. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.146530>.
- CATALÁN, I.A., RUBÍN, J.P., NAVARRO, G. & PRIETO, L. 2006. Larval fish distribution in two different hydrographic situations in the Gulf of Cadiz. *Deep-Sea Research Part II*, 53 (11–13): 1377–1390.
- CRIDO-ALDEANUEVA, F., GARCÍA-LAFUENTE, J., NAVARRO, G. & RUIZ, J. 2009. Seasonal and inter-annual variability of the surface circulation in the eastern Gulf of Cadiz (SW Iberia). *Journal of Geophysical Research*, 114, C01011, doi:10.1029/2008JC005069.
- CURY, P., BAKUN, A., CRAWFORD, R.J.M., JARRE, A., QUIÑONES, R.A., SHANNON L.J. & VERHEYE, H.M. 2000. Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in “wasp-waist” ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, 57: 603–618.
- DE CARVALHO-SOUZA, G.F., GONZALEZ-ORTEGON E., BALDO, F., VILAS, C., DRAKE, P. & LLOPE, M. 2019. Natural and anthropogenic effects on the early life stages of European anchovy in one of its Essential Fish Habitats, the Guadalquivir estuary. *Marine Ecology Progress Series*, 617–618: 67–79. <https://doi.org/10.3354/meps12562>.
- DE LA CRUZ, A., RAMOS, F., TORNERO, J., RINCÓN, M.M., JIMENEZ, M.P. & ARROYO, G.M. 2022. Seabird distribution is better predicted by abundance of prey than oceanography. A case study in the Gulf of Cadiz (SW, Iberian Peninsula). *ICES Journal of Marine Science*, 79 (1): 204–217. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsab256>.
- DORAY, M., BOYRA, G. & VAN DER KOOIJ, J. (Eds.), 2021. ICES Survey Protocols – Manual for acoustic surveys coordinated under the ICES Working Group on Acoustic and Egg Surveys for Small Pelagic Fish (WGACEGG). 1st Edition. *ICES Techniques in Marine Environmental Sciences*, 64: 1–100. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.7462>.
- DRAKE, P., ARIAS, A. M., BALDÓ, F., CUESTA, J.A., RODRÍGUEZ, A., SILVA-GARCÍA, A., SOBRINO, I., GARCÍA-GONZÁLEZ, D. & FERNÁNDEZ-DELGADO, C. 2002. Spatial and Temporal Variation of the Nekton and Hyperbenthos from a Temperate European Estuary with Regulated Freshwater Inflow. *Estuaries*, 25: 451–468.

- DRAKE, P., BORLÁN, A., GONZÁLEZ-ORTEGÓN E., BALDÓ, F., VILAS, C. & FERNÁNDEZ-DELGADO, C. 2007. Spatio-temporal distribution of early life stages of the European anchovy *Engraulis encrasicolus* L. within a European temperate estuary with regulated freshwater inflow: effects of environmental variables. *Journal of Fish Biology*, 70: 1689–1709.
- FERNÁNDEZ-DELGADO, C., BALDÓ, F., VILAS, C., GARCÍA-GONZÁLEZ, D., CUESTA, J.A., GONZÁLEZ-ORTEGÓN, E. & DRAKE, P. 2007. Effects of the river discharge management on the nursery function of the Guadalquivir river estuary (SW Spain). *Hydrobiologia*, 587: 125–136.
- GARCÍA-LAFUENTE, J. & RUIZ, J. 2007. The Gulf of Cadiz pelagic ecosystem: A review. *Progress in Oceanography*, 74: 228–251.
- GARCÍA-SEOANE, E., MARQUES, V., SILVA, A. & ANGÉLICO, M.M. 2019. Spatial and temporal variation in pelagic community of the western and southern Iberian Atlantic waters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 221: 147–155. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.03.018>.
- GAREL, E., LAIZ, I., DRAGO, T. & RELVAS, P. 2016. Characterization of coastal counter-currents on the inner shelf of the Gulf of Cadiz. *Journal of Marine Systems*, 155: 19–34.
- GONZÁLEZ-ORTEGÓN, E., BALDÓ, F., ARIAS, A.M., CUESTA J.A., FERNÁNDEZ-DELGADO, C., VILAS, C. & DRAKE, P. 2015. Freshwater scarcity effects on the aquatic macrofauna of a European Mediterranean climate estuary. *The Science of the Total Environment*, 503–504: 213–221.
- ICES. 2012. Report of the Working Group on Small Pelagic Fishes, their Ecosystems and Climate Impact (WGSPEC), 27 February – 2 March 2012, Fuengirola, Spain. *ICES CM 2012/SSGEF*, 10: 1–63.
- ICES. 2017. Interim Report of the Working Group on Ecosystem Assessment of Western European Shelf Seas. *ICES WGEAWESS REPORT 2017* (24–28 April 2017. Lisbon, Portugal). *ICES CM 2017/IEASG*, 02: 1–23.
- ICES. 2021a. Working Group on Southern Horse Mackerel Anchovy and Sardine (WGHAN-SA). *ICES Scientific Reports*. 3(55): 1–689. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.8138>.
- ICES. 2021b. Working Group on Acoustic and Egg Surveys for small pelagic fish in NE Atlantic (WGACEGG; outputs from 2020 meeting). *ICES Scientific Reports*. 3(76): 1–706. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.8234>.
- ICES. 2021c. Second Workshop on Atlantic chub mackerel (*Scomber colias*) (WKCOLIAS2). *ICES Scientific Reports*. 3:18. 231 pp. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.8142>.
- ICES. 2022. Working Group on Southern Horse Mackerel, Anchovy and Sardine (WGHAN-SA). Draft report. *ICES Scientific Reports*. 4:51. 354 pp. <http://doi.org/10.17895/ices.pub.19982720>.
- LLOPE, M. 2017. The ecosystem approach in the Gulf of Cadiz. A perspective from the southernmost European Atlantic regional sea. *ICES Journal of Marine Science*, 74 (1): 382–390. doi:10.1093/icesjms/fsw165.
- LLOPE, M., DE CARVALHO-SOUZA, G.F., BALDÓ, F., GONZÁLEZ-CABRERA, C., JIMÉNEZ, M.P., LICANDRO, P. & VILAS, C. 2020. Gulf of Cadiz zooplankton: community structure, zonation and temporal variation. *Progress in Oceanography*, 186, 102379. <https://doi.org/10.1016/j.pcean.2020.102379>.
- MARTINS, M.M., SKAGEN, D., MARQUES, V., Z WOLINSKI, J. & SILVA, A. 2013. Changes in the abundance and spatial distribution of the Atlantic chub mackerel (*Scomber colias*) in the pelagic ecosystem and fisheries off Portugal. *Scientia Marina*, 77 (4): 551–563.
- MASSÉ, J., URIARTE, A., ANGÉLICO M.M. & CARRERA, P. (Eds.), 2018. Pelagic survey series for sardine and anchovy in ICES subareas 8 and 9 – Towards an ecosystem approach. *ICES Cooperative Research Report*, 332: 1–268. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.4599>.

- MILLÁN, M. 1992. Descripción de la pesquería de cerco en la Región Sur-atlántica Española y Atlántico-Norte Marroquí. *Informes Técnicos Instituto Español Oceanografía* 136: 1-70.
- 1999. Reproductive characteristics and condition status of anchovy (*Engraulis encrasicolus*, L.) from the Bay of Cadiz (S.W. Spain). *Fisheries Research*, 41: 73-86.
- NAVARRO, G. & RUIZ, J. 2006. Spatial and temporal variability of phytoplankton in the Gulf of Cadiz through remote sensing images. *Deep Sea Research Part II*, 53 (11-13): 1241-1260.
- PAULY, D., CHRISTENSEN, V., DALSGAARD, J., FROESE, R. & TORRES, FJR. 1998. Fishing down marine food webs. *Science*, 279: 860-863.
- PELIZ, A., MARCHESIELLO, P., SANTOS, A. M.P., DUBERT, J., TELES-MACHADO, A. & ALMEIDA M., LE CANN, M. 2009. Surface circulation in the Gulf of Cadiz: 2. Inflow-outflow coupling and the Gulf of Cadiz slope current. *Journal of Geophysical Research*, 114, C03011. doi: 10.1029/2008JC004771.
- PRIETO, L., NAVARRO, G., RODRÍGUEZ-GÁLVEZ, S., HUERTAS, I. E., NARANJO, J.M. & RUIZ, J. 2009. Oceanographic and meteorological forcing of the pelagic ecosystem on the Gulf of Cadiz shelf (SW Iberian Peninsula). *Continental Shelf Research*, 29: 2122-2137.
- RAMOS, F. & MILLÁN, M. 2004. Biología y pesca de los principales recursos pelágicos del Golfo de Cádiz. Páginas 100-170. En: MORALES, J., MATA, A. J., RODRÍGUEZ, A., REVILLA, C. (Eds.). *Acuicultura, pesca y marisqueo en el Golfo de Cádiz* (Formato CD). Consejería de Agricultura y Pesca. Junta de Andalucía. Sevilla (España).
- RUIZ, J., GARCÍA-ISARCH E., NAVARRO G., PRIETO L., JUÁREZ, A., MUÑOZ, J.L., SÁNCHEZ LAMADRID, A., RODRÍGUEZ, S., NARANJO, J.M. & BALDÓ F. 2006. Meteorological forcing and ocean dynamics controlling *Engraulis encrasicolus* early life stages and catches in the Gulf of Cadiz. *Deep Sea Research Part II*, 53 (11-13): 1363-1376.
- RUIZ, J., MACÍAS, D., NAVARRO, G. 2017. Natural forcings on a transformed territory overshoot thresholds of primary productivity in the Guadalquivir estuary. *Continental Shelf Research*, 148: 199-207. <http://dx.doi.org/10.1016/j.csr.2017.09.002>.
- SILVA, A., SKAGEN, D.W., URIARTE, A., MASSÉ, J., SANTOS, M.B., MARQUES, V., CARRERA, P., BEILLOIS, P., PESTANA, G., PORTEIRO, C., STRATOUDAKIS, Y. 2009. Geographic variability of sardine dynamics in the Iberian Biscay region. *ICES Journal of Marine Science*, 66: 495-508. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn225>
- SILVA, L., CASTRO, J., RAMOS, F. & PUNZÓN, A. 2007. Identification of métiers in the Gulf of Cadiz Spanish purse-seine fishery (ICES Subdivision IXa-South). Working document presented to the ICES Working Group on the Assessment of Mackerel, Horse Mackerel, Sardine and Anchovy. *ICES, C.M. 2007/ACFM*:31.
- TORRES, M.A., COLL, M., HEYMANS, J. J., CHRISTENSEN, V. & SOBRINO, I. 2013. Food-web structure of and fishing impacts on the Gulf of Cadiz ecosystem (South-western Spain). *Ecological Modelling*, 265: 26-44.
- URIARTE, A., PROUZET, P. & VILLAMOR, B. 1996. Biscay and Ibero Atlantic anchovy populations and their fisheries. *Scientia Marina*, 60 (2): 237-255.
- WHITEHEAD, P.J.P. 1985. FAO species catalogue. Vol. 7. Clupeoid fishes of the world. An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, anchovies and wolfherrings. Part 1 - Chirocentridae, Clupeidae and Pristigasteridae. *FAO Fisheries Synopsis*, 125 (7, Part 1): 1-303.
- WHITEHEAD, P.J.P., NELSON, G.J. & WONGRATANA, T. 1988. FAO species catalogue. Vol. 7. Clupeoid fishes of the world (Suborder Clupeoidei). An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, anchovies and wolf-herrings. Part 2. *Engraulidae*. *FAO Fisheries Synopsis*, 125 (7, Part 2): 305- 579.

# Patrones de distribución espacio-temporal de especies ícticas demersales circalitorales y batiales en el mar de Alborán

## *Spatio-temporal distribution patterns of circalittoral and bathyal demersal fish species in the Alboran Sea*

**C. García-Ruiz\*, C. Ciércoles, M. González, P. Torres, J.M. Serna  
& J. L. Rueda**

Centro Oceanográfico de Málaga, Instituto Español de Oceanografía (IEO-CSIC). Puerto Pesquero  
s/n. 29.640 Fuengirola, Málaga.

\*cristina.garcia@ieo.csic.es

**PALABRAS CLAVE:** mar de Alborán, golfo de Vera, especies demersales, campaña de arrastre de fondo, fondos blandos.

**KEYWORDS:** Alboran Sea, Gulf of Vera, demersal species, bottom trawl survey, soft bottoms.

### RESUMEN

Este estudio constituye un análisis de la distribución espacio-temporal de una selección de especies ícticas demersales de fondos blandos del norte del mar de Alborán entre los 30 y los 800 m de profundidad. Los datos analizados proceden de una serie de 28 campañas de arrastre de fondo anuales, MEDITS (1994-2022). En cuatro agrupaciones del área (plataforma interna y externa; talud superior y medio) se han seleccionado las tres especies más representativas y se ha realizado un análisis geográfico comparando la distribución de dichas especies en tres sectores del área de estudio: Alborán occidental, Alborán oriental y golfo de Vera. Así mismo, se ha analizado su variabilidad interanual. Los resultados obtenidos ponen de manifiesto que no existe un patrón común para la distribución espacial de las especies analizadas. Las más representativas en la plataforma interna fueron más abundantes en Alborán oriental, mientras que las del talud superior fueron más abundantes en el golfo de Vera. Las tres especies más representativas en el talud medio mostraron diferencias significativas en los tres sectores: *Galeus melastomus* y *Nezumia aequalis* fueron muy abundantes en el mar de Alborán y *Phycis blennoides* en el golfo de Vera. *Capros aper* presentó importantes oscilaciones interanuales con una elevada abundancia en la plataforma externa de toda el área y, particularmente en la zona cercana al estrecho de Gibraltar, durante los primeros años de muestreo. *Scyliorhinus canicula* registró un aumento de capturas significativas a lo largo del periodo de estudio mientras que *Phycis blennoides* registró una disminución en el área occidental.



## ABSTRACT

This study is an analysis of the spatio-temporal distribution of some demersal fish species from soft bottoms of the northern Alboran Sea between 30 and 800 m depth. The analyzed data come from a series of 28 bottom trawl surveys, MEDITS (1994-2022). In four assemblages of the study area (inner and outer shelf; upper and middle slope) the three most representative species were selected and a geographical analysis has been carried out comparing the species distribution in the three sectors of the study area (western Alboran, eastern Alboran and Gulf of Vera). Likewise, the inter-annual variability has been analyzed. The results show that there is no common pattern for the spatial distribution of the analyzed species. The three most representative species in the inner shelf were more abundant in eastern Alborán while those of the upper slope were more abundant in the Gulf of Vera. Each one of the middle slope showed significant differences in the three sectors: *Galeus melastomus* and *Nezumia aequalis* were very abundant in the Alboran Sea and *Phycis blennoides* in the Gulf of Vera. *Capros aper* showed important inter-annual oscillations with a high abundance in the outer shelf of the whole area and particularly in the area close to the Strait of Gibraltar during the first years of sampling. *Scyliorhinus canicula* showed a significant increase in catches throughout the study period while *Phycis blennoides* showed a decrease in the Western area.

## 1. INTRODUCCIÓN

El mar de Alborán, zona de transición entre aguas atlánticas y mediterráneas, se extiende desde el estrecho de Gibraltar hasta una línea imaginaria que une el cabo de Gata (Almería-España) con el cabo Figalo (Orán-Argelia) (RODRÍGUEZ, 2011). Es la cuenca más occidental del Mediterráneo, conectando éste con el océano Atlántico a través del estrecho de Gibraltar. Representa la primera región del mar Mediterráneo que recibe el agua atlántica entrante y la última ocupada por el agua mediterránea que sale a través del estrecho de Gibraltar, mostrando estas dos masas de agua su máximo contraste en el mar de Alborán (PARRILLA & KINDER, 1987). El flujo de agua atlántica entrante, después de su entrada a través del Estrecho, constituye el denominado “chorro atlántico” y sigue una ruta hacia el este dando lugar a la formación de los dos giros anticiclónicos: El giro anticiclónico occidental que abarca casi todo el sector occidental de Alborán y el giro anticiclónico oriental, situado en la parte oriental del mar de Alborán (RAMÍREZ *et al.*, 2021). Cuando este último está bien desarrollado, llega a afectar a la zona de cabo de Gata (GARCÍA-MARTÍNEZ *et al.*, 2015). El mar de Alborán presenta una gran diversidad de estructuras y procesos oceanográficos. En el estrecho de Gibraltar, que presenta un importante papel regulador, se producen asimismo procesos de mezcla con importantes consecuencias sobre la producción primaria (RAMÍREZ *et al.*, en este volumen) que sugieren una fuerte influencia en los patrones de distribución biológica en el mar de Alborán (LEÓN, 2010). Todo ello hace que dicha área muestre, en un espacio muy reducido, grandes contrastes y zonas muy diferenciadas física y biológicamente (GARCÍA-MARTÍNEZ *et al.*, 2015; RAMÍREZ *et al.*, 2021).

En el mar de Alborán se produce una extraordinaria riqueza de comunidades faunísticas, tanto de invertebrados como de especies ícticas. El estudio de su ictiofauna es particularmente interesante por distintas razones (GARCÍA-RUIZ, 2012): 1) Abarca un área de gran influencia atlántica y de transición hacia el resto de la cubeta occidental mediterránea, actuando como una puerta con doble sentido por donde determinadas especies de distribución atlántica, anfiatlántica, cosmopolita o circumglobal, pueden entrar y salir, influyendo en la estabilidad de las comunidades establecidas. 2) Se caracteriza por la rareza o ausencia de ciertos endemismos mediterráneos y por la presencia, en cambio, de especies atlánticas que no se encuentran en otros lugares del Mediterráneo (PÉRÈS & PICARD, 1964). 3) Presenta notables peculiaridades, relacionadas con las masas de agua que entran y salen por el estrecho de Gibraltar, influyendo, con su distinta temperatura y salinidad, en las comunidades con características fisiológicas tolerantes o no a estos parámetros (especies eurihalinas, estenohalinas, euritermas y estenotermas). 4) El mar de Alborán es uno de los lugares del Mediterráneo occidental donde pueden encontrarse las tasas de producción primaria más elevadas (VARGAS-YÁÑEZ *et al.*, 2010; RODRÍGUEZ, 2011; RAMÍREZ *et al.*, 2021).

En relación con las actividades de investigación marina en el mar de Alborán, PÉREZ-RUBÍN (2011) realiza un completo trabajo de revisión relativo a las investigaciones llevadas a cabo en dicha zona desde 1911. En relación a las comunidades de peces demersales, destaca el trabajo de GIL DE SOLA (1999), el cual presentó un estudio estacional centrado en la distribución batimétrica, abundancia y espectros de tamaño de la ictiofauna del mar de Alborán. Se pueden encontrar, asimismo, trabajos relacionados con la actualización de inventarios correspondientes al Mediterráneo ibérico (LLORIS *et al.*, 2000), u otros con un enfoque sobre varios lugares del Mediterráneo, englobando el mar de Alborán como área de estudio (GAERTNER *et al.*, 2005; 2007). Posteriormente se encuentran los trabajos de GARCÍA-RUIZ (2012) y GARCÍA-RUIZ *et al.* (2015) centrados en las comunidades y en la diversidad ictiofaunística del mar de Alborán.

El objetivo del presente trabajo es el análisis de la distribución espacio-temporal de las especies ícticas demersales más representativas de fondos sedimentarios circalitorales y batiales del norte del mar de Alborán incluyendo una serie histórica que abarca desde 1994 hasta 2022. Contribuye a aumentar el conocimiento científico de un conjunto de especies ícticas que constituyen una parte importante del ecosistema para contribuir a mejorar la conservación de los recursos en el área de estudio.

El análisis está basado en los datos de las campañas oceanográficas MEDITS (International bottom trawl survey in the Mediterranean) (BERTRAND *et al.*, 2002) que, desde 1994 proporcionan información sobre especies demersales y epibentónicas de fondos arrastrables de la parte norte del mar de Alborán. En dicha cuenca, se desarrollan una gran variedad de técnicas de pesca, de las cuales la de arrastre

de fondo es una de las más utilizadas y es la responsable de las mayores capturas de especies demersales en la zona. Algunas de las analizadas en el presente trabajo son objetivo de la flota comercial; otras forman parte de las capturas de la misma como by-catch o descartes (GONZÁLEZ-AGUILAR *et al.*, 2021). El estado de muchas de las especies comerciales se evalúa periódicamente en el seno de la GFCM (*General Fisheries Commission for the Mediterranean*) y del STECF (*Scientific, Technical and Economic Committee for Fisheries*) y esta información se utiliza para la gestión de las pesquerías. Dicha gestión está evolucionando hacia un enfoque ecosistémico y debe centrarse no únicamente en especies objetivo de las pesquerías sino también en otros componentes, (p.ej. especies que no son objetivo de la flota comercial, especies vulnerables, etc.) (PIKITCH *et al.*, 2004). Existe una gran laguna de información respecto a las especies que no son objetivo de la pesca siendo necesaria más información acerca de ellas ya que en muchos casos pueden llegar a tener un estado de explotación superior que las objetivo (ORDINAS, 2015).

## 2. MATERIAL Y MÉTODOS

La información recogida en el presente trabajo ha sido recopilada a partir de un total de 28 campañas oceanográficas MEDITS (años 1994-2019 y 2021-2022) realizadas todas ellas en primavera. El área de trabajo abarca la totalidad de los fondos arrastrables del mar de Alborán y golfo de Vera comprendidos entre los 30 y los 800 metros de profundidad. Las estaciones de muestreo se distribuyen aplicando un esquema de muestreo aleatorio estratificado, basado en la profundidad, con los siguientes límites batimétricos: 30, 50, 100, 200, 500 y 800. El arte de pesca utilizado para llevar a cabo los muestreos es un aparejo de arrastre bentónico “GOC-73”, diseñado para pescas con fines experimentales (BERTRAND *et al.*, 2002).

En cada una de las agrupaciones identificadas, plataforma interna (30-100 m), plataforma externa (101-200 m), talud superior (201-500 m) y talud medio (501-800 m) (GARCÍA-RUIZ *et al.*, 2015) se han seleccionado las 3 especies más representativas (Tabla I) tanto en términos de abundancia, biomasa y teniendo en cuenta asimismo, su frecuencia de aparición a lo largo de la serie histórica. Posteriormente se han realizado mapas del área de estudio con la distribución de los valores de abundancia estandarizada para cada especie (número/km<sup>2</sup>); en dichos mapas se ha incluido el golfo de Vera a fin de comparar la distribución de las especies en el mar de Alborán (área con mayor afinidad atlántica) y golfo de Vera (con mayor carácter mediterráneo). Esta última área incluye desde cabo de Gata (Almería) a cabo de Palos (Cartagena, Murcia) y constituye igualmente, un lugar estratégico al tratarse de una zona de transición entre el mar de Alborán y el resto de las cuencas mediterráneas (MAS, 1997). A fin de comprobar la existencia de diferencias significativas en los valores de abundancia de las especies entre sectores geográficos y entre años de muestreos, se ha realizado una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. Para los análisis geo-

gráficos el área de estudio se ha dividido en: Sector occidental de Alborán, Sector oriental de Alborán y golfo de Vera, siendo el cabo de Tres Forcas y la isla de Alborán, alineados sobre la longitud 3°O, los que señalan la división del mar de Alborán en una cuenca occidental y oriental (RODRÍGUEZ, 2011). Los análisis temporales se han llevado a cabo para los sectores del mar de Alborán occidental y oriental. Los nombres científicos de las especies siguen la nomenclatura de *Word Register of Marine Species* (WoRMS, 2022).

Tabla I. Especies ícticas más representativas en cada una de las agrupaciones identificadas en GARCÍA-RUIZ et al. (2015). Distribución geográfica (Dist.Geog.): Atr.: Atlántico tropical; Anf.: Anfiatlántica; Abo.: Atlántico boreal; End.: Endémica (GARCÍA-RUIZ, 2012)

Agrupación	Especies	Dist.Geog.
30-100 m Plataforma Interna	<i>Boops boops</i> (Linnaeus, 1758)	Atr.
	<i>Pagellus acarne</i> (Risso, 1827)	Atr.
	<i>Serranus hepatus</i> (Linnaeus, 1758)	Atr.
101-200 m Plataforma Externa	<i>Capros aper</i> (Linnaeus, 1758)	Abo.
	<i>Scyllorhinus canicula</i> (Linnaeus, 1758)	Atr.
	<i>Merluccius merluccius smiridus</i> Rafinesque, 1810	End.
201-500 m Talud Superior	<i>Coelorinchus caelorhincus</i> (Risso, 1810)	Anf.
	<i>Helicolenus dactylopterus</i> (Delaroche, 1809)	Anf.
	<i>Phycis blennoides</i> (Brünnich, 1768)	Abo.
501-800 m Talud Medio	<i>Galeus melastomus</i> Rafinesque, 1810	Abo.
	<i>Nezumia aequalis</i> (Günther, 1878)	Anf.
	<i>Phycis blennoides</i> (Brünnich, 1768)	Abo.

### 3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En el presente trabajo, tal y como se ha comentado en la sección anterior, se han seleccionado las especies ícticas demersales más representativas en el área de estudio. En términos geográficos, todas ellas, a excepción de la subespecie *Merluccius merluccius smiridus* Rafinesque, 1810, presentan una distribución atlántica (Tabla I). GAERTNER et al. (2005), en su estudio realizado desde el estrecho de Gibraltar hasta el golfo de León, ponen de manifiesto la marcada influencia atlántica en las especies ícticas del mar de Alborán. El elevado número de dichas especies se ha puesto asimismo de manifiesto por GARCÍA-RUIZ et al. (2015); en dicho trabajo, el número de especies y subespecies que presentan una distribución atlántica constituye un 75% del total entre las atlántico-europeas, las atlántico-africanas y las anfiatlánticas. Previamente dicha influencia atlántica había sido demostrada para especies de in-

vertebrados como briozoos (HARMELIN & D'HONDT, 1993), esponjas (MALDONADO & URIZ, 1995), hidrozoos (MEDEL & LÓPEZ-GONZÁLEZ, 1996) y crustáceos (ABELLÓ *et al.*, 2002). Todos estos trabajos son consistentes con el de PÉRÈS & PICARD (1964) que observaron un elevado índice de especies de afinidad atlántica en la macrofauna del mar de Alborán. En nuestro trabajo no se ha identificado ninguna especie “lessepsiana”, a pesar del incremento de las mismas que ha sido registrado en otras áreas mediterráneas debido a su entrada desde el mar Rojo (TUSET *et al.*, 2012).

El análisis de la distribución de las especies pone de manifiesto diferentes patrones espacio-temporales para cada una de las mismas: En la plataforma interna (30-100 m) las especies más representativas (Tabla I; Figuras 1A; 2A; 3A) fueron *Boops boops* (Linnaeus, 1758), *Pagellus acarne* (Risso, 1827) y *Serranus hepatus* (Linnaeus, 1758), todas ellas de distribución atlántica (Tabla I) y de latitudes subtropicales (FROESE & PAULY, 2022). Dichas especies fueron capturadas a lo largo de toda el área de estudio presentando diferencias significativas entre sectores ( $\chi^2=13,09$ ,  $p<0,05$ ;  $\chi^2=5,94$ ,  $p<0,05$ ;  $\chi^2=20,65$ ,  $p<0,05$ , respectivamente) con mayores valores de abundancia media en el sector oriental de Alborán debido a las elevadas capturas que se registraron en los muestreos realizados en Roquetas, Adra y punta Entinas (Almería). *P. acarne* presentó una elevada abundancia, asimismo, en el área próxima al estrecho de Gibraltar. Este patrón de distribución de *P. acarne* parece ser persistente en el tiempo; BARO (1996) establece que la población de dicha especie en el área estudiada se concentra en dos zonas bien delimitadas: una en las proximidades del estrecho de Gibraltar y la otra al oeste del golfo de Almería. Según dicho autor, esta distribución espacial mantiene bastante constancia en todas las épocas del año. Las diferentes características oceanográficas entre ambas zonas, plantean una duda razonable sobre la posibilidad de que estas concentraciones correspondan a dos pequeñas unidades de stock independientes (BARO, 1996). Ninguna de las tres especies presenta diferencias significativas interanuales.

En la plataforma externa (101-200 m) (Tabla I; Figuras 1B; 2B; 3B) las tres especies más representativas son *Capros aper* (Linnaeus, 1758), *Scyllorhinus canicula* (Linnaeus, 1758) y *M. merluccius*. (Tabla I), sin que se haya podido identificar un patrón de distribución común para las mismas. A diferencia de *S. canicula* y *M. merluccius* ( $\chi^2=24,75$ ,  $p<0,05$ ;  $\chi^2=33,54$ ,  $p<0,05$ , respectivamente), *C. aper* no presenta diferencias significativas entre los diferentes sectores; esta ausencia de diferencias contrasta con las que presenta en la plataforma interna donde es una de las especies que muestra mayores diferencias espaciales: hasta los 50 m sólo se captura en Estepona; entre los 50-100 m es una de las especies dominantes de la captura total; sin embargo, en la cuenca oriental y golfo de Vera las capturas en este intervalo de profundidad son muy escasas, prácticamente nulas. Entre los 101-200 m *C. aper* es muy abundante a lo largo de toda el área de estudio. Entre los 201-500 m es más abundante en el sector del golfo de Vera. Esta tendencia de la especie a localizarse a mayor profundidad hacia el este en el área de estudio podría estar relacionada



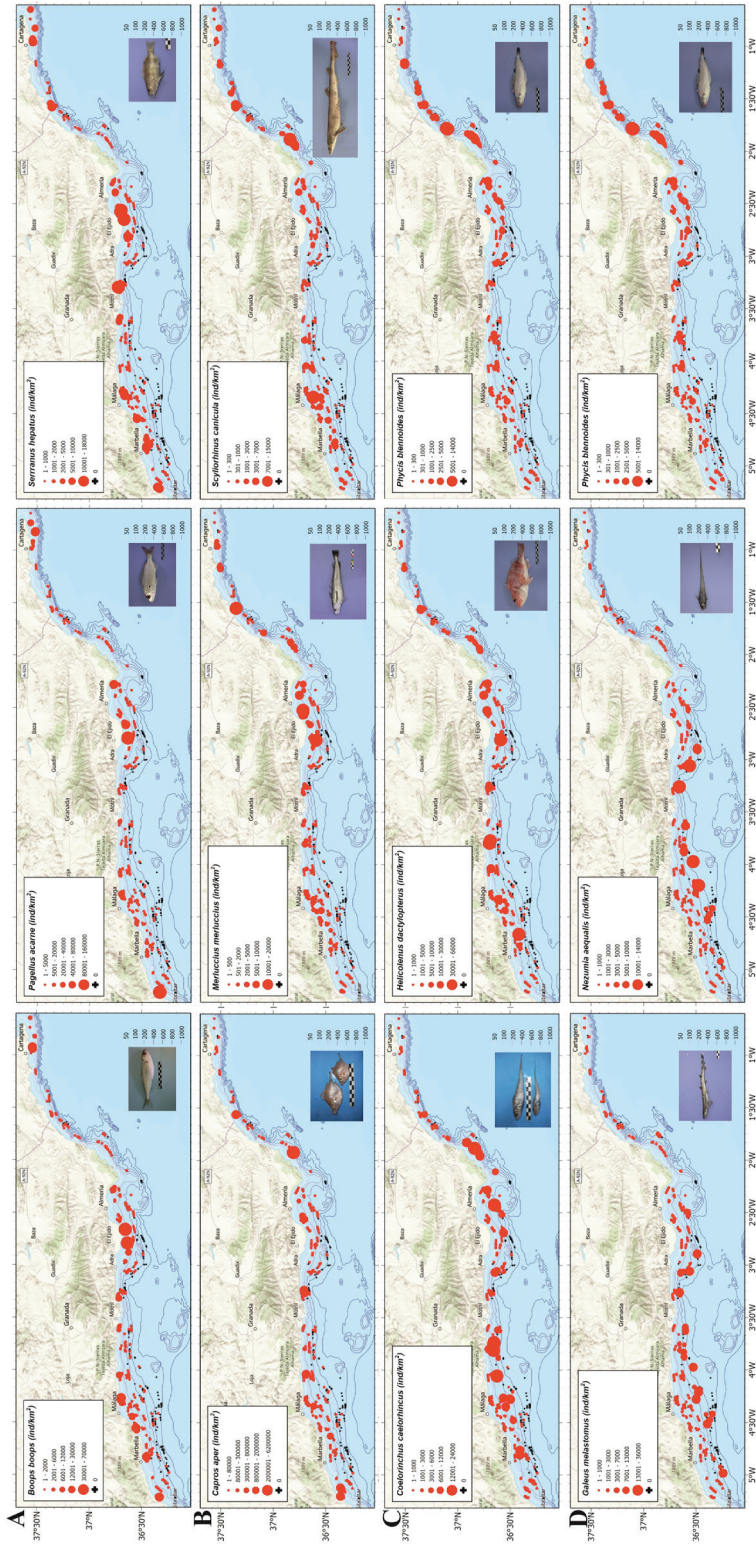


Figura 1. Mapas de distribución de abundancia ( $n/Km^2$ ) de las especies más representativas en cada una de las agrupaciones analizadas: A. Plataforma interna (30-100 m); B. Plataforma externa (101-200 m); C. Talud superior (201-500 m); D. Talud medio (501-800 m).



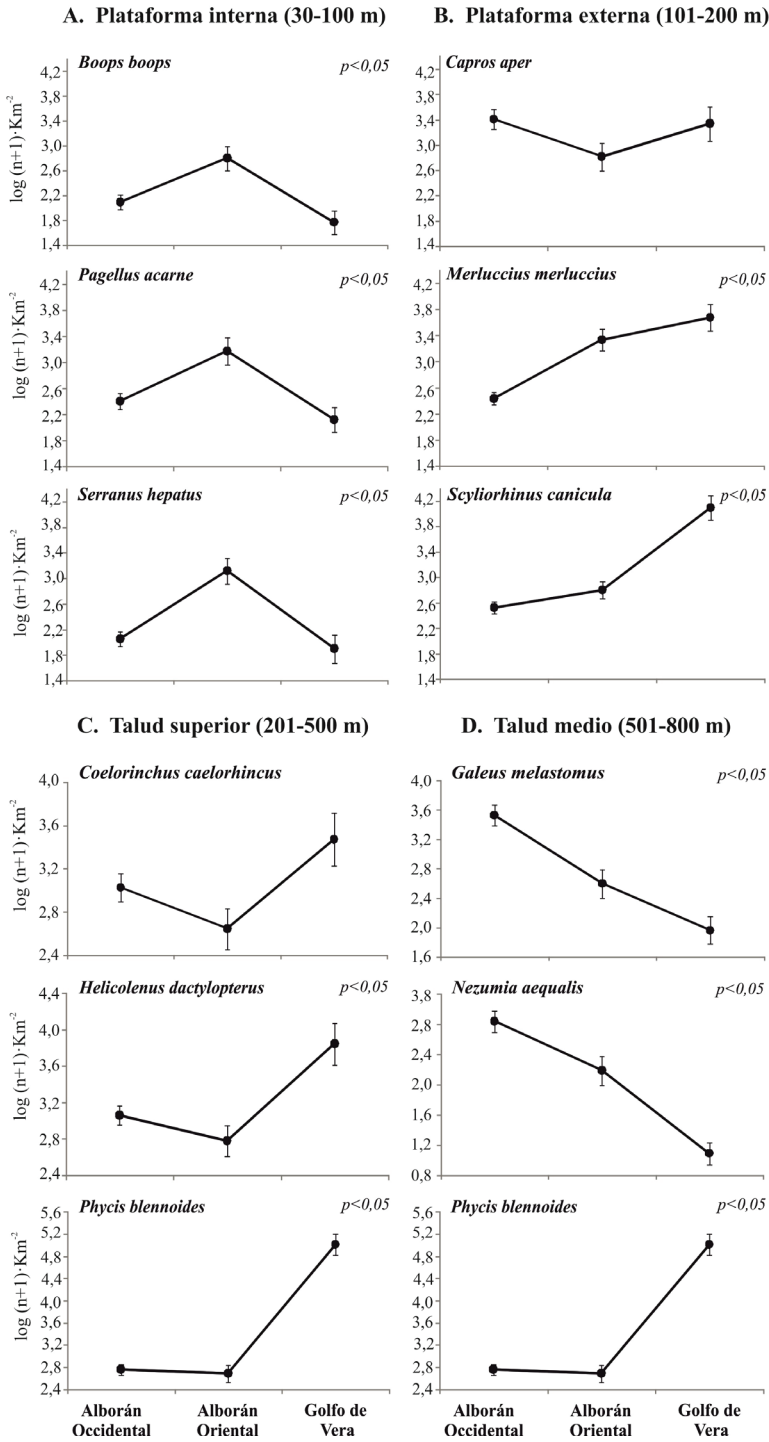


Figura 2. Valores de abundancia media por sector geográfico ( $n/Km^2 \pm$ error estándar) de las especies más representativas de cada una de las agrupaciones analizadas. Se incluye el p-valor (Kruskal-Wallis) de las especies con diferencias significativas entre sectores.

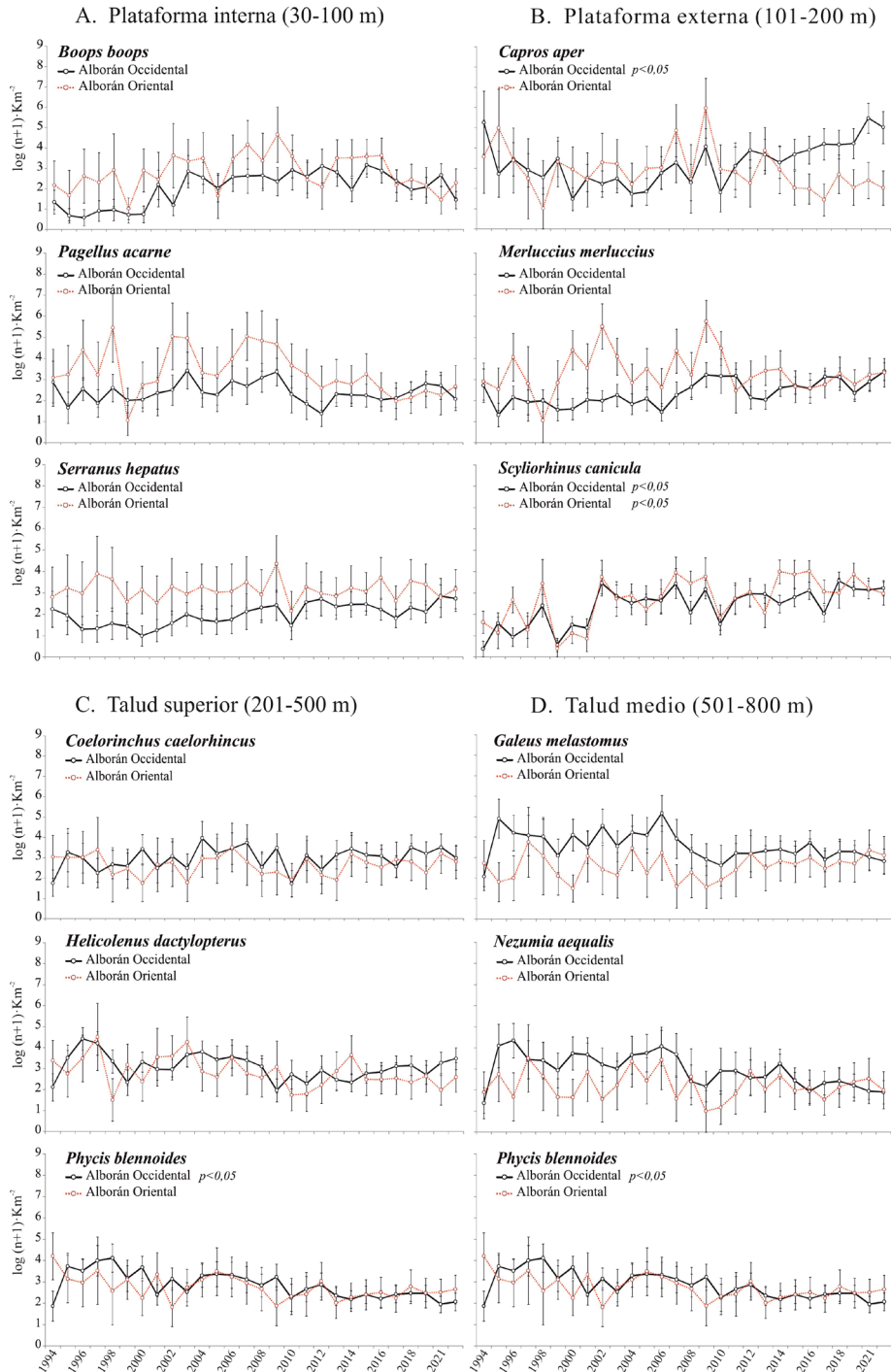


Figura 3. Valores de abundancia media por año ( $n/Km^2 \pm$  error estándar), en los sectores de Alborán occidental y oriental, de las especies más representativas en cada una de las agrupación analizadas. Se incluye el p-valor de las especies con diferencias significativas inter-anuales (Kruskal-Wallis).

con variaciones en las características de las masas de agua que alcanzan dicha área. COOPER (1952) sugiere que *C. aper*, al tratarse de una especie con escasa capacidad de natación, que se deja arrastrar por las corrientes, podría ser una indicadora de movimiento de masas de agua. La especie parece estar asociada con masas de agua atlántica. PÉREZ-RUBÍN & ABAD-CERDÁN (1994) plantean la hipótesis de entrada de huevos, larvas y adultos procedentes del golfo de Cádiz a través del estrecho de Gibraltar detectando huevos y larvas de *C. aper* en el mar de Alborán en clara relación con el espacio ocupado por el chorro atlántico (PÉREZ-RUBÍN *et al.*, 2006). MORANTA *et al.* (2008), en las Islas Baleares, encontraron que en la subcuenca argelina, con aguas más atlánticas, *C. aper* aparecía como la segunda especie dominante entre los 138 y los 356 mientras que en la subcuenca balear que recibe aguas con mayor carácter mediterráneo, no aparece entre aquellas especies que contribuyen en más del 1% a la abundancia total. Hay que destacar, asimismo, que, *C. aper* presenta diferencias significativas interanuales en el sector occidental ( $\chi^2=44,79$ ,  $p<0,05$ ). La especie presenta elevadas capturas durante los primeros años del estudio para disminuir posteriormente y aumentar de nuevo en los últimos años. Durante los primeros de la serie histórica, fundamentalmente en 1994, se produjeron unas capturas muy elevadas de *C. aper* entre los 50 y los 100 m de profundidad en la zona más próxima al estrecho de Gibraltar, donde llegó a constituir el 95% de la captura total. Según PINNEGAR *et al.* (2003) un aumento generalizado y repentino en la aparición de especies no comerciales como *C. aper* podría indicar algún cambio en las condiciones ambientales, pero los mecanismos y consecuencias son poco conocidos. Las elevadas capturas de la especie en los muestreos realizados en Estepona a 50 m de profundidad durante dicho año podrían ser debidas a un aumento de entrada de agua atlántica ya que MAFALDA *et al.* (2008) ponen de manifiesto que en 1994 se produjo una mayor presencia del flujo atlántico entrante que determinó la presencia de aguas menos cálidas y menos salinas alcanzando estas zonas más costeras. Con vientos del oeste el agua atlántica se vería empujada a la costa peninsular ibérica, en la parte oriental del estrecho de Gibraltar y sus inmediaciones (CANO & GARCÍA-LAFUENTE, 1991). Al ser arrastrado por las corrientes, su presencia en las costas mediterráneas dependerá de la variabilidad de la entrada de agua atlántica a través del Estrecho y del patrón de circulación en el mar de Alborán. A diferencia de los primeros años, el aumento de las capturas registrado en las campañas más recientes del periodo de estudio se debe a incrementos registrados entre los 101-200 m de profundidad en diferentes lugares a lo largo de toda el área. La especie *M. merluccius* ha sido capturada entre los 38 y los 725 m si bien dichas capturas decaen bruscamente a partir de los 300 m siendo la distribución de la especie heterogénea, capturándose fundamentalmente entre los 100 y los 200 m de profundidad y frente a las costas de las localidades de Almería, Roquetas y la zona de punta Entinas (mar de Alborán) y de Águilas (golfo de Vera). Teniendo en cuenta el tamaño de los ejemplares capturados, parece que estas áreas constituyen zonas de reclutamiento de la especie durante el período

correspondiente a la primavera. Este hecho coincide con el trabajo de ORSI-RELINI *et al.* (2002) en el que se pone de manifiesto el incremento de capturas de la especie en este intervalo de profundidad en diferentes lugares del Mediterráneo correspondiendo dicho intervalo a una zona en la cual están localizadas la mayoría de las áreas de cría de *M. m. smiridus*. Según REY & GIL DE SOLA (2003), en el mar de Alborán, esta especie tiene dos picos de reclutamiento, uno en primavera y otro en otoño, ambos centrados en la zona oriental (Almería), pero que son variables, según los años, probablemente debido a diferentes condiciones oceanográficas. El aumento de capturas de esta especie en el golfo de Vera está en consonancia con SION *et al.* (2019) que sugieren un aumento de los valores medios de *M. merluccius* desde el norte del mar de Alborán hasta el golfo de León. La especie no presenta diferencias significativas anuales si bien, en el área oriental, presenta mayores oscilaciones anuales debidas en muchos casos a variaciones en los reclutamientos durante cada año. *S. canicula* es una especie muy abundante que está presente en todo el mar de Alborán, con valores medios superiores en el golfo de Vera debido a elevadas capturas en el cabo de Gata (Vera) y Águilas. Esta especie aparece prácticamente en todo el rango de profundidad analizado si bien es más abundante en la plataforma externa y en el talud superior. *S. canicula* junto con *Galeus melastomus* Rafinesque, 1810, fueron los condriictios más frecuentes y abundantes en aguas españolas (RAMÍREZ-AMARO *et al.*, 2015) e italianas (FOLLESA *et al.*, 2019). Dichas especies podrían mantener sus poblaciones a pesar del elevado esfuerzo pequeño de algunas zonas debido a sus adaptaciones biológicas (RAMÍREZ-AMARO *et al.*, 2015). Según CAMHI *et al.* (1998), las especies de la familia Scyliorhinidae tienden a alcanzar la madurez sexual mucho antes que otros elasmobranchios. *S. canicula* es una especie oportunista que se alimenta de una amplia variedad de fauna megabentónica, así como de presas muertas procedentes de los descartes de la pesca (RODRÍGUEZ-CABELLO *et al.*, 2007). Además parece ser que, en algunos casos, ejemplares de esta especie capturados por la pesca de arrastre en el Mediterráneo, son devueltos al fondo marino y tienen una elevada tasa de supervivencia (RODRÍGUEZ-CABELLO *et al.*, 2001). Interanualmente, *S. canicula*, muestra diferencias significativas entre años con tendencia al aumento de capturas desde 1994 hasta 2022 en ambas cuencas ( $\chi^2=61,69$ ,  $p<0,05$ ;  $\chi^2=54,86$ ,  $p<0,05$ , respectivamente) lo que podría estar en consonancia con lo expuesto anteriormente.

Dos de las tres especies más representativas del talud superior, *Helicolenus dactylopterus* (Delaroche, 1809) y *P. blennoides* (Tabla I; Figuras 1C; 2C; 3C), presentan diferencias significativas entre sectores con una mayor abundancia media en el golfo de Vera ( $\chi^2=13,45$ ,  $p<0,05$ ;  $\chi^2=48,67$ ,  $p<0,05$ , respectivamente). En el caso de *C. caelorhincus*, dichos valores superiores se deben a elevadas capturas puntuales en determinados muestreos de esta área sin que se registren diferencias significativas. Es una especie muy abundante y con una elevada frecuencia de ocurrencia lo que está en consonancia con GARCÍA-RUIZ *et al.* (2019), en el estudio sobre la distribución de especies de la familia Macrouridae a lo largo del Mediterráneo europeo en el que

*C. caelorhincus* está presente en toda el área analizada, con relativamente elevados índices de captura en la mayoría de las zonas, lo que parece poner de manifiesto que es una especie muy adaptada a las diferencias ambientales que se producen a lo largo de todo el Mediterráneo. En el presente trabajo, la especie tampoco presenta diferencias interanuales significativas. *H. dactylopterus* es, asimismo, una especie muy abundante en el área de estudio distribuyéndose en un amplio rango de profundidad con valores más elevados en el golfo de Vera. Como la especie anterior, tampoco presenta diferencias interanuales significativas. *P. blennoides* es una de las especies dominantes tanto en el talud superior como en el talud medio (Tabla I; Figuras 1D; 2D; 3D) capturándose en toda el área de estudio pero de forma más abundante en el golfo de Vera. En el mar Adriático, dicha especie mostró mayor abundancia en la zona del cañón de Bari que fuera del mismo (SION *et al.*, 2019). La distribución de *P. blennoides* contrasta con la de las otras dos especies dominantes en el talud medio, *G. melastomus* y *Nezumia aequalis* (Günther, 1878) cuyas capturas son significativamente inferiores ( $\chi^2=15,07$ ,  $p<0,05$ ;  $\chi^2=17,93$ ,  $p<0,05$ , respectivamente) en el sector del golfo de Vera. Este hecho también ha sido constatado por MADURELL *et al.* (2004) en el mar Catalán donde *P. blennoides* junto con *Symphurus nigrescens* Rafinesque, 1810, fueron especies dominantes mientras que *N. aequalis* fue secundaria. Según los autores, el mar Catalán es un área donde los cañones submarinos juegan un importante papel en la dinámica de los redes tróficas bentopelágicas. Por último, apuntar que la especie *P. blennoides*, presenta una disminución de las capturas a lo largo de la serie histórica en ambas cuencas que es significativa en la occidental ( $\chi^2=53,33$ ,  $p<0,05$ ). En aguas del norte de la Península PUNZÓN *et al.* (2016) detectaron un incremento de su abundancia y su presencia en aguas más profundas, lo cual fue relacionado por los autores con el calentamiento de las masas de agua intermedias. En Alborán la distribución de la especie en profundidad presenta asimismo una relación lineal con la temperatura superficial de las masas de agua (GARCÍA-RUIZ *et al.*, 2022).

En cuanto al resto de especies más representativas en el talud medio, algunos autores (p.ej. MASSUTÍ *et al.*, 2003) han argumentado que la mayor abundancia de *G. melastomus* en Alborán podría ser debida a la ausencia de esfuerzo pesquero dirigido a la especie *Aristeus antennatus* (Risso, 1816) cuya presencia está relegada prácticamente a la zona más próxima a Almería. Otras especies propias del talud medio presentan diferencias entre Alborán y el resto del Mediterráneo. El cabo de Gata parece representar una barrera para el elasmobranquio *Galeus atlanticus* (Vallant, 1888) que en el Mediterráneo sólo ha sido citado en el mar de Alborán (REY *et al.*, 2010). Las especies *Trachyrincus scabrus* (Rafinesque, 1810), *Chimaera monstrosa* Linnaeus, 1758 y *Etmopterus spinax* (Linnaeus, 1758) presentan una mayor abundancia y/o mayor peso medio en el mar de Alborán que en otras áreas mediterráneas (MORANTA *et al.*, 2007; RAMÍREZ-AMARO *et al.*, 2015; GARCÍA-RUIZ *et al.*, 2015). Entre el Mediterráneo occidental y el oriental se han encontrado grandes diferencias para *N. aequalis* y *T. scabrus*, especies abundantes en el mar de Alborán presentando escasas

o ninguna captura en el área oriental (GARCÍA-RUIZ *et al.*, 2019). MORANTA *et al.* (2007) apuntaron las características particulares del mar de Alboran como posible causa de diferencias en la distribución de determinadas especies concluyendo que el impacto pesquero podría enmascarar el efecto de otras causas ambientales. Sin embargo, en las costas atlánticas, *G. atlanticus* ha sido capturado en el golfo de Cádiz y sur de Portugal (REY *et al.*, 2010). *C. monstrosa*, *G. melastomus*, *E. spinax*, *N. aequalis* y *T. scabrus* se encuentra de forma abundante en el océano Atlántico (SERRANO *et al.*, 2011). La distribución de estas especies en Alborán parece mostrar mayor semejanza con el Atlántico que con el resto del Mediterráneo, poniéndose de manifiesto su carácter de zona transición que previamente ya había sido citado por ABELLÓ *et al.* (2002).

En conclusión, el presente trabajo pone de manifiesto que no existe un patrón de distribución común para las especies analizadas. Las más representativas de la plataforma interna se encuentran fundamentalmente en la zona oriental del mar de Alborán debido a sus elevadas capturas en zonas próximas a Almería. También en zonas cercanas a Almería se registra un elevado número de ejemplares de *M. merluccius*, constituyendo ésta, junto con la zona de Águilas, entre los 100 y los 200 m de profundidad, un área de reclutamiento de la especie. Sólo dos especies no presentan diferencias espaciales significativas, *C. caelorhincus* y *C. aper*, si bien la segunda manifiesta grandes diferencias entre los 30 y los 100 m de profundidad, con más capturas en el área próxima al estrecho de Gibraltar. Únicamente, tres especies presentan variaciones interanuales significativas: *C. aper*, *P. blennoides* y *S. canicula*; esta última tanto en la zona occidental como en la oriental.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen la participación en las campañas MEDITS del personal científico y de la tripulación de los B/O *Cornide de Saavedra* y *Miguel Oliver*. Estas campañas en España son co-financiadas por el Instituto Español de Oceanografía y por la Unión Europea a través del Fondo Europeo Marítimo de Pesca y Acuicultura (FEMPA) dentro del Programa Nacional de recopilación, gestión y uso de datos del sector pesquero y el apoyo al asesoramiento científico en relación con la política pesquera común.

## BIBLIOGRAFÍA

- ABELLÓ, P., CARBONELL, A. & TORRES, P. 2002. Biogeography of epibenthic crustaceans on the shelf and upper slope off the Iberian Peninsula Mediterranean coasts: Implications for the establishment of natural management areas. *Scientia Marina*, 66 (S2): 183–198.
- BARO, J. 1996. *Biología pesquera del besugo [Pagellus acarne (Risso, 1826)] del Mar de Alboran*. Tesis Doctoral. Universidad de Málaga, Málaga.
- BERTRAND, J.-A., GIL DE SOLA, L., PAPA-CONSTANTINOU, C., RELINI, G. & SOUPLET, A. 2002. The general specifications of the MEDITS surveys. *Scientia Marina*, 66: 9–17.



- CAMHI, M., FOWLER, S., MUSICK, J., BRAÜTIGAM, A. & FORDHAM, S. 1998. *Sharks and Their Relatives: Ecology and Conservation*. (IUCN/SSC Shark Specialist Group: Cambridge, UK.
- CANO, N. & GARCÍA-LAFUENTE, J. 1991. Corrientes en el litoral malagueño. Baja frecuencia. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 7(2): 59-77.
- COOPER, L.H.N. 1952. The boar fish, *Capros aper* (L.), as a possible biological indicator of water movement. *Journal Marine Biological Association of the United Kingdom*, 31(2): 351-362.
- FOLLESA, M.C., MARONGIU, M.F., ZUPA, W., BELLODI, A., CAU, A., CANNAS, R., COLLOCA, F., DJUROVIC, M., ISAJLOVIC, I., JADAUD, A., MANFREDI, C., MULAS, A., PERISTERAKI, P., PORCU, C., RAMIREZ-AMARO, S., SALMERÓN-JIMÉNEZ, F., SERENA, F., SION, L., THASITIS, I. & CARBONARA, P. 2019. Spatial variability of Chondrichthyes in the northern Mediterranean. *Scientia Marina*, 83 (S1): 82-100.
- FROESE, R. & PAULY, D. Editors. 2022. *FishBase World Wide Web electronic publication*. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org) (versión 08/2022).
- GAERTNER, J.C., BERTRAND, J., GIL DE SOLA, L., DURBEC, J.P., FERRANDIS E. & SOUPLET, A. 2005. Large spatial scale variation of demersal fish assemblage structure on the continental shelf of the NW Mediterranean sea. *Marine Ecology Progress Series*, 297: 245-257.
- GAERTNER, J.C., BERTRAND, J.A., RELINI, G., PAPAConstantinou, C., MAZOUNI, N., GIL DE SOLA, L., DURBEC, J.P., JUKIC-PELADIC, S. & SOUPLET, A. 2007. Spatial pattern in species richness of fish demersal assemblages on the continental shelf of the northern Mediterranean Sea: a multiscale analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 341: 101-203.
- GARCÍA-MARTÍNEZ, M.C., MOYA, F., VARGAS-YÁÑEZ, M., SERRA, M., LÓPEZ-JURADO, J.L., BALBÍN, R., APARICIO-GONZÁLEZ A. & SANTIAGO, R. 2015. El programa de monitorización RADMED "Series temporales de datos oceanográficos en el Mediterráneo" (2007-2015) en el mar de Alborán. En: DÍAZ DEL RÍO, V., BÁRCENAS, P., FERNÁNDEZ-SALAS, L.M., LÓPEZ-GONZÁLEZ, N., PALOMINO, D., RUEDA, J.L., SÁNCHEZ-GUILLAMÓN, O., VÁZQUEZ, J.T. (Eds.): *Volumen de Comunicaciones presentadas en el VIII Simposio sobre el Margen Ibérico Atlántico*. Ediciones Sia Graf., Málaga: 289-292.
- GARCÍA-RUIZ, C. 2012. *Estudio de la distribución y diversidad ictiofaunística del mar de Alborán*. Tesis Doctoral. Universidad de Málaga, Málaga.
- GARCÍA-RUIZ, C., LLORIS, D., RUEDA, J.L., GARCÍA-MARTÍNEZ, M.C. & GIL DE SOLA, L. 2015. Spatial distribution of ichthyofauna in the northern Alboran Sea (western Mediterranean). *Journal of Natural History*, 49: 1191-1224.
- GARCÍA-RUIZ, C., HIDALGO, M., CARPENTIERI, P., FERNÁNDEZ-ARCAYA, U., GAUDIO, P., GONZÁLEZ, M., JADAUD, A., MULAS, A., PERISTERAKI, P., RUEDA, J.L., VITALE, S. & D'ONGHIA, G. 2019. Spatio-temporal patterns of macrourid fish species in the northern Mediterranean Sea. *Scientia Marina*, 83 (S1): 117-127.
- GARCÍA-RUIZ, C., DELGADO, M., & HIDALGO, M. 2022. Patterns of spatial changes on demersal species in the Gulf of Cadiz and northern Alboran Sea. *Mediterranean Marine Science*, 23(1): 55-68.
- GIL DE SOLA, L. 1999. *Ictiofauna demersal del mar de Alborán: Distribución, abundancia y espectro de tamaños*. Tesis doctoral. Universidad de Málaga, Málaga.
- GONZÁLEZ-AGUILAR, M., GARCÍA-RUIZ, C., GARCÍA-JIMÉNEZ, T., SERNA, J.M., CIÉRCOLES C. & BARO, J. 2021. Demersal Resources. En: BAEZ, J.C., VÁZQUEZ, T., CAMIÑAS, J., MALOULI, M., Eds. *Alboran Sea Ecosystems and Marine Resources*. Springer, Cham: 589-628.
- HARMELIN, J.G. & D'HONT, J.L. 1993. Transfers of bryozoan species between the Atlantic Ocean and the Mediterranean Sea via the Strait of Gibraltar. *Oceanologica Acta*, 16: 63-72.
- LEÓN, P.I. 2010. *Patrones de distribución planctónica y estructura de tamaños en el mar de Alborán: variabilidad de mesoescala*. Tesis doctoral. Universidad de Málaga, Málaga.

- LLORIS, D., GIL DE SOLA, L. & RUCABADO, J. 2000. Ichthyofauna caught during the MEDITS-ES cruises (1994 to 1997) in the Iberian Western Mediterranean. *Resources halieutiques de la Méditerranée, IFREMER*, 100-107.
- MAFALDA, JR., PÉREZ-RUBÍN, J. & SAMAPAO DE SOUZA, C. 2008. Relación entre las masas de agua y la composición y distribución de las larvas de peces en el mar de Alborán (Mediterráneo occidental) y estrecho de Gibraltar. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 43 (1): 41-50.
- MALDONADO, M. & URIZ, M.J. 1995. Biotic affinities in a transitional zone between the Atlantic and the Mediterranean: a biogeographical approach based on sponges. *Journal of Biogeographic*, 22 (1): 89-110.
- MAS J. 1997. Aspectos oceanográficos y biogeográficos del sureste peninsular. Algunas consideraciones ambientales. En: NAVARRO, A. & GARCÍA ROSELL, L. Eds. *Recursos naturales y medio ambiente en el sureste peninsular*. Instituto de Estudios Almerienses, Almería: 9-27.
- MADURELL, T., CARTES, J.E. & LABROPOULOU, M. 2004. Changes in the structure of fish assemblages in a bathyal site of the Ionian Sea (eastern Mediterranean). *Fisheries Research*, 66: 245-260.
- MASSUTÍ, E. & MORANTA, J. 2003. Demersal assemblages and depth distribution of elasmobranchs from the continental shelf and slope off the Balearic Islands (western Mediterranean). *ICES Journal of Marine Science*, 60: 753-766.
- MEDEL, M.D. & LÓPEZ-GONZÁLEZ, P.J. 1996. Updated catalogue of hydrozoans of the Iberian Peninsula and Balearic Islands, with remarks on zoogeography and affinities. *Scientia Marina*, 60 (1): 183-209.
- MORANTA, J., MASSUTÍ, E., PALMER, M. & GORDÓN, J.D.M. 2007. Geographic and bathymetric trends in abundance, biomass and body size of four grenadier fishes along the Iberian coast in the western Mediterranean. *Progress in Oceanography*, 72: 63-83.
- MORANTA, J., MASSUTÍ, E., STEFANESCU, C., PALMER, M. & MORALES-NIN, B. 2008. Short term temporal variability in fish community structure at two western Mediterranean slope locations. *Deep sea Research I*, 55: 866-880.
- ORDINAS, F. 2015. *Habitats and nekto-benthic communities of the bottom trawl fishery developed on the continental shelf of the Balearic Islands*. Tesis doctoral. Universidad de las Islas Baleares, Islas Baleares.
- ORSI-RELINI, L., PAPA-CONSTANTINOU, C., JUKIC-PELADIC, S., SOUPLET, A., GIL DE SOLA, L., PICCINETTI, C., KAVADAS, S. & ROSSI, M. 2002. Distribution of the Mediterranean hake populations (*Merluccius merluccius smiridus* Rafinesque, 1810) (Osteichthyes: Gadiformes) based on six years monitoring by trawl-surveys: some implications for management. *Scientia Marina*, 66 (2): 21-38.
- PARRILLA, G. & KINDER, T.H. 1987. Oceanografía física del mar de Alborán. *Boletín Instituto Español Oceanografía*, 4 (1): 133-165.
- PÉRÉS, J.M. & PICARD J. 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume*, 31 (47), 1-131.
- PÉREZ-RUBÍN, J. 2011. *Centenario del Centro Oceanográfico de Málaga. Pioneras Investigaciones en el Mar de Alborán, Estrecho y Golfo de Cádiz desde 1911*. Instituto Español de Oceanografía, Málaga.
- PÉREZ-RUBÍN, J. & ABAD-CERDÁN, R. 1994. La presencia masiva ocasional de larvas y adultos de *Capros aper* (Linnaeus, 1758) (Pisces) en el golfo de Cádiz y mar de Alborán. *GAIA Revista de Geociencias*, 9: 22-26.

- PÉREZ-RUBÍN, J., MAFALDA, P., SAMPAIO DE SOUZA, C. 2006. Efectos de los cambios interanuales en las masas de agua sobre la comunidad de larvas de peces en el estrecho de Gibraltar y la zona noroeste del mar de Alborán (frontera atlántico-mediterránea). *Boletín Instituto Español de Oceanografía*, 22: 1–4.
- PUNZÓN, A., SERRANO, A., SANCHEZ, F., VELASCO, F., PRECIADO, I., GONZÁLEZ-IRUSTA, J.M. & LÓPEZ-LÓPEZ, L. 2016. Response of a temperate demersal fish community to global warming. *Journal of Marine System*, 161: 1–10.
- PINNEGAR, J.K., TRENNEL V.M., TIDD, A.N., DAWSON, W.A. & DU BUIT, M.H. 2003. Does diet in Celtic Sea fishes reflect prey availability? *Journal of Fish Biology*, 63 (S A): 197–212.
- PIKITCH E.K, SANTORA, C., BABCOCK, E.A., BAKUN, A., BONFIL, R., CONOVER, D.O., DAYTON, P., DOUKAKIS, P., FLUHARTY, D., HENEMAN, B., HOUDE, E.D., LINK, J., LIVINGSTON, P.A., MANGEL, M., McALLISTER, M.K., POPE, J. & SAINSBURY, K.J. 2014. Ecosystem-based fishery management. *Science*, 305:346–347.
- RAMÍREZ-AMARO, S., ORDINES, F., TERRASA, B., ESTEBAN, A., GARCÍA-RUIZ, C., GUIJARRO, B. & MASSUTÍ E. 2015. Demersal chondrichthyans in the western Mediterranean: Assemblages and biological parameters of their main species. *Marine and Freshwater Research*, 67(5):636–652.
- RAMÍREZ, T., MUÑOZ, M., REUL, A., GARCÍA-MARTÍNEZ, M. C., MOYA, F., VARGAS-YÁÑEZ, M., & BAUTISTA, B. 2021. The Biogeochemical Context of Marine Planktonic Ecosystems. En: BAEZ, J. C., VÁZQUEZ, J. T., CAMIÑAS, J. A. & MALOULI IDRISI, M. Ed. *Alboran Sea - Ecosystems and Marine Resources*. Springer, Cham: 207–246.
- REY, J. & GIL DE SOLA, L. 2003. *Fishery and population of hake in the north Alboran sea (W. Mediterranean)*. GFCM-SAC12-13 March 2003, Tanger, Morocco Sub-committee on Stock Assessment (SCSA).
- REY, J., COELHO R., LLORIS D., & GIL DE SOLA, L. 2010. Distribution pattern of *Galeus atlanticus* in the Alborán Sea (south western Mediterranean) and some sexual character comparison with *Galeus melastomus*. *Marine Biology Research*, 6(4): 364–372.
- RODRÍGUEZ, V. 2011. *Entre mares, entre tierras: El escenario ecológico del mar de Alborán*. Ciclo de conferencias. Fundación ASESMA de estudios del Mar. 9, 209- 242.
- RODRÍGUEZ-CABELLO, C., FERNÁNDEZ, A., OLASO, I. & SANCHEZ, F. 2001. Survival of lesser-spotted dogfish (*Scyliorhinus canicula*, L.) discarded by trawlers. *ICES. CM 2001/N 06*: 1–10
- RODRÍGUEZ-CABELLO, C., SÁNCHEZ, F., & OLASO, I. 2007. Distribution patterns and sexual segregations of *Scyliorhinus canicula* L.) in the Cantabrian Sea. *Journal. Fish Biology*, 70: 568–1586.
- SERRANO, A., SÁNCHEZ, F., PUNZÓN, A., VELASCO, F. & OLASO, I. 2011. Deep sea megafaunal assemblages off the northern Iberian slope related to environmental factors. *Scientia Marina*, 74(3): 425–437.
- SION, L., ZUPA, W., CALCULLI, C., GAROFALO, G. & HIDALGO, M. 2019. Spatial distribution pattern of European hake, *Merluccius merluccius* (pisces: merlucciidae), in the Mediterranean Sea. *Scientia Marina*, 83: 21–32.
- TUSET, V.M., AZZURRO, E. & LOMBARTE, A. 2012. Identification of Lessepsian fish species using the sagittal otolith. *Scientia Marina*, 76: 289–299.
- VARGAS-YÁÑEZ, M., GARCÍA, M.C., MOYA, F., TEL, E, PARRILLA, G., PLAZA, F., LAVÍN, A. & GARCÍA, M.J. 2010. *Cambio climático en el Mediterráneo español*. Instituto Español de Oceanografía. Ministerio Ciencia e Innovación, Madrid.
- WoRMS. 2023. *World Register of Marine Species*. Available from <https://www.marinespecies.org> at VLIZ. [Accessed 2023].

## Estado actual del conocimiento sobre los equinodermos de aguas andaluzas (demarcaciones marinas ‘Estrecho-Alborán’ y ‘Sudatlántica’)

### *Current state of knowledge on echinoderms in Andalusian waters (‘Estrecho-Alborán’ and ‘Sudatlántica’ marine divisions)*

**M<sup>a</sup> Eugenia Manjón-Cabeza\*, Aurora Macías-Ramírez, Laura María García-Guillén, Andrés Bujalance Silva & Jennifer Hurtado-García**

Laboratorio SELUMA. Departamento de Biología Animal. Facultad de Ciencias.

Universidad de Málaga. \* mecloute@uma.es

**PALABRAS CLAVE:** Equinodermos, Echinodermata, Inventario español de especies marinas, estrecho de Gibraltar, Demarcaciones.

**KEYWORDS:** Echinoderms, Echinodermata, Official Spanish Check List, Strait of Gibraltar, Spanish Marine Sub-Divisions.

#### RESUMEN

El estudio de los equinodermos de aguas españolas tiene una gran trayectoria, pero son escasas las ocasiones en las que se han incluido especies de hábitats profundos. Las prospecciones realizadas más allá de la plataforma continental son más frecuentes en la actualidad y nos permitirá incorporar nuevos registros de especies. Este hecho junto con la necesidad de integrar toda la información acumulada a lo largo de estos años ha propiciado la revisión de los listados de equinodermos, que hasta ahora estaban disponibles.

Atendiendo a dicha actualización, se han encontrado un total de 184 especies citadas en aguas andaluzas lo que representa el 53,18% de las especies citadas en aguas españolas (346), de las cuales el 47,40% se encuentra en la demarcación sudatlántica, y el 31,79% en la demarcación del estrecho y Alborán. Los resultados de este estudio revelan que ambas demarcaciones comparten 74 especies, que potencialmente podrían encontrarse el área del estrecho de Gibraltar. Sin embargo, el registro de algunas especies resultó ser poco fiable, considerando su área de distribución, como *Astropecten jonstoni*, *Astropecten platyacanthus*, *Echinocardium mediterraneum*, *Henricia abisalis*, *Ophidiaster ophidianus*, *Psammechinus microtuberculatus*, *Sphaeriodiscus placenta* y *Taeniogyrus venustus*, o bien se detectaron ausencias como *Hacelia attenuata*, muy frecuente en el mar de Alborán y con suficientes registros publicados. En cualquier caso, se necesitaría un estudio más profundo que considere especies de difícil identificación, como las estrellas del género *Luidia* o dilucidar si existen diferencias morfológicas significativas entre distintas especies de los géneros *Ophiothrix* y/o *Brissopsis*, en combinación con técnicas moleculares.

### ABSTRACT

The study of echinoderms from Spanish waters has a long history, but in the most cases they do not include species from deep habitats. Surveys carried out beyond the continental shelf are more frequent today and they will allow us to incorporate new records. This fact, together with the necessity to integrate all accumulated information over the years, has prompted us to review the lists of echinoderms available, until now.

Based on this update, a total of 184 species were cited in Andalusian waters, which represents 53.18% of the Spanish ones (346). The 47.40% of these species were found in the South Atlantic division, and 31.79% in the division of the Strait and Alborán. The results of this study reveal that both divisions share 74 species that could potentially be found in the Strait of Gibraltar. However, the record of some species turned out to be unreliable, considering their area of distribution, such as *Astropecten jonstoni*, *Astropecten platyacanthus*, *Echinocardium mediterraneum*, *Henricia abisalis*, *Ophidiaster ophidianus*, *Psammechinus microtuberculatus*, *Sphaeriodiscus placenta* and *Taeniogyrus venustus*, or absences such as *Hacelia attenuata* which is a very frequent species in the Alboran Sea and occurrence supported by enough published records. In any case, deep studies will be needed to clarify the presence of different sea stars species of *Luidia*, or to elucidate whether there are significant morphological differences between the species of *Ophiothrix* and/or *Brissopsis*, in combination with molecular biology techniques.

## 1. INTRODUCCIÓN

Los equinodermos (Phylum Echinodermata), son unos grandes desconocidos para el público en general, para muchos naturalistas, e incluso para algunos biólogos marinos. En la mayoría de los casos, este conocimiento, se restringe a los dos grupos más populares, las estrellas (Asteroidea) y los erizos de mar (Echinoidea). Sin embargo, los crinoideos (Crinoidea), holoturoideos (Holoturoidea) y en mayor grado las ofiuras (Ophiuroidea) son los grandes olvidados. Este desconocimiento, tiene su origen en razones diversas.

Desde un punto de vista económico, estos animales tienen poco recorrido comercial, al menos en España, excepto algunos erizos como *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816), entre otros y algunas holoturias conocidas como “espardeñas”, *Parastichopus regalis* (Cuvier, 1817), *Parastichopus tremulus* (Gunnerus, 1767), placeres gastronómicos compartidos con otros grupos de invertebrados como los moluscos o los crustáceos, mucho más frecuentes en nuestros mercados. Algo parecido ocurre cuando nos acercamos a la “playa” (intermareal y sublitoral), ya que los equinodermos son menos frecuentes y diversos que a mayor profundidad, lo que dificulta su observación e incorporación al acervo popular. A esto hay que añadir que la mayoría de las actividades, científico-pesqueras se han desarrollado entorno a la plataforma continental (<200 m de profundidad aproximada) y aunque esto va cambiando paulatinamente, este hecho repercutió en una falta de interés por el grupo.

El incremento de campañas en aguas profundas en los últimos años ha contribuido de forma sustancial al conocimiento de este taxón y a reconsiderar su impor-

tancia funcional dentro del ecosistema, no solo por su riqueza específica, sino por su abundancia y frecuencia (MANJÓN-CABEZA *et al.*, 2021). Además, profundizar en el estudio de distintos aspectos biológicos, como su alimentación y su reproducción, ha sido determinante a la hora de entender que muchas especies de equinodermos son indicadores del “estado de salud” de nuestros fondos más vulnerables (Ríos *et al.*, 2022).

### 1.1. Antecedentes

Para ilustrar esta última razón cabe mencionar que, desde el principio de la búsqueda de conocimiento en el mar, los equinodermos han sido objeto de estudio desde la realización de las primeras campañas de profundidad durante el siglo XIX y XX, en las que ya se obtuvieron registros en aguas españolas, como las del *Challenger* (1873-1876), del *Travailleur y Talismán* (1880-1883), del *Caudan* (1895), del *Hirondelle* (1886-1888) y *Princesse Alice* (1895-1897) y del *Thalassa* (1967, 1968) (THÉEL, 1879, 1882; AGASSIZ, 1881; LYMAN, 1882; CARPENTER, 1884; PERRIER, 1885; SLADEN, 1889; KOEHLER, 1895, 1896A, B, C, 1906, 1909, 1921; CHERBONNIER, 1969).

En esta época también se publicaron los primeros trabajos específicos de equinodermos españoles por autores como ARANDA (1908) o RIVERA GALLO (1924, 1932, 1933), si bien, existen publicaciones anteriores no tan específicas, como las de FUSSET (1832), o de GOGORZA (1886), todos ellos publicados en los Anales o en el Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural.

Sin embargo, en la década de los 60 y 70 parece que el interés en los equinodermos se acentúa como fruto del estudio del material recogido en distintas campañas. Estas, de carácter litoral, se extendían sobre todo por la costa cantábrica (ALVARADO, 1967), la catalana (GADEA, 1967; CHERBONNIER & GUILLÉ, 1967) y la balear (ÁLVAREZ, 1959). Ellos sentaron las bases para realización de trabajos más específicos como los de CHERBONNIER & SIBUET (1972), SIBUET (1967, 1974, 1979), RODRÍGUEZ & IBÁÑEZ (1976), SIERRA *et al.*, (1978), RODRÍGUEZ (1980), CAMP & ROS, (1980), OCAÑA *et al.*, (1982), LÓPEZ IBOR (1984), MORENO & MUNAR (1985a, b, c), PÉREZ RUZAFÁ & LÓPEZ IBOR (1986, 1988), SALAS *et al.*, (1988).

Pero sin duda, las campañas Fauna Ibérica (1989-1994) son las que más registros de equinodermos están proporcionando. Estas campañas se realizaron bajo el patrocinio de distintas agencias estatales y ministerios (DGICYT. Ministerio de Educación y Ciencia; DGE. Ministerio de Educación y Cultura) e iniciativa y liderazgo de la Dra. María Ángeles Ramos del Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN, CSIC) en colaboración con investigadores españoles de distintas entidades que llevan muchos años estudiando la diversidad biológica de los fondos marinos españoles (Figura 1). La campaña Fauna I tuvo lugar en el año 1989 en el Sur de la península Ibérica (176 lotes), Fauna II se realizó dos años después en 1991 en el mar





Figura 1. Fotos realizadas durante una de las campañas del proyecto Fauna Iberica I. A) Foto del buque oceanográfico *García del Cid* y B) Foto del equipo científico participante en la campaña. Autor: Diego Moreno. Bajo autorización de Diego Moreno/Fauna Ibérica-MNCN-CSIC.

Cantábrico (252 lotes), Fauna III en 1994, en las costas levantinas y las islas Baleares (416 lotes) y Fauna IV en 1996, en las islas Columbretes y mar de Alborán (18 lotes).

A partir de este momento los trabajos específicos disminuyeron considerablemente (BESTEIRO & URGORRI, 1988; MÍGUEZ-RODRÍGUEZ, 1997, 2009; MÍGUEZ-RODRÍGUEZ & URGORRI, 1999; OCAÑA & PÉREZ-RUZAF, 2004) y la mayoría de los registros estaban contenidos en trabajos generales sobre comunidades bentónicas. No fueron buenos tiempos para la taxonomía. Sin embargo, estas publicaciones han nutrido de registros muy útiles para poder profundizar en el conocimiento del área de distribución de muchas especies, y/o establecer relaciones de afinidad entre dichas especies y el sustrato donde viven, incluidas las especies bentónicas estructurantes o bioestructuras. Comienzan los tiempos de la ecología funcional y la biogeografía.

## 1. 2. Estado actual

El interés por el estudio de la biodiversidad volvió a florecer como consecuencia de distintos factores, entre ellos, las encomiendas de la Unión Europea sobre gestión y conservación de zonas explotadas (pesquerías, turismo, etc.) o de interés por las peculiaridades/vulnerabilidad de las comunidades que allí vivían (EMV). De esta forma comenzó la localización de puntos de interés por su diversidad, o por contener especies en peligro, con el fin de proponer reservas naturales marinas (GARCÍA RASO et al., 1992, entre otros): cabo de Gata-Níjar (1995) la isla de Alborán (1997), la desembocadura del río Guadalquivir (2004), entre otras (EUROPARC, 2021).

También cabe destacar campañas de interés en otras zonas geográficas, como es el caso del País Vasco y las campañas EUSKALBENTOS I, EUSKALBENTOS II y EUSKALBENTOS III (MARTÍNEZ *et al.*, 2005, 2006, 2007), para la caracterización de la fauna de las costas de Guipúzcoa, Vizcaya y del talud continental de la costa vasca, o la serie de campañas del Instituto Español de Oceanografía (IEO), denominadas MEDITS (desde 1994 hasta la actualidad), que cubren las aguas del Mediterráneo, incluidas las islas Baleares.

El año 2009 dio inicio al proyecto LIFE+INDEMARES, una iniciativa europea para la conservación y el estudio/conocimiento del medio marino. El proyecto, cofinanciado por la Comisión Europea, ha integrado el trabajo de varias instituciones como la Fundación Biodiversidad, el Instituto Español de Oceanografía, el Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC), la ONG OCEANA, y diversas Universidades españolas, entre otras (TORRES, 2015).

Las numerosas aportaciones de registros recientes (muchos de ellos pendientes de confirmar y publicar) procedentes del material almacenado en museos, institutos, universidades, etc., así como el hecho de que muchas de las bases de datos eran incompletas, evidenciaban la necesidad de que toda esta información se organizara de alguna forma. Con este objetivo, en 2017 se publicó una lista provisional de las especies marinas (IEEM: Inventario Español de Especies Marinas) que pretendía satisfacer los requerimientos, que desde la UE, se hacían al Ministerio de Pesca y Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente (MAGRAMA). Los participantes en la elaboración de la lista provisional del “Phylum Echinodermata” (MANJÓN-CABEZA *et al.*, 2017, 2020) registraron 349 especies presentes en aguas españolas. Esta lista provisional fue revisada y publicada en el año 2020 donde el número de especies se incrementaron hasta 390. Sin embargo, este incremento en el número de especies no es real, ya que solo se incorporaron 12 nuevas especies, como consecuencia de nuevas publicaciones o informes, sobre todo de la demarcación

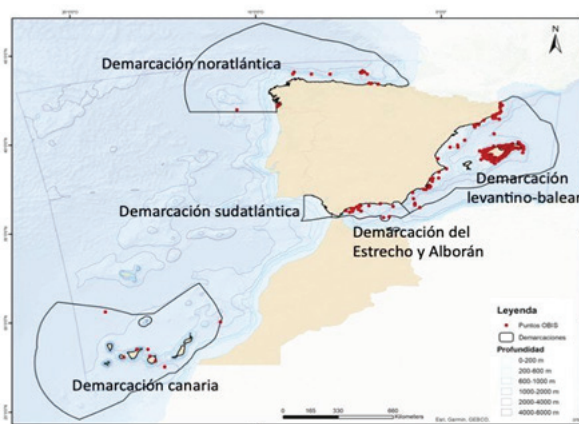


Figura 2: Demarcaciones marinas españolas y registros de los equinodermos españoles incluidos en las principales bases de datos públicas internacionales.

publicaciones o informes, sobre todo de la demarcación canaria (CAN): *Asterina martinbarriosi* López-Márquez *et al.*, 2018; *Asterina vicentae* López-Márquez *et al.*, 2018; *Chaetaster nodosus* Perrier, 1875; *Cryptopelta brevispina* (Ludwig, 1869); *Hedingia mediterranea* (Bartolini Baldelli, 1914) Tortonese, 1965; *Lissothuria braziliensis* (Théel, 1886), *Marginaster capreenensis* (Gasco, 1876); *Ophiotreta affinis* Koehler 1914; *Oreaster*

*reticulatus* (Linnaeus, 1758); *Peniagone ferrugínea* Grieg, 1921, *Taeniogyrus furcipraeditus* (Salvini-Plawen, 1972) y *Taeniogyrus venustus* (Semon, 1887). El resto (29) corresponden a errores por duplicación de registros o por cambios en la clasificación. Por lo tanto, la lista definitiva debería contener 361 especies de equinodermos en total. De ellas 15 no están confirmadas (en la lista patrón aparecen como R), de modo que el total más fiable a fecha de 2020 es 346 especies.

Teniendo en cuenta los resultados esperados de las distintas campañas de los proyectos LIFE + INDEMARES, el número de especies se incrementará notablemente. Por poner un ejemplo, solo en la demarcación noratlántica (NOR), nuestro laboratorio incorporará 28 especies y modificará la distribución de 6 (GARCÍA-GUILLÉN et al., 2022 a, b; 2023 a, b; Ríos et al., 2022). Esto se extrapolará a todas las demarcaciones, ya que actualmente es el objetivo fundamental de una de las tesis doctorales que se está desarrollando en nuestro laboratorio.

2. EQUINODERMOS DEL ESTRECHO DE GIBRALTAR

Hablar de los equinodermos del Estrecho es hablar de los equinodermos andaluces. Es bien conocido el tránsito de especies a través del estrecho en ambas direcciones, debido fundamentalmente al sistema de corrientes que dinamizan las aguas que por allí fluyen (RUEDA et al., 2021), por lo que podríamos considerar, que al menos todas las especies comunes a ambas demarcaciones deberían ser especies potenciales del estrecho de Gibraltar.

Entonces, para poder tener un marco de estudio adecuado, nos centraremos en la última Lista Patrón de Especies Marinas de España (2020), después de haber realizado una profunda revisión de la clasificación y del grado de fiabilidad de los

Tabla I: Especies eliminadas por falta de fiabilidad en el registro de su área de distribución.  
R: en revisión, según lo publicado en Lista Patrón 2017

Especie	Autoría	SUD	ESAL
<i>Amphiura (Ophiopeltis) securigera</i>	(Düben & Koren, 1846)	R	
<i>Amphiura otteri</i>	Ljungman, 1872	R	
<i>Asteroschema inornatum</i>	Koehler, 1906	R	
<i>Coronaster volsellatus</i>	(Sladen, 1889)	R	
<i>Culcitopsis borealis</i>	(Süssbach & Breckner, 1911)	R	
<i>Salenocidaris profundi</i>	(Duncan, 1877)	R	
<i>Tromikosoma uranus</i>	(Thomson, 1877)	R	
<i>Astropecten jonstoni</i>	(Delle Chiaje, 1827)		R

Total de especies eliminadas 7 1

registros. En total encontramos 184 especies de equinodermos registrados en aguas andaluzas (sin considerar las 8 especies que están en revisión) (Tabla 1 y 2), lo que representa el 53,18% de las especies citadas hasta esa fecha en España (346). De ellas el 47,40% del total de especies españolas se encuentra en la demarcación sudatlántica (SUD: Golfo de Cádiz) y el 31,79% en la demarcación del Estrecho y Alborán (ESAL: Mar de Alborán).

Si realizamos la misma operación, solo para aguas andaluzas, el 89,12% de las especies estarían presentes en la SUD y el 59,78% en ESAL (Tabla 3). Estos datos, sin duda, incrementan el número de especies que ya se habían citado en listados con anterioridad (OCAÑA & PÉREZ RUZAFA, 2004) donde solo se dataron 83 especies, 37 para la SUD y 82 para la ESAL.

Si comparamos ambas listas, las diferencias encontradas son más acusadas en la SUD que en la ESAL. En general, estas son debidas al ingreso de las recientes identificaciones de ejemplares de la colección del Museo Nacional de Ciencias Naturales, sobre todo asteroideos y ofiuroides (FAUNA I y otros) por nuestro laboratorio y algunos procedentes de informes de campañas ya publicados (Figuras 3, 4, 5 y 6). No obstante, aunque se ha avanzado mucho, aún quedan 116 lotes del museo sin identificar (de un total de 685 para todas las demarcaciones) que poco a poco se irán integrando en el inventario oficial. Sin embargo, algunas especies no se registraron en el mismo por ser poco fiables como la presencia de *Astropecten jonstoni*, *Astropecten platyacanthus*, *Echinocardium mediterraneum*, *Henricia abisalis*, *Ophidiaster ophidianus*, *Psammechinus microtuberculatus*, *Sphaeriodiscus placenta* y *Taeniogyrus venustus* o por errores en la gestión de la base de datos (ya se han mencionado) como es el caso de *Hacelia attenuata*, frecuente en la ESAL (comunicación personal SELUMA) y además citada por varios autores (OCAÑA & PÉREZ RUZAFA, 2004; OCAÑA *et al.*, 1982, 2000, entre otros).

Según estos resultados 40 especies son comunes a todas las demarcaciones lo que significa un 11,56 % de todas las especies de equinodermos citados en aguas españolas. De forma comparativa, en el caso las especies comunes entre las dos demarcaciones llega a representar el 21,39%. Pero lo más llamativo de estos resultados es que de las 164 especies encontradas en SUD, el 26,01% de las mismas son exclusivas de la demarcación. En cambio, de las 110 de la ESAL solo el 5,78% son especies que no están presentes en el golfo de Cádiz. Estos porcentajes podrían hacernos pensar que la transferencia de especies a través del estrecho de Gibraltar se balancea a favor las especies con distribución mediterránea.

Esta apreciación se basa solo en indicios y no en evidencias por lo que habrá que consolidar esta hipótesis con datos más específicos, ya que muchas de las especies denominadas aquí como exclusivas (solo referidas al ámbito andaluz) también son frecuentes en otras demarcaciones.

Además, habría que estudiar el grado de endemismo de estas especies (RUEDA *et al.*, 2021, GOFAS, 1998; BOYER & RENDA, 2018) entre otros factores biogeográficos

Tabla II. Especies de equinodermos presentes en Andalucía por demarcación.

Espece	D_SUD	D_ESAL
<i>Allopatiria ocellifera</i> (Gray, 1847)	P	P
<i>Asterina gibbosa</i> (Pennant, 1777)	P	P
<i>Asterina pancerii</i> (Gasco, 1876)	P	P
<i>Anseropoda placenta</i> (Pennant, 1777)	P	P
<i>Astropecten aranciacus</i> (Linnaeus, 1758)	P	P
<i>Astropecten bispinosus</i> (Otto, 1823)	P	P
<i>Astropecten irregularis</i> (Pennant, 1777)	P	P
<i>Chaetaster longipes</i> (Bruzellius, 1805)	P	P
<i>Coscinasterias tenuispina</i> (Lamarck, 1816)	P	P
<i>Echinaster (Echinaster) sepositus</i> (Retzius, 1783)	P	P
<i>Hacelia attenuata</i> Gray, 1840	P	P
<i>Hymenodiscus coronata</i> (Sars, 1871)	P	P
<i>Luidia ciliaris</i> (Philippi, 1837)	P	P
<i>Luidia sarsii</i> Düben & Koren in Düben, 1844	P	P
<i>Marthasterias glacialis</i> (Linnaeus, 1758)	P	P
<i>Nymphaster arenatus</i> (Perrier, 1881)	P	P
<i>Ophidiaster ophidianus</i> (Lamarck, 1816)	P	P
<i>Peltaster placenta</i> (Müller & Troschel, 1842)	P	P
<i>Tethyaster subinermis</i> (Philippi, 1837)	P	P
<i>Antedon bifida</i> (Pennant, 1777)	P	P
<i>Antedon mediterranea</i> (Lamarck, 1816)	P	P
<i>Leptometra celtica</i> (M'Andrew & Barrett, 1857)	P	P
<i>Leptometra phalangium</i> (Müller, 1841)	P	P
<i>Neocomatella europaea</i> AH Clark, 1913	P	P
<i>Arbacia lixula</i> (Linnaeus, 1758)	P	P
<i>Brissopsis lyrifera</i> (Forbes, 1841)	P	P
<i>Centrostephanus longispinus</i> (Philippi, 1845)	P	P
<i>Cidaris cidaris</i> (Linnaeus, 1758)	P	P
<i>Echinocardium cordatum</i> (Pennant, 1777)	P	P
<i>Echinocardium mediterraneum</i> (Forbes, 1844)	P	P
<i>Echinocyamus pusillus</i> (O.F. Müller, 1776)	P	P
<i>Echinus melo</i> Lamarck, 1816	P	P
<i>Gracilechinus acutus</i> (Lamarck, 1816)	P	P
<i>Gracilechinus elegans</i> (Düben & Koren, 1844)	P	P
<i>Paracentrotus lividus</i> (Lamarck, 1816)	P	P
<i>Spatangus purpureus</i> O.F. Müller, 1776	P	P

Tabla II. Especies de equinodermos presentes en Andalucía por demarcación. Continuación

Especie	D_SUD	D_ESAL
<i>Sphaerechinus granularis</i> (Lamarck, 1816)	P	P
<i>Stylocidaris affinis</i> (Philippi, 1845)	P	P
<i>Aslia lefevrei</i> (Barrois, 1882)	P	P
<i>Holothuria</i> ( <i>Holothuria</i> ) <i>mammata</i> Grube, 1840	P	P
<i>Holothuria</i> ( <i>Panningothuria</i> ) <i>forskali</i> Delle Chiaje, 1823	P	P
<i>Holothuria</i> ( <i>Roweothuria</i> ) <i>arguinensis</i> Koehler & Vaney, 1906	P	P
<i>Holothuria</i> ( <i>Roweothuria</i> ) <i>poli</i> Delle Chiaje, 1824	P	P
<i>Holothuria</i> ( <i>Thymiosycia</i> ) <i>impatiens</i> (Forsskål, 1775)	P	P
<i>Oostergrenia digitata</i> (Montagu, 1815)	P	P
<i>Oostergrenia thomsonii</i> (Herapath, 1865)	P	P
<i>Paraleptopentacta elongata</i> (Düben & Koren, 1846)	P	P
<i>Paraleptopentacta tergestina</i> (Sars, 1859)	P	P
<i>Leptosynapta inhaerens</i> (O.F. Müller, 1776)	P	P
<i>Mesothuria intestinalis</i> (Ascanius, 1805)	P	P
<i>Molpadia musculus</i> Risso, 1826	P	P
<i>Ocnus lacteus</i> (Forbes & Goodsir, 1839)	P	P
<i>Ocnus petiti</i> (Cherbonnier, 1957)	P	P
<i>Ocnus planci</i> (Brandt, 1835)	P	P
<i>Parastichopus regalis</i> (Cuvier, 1817)	P	P
<i>Pawsonia saxicola</i> (Brady & Robertson, 1871)	P	P
<i>Thyone fusus</i> (O.F. Müller, 1776)	P	P
<i>Acrocynida brachiata</i> (Montagu, 1804)	P	P
<i>Amphipholis squamata</i> (Delle Chiaje, 1828)	P	P
<i>Amphiura chiajei</i> Forbes, 1843	P	P
<i>Amphiura filiformis</i> (O.F. Müller, 1776)	P	P
<i>Amphiura</i> ( <i>Amphiura</i> ) <i>grandisquama</i> Lyman, 1869	P	P
<i>Astrospartus mediterraneus</i> (Risso, 1826)	P	P
<i>Ophiacantha setosa</i> (Bruzellius, 1805)	P	P
<i>Ophiactis balli</i> (W.Thompson, 1840)	P	P
<i>Ophiocomina nigra</i> (Abildgaard in O.F. Müller, 1789)	P	P
<i>Ophioconis forbesi</i> (Heller, 1863)	P	P
<i>Ophioderma longicaudum</i> (Bruzellius, 1805)	P	P
<i>Ophiomyxa pentagona</i> (Lamarck, 1816)	P	P
<i>Ophiopsila aranea</i> Forbes, 1843	P	P
<i>Ophiothrix fragilis</i> (Abildgaard in O.F. Müller, 1789)	P	P
<i>Ophiura albida</i> Forbes, 1839	P	P



Tabla II. Especies de equinodermos presentes en Andalucía por demarcación. Continuación

Espece	D_SUD	D_ESAL
<i>Ophiura grubei</i> Heller, 1863	P	P
<i>Ophiura ophiura</i> (Linnaeus, 1758)	P	P
<i>Asterias rubens</i> Linnaeus, 1758	P	
<i>Astropecten ibericus</i> Perrier, 1894	P	
<i>Benthopecten simplex</i> (Perrier, 1881)	P	
<i>Brisinga endecacnemos</i> Asbjørnsen, 1856	P	
<i>Ceramaster grenadensis</i> (Perrier, 1881)	P	
<i>Goniaster tessellatus</i> (Lamarck, 1816)	P	
<i>Hacelia superba</i> H.L. Clark, 1921	P	
<i>Henricia sanguinolenta</i> (O.F. Müller, 1776)	P	
<i>Hymenaster rex</i> Perrier, 1885	P	
<i>Luidia atlantidea</i> Madsen, 1950	P	
<i>Plinthaster dentatus</i> (Perrier, 1884)	P	
<i>Plutonaster bifrons</i> (Wyville Thomson, 1873)	P	
<i>Poraniomorpha</i> ( <i>Poraniomorpha</i> ) <i>hispida</i> (M. Sars, 1872)	P	
<i>Psilaster andromeda</i> (Müller & Troschel, 1842)	P	
<i>Pteraster militaris</i> (O.F. Müller, 1776)	P	
<i>Bathyrinus gracilis</i> Thomson, 1872	P	
<i>Rhizocrinus lofotensis</i> Sars, 1868	P	
<i>Democrinus conifer</i> (AH Clark, 1909)	P	
<i>Endoxocrinus</i> ( <i>Diplocrinus</i> ) <i>wyvillethomsoni</i> (Thomson, 1872)	P	
<i>Thalassometra lusitanica</i> (Carpenter, 1884)	P	
<i>Trichometra cubensis</i> (Pourtales, 1869)	P	
<i>Aeropsis rostrata</i> (Norman, 1876)	P	
<i>Araeosoma fenestratum</i> (Thomson, 1872)	P	
<i>Echinocardium flavescens</i> (O.F. Müller, 1776)	P	
<i>Echinus esculentus</i> Linnaeus, 1758	P	
<i>Histocidaris purpurata</i> (Thomson, 1872)	P	
<i>Neolampas rostellata</i> A. Agassiz, 1869	P	
<i>Phormosoma placenta</i> Thomson, 1872	P	
<i>Psammechinus miliaris</i> (P.L.S. Müller, 1771)	P	
<i>Spatangus raschi</i> Lovén, 1869	P	
<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i> (O.F. Müller, 1776)	P	
<i>Amperima rosea</i> (E. Perrier, 1886)	P	
<i>Benthodytes typica</i> Théel, 1882	P	
<i>Benthogone rosea</i> Koehler, 1895	P	

Tabla II. Especies de equinodermos presentes en Andalucía por demarcación. Continuación

Especie	D_SUD	D_ESAL
<i>Deima validum validum</i> Théel, 1879	P	
<i>Thyone inermis</i> Heller, 1868	P	
<i>Laetmogone violacea</i> Théel, 1879	P	
<i>Leptosynapta galliennii</i> (Herapath, 1865)	P	
<i>Zygothuria lactea</i> (Théel, 1886)	P	
<i>Mesothuria maroccana</i> Perrier R., 1898	P	
<i>Mesothuria verrilli</i> (Théel, 1886)	P	
<i>Molpadia musculus</i> Risso, 1826	P	
<i>Molpadiodemas depressus</i> (Hérourard, 1902)	P	
<i>Molpadiodemas villosus</i> (Théel, 1886)	P	
<i>Neopentadactyla mixta</i> (Östergren, 1898) Deichmann, 1944	P	
<i>Pseudocnus grubii</i> (von Marenzeller, 1874)	P	
<i>Oneirophanta mutabilis mutabilis</i> Théel, 1879	P	
<i>Paelopatides gigantea</i> (Verrill, 1884)	P	
<i>Paelopatides grisea</i> Perrier R., 1898	P	
<i>Panningia hyndmani</i> (Thompson, 1840)	P	
<i>Parastichopus tremulus</i> (Gunnerus, 1767)	P	
<i>Paroriza pallens</i> (Koehler, 1895)	P	
<i>Paroriza prouhoi</i> Hérourard, 1902	P	
<i>Peniagone diaphana</i> (Théel, 1882)	P	
<i>Pseudocnus koellikeri</i> (Semper, 1868)	P	
<i>Pseudostichopus occultatus</i> Marenzeller von, 1893	P	
<i>Pseudothyone serrifera</i> (Östergren, 1898)	P	
<i>Psychropotes depressa</i> (Théel, 1882)	P	
<i>Psychropotes longicauda</i> Théel, 1882	P	
<i>Thyone roscovita</i> Hérourard, 1889	P	
<i>Ypsilothuria talismani talismani</i> E. Perrier, 1886	P	
<i>Amphiura</i> ( <i>Amphiura</i> ) <i>incana</i> Lyman, 1879	P	
<i>Amphilepis norvegica</i> (Ljungman, 1865)	P	
<i>Amphiura richardi</i> Koehler, 1896	P	
<i>Amphiura sarsi</i> Ljungman, 1872	P	
<i>Asteronyx loveni</i> Müller & Troschel, 1842	P	
<i>Astrodia tenuispina</i> (Verrill, 1884)	P	
<i>Ophiacantha abyssicola</i> G.O. Sars, 1872	P	
<i>Ophiacantha bidentata</i> (Bruzellius, 1805)	P	
<i>Ophiacantha smitti</i> Ljungman, 1872	P	

Tabla II. Especies de equinodermos presentes en Andalucía por demarcación. Continuación

Espece	D_SUD	D_ESAL
<i>Ophiactis lymani</i> Ljungman, 1872	P	
<i>Ophiactis virens</i> (M. Sars, 1859)	P	
<i>Ophiecten affinis</i> (Lütken, 1858)	P	
<i>Ophiecten sericeum</i> (Forbes, 1852)	P	
<i>Ophiosphalma armigerum</i> (Lyman, 1878)	P	
<i>Ophiomusa lymani</i> (Wyville Thomson, 1873)	P	
<i>Ophiomyces grandis</i> Lyman, 1879	P	
<i>Ophiomyxa serpentaria</i> Lyman, 1883	P	
<i>Ophioplinthaca chelys</i> (C.W.Thomson, 1877)	P	
<i>Ophioplinthus tessellata</i> (Verrill, 1894)	P	
<i>Ophiopsila annulosa</i> (M. Sars, 1859)	P	
<i>Ophiopsila guineensis</i> Koehler, 1914	P	
<i>Ophioscolex glacialis</i> Müller & Troschel, 1842	P	
<i>Ophiothamnus affinis</i> Ljungman, 1872	P	
<i>Ophiothrix cotteaui</i> (de Loriol, 1900)	P	
<i>Ophiothrix luetkeni</i> Wyville Thomson, 1873	P	
<i>Ophiothrix maculata</i> Ljungman, 1872	P	
<i>Ophiotreta valenciennesi</i> (Lyman, 1879)	P	
<i>Ophiuroglypha irrorata irrorata</i> (Lyman, 1878)	P	
<i>Astropecten ibericus</i> Perrier, 1894	P	
<i>Brissopsis atlantica</i> Mortensen, 1907		P
<i>Henricia cylindrella</i> (Sladen, 1883)		P
<i>Marginaster capreensis</i> (Gasco, 1876)		P
<i>Sclerasterias neglecta</i> (Perrier, 1891)		P
<i>Sclerasterias richardi</i> (Perrier in Milne-Edwards, 1882)		P
<i>Arbaciella elegans</i> Mortensen, 1910		P
<i>Brissus unicolor</i> (Leske, 1778)		P
<i>Genocidaris maculata</i> A.Agassiz, 1869		P
<i>Ova canalifera</i> (Lamarck, 1816)		P
<i>Hedingia mediterranea</i> (Bartolini Baldelli, 1914) Tortonese, 1965		P
<i>Holothuria</i> ( <i>Holothuria</i> ) <i>dakarensis</i> Panning, 1939		P
<i>Holothuria</i> ( <i>Holothuria</i> ) <i>helleri</i> Marenzeller von, 1877		P
<i>Holothuria</i> ( <i>Holothuria</i> ) <i>tubulosa</i> Gmelin, 1791		P
<i>Holothuria</i> ( <i>Platyperona</i> ) <i>sanctori</i> Delle Chiaje, 1823		P
<i>Holothuria</i> ( <i>Vaneyothuria</i> ) <i>lentiginosa</i> Marenzeller von, 1892		P

Tabla II. Especies de equinodermos presentes en Andalucía por demarcación. Continuación

Especie	D_SUD	D_ESAL
<i>Neocucumis atlanticus</i> (Ludwig & Heding, 1935)		P
<i>Neocucumis marionii</i> (Marenzeller von, 1877)		P
<i>Hemiocnus syracusanus</i> (Grube, 1840)		P
<i>Phyllophorus</i> ( <i>Phyllophorus</i> ) <i>urna</i> Grube, 1840		P
<i>Ophiothrix quinquemaculata</i> (Delle Chiaje, 1828)		P

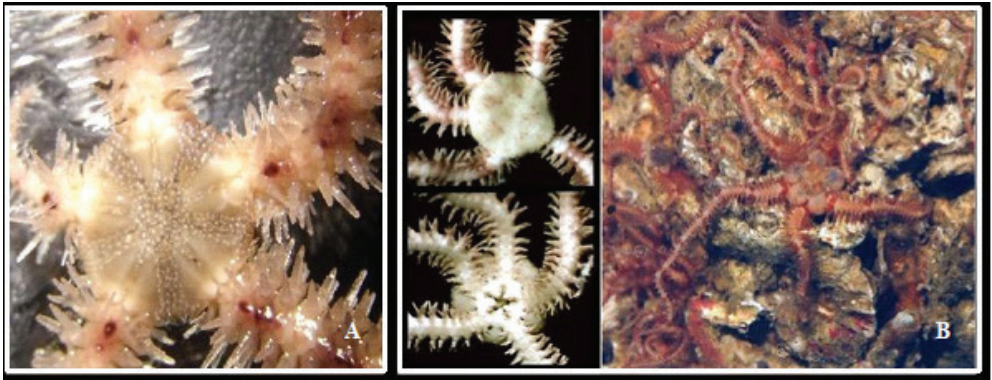


Figura 3. Fotografía de ejemplares de A) *Ophiothrix* spp. y B) *Ophiactis balli*. Autor fotografías: Dra. Manjón-Cabeza. SELUMA.

Tabla III. Número de especies de equinodermos y porcentajes de ocurrencia por demarcación andaluza

	Especies totales	% especies sobre el total español (346)	% especies sobre el total andaluz (184)	Especies exclusivas	E (346)	A (184)
SUD	164	47,40	89,13	90	25,64	48,91
ESAL	110	31,79	59,78	20	5,70	10,87
Comunes	74	21,39	40,22			

(REAL et al., 2021), que también pueden influir en esta transferencia de especies entre las dos demarcaciones. Por otro lado, recientemente se ha observado un incremento de especies procedentes de zonas lejanas, que tratan de refugiarse en nuestros ecosistemas. Un ejemplo de ello es el encuentro reciente de *Hacelia superba* Gray, 1840 en el golfo de Cádiz entre los 400 y 500 m de profundidad (RUEDA et al., 2011).

En cualquier caso, valgan estos resultados como una actualización y un acercamiento provisional a un estudio más profundo que será publicado en un futuro cercano que deberá no solo tener en cuenta el grado de fiabilidad de los registros actuales del inventario, sino realizar una revisión completa de un conjunto de especies de difícil identificación, como las estrellas del género *Luidia* Forbes, 1839, recientemente se han encontrado especímenes de *Luidia atlantoidea* en el Mediterráneo (GALLARDO-ROLDÁN et al., 2015) o dilucidar si existen diferencias significativas (genética molecular) entre distintas especies, valgan como ejemplo los géneros *Ophiothrix* Müller & Troschel, 1840 (Figura 3A) y *Brissopsis* L. Agassiz, 1840.

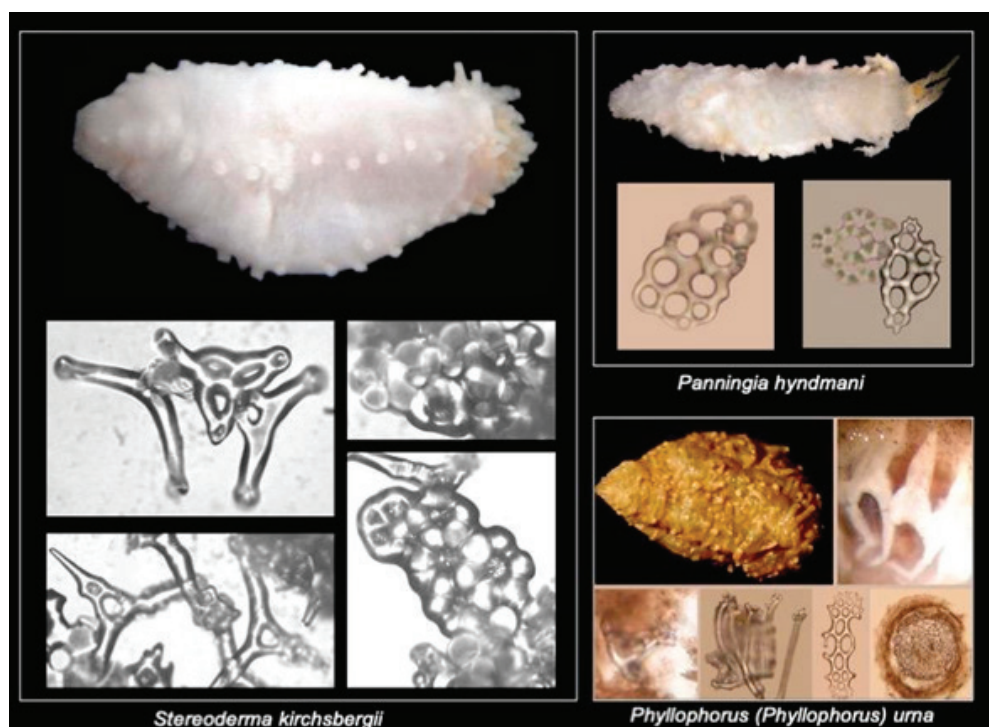


Figura 4. Fotografía de ejemplares de A) *Stereoderma kirchbergii*, B) *Panningia hyndmani* y C) *Phyllophorus* (*Phyllophorus*) *urna*. Autor fotografías: Dra. Manjón-Cabeza. SELUMA.





Figura 5. Fotografía de ejemplares de A) *Marginaster capreensensis*, B) *Chaetaster longipes* y C) *Anseropoda placenta*. Autor fotografías: Dra. Manjón-Cabeza. SELUMA.

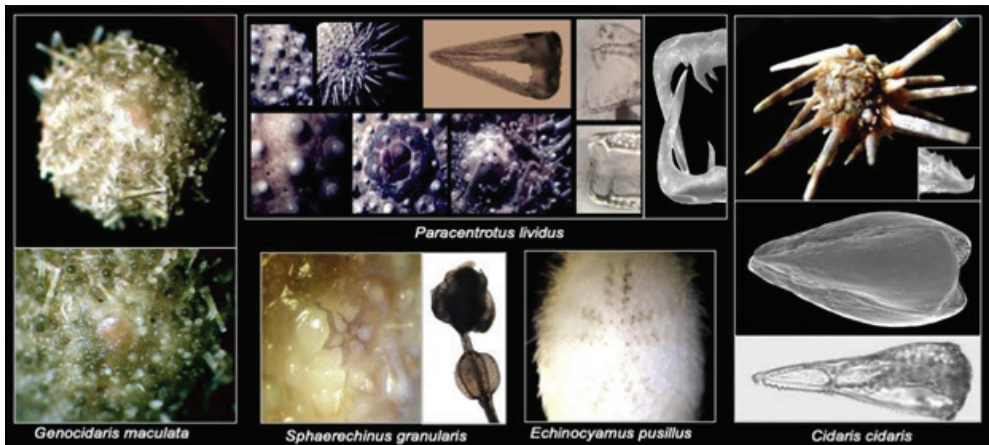


Figura 6. Fotografía de ejemplares de A) *Genocidaris maculata*, B) *Paracentrotus lividus*, C) *Sphaerechinus granularis*, D) *Echinocyamus pusillus* y E) *Cidaris cidaris*. Autor fotografías: Dra. Manjón-Cabeza. SELUMA.

#### BIBLIOGRAFÍA

- AGASSIZ, A. 1881. Report on the Echinoidea dredged by HMS Challenger 1873-76. Report on the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873-1876, 3: 1-321.
- ALVARADO, R. 1967. Coloquio sobre problemas de biología litoral. Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, 65 (3-4): 273-277.
- ÁLVAREZ, J. 1959. Una campaña biológica a bordo del Cruz del Sur por aguas de Baleares. Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, 57:151-168.
- ARANDA, F. 1908. Contribución al conocimiento de los Equinodermos de España, en especial de los Holoturoideos. Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, 5: 75-255.
- BESTEIRO, C. & URGORRI, V. 1988. Inventario dos equinodermos de Galicia (Echinodermata). Cadernos da Área de Ciencias Biolóxicas Inventarios. Publicacións do Seminario de Estudos Galegos. Edición do Castro. A Coruña: 1-51.



- BOYER, F. & RENDA, W. 2018. About the alleged endemism of marine gastropods in the Strait of Gibraltar. *Xenophora Taxonomy*, 18.
- CAMP, J. & ROS, J. 1980. Comunidades bentónicas de sustrato duro del litoral NE español. VIII. Sistemática de los grupos menores. *Investigación Pesquera*, 44 (1): 199-209.
- CARPENTER, P.H. 1884. Report on the Crinoidea collected during the voyage of HMS Challenger, during the years 1873-1876. Part I. The Stalked Crinoids. *Report on the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873-1876*, 11: 1-442.
- CHERBONNIER, G. 1969. Echinodermes récoltés par la *Thalassa* au large des côtes ouest de Bretagne et du golfe de Gascogne. (3-12 aout 1967). *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle*, 41 (1): 343-361.
- CHERBONNIER, G. & GUILLE, A. 1967. Complément a la faune des Echinodermes de la mer de Banyuls. *Vie et Milieu*, 18 (28): 317-330.
- CHERBONNIER, G. & Sibuet, M. 1972. Resultats Scientifique de la compagne Noratlante: Asterides et Ophiues. *Bulletin du Museum d'Histoire Naturell Paris 3e serie Zoologie*, 76: 1333-1394.
- EUROPARC-España. 2021. *Anuario 2020 del estado de las áreas protegidas en España*. Fundación Fernando González Bernáldez, Madrid.
- FUSSET, J. 1832. Identificación de muestras de la estancia en la Estación Marítima de Santander. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural*, 2 (21): 172-176.
- GADEA, E. 1967. La fauna de las praderas de fanerógamas marinas. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 65 (3-4): 283-289.
- GALLARDO-ROLDÁN, H., URRÁ, J., GARCÍA, T., LOZANO, M., ANTIT, M., BARO, J. & RUEDA, J.L. 2015. First record of the starfish *Luidia atlantidea* Madsen, 1950 in the Mediterranean Sea, with evidence of persistent populations. *Cahiers de Biologie Marine*, 56: 263-270.
- GARCÍA-GUILLÉN, L.M., MACÍAS-RAMÍREZ, A., RÍOS, P. & MANJÓN-CABEZA, M.E. 2022. Deep Sea starfishes (Echinodermata: Asteroidea) from Avilés Canyon System (Bay of Biscayne), including two new records. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 277: 107993.
- GARCÍA-GUILLÉN, L.M., SAUCÈDE, T., RÍOS, P. & MANJÓN-CABEZA, M.E. 2022. Deep-Sea Echinoids from the Avilés Canyons System (Cantabrian Sea: North Atlantic Ocean). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 275: 107967.
- 2023. (en prensa) Deep Sea Echinoids from the Galician Bank (North Atlantic Ocean). *Zootaxa*.
- GARCÍA-GUILLÉN, L.M., MACÍAS-RAMÍREZ, A., RÍOS, P. & MANJÓN-CABEZA, M.E. 2023 (en prensa) Deep Sea Asteroids from the Galician Bank (North Atlantic Ocean). *Zootaxa*.
- GARCÍA RASO, J.E., LUQUE, A.A., TEMPLADO, J., SALAS, C., HERGUETA, E., MORENO, D. & CALVO, M. 1992. *Fauna y flora marinas del Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar*. Madrid.
- GOFAS, S. 1998. Marine Molluscs with a Very Restricted Range in the Strait of Gibraltar. *Diversity and Distributions*, 4 (5-6): 255-266.
- GOGORZA, J. 1886. Animales equinodermos. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural*, 15: 510-521.
- KOEHLER, R. 1895. Dragages profonds executes a bord du Caudan dans le Golfe de Gascogne. Rapport préliminaire sur le Échinodermes. *Revue biologique du Nord de la France*, 7: 439-496.
- 1896a. Note préliminaire sur les Ophiures recueillies pendant les campagnes de la *Princesse Alice*. *Mémoires de la société zoologique de France*, 9: 241-253.
- 1896b. Note préliminaire sur les Ophiures recueillies pendant les campagnes de l'*Hirondelle*. *Mémoires de la société zoologique de France*, 9: 203-213.

- 1896c. Résultats scientifiques de la campagne du *Caudan* dans le Golfe de Gascogne (1895). Echinodermes. *Annales de l'Université de Lyon*, 26: 33-127.
- 1906. Ophiures. Expéditions scientifiques du *Travailleur* et du *Talisman* pendant les années 1880-1883. *Mémoires de la société zoologique de France*, 8: 245-311.
- 1909. Echinodermes provenant des campagnes de la *Princesse Alice* (Astérides, Ophiurides, Echinides et Crinoïdes). *Résultats des campagnes scientifiques du Prince Albert I de Monaco*, 34: 1-317.
- 1921. Echinodermes (Astérides, Ophiures, Echinides et Crinoïdes) des dernières campagnes de la *Princesse-Alice* et de l'*Hirondelle II*. *Bulletin de l'Institut océanographique, Monaco*, 396: 1-8.
- LÓPEZ-IBOR, A. 1984. Equinodermos del mar de Alborán. Fondos coralígenos. *Actas del IV Simposium Iberico de Estudios do Benthos Marino*, Lisboa, 3: 245-260.
- LÓPEZ-MÁRQUEZ, V., ACEVEDO, I., MANJÓN-CABEZA, M.E., GARCÍA-JIMÉNEZ, R., TEMPLADO, J. & MACHORDOM, A. 2018. Looking for morphological evidence of cryptic species in *Asterina Nardo, 1834* (Echinodermata: Asteroidea). The redescription of *Asterina pancerii* (Gasco, 1870) and the description of two new species. *Invertebrate Systematics*, 32: 505-523.
- LYMAN, T. 1882. Report on the Ophiuroidea. *Report of the Scientific Results of the voyage of HMS Challenger 1873-1876*, 5: 1-386.
- MANJÓN-CABEZA, M.E., PÉREZ-RUZAF, A., ANDRINO, J., ARTETXE, I., BACALLADO, J.J., BRITO, A. & MARCOS, C. 2017. Equinodermos. En: *Lista patrón de las especies silvestres presentes en España. Especies marinas*. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medioambiente. Resolución de 17 de febrero de 2017 BOE-A-2017-2401.
- 2020. Equinodermos. En: *Lista patrón de las especies silvestres presentes en España. Especies marinas*. Ministerio de Transición Ecológica y Cambio Demográfico. Resolución de 3 de diciembre de 2020 BOE-A-2020-16499.
- MANJÓN-CABEZA, M.E., RÍOS, P., GARCÍA-GUILLÉN, L.M., MACÍAS-RAMÍREZ, A., SÁNCHEZ, F., BASALO, A., PATROCINIO-IBARROLA, T. & CRISTOBO, J. 2021. Asteroids and Ophiuroids Associated with Sponge Aggregations as a Key to Marine Habitats. A Comparative Analysis Between Avilés Canyons System and El Cachucho, Marine Protected Area. *Frontiers in Marine Science*, 7: 606749.
- MARTÍNEZ, J., ADARRAGA, I. & RUÍZ, J.M. 2005. *EUSKALBENTOS I. Cartografía bionómica de los fondos blandos naturales de la costa de Gipuzkoa: Caracterización de las comunidades, inventarios de especies, censos y establecimiento de bioindicadores de calidad ambiental*. Departamento de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio del Gobierno Vasco.
- 2006. *EUSKALBENTOS II. Cartografía bionómica de los fondos blandos naturales de la costa de Bizkaia: Caracterización de las comunidades, inventarios de especies, censos y establecimiento de bioindicadores de calidad ambiental*. Departamento de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio del Gobierno Vasco.
- 2007. *EUSKALBENTOS III. Cartografía bionómica de los fondos del margen superior del talud continental de la costa de Gipuzkoa: Caracterización de las comunidades, inventarios de especies, censos y establecimiento de bioindicadores de calidad ambiental*. Departamento de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio del Gobierno Vasco.
- MIGUEZ-RODRÍGUEZ, L.J. 1997. *Spantagus raschi* Lovén, 1869 (Echinodermata, Echinoidea), nueva cita para la fauna ibérica. *Nova Acta Científica Compostelana, Biología*, 7: 221-225.
- 2009. Equinodermos (Crinoideos, Equinoideos y Holothuroideos) litorales, batiales y abisales de Galicia. Tesis Doctoral. Universidad de Santiago de Compostela.

- MIGUEZ-RODRÍGUEZ, L.J. & URGORRI, V. 1999. Adición de *Stereoderma kirschbergi* (Heller, 1868) (Echinodermata, Holothuroidea) al catálogo de equinodermos del Atlántico europeo. *Nova Acta Científica Compostelana, Biología*, 9: 295-300.
- MORENO, I. & MUNAR, J. 1985a. *Asteróideos y Crinoideos mediterráneos. Claves para la identificación de la fauna española*. Servicio de Publicaciones de la Universidad de Palma de Mallorca.
- 1985b. *Ophiuroideos mediterráneos. Claves para la identificación de la fauna española*. Servicio de Publicaciones de la Universidad de Palma de Mallorca.
- 1985c. *Equinoideos mediterráneos. Claves para la identificación de la fauna española*. Servicio de Publicaciones de la Universidad de Palma de Mallorca.
- OCAÑA, A. & PÉREZ RUZAF, A. 2004. Los Equinodermos de las costas andaluzas. *Acta Granatense*, 3: 83-136.
- OCAÑA, A., DE LA MORENA, I. & MORIANA, M. 1982. Algunos equinodermos de la costa de Málaga (Mar de Alborán). *Investigaciones Pesqueras*, 46 (3): 433-442.
- OCAÑA, A., SÁNCHEZ TOCINO, L., LÓPEZ GONZÁLEZ, S. & VICIANA MARTÍN, I.F. 2000. *Guía Submarina de Invertebrados no Artrópodos*. Comares, Granada.
- PÉREZ-RUZAF, A. & LÓPEZ-IBOR, A. 1986. Presencia de *Holothuria* (*Vaneyothuria*) *lentiginosa* *lentiginosa*, Marenzeller, 1893 (Echinodermata: Holothuroidea) en el mar de Alborán (Mediterráneo Occidental). *Boletín Instituto Español de Oceanografía*, 3 (4): 105-109.
- 1988. Echinoderm fauna from the south-western Mediterranean. Biogeographic relationships. En: BURKE, R.D., MLADENOV, P.V., LAMBERT, P.H. & PARSLEY, R.L. Eds. *Echinoderm biology*. AA Balkema, Rotterdam: 355-362.
- PERRIER, E. 1885. Première note Préliminaire des les Echinodermes, recueillis durant les campagnes de dragage sous-marines du Travailleur et du Talisman. *Annales des sciences naturelles, Zoologie*, 22 (8): 1-72.
- REAL, R., GOFAS, S., ALTAMIRANO, M., SALAS, C., BÁEZ, J.C., CAMIÑAS, J.A., GARCÍA RASO, J.E., DE SOLA, L.G., OLIVERO, J., REINA-HERVÁS, J.A., & FLORES-MOYA, A. 2021. Biogeographical and macroecological context of the Alboran Sea. En: BÁEZ, J.C., VÁZQUEZ, J., CAMIÑAS, A. & MALOULI IDRISI, M., Eds. *Alboran Sea- ecosystems and marine resources*. Springer Nature Switzerland: 431– 457.
- RÍOS, P., ALTUNA, A., FRUTOS, I., MANJÓN-CABEZA, E., GARCÍA-GUILLÉN, L., MACÍAS-RAMÍREZ, A., IBARROLA, T.P., GOFAS, S., TABOADA, S., SOUTO, J., ÁLVAREZ, F., SAIZ-SALINAS, J.I., CÁRDENAS, P., RODRÍGUEZ-CABELLO, C., LOURIDO, A., BOZA, C., RODRÍGUEZ-BASALO, A., PRADO, E., ABAD-URIBARREN, A., PARRA, S., SÁNCHEZ, F. & CRISTOBO, J. 2022. Avilés canyon system: increasing the benthic biodiversity knowledge. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 274: 107924.
- RIVERA GALLO, V. 1924. Notas sobre equinodermos españoles procedente de las campañas organizadas por el Instituto Español de Oceanografía. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 24: 468.
- 1932. Ofiúridos de España: *Ohiomyxa* pentágona. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 32: 89-92.
- 1933. Un ejemplar joven de *Hydrasterias richardi* (Perrier). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 33: 303-305.
- RODRÍGUEZ, J. 1980. Echinoderms (except Holothuriodea) of the Southern Mediterranean coast of Spain. En: *Proceeding of the European Colloquium on Echinoderms*. AA Valkema, Brussels: 127-131.
- RODRÍGUEZ, J. & IBÁÑEZ, M. 1976. Contribución al conocimiento de los equinodermos (Asteroidea, Ophiuroidea, Echinoidea) de la bahía de Almería (España). *Investigación Pesquera*, 40 (2): 455-462.

- RUEDA, J.L., GIL, J., GONZÁLEZ GARCÍA, E., FARIAS, C., LÓPEZ GONZÁLEZ, N. & DÍAZ DEL RÍO, V. 2011. First record of *Hacelia superba* (Echinodermata: Asteroidea) on the European continental margin. *Marine Biodiversity Records*, 4: 1-5.
- RUEDA, J.L., GOFAS, S., AGUILAR, R., DE LA TORRIENTE, A., GARCÍA-RASO E., LO IACONO, C., LUQUE, A.A., MARINA, P., MATEO-RAMÍREZ, A., MOYA-URBANO, E., MORENO, D., NAVARRO-BARRANCO, C., SALAS, C., SÁNCHEZ-TOCINO, L., TEMPLADO J. & URRÁ, J. 2021. Benthic Fauna of Littoral and Deep-Sea Habitats of the Alboran Sea: A Hotspot of Biodiversity. En: BÁEZ, J.C., VÁZQUEZ, J.T., CAMIÑAS, J.A., MALOULI IDRISSI, M. Eds. *Alboran Sea - Ecosystems and Marine Resources*. Springer, Switzerland: 285-358.
- SALAS, C., HERGUETA, E. & LÓPEZ-IBOR, A. 1988. Echinodermes associés aux concrétions de *Mesophyllum lichenoides* (Ellis) Lemoine (Rhodophyta, Corallinacea) du littoral de Malaga (Espagne). Étude d'un cycle annuel. *Mésogée* 48: 183-188.
- SIBUET, M. 1967. Répartition et diversité des Echinodermes (Holothurides-Astérides) en zone profonde dans le Golfe de Gascogne. *DEEP-SEA RESEARCH*, 24: 549-563.
- 1974. Echinodermes de la Mer d'Alboran. *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle*, 155: 789-798.
- 1979. Distribution and diversity of asteroids in Atlantic abyssal basins. *Sarsia*, 64: 85-91.
- SIERRA, A., GARCÍA, L. & LLORIS, D. 1978. Trofismo y competencia alimentaria en asteroideos de la bahía de Almería. *Investigación Pesquera*, 42 (2): 485-499.
- SLADEN, W.P. 1889. Asteroidea. *Report of the Scientific Results of the Voyage of HMS Challenger, 1873-1876*, 30 (51): 1-935.
- THÉEL, H. 1879. Preliminary Report on the Holothuridae of the Exploring Voyage of HMS Challenger under Professor Sir C. Wyville Thomson F.R.S., Part I, Bihang Till K. Svenska vetenskapsakademiens Handlingar, 5: 20.
- 1882. Report on the Holothuroidea dredged by HMS Challenger during the years 1873-76. Part i. *Report on the Scientific Results of the Voyage of HMS Challenger during the years 1873-1876*, 4: 1-176.
- TORRES, I. 2015. *Inventario y Designación de la Red Natura 2000 en Áreas Marinas del Estado Español*. Informe Resumen - LIFE07/NAT/E/000732 INDEMARES. <<https://www.inde-mares.es/proyecto/descripcion>> [Consulta: 17-01-2023].
- TORTONESE, E. 1965. *Fauna D'Italia. Echinodermata*. Calderini, Bologna.



## **ESTUDIOS GENÉTICOS**





# Complexity of plankton in the Strait of Gibraltar and the Alboran Sea unveiled by genetic analyses

## *Análisis genéticos revelan la complejidad del plancton en el estrecho de Gibraltar y mar de Alborán*

**Jesús M. Mercado\*, Isabel Ferrera, Francisco Gómez-Jakobsen & Lidia Yebra**

Centro Oceanográfico de Málaga. Instituto Español de Oceanografía (IEO, CSIC). Puerto Pesquero s/n, 29640, Fuengirola (Málaga). Spain.

\*jesus.mercado@ieo.csic.es

**KEYWORDS:** diatoms, dinoflagellates, diversity, phytoplankton, metabarcoding.

**PALABRAS CLAVE:** diatomeas, dinoflagelados, diversidad, fitoplancton, secuenciación masiva.

### ABSTRACT

Several samples collected at different sites of the Alboran Sea following a west-east gradient from the Strait of Gibraltar (SoG) were analyzed by metabarcoding of the V9 region of the 18S rRNA ribosomal gene. The analysis permitted identifying 9601 operational taxonomical units (OTUs) of protists, at least until class level, which were classified into four supergroups (Excavata, SAR, Unikonta and Archaeplastida) and 63 deep-branching eukaryotic lineages. Dinoflagellates was the group showing the highest biodiversity, followed by Syndinales (17% of OTUs) and diatoms (4.5%). The high biodiversity of non-free living forms (Syndinales) as well as other heterotrophs with varied feeding modes, including ciliates, small flagellates and fungi (saprophyte), evidence a relatively elevated variety of trophic modes within the communities. The relative abundance of some groups changed with the distance from the SoG. In particular, relative abundances of phototrophic diatoms, Chrysophyceae and Haptophyta, and of heterotrophic ciliates and radiolarians decreased towards the east. In contrast, dinoflagellates abundance increased following the west-east gradient. These differences illustrate that the composition of the plankton communities at the eastern side of the SoG is distinguishable from the rest of the Alboran Sea.

### RESUMEN

La técnica de secuenciación masiva de la región V9 del gen ribosomal 18S fue aplicada en muestras recogidas en diferentes estaciones del mar de Alborán siguiendo el gradiente oeste-este desde el estrecho de Gibraltar (EdG). Estos análisis permitieron identificar 9601 unidades taxonómicas operacionales (UTOs) de protistas a nivel de clase. Los UTOs fueron clasificados en cuatro supergrupos (Excavata, SAR, Unikonta y Archaeplastida) y 63 líneas evolutivas de eucariotas. Los dinoflagelados fueron el grupo que presentó mayor diversidad,

seguido de Syndinales (17% de UTOs) y diatomeas (4.5%). La alta biodiversidad de parásitos (Syndinales) y otros heterótrofos con comportamientos tróficos variados (ciliados, pequeños flagelados y hongos), evidenció la complejidad de las interacciones tróficas en las comunidades. La abundancia relativa de algunos grupos cambió con la distancia al EdG. En particular, la abundancia de diatomeas, Chrysophyceae, Haptophyta y ciliados y radiolarios decreció hacia el este. En contraste, la abundancia de dinoflagelados tendió a aumentar. Estas diferencias indican que la composición de las comunidades de plancton en el lado este del EdG es diferente respecto a las del resto del mar de Alborán.

## 1. INTRODUCTION

The Strait of Gibraltar (SoG) shapes a unique geographical framework that modulates the features of the biological communities growing at the adjacent marine basins (the Gulf of Cadiz to the west and the Alboran Sea to the east). In its eastern side, the channeling of the Atlantic water surface current towards the northern Alboran Sea feeds different mesoscale hydrological structures like cyclonic eddies, coastal upwellings and anticyclonic gyres (PARRILLA & KINDER, 1987; TINTORÉ *et al.*, 1991; RAMÍREZ *et al.*, 2021), resulting in a highly varied mosaic of pelagic and benthic habitats. Probably due to this spatial heterogeneity, the western sector of the Alboran Sea is a hot-spot of biodiversity which accrues the highest species richness within the Mediterranean Sea (see COLL *et al.*, 2010 for a review). This area also presents high plankton productivities (MERCADO *et al.*, 2007; 2019; YEBRA *et al.*, 2017; 2020) and sustains the most important nursery site for small pelagic fishes in the Western Mediterranean, such as *Sardina pilchardus* and *Engraulis encrasicolus* (GARCÍA *et al.*, 1988; GARCÍA, 2010; GIANNOULAKI *et al.*, 2013).

The plankton communities growing in the northwestern Alboran Sea have been intensively studied during the last decades (MERCADO *et al.*, 2007; 2019; RAMÍREZ *et al.*, 2021; YEBRA *et al.*, 2017; 2018; 2022). Overall, the published reports show horizontal distribution patterns of plankton abundance following the hydrological gradients fuelled by the Atlantic jet as they determine the distribution of temperature, salinity, optical properties and nutrient concentration in the surface layer (RODRÍGUEZ *et al.*, 1998; RAMÍREZ *et al.*, 2005; MERCADO *et al.*, 2007; 2012). The highest abundances of autotrophic plankton are usually located just at the eastern side of the SoG as it is illustrated by the composite image of satellite chlorophyll *a* shown in Figure 1, which has been corroborated by the samplings that the Spanish Institute of Oceanography performs since 1992 (MERCADO *et al.*, 2005; 2008). The presence of strong decreasing gradients of chlorophyll *a* from coast to offshore waters is a typical feature of the northern half of the Alboran Sea (RAMÍREZ *et al.*, 2021). However, the intensity of this gradient varies seasonally and often is more intensive in the western sub-basin; this pattern has been attributed to the influence of the Atlantic jet that favors the frequent occurrence of nutrient enriched water upwelling (RAMÍREZ *et al.*, 2005; MER-

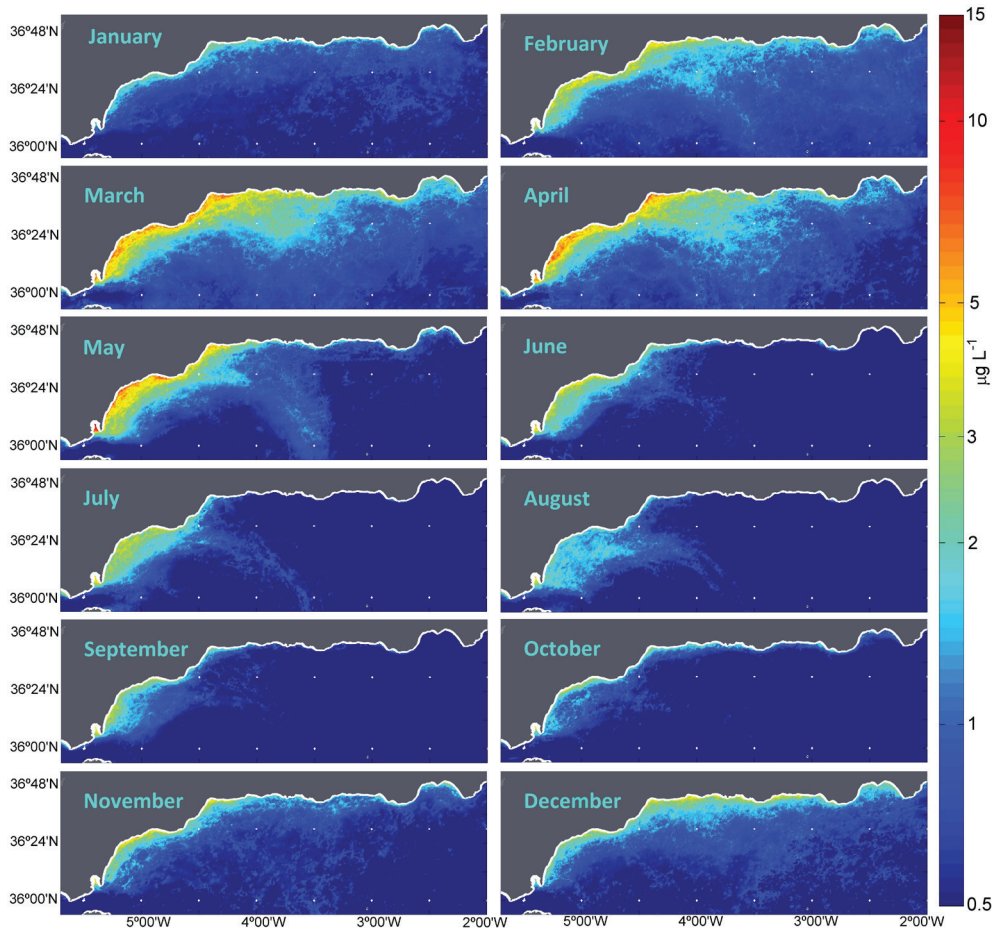


Figure 1. Monthly climatology of satellite chlorophyll *a* for the northern Alboran Sea calculated with images gathered from the MODIS-Aqua satellite for the period 2012-2020.

CADO *et al.*, 2007). Accordingly, several reports have shown substantial differences in the composition of plankton communities following the longitudinal gradient in the northern Alboran Sea. For instance, AMORIM *et al.* (2016) analyzed the distribution patterns of the autotrophic picoplankton and found decreasing dominance of *Prochlorococcus* and increasing co-dominance of picoeukaryotes and *Synechococcus* towards the east (MERCADO *et al.*, 2008). The abundance of diatoms is usually higher in the western sector of the Alboran Sea while flagellates have more importance in the eastern sector. Differences in abundance and composition of mesozooplankton in adjacent waters of the SoG compared to Malaga and Almeria bays have been also described (YEBRA *et al.*, 2017; 2022; QUINTANILLA *et al.*, 2020). These results suggest that the plankton communities growing at the eastern side of the SoG present a biodiversity and composition distinguishable from other adjacent areas. The reasons for these observations are probably the dynamism of the SoG and the transport of organisms by the inflowing jet from the Gulf of Cadiz to the Alboran Sea.

According to this information, it would be expected that the biodiversity of the plankton communities in the eastern side of the SoG is conditioned by its strong hydrodynamics. However, this hypothesis has not been tested to date, mainly because the available information about the taxonomic composition of these communities is reduced. The plankton analyses performed with samples collected in this area have been based on traditional optical methods such as flow cytometry, microscopy and flowCAM. These methods entail a low taxonomic resolution, particularly for the smaller size fractions whose identification is not approachable by means of these techniques. Consequently, the available information is limited to certain groups of mesozooplankton and phototrophic protists (mainly large diatoms and dinoflagellates). The biodiversity of other groups with relevant ecological roles such as microzooplankton and bacteria is barely known. Furthermore, the taxonomic analyses of the samples based on microscopy rely on the skills of taxonomists with different expertise, which may lead to inconsistencies when the time series is analysed by different taxonomists. Alternatively, the usage of genetic techniques is gaining momentum in analyzing biodiversity of environmental samples of marine plankton. In particular, the so-called high throughput sequencing (HTS) technologies permit identifying multiple operational taxonomic units (OTUs) in a single environmental sample of plankton (MOON-VAN DER STAAY *et al.*, 2001; ZHAN *et al.*, 2013; COMTET *et al.*, 2015). Different reports have highlighted the potential of the HTS technologies for studying bio-geographic distribution patterns of planktonic protist groups at large scale (DEVARGAS *et al.*, 2015; LIMA-MENDEZ *et al.*, 2015; MALVIYA *et al.*, 2016; LE BESCOT *et al.*, 2016; DOS SANTOS *et al.*, 2017; TRAGIN & VAULOT, 2018). For instance, some of these reports indicate that the Mediterranean Sea presents specific biodiversity patterns distinguishable from those found in other oceanic areas (MALVIYA *et al.*, 2016; TRAGIN & VAULOT, 2018). At smaller spatial scales, studies carried out throughout the different Mediterranean sub-basins (western and eastern basins and Adriatic Sea) evidence a heterogeneous distribution of the phytoplankton (Penna *et al.*, 2017). Even at lower spatial scales, ZOUARI *et al.* (2018) found significant differences in biodiversity between coastal and open-sea plankton assemblages. All these reports indicate that genetic biodiversity correlates with spatial and temporal variability patterns of the environmental conditions.

In 2014, the Spanish Institute of Oceanography started to collect samples in the Alboran Sea to perform genetic analysis of planktonic biodiversity based on amplification and sequencing of specific regions of the 18S rRNA gene that are used as taxonomic barcodes. The first results of these analyses were published in 2020 (GARCÍA-GÓMEZ *et al.*, 2020). The objective of this work is to expand those initial observations with additional data and information to show the potential of the genetic techniques in assessing the patterns of biodiversity of the plankton communities of the Alboran Sea.

## 2. MATERIAL AND METHODS

Forty five samples were collected at different stations located in the northwestern Alboran Sea during the summer season from 2014 to 2018. For genetic analyses, two-three liters of seawater collected in the upper water layer were pre-screened with a mesh of 200  $\mu\text{m}$  and then filtered through 0.2  $\mu\text{m}$  polycarbonate membranes, and immediately frozen in liquid nitrogen. The procedures of DNA extraction, generation of 18S rRNA gene barcodes, production and quantification of amplicons and sequencing are described in detail in GARCÍA-GÓMEZ *et al.* (2020). Sequences were clustered and assigned to the lowest possible taxonomic level by using the database of reference sequences V9\_PR2 (GUILLOU *et al.*, 2013). Reads with  $\geq 80\%$  identity to a reference V9 18S rRNA barcode were considered assignable. In order to research the longitudinal gradient in the distribution of the communities, the data were grouped according to the position of the sampling stations into three sectors: western sector (WS; longitude between 5.35°W and 4.50°W), central sector (CS; longitude between 4.50°W and 3.50°W) and eastern sector (ES, longitude between 3.00°W and 2.50°W). The biodiversity was analyzed by genetic methods in 18, 22 and 5 samples from WS, CS and ES, respectively.

## 3. RESULTS AND DISCUSSION

Overall, the genetic analyses permitted identifying 9601 operational taxonomical units (OTUs) of protists, at a minimum taxonomic resolution of class level. These OTUs were classified into four supergroups (Excavata, SAR, Unikonta and Archeplastida) and 63 deep-branching eukaryotic lineages. A total of 74% of the OTUs were classified into 210 orders. This OTUs richness is in the range reported for samples collected at different areas around the Mediterranean Sea (FERRERA *et al.*, 2016; TRAGIN & VAULOT, 2018; ZOUARI *et al.*, 2018). Dinoflagellates was the group with the highest biodiversity (Figure 2), as they accounted for 30% of the total OTUs. The second group with high biodiversity was Syndinales (17% of OTUs), that are Alveolates parasites of crustaceans, fish, algae, cnidarians and protists. Diatoms presented also an elevated biodiversity with 427 OTUs assigned (4.5%). In fact, it was the most diverse group among the phototrophs, although other groups such as Chlorophyta, Chrysophyceae, Cryptophyta and Haptophyta also accounted for 1-2% of the total assigned OTUs. Stramenopiles and ciliates were the most diverse groups among the heterotrophs (excluding Alveolates). On average, heterotrophs (excluding dinoflagellates) were more diverse than autotrophs in all samples analyzed. These results allow to advance our understanding of the plankton communities in the Alboran Sea, as it has been traditionally based on microscope analysis. The main finding emerging is that the plankton biodiversity is much higher than previously envisioned. As



an example, the amount of different taxa of diatoms identified by microscopy in the Alboran Sea (Table I) is 275, which is just over half of the OTUs assigned to this group in our sample set analysed by metabarcoding. The differences between taxonomical resolution of genetic and optical methods for dinoflagellates is even higher, as only 172 dinoflagellates taxa appear in the database based on microscopy.

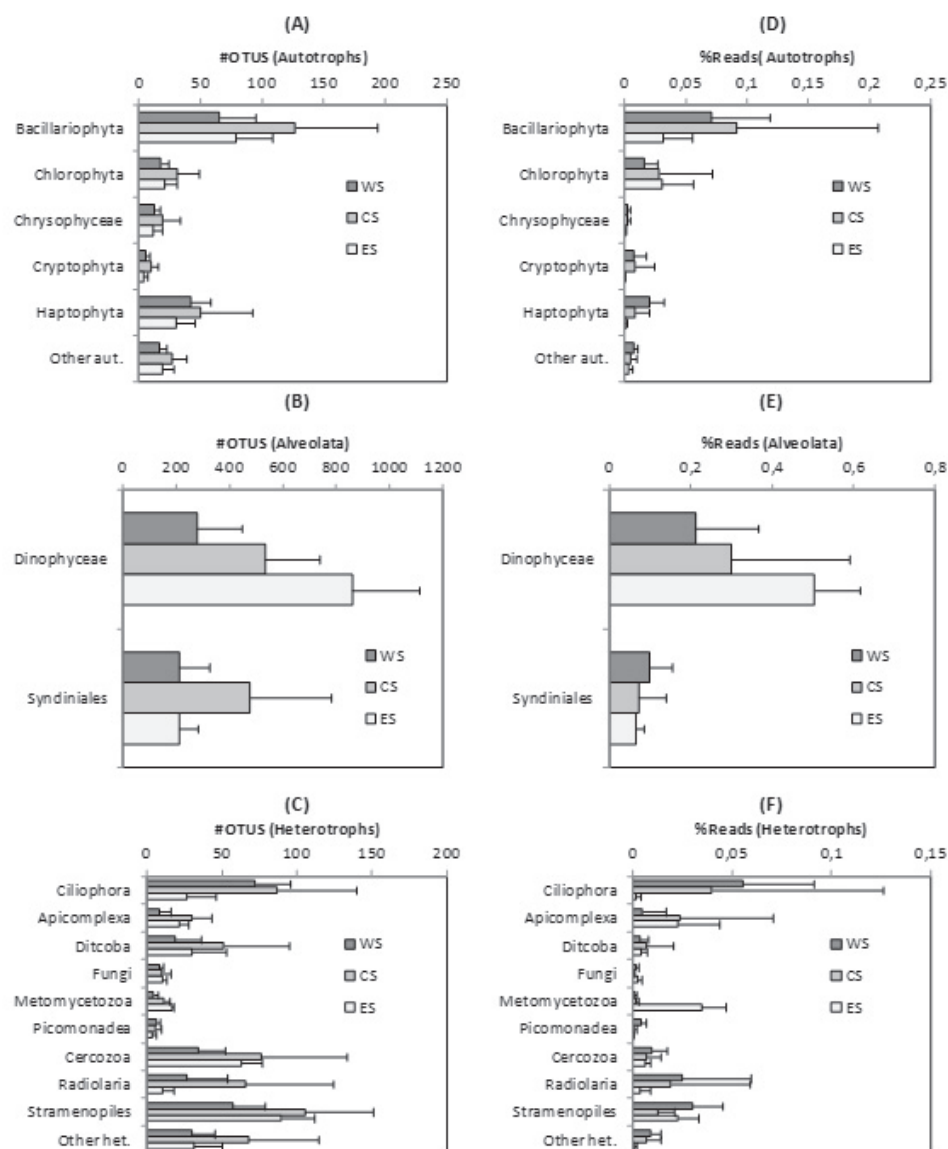


Figure 2. Amount of operational taxonomical units (OTUs) and reads of sequences (% Reads) assigned to the main taxonomic groups identified in the samples analyzed by metabarcoding of the 18S rRNA V9 gene. The values are averaged for the three Alboran sectors (WS: western sector; CS: central sector; ES: eastern sector). Standard deviations are shown.

Table I. Total amount of operational taxonomical units (OTUs) assigned to taxonomical groups classified into some of the trophic groups analyzed. These data are compared with the total amount of different taxa identified by microscopy in the database of microplankton composition of the Spanish Institute of Oceanography, which includes information of 560 samples collected in 1994-2018.

<b>Trophic groups</b>	<b>#OTUs (18Sv9)</b>	<b>#Taxa (microscopy)</b>
Diatoms	427	275
Dinoflagellates	3610	172
Other autotrophs	608	72
Heterotrophs (excluding dinoflagellates)	2875	-
Non-free living forms	2120	-

The second relevant finding unveiled by the genetic analyses is that the communities are highly complex from the viewpoint of their trophic structure. The elevated biodiversity of non-free living forms (Syndiniales) as well as other heterotrophs with varied feeding modes, including ciliates, small flagellates and fungi (saprophyte) are specially striking. Yet, the abundance of dinoflagellate's OTUs surely implies that mixotrophy is a common feature of these communities. This high diversity of trophic modes probably implies that the interactions within the plankton play a key role in shaping the communities. Several authors have come to similar conclusions. For instance, LIMA-MÉNDEZ *et al.* (2015) found that the structure of the community explains up to 80% of inter-regional variability in the composition of the plankton, while the environmental variables have comparatively much less importance.

Concordantly with this latter hypothesis, our genetic data reveal differences in the composition of the communities following a west-east gradient in the Alboran Sea, which affected all the trophic groups. The abundance of diatoms, Chrysophyceae and Haptophyta reads was lower in ES compared with WS and CS (Figure 2D). In contrast, the abundance of dinoflagellates reads increased following the west-east gradient (Figure 2E). It is also striking the fairly reduced abundance of ciliates and radiolarians in ES (Figure 2F). These differences support that the composition of the plankton communities at the eastern side of the SoG is distinguishable from the rest of the Alboran Sea. In fact, only 28% of the OTUs identified in WS were found in ES (Figure 3). The percentage of OTUs shared with CS was 54%.

In conclusion, the molecular approach allowed detecting and identifying nano- and picoplankton, as well as the accurate identification of species at any life stage, including rare and fragile taxa (ZHAN *et al.*, 2013). Furthermore, the fact that the same protocol can be used in different laboratories facilitates future standardized comparisons across systems. However, the interpretation of read abundance in terms

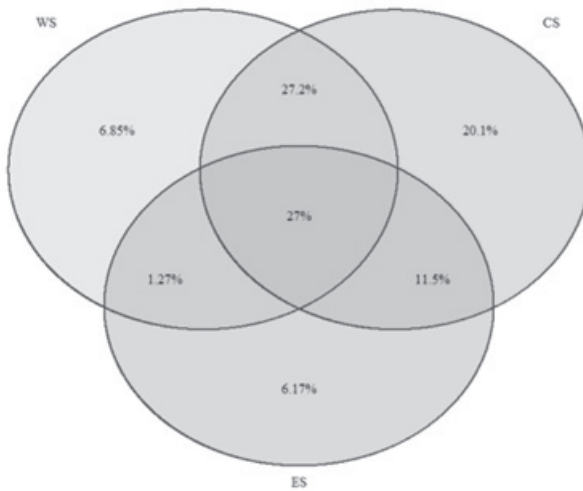


Figure 3. Venn diagram of the OTUs assigned to the sequences obtained in the samples collected at the western (WS), central (CS) and eastern (ES) sectors of the Alboran Sea.

of cell abundance should be done with caution. For instance, we did not account for the taxonomic variation in genetic material and the effects on our sequence reads, as the amount of rRNA gene copy number is organism-dependent (ZHU *et al.*, 2005; ZOUARI *et al.*, 2018). Prevalence and high relative contribution of sequence reads of Dinophyceae and other protists groups (e.g. Syndiniales and Radiolaria) have been attributed (at least partially) to their high DNA content and number of rRNA gene copies (STOECK *et al.*, 2014; GUTIERREZ-RODRIGUEZ *et al.*, 2019). Consequently, we

must be aware that DNA based metabarcoding alone may not be enough to unveil dominance patterns among protists groups with different genomic arrangements. Despite its limitations, the molecular approach allowed us to test the hypothesis that the plankton biodiversity near the SoG differs from the observed in adjacent waters of the central and eastern Alboran Sea.

#### BIBLIOGRAPHY

- AMORIM, A.L., LEÓN, P., MERCADO, J.M., CORTÉS, D., GÓMEZ, F., PUTZEYS, S., SALLES, S. & YEBRA, L. 2016. Controls of picophytoplankton abundance and composition in a highly dynamic marine system, the Northern Alboran Sea (Western Mediterranean). *Journal of Sea Research*, 112: 13-22. 10.1016/j.seares.2016.02.005
- COLL, M., PIRODDI, C., STEENBEEK, J., KASCHNER, K., LASRAM, F.B.R., AGUZZI, J., BALLESTEROS, E., BIANCHI, C.N., CORBERA, J., DAILIANIS, T., DANOVARO, R., ESTRADA, M., FROGLIA, C., GALIL, B.S., GASOL, J.M., GERTWAGEN, R., GIL, J., GUILHAUMON, F., KESNER-REYES, K., KITSOS, M.-S., KOUKOURAS, A., LAMPADARIOU, N., LAXAMANA, E., LÓPEZ-FÉ DE LA CUADRA, M., LOTZE, H.K., MARTIN, D., MOUILLOT, D., ORO, D., RAICEVICH, S., RIUS-BARILE, J., SAIZ-SALINAS, J.I., SAN VICENTE, C., SOMOT, S., TEMPLADO, J., TURON, X., VAFIDIS, D., VILLANUEVA, R. & VOULTSIADOU, E. 2010. Biodiversity of the Mediterranean Sea: status, patterns and threats. *PLoS ONE*, 5 (8): e11842.
- COMTET, T., SANDIONIGI, A., VIARD, F. & CASIRAGHI, M. 2015. DNA (meta)barcoding of biological invasions: a powerful tool to elucidate invasion processes and help managing aliens. *Biological Invasions*, 17: 905-922.

- DE VARGAS, C., AUDIC, S., HENRY, N., DECELLE, J., MAHÉ, F., LOGARES, R., LARA, E., BERNEY, C., LE BESCOT, N., PROBERT, I., CARMICHAEL, M., POULAIN, J., ROMAC, S., COLIN, S., AURY, J.-M., BITTNER, L., CHAFFRON, S., DUNTHORN, M., ENGELN, S., FLEGONTOVA, O., GUIDI, L., HORÁK, A., JAILLON, O., LIMA-MENDEZ, G., LUKÉŠ, J., MALVIYA, S., MORARD, R., MULOT, M., SCALCO, E., SIANO, R., VINCENT, F., ZINGONE, A., DIMIER, C., PICHÉRAL, M., SEARSON, S., KANDELS-LEWIS, S., ACINAS, S.G., BORK, P., BOWLER, C., GORSKY, G., GRIMSLEY, N., HINGAMP, P., IUDICONE, D., NOT, F., OGATA, H., PESANT, S., RAES, J., SIERACKI, M.E., SPEICH, S. & STEMMANN, L. 2015. Eukaryotic plankton diversity in the sunlit ocean. *Science*, 348: 1261605.
- DOS SANTOS, A.L., GOURVIL, P., TRAGIN, M., NOEL, N.H., DECELLE, J., ROMAC, S. & VAULOT, D. 2017. Diversity and oceanic distribution of prasinophytes clade VII, the dominant group of green algae in oceanic waters. *ISME Journal*, 11: 512-528.
- FERRERA, I., GINER, C. R., RENÉ, A., CAMP, J., MASSANA, R., GASOL, J.M. & GARCÉS, E. 2016. Evaluation of alternative high-throughput sequencing methodologies for the monitoring of marine picoplanktonic biodiversity based on rRNA gene amplicons. *Frontiers in Marine Science*, 3: 147.
- GARCÍA, A. 2010. *Post-larval research of small pelagic species in the Alborán Sea. A call for safeguarding fry concentration sites*. CGPM-SAC Subcommittee of Marine Environment and Ecosystems, Malta, November 29–December 3, 2010
- GARCÍA, A., PÉREZ-RUBÍN, J. & RODRÍGUEZ, J.M. 1988. La distribución de las áreas de puesta de la sardina (*Sardina pilchardus* Walb.) en el sector noroccidental costero del Mar de Alborán en marzo de 1982. *Informes Técnicos Instituto Español de Oceanografía*, 56: 1-24.
- GARCÍA-GÓMEZ, C., YEBRA, L., CORTÉS, D., SÁNCHEZ, A., ALONSO, A., VALCÁRCEL-PÉREZ, N., GÓMEZ-JAKOBSEN, F., HERRERA, I., JOHNSTONE, C. & MERCADO, J.M. 2020. Metabarcoding unveils shifts in the protist community diversity associated to environmental gradients. *FEMS Microbiology Ecology*, 96: fiae197. 10.1093/femsec/fiae197
- GIANNOULAKI, M., IGLESIAS, M., TUGORES, M. P., BONNANO, A., PATTI, B., DE FELICE, A., LEONORI, I., BIGOT, J.L., TICINA, V., PYROUNAKI, M.M., TSAGARAKIS, K., MACHIAS, A., SOMARAKIS, S., SCHISMENOU, E., QUNCI, G., BASILONE, A., CUTTITTA, A., CAMPANELLA, F., MIQUEL, J., OÑATE, D., ROOS, D. & VALAVANIS, V. 2013. Characterizing the potential habitat of European anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Mediterranean Sea, at different life stages. *Fisheries Oceanography*, 22: 69-89.
- GUILLLOU, L., BACHAR, D., AUDIC, S., BASS, D., BERNEY, C., BITTNER, L., BOUTTE, C., BURGAUD, G., DE VARGAS, C., DECELLE, J., DEL CAMPO, J., DOLAN, J.R., DUNTHORN, M., EDVARDSEN, B., HOLZMANN, M., KOOISTRA, W.H.F.C., LARA, E., LE BESCOT, N., LOGARES, R., MAHÉ, M., MASSANA, R., MONTRESOR, M., MORARD, R., NOT, F., PAWLOWSKI, J., PROBERT, I., SAUVADET, A.-L., SIANO, R., STOECK, T., VAULOT, D., ZIMMERMANN, P. & CHRISTEN, R. 2013. The Protist Ribosomal Reference database (PR2): a catalog of unicellular eukaryote small sub-unit rRNA sequences with curated taxonomy. *Nucleic Acids Research*, 41: D597-604.
- GUTIERREZ-RODRIGUEZ, A., STUKEL, M. R., LOPES DOS SANTOS, A., BIARD, T., SCHAREK, R., VAULOT, D., LANDRY, M.R. & NOT, F. 2019. High contribution of Rhizaria (Radiolaria) to vertical export in the California Current Ecosystem revealed by DNA metabarcoding. *The ISME Journal*, 13 (4): 964-976.
- LE BESCOT, N., MAHÉ, F., AUDIC, S., DIMIER, C., GARETARET, M.-J., POULAIN, J., WINCKERI, P., DE VARGAS, C. & SIANO, R. 2016. Global patterns of pelagic dinoflagellate diversity across protist size classes unveiled by metabarcoding. *Environmental Microbiology*, 18: 609-626.

- LIMA-MENDEZ, G., FAUST, K., HENRY, N., DECELLE, J., COLIN S., CARCILLO, F., CHAFFRON, S., IGNACIO-ESPINOSA, C., ROUX, S., VINCENT, F., BITTNER, L., DARZI, Y., WANG, J., AUDIC, S., BERLINE, L., BONTEMPI, G.A., CABELLO, A.M., COPPOLA, L., CORNEJO-CASTILLO, F.M., D'OVIDIO, F., DE MEESTER, L., FERRERA, I., GARET-DELMAS, M.-J., GUIDI, L., LAARA, E., PESANT, S., ROYO-LLONCH, M., SALAZAR, G., SÁNCHEZ, P., SEBASTIAN, M., SOUFFREAU, C., DIMIER, C., PUCHERAL, M., SEARSON, S., KANDELS-LEWIS, S., TARA OCEANS COORD., GORSKY, G., NOT, F., OGATA, H., SPEICH, S., STEMMANN, L.R.S., WEISSENBACH, J., WINCKER, P., ACINAS, S.G., SUNAGAWA, S., BORK, P., SULLIVAN, M.B., KARSENTI, E., BOWLER, C., DE VARGAS, C. & RAES, J. 2015. Determinants of community structure in the global plankton interactome. *Science*, 348: 1262073.
- MALVIYA, S., SCALCO, E., AUDIC, S., VINCENT, F., VELUCHAMY, A., POULAIN, J., WINCKER, P., IUDICONE, D., DE VARGAS, C., BITTNER, L., ZINGONE, A. & BOWLER, C. 2016. Insights into global diatom distribution and diversity in the world's ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 113: E1516-25.
- MERCADO, J.M., RAMÍREZ, T., CORTÉS, D., SEBASTIÁN, M. & VARGAS-YAÑEZ, M. 2005. Seasonal and inter-annual variability of the phytoplankton communities in an upwelling area of the Alboran Sea (SW Mediterranean Sea). *Scientia Marina*, 69: 451-465.
- MERCADO, J.M., CORTÉS, D., GARCÍA, A. & RAMÍREZ, T. 2007. Seasonal and interannual changes in the planktonic communities of the northwest Alboran Sea (Mediterranean Sea). *Progress in Oceanography*, 74: 273-293. doi: 10.1016/j.pocean.2007.04.013
- MERCADO, J.M., RAMÍREZ, T., CORTÉS, D., SEBASTIÁN, M., LIGER, E. & BAUTISTA, B. 2008. Partitioning the effects of changes in nitrate availability and phytoplankton community structure on relative nitrate uptake. *Marine Ecology Progress Series*, 359: 51-68.
- MERCADO, J.M., CORTÉS, D., RAMÍREZ, T. & GÓMEZ, F. 2012. Decadal weakening of the wind-induced upwelling reduces the impact of nutrient pollution in the Bay of Málaga (western Mediterranean Sea). *Hydrobiologia*, 680: 91-107.
- MERCADO, J.M., CORTÉS, D., SALLES, S., RAMÍREZ, T., FIGUEROA, F.L., SEGOVIA, M., KORBEE, N., LIGER, E., MEDINA-SÁNCHEZ, J.M., DURÁN, C. & CARRILLO, P. 2019. Short term primary production in western Mediterranean Sea phytoplankton communities subjected to the combined stress of high irradiance and low nutrients during summer stratification. *Continental Shelf Research*, 186: 48-63.
- MOON-VAN DER STAAY, S., DE WACHTER, R. & VAULOT, D. 2001. Oceanic 18S rDNA sequences from picoplankton reveal unsuspected eukaryotic diversity. *Nature*, 409: 607-610.
- PARRILLA, G. & KINDER, T.H. 1987. Oceanografía física del Mar de Alborán. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 4: 133-166.
- PENNA, A., CASABIANCA, S., GUERRA, A.F., VERNESI, C. & SCARDI, M. 2017. Analysis of phytoplankton assemblage structure in the Mediterranean Sea based on high-throughput sequencing of partial 18S rRNA sequences. *Marine Genomics*, 36: 49-55.
- QUINTANILLA, J.M., LAIZ-CARRIÓN, R., GARCÍA, A., QUINTANILLA, L.F., CORTÉS, D., GÓMEZ-JAKOBSEN, F., YEBRA, L., SALLES, S., PUTZEYS, S., LEÓN, P. & MERCADO, J.M. 2020. Early life trophodynamic influence on daily growth patterns of the Alboran Sea sardine (*Sardina pilchardus*) from two distinct nursery habitats (Bays of Málaga and Almería) in the western Mediterranean Sea. *Marine Environmental Research*, 162: 105195. 10.1016/j.marenvres.2020.105195
- RAMÍREZ, T., CORTÉS, D., MERCADO, J.M., VARGAS-YAÑEZ, M., SEBASTIÁN, M. & LIGER, E. 2005. Seasonal dynamics of inorganic nutrients and phytoplankton biomass in the NW Alboran Sea. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 65: 654-670.

- RAMÍREZ, T., MUÑOZ, M., REUL, A., GARCÍA-MARTÍNEZ, M.C., MOYA, F., VARGAS-YÁÑEZ, M. & BAUTISTA, B. 2021 The biogeochemical context of marine planktonic ecosystems. In: BAEZ, J.C., VÁZQUEZ, J.T., CAMIÑAS, J.A., MALOULI, M., Eds. *Alboran Sea - Ecosystems and Marine Resources*. Springer, Cham: 207-246.
- RODRÍGUEZ, J., BLANCO, J.M., JIMÉNEZ-GÓMEZ, F., ECHEVARRÍA, F., GIL, J., RODRÍGUEZ, V., RUIZ, J., BAUTISTA, B. & GERRERO, F. 1998. Patterns in the size structure of the phytoplankton community in the deep fluorescence maximum of the Alboran Sea (southwestern Mediterranean). *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 45 (10): 1577-1593. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(98\)00030-2](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(98)00030-2)
- STOECK, T., BREINER, H.W., FILKER, S., OSTERMAIER, V., KAMMERLANDER, B. & SONNTAG, B. 2014. A morphogenetic survey on ciliate plankton from a mountain lake pinpoints the necessity of lineage-specific barcode markers in microbial ecology. *Environmental microbiology*, 16 (2): 430-444.
- TINTORÉ, J., GOMIS, D., ALONSO, S. & PARRILLA, G. 1991. Mesoscale dynamics and vertical motion in the Alboran Sea. *Journal of Physical Oceanography*, 21: 811-823.
- TRAGIN, M. & VAULOT, D. 2018. Green microalgae in marine coastal waters: the Ocean Sampling Day (OSD) dataset. *Scientific Reports*, 8: 1-12.
- YEBRA, L., PUTZEYS, S., CORTÉS, D., MERCADO, J.M., GÓMEZ-JAKOBSEN, F., LEÓN, P., SALLES, S. & HERRERA, I. 2017. Trophic conditions govern summer zooplankton production variability along the SE Spanish coast (SW Mediterranean). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 187: 134-145. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.12.024>
- YEBRA, L., HERRERA, I., MERCADO, J.M., CORTÉS, D., GÓMEZ-JAKOBSEN, F., ALONSO, A., SÁNCHEZ, A. & SALLES, S. 2018. Zooplankton production and carbon export flux in the western Alboran Sea gyre (SW Mediterranean). *Progress in Oceanography*, 167: 64-77. [10.1016/j.pocean.2018.07.009](https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.07.009)
- YEBRA, L., ESPEJO, E., PUTZEYS, S., GIRÁLDEZ, A., GÓMEZ-JAKOBSEN, F., LEÓN, P., SALLES, S., TORRES, P. & MERCADO, J.M. 2020. Zooplankton biomass depletion event reveals the importance of small pelagic fish top-down control in the Western Mediterranean coastal waters. *Frontiers in Marine Science*, 7: 608690. [10.3389/fmars.2020.608690](https://doi.org/10.3389/fmars.2020.608690)
- YEBRA, L., PUERTO, M., VALCÁRCEL-PÉREZ, N., PUTZEYS, S., GÓMEZ-JAKOBSEN, F., GARCÍA-GÓMEZ, C. & MERCADO, J.M. 2022. Spatio-temporal variability of the zooplankton community in the SW Mediterranean 1992-2020: linkages with environmental drivers. *Progress in Oceanography*, 203: 102782. [10.1016/j.pocean.2022.102782](https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102782)
- ZHAN, A., HULÁK, M., SYLVESTER, F., HUANG, X., ADEBAYO, A.A., ABBOTT, C.L., ADAMOWICZ, S.J., HEATH, D.D., CRISTESCU, M.E. & MACISAAC, H.J. 2013. High sensitivity of 454 pyrosequencing for detection of rare species in aquatic communities. *Methods in Ecology and Evolution*, 4: 558-565.
- ZOUARI, A., HASSEN, M.B., BALAGUÉ, V., SAHLI, E., KACEM, M.Y.B., AKROUT, F., HAMZA, A. & MASSANA, R. 2018. Picoeukaryotic diversity in the Gulf of Gabes: variability patterns and relationships to nutrients and water masses. *Aquatic Microbial Ecology*, 81: 37-53.
- ZHU, F., MASSANA, R., NOT, F., MARIE, D., & VAULOT, D. 2005. Mapping of picoeucaryotes in marine ecosystems with quantitative PCR of the 18S rRNA gene. *FEMS microbiology ecology*, 52 (1): 79-92.





# Conectividad genética en especies marinas a través del estrecho de Gibraltar y el mar de Alborán

## *Genetic connectivity in marine species through the Strait of Gibraltar and the Alboran Sea*

**Carolina Johnstone<sup>1</sup> & Montse Pérez<sup>2</sup>**

*1. Centro Oceanográfico de Málaga, Instituto Español de Oceanografía (IEO), CSIC.  
Dpto. de Acuicultura y Biotecnología Azul.*

*Muelle Pesquero s/n. 29640 Fuengirola (Málaga). carolina.johnstone@ieo.csic.es*

*2. Centro Oceanográfico de Vigo, Instituto Español de Oceanografía (IEO), CSIC.  
Dpto. de Acuicultura y Biotecnología Azul.*

*Subida a Radio Faro 50. 36390 Vigo (Pontevedra). montse.perez@ieo.csic.es*

**PALABRAS CLAVE:** Animales marinos, Diversidad genética, Evolución, Genética de poblaciones, Marcadores genéticos, Poblaciones, Stocks, Unidades de gestión.

**KEYWORDS:** Marine animals, Genetic diversity, Evolution, Population genetics, Genetic markers, Populations, Stocks, Management units.

### RESUMEN

La conservación y adecuada gestión de los recursos vivos marinos precisa caracterizar genéticamente las poblaciones. La genética de poblaciones y evolución emplea marcadores moleculares y modelos matemáticos para conocer los cambios en la composición genética de las poblaciones debidos a factores evolutivos. La diferenciación entre poblaciones de una especie es clave en su evolución y en ella influyen tanto factores físicos como biológicos. En los ecosistemas marinos factores físicos como la batimetría o la hidrografía, condicionan la estructura de las poblaciones y la conservación de la diversidad genética, que subyace a la biodiversidad marina. El objetivo de este capítulo es realizar una revisión de algunos trabajos que han investigado la estructura genética de animales del mar de Alborán y de los factores que favorecen o limitan el intercambio genético entre poblaciones. La conectividad genética entre poblaciones del mar de Alborán está influenciada por dos importantes factores físicos: el estrecho de Gibraltar y el frente Almería-Orán, que pueden tanto obstaculizar como favorecer el intercambio genético entre poblaciones. En especies de animales invertebrados, los factores físicos pueden favorecer la aparición de poblaciones diferenciadas o pueden dar lugar a patrones de aislamiento por distancia. Factores biológicos como el comportamiento migratorio o reproductor de una especie, a su vez, también condicionan la conectividad genética, y en algunas especies de animales vertebrados podrían posibilitar la diferenciación genética entre poblaciones atlánticas y mediterráneas.

## ABSTRACT

The conservation and management of marine living resources requires the genetic characterization of populations. Populations genetics and evolution uses molecular markers and mathematical models to understand the changes in the genetic composition of populations due to evolutionary factors. The differentiation between populations of a species is key to its evolution and can be influenced by both physical or biological factors. In marine ecosystems, physical factors such as bathymetry or hydrography influence population structure and conservation of genetic diversity, which underlies marine biodiversity. The objective of this chapter is to review some of the works that have investigated the genetic structure of animals of the Alboran Sea and the factors that favour or limit genetic exchange between populations. Genetic connectivity between populations in the Alboran Sea is influenced by two important physical barriers, the Strait of Gibraltar and the Almería-Oran oceanographic front, which can hinder or favour genetic exchange between populations. In invertebrate animal species, physical barriers may favour the appearance of differentiated populations or may lead to patterns of isolation by distance. Biological factors such as the migratory or reproductive behaviour of a species, in turn, also influence genetic connectivity, and in some species of vertebrate animals enable genetic differentiation between Atlantic and Mediterranean populations.

## I. CONECTIVIDAD GENÉTICA EN ESPECIES MARINAS

La diferenciación entre poblaciones de una especie marina es parte esencial en su evolución, y favorece el mantenimiento de la diversidad genética que subyace a la biodiversidad marina. La intensidad de la conectividad genética entre poblaciones de una misma especie determina el grado de diferenciación entre ellas (Figura I). La genética de poblaciones y evolución estudia la composición genética de las

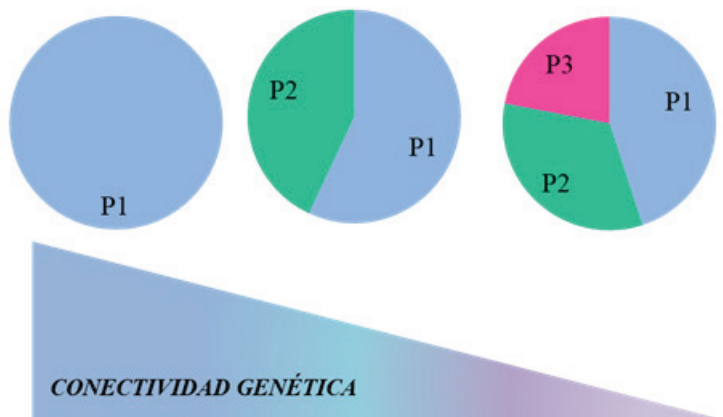


Figura I. Representación esquemática de la conectividad genética entre poblaciones de una misma especie. Al aumentar el flujo génico el número de poblaciones con diferente composición genética o pools génicos (P1, P2 y P3) disminuye. La ausencia de barreras a la estructuración de la diversidad genética homogeneiza la composición genética de las poblaciones e incrementa la conectividad genética.

poblaciones, y los cambios que en ella ocurren como resultado de la intervención de diversos procesos evolutivos: selección natural, mutación, flujo génico y deriva genética. Los efectos de estos procesos evolutivos se incorporan a modelos matemáticos con el fin de determinar las causas o consecuencias de los patrones de la variabilidad genética observados en poblaciones reales. Estos modelos permiten delinear los límites de poblaciones, de unidades de gestión o stocks, inferir el impacto de la migración, de la mutación, identificar cuellos de botella históricos o recientes, o controlar el efecto de la deriva genética, entre otros. La caracterización genética de las poblaciones se realiza empleando marcadores genéticos, y en el caso de los recursos vivos marinos se aplica al diseño de unidades de gestión o de conservación (OVENDEN *et al.*, 2015).

### *1.1. Diversidad genética y marcadores empleados para su caracterización*

Un buen marcador genético debe ser polimórfico (variable) y su variabilidad ha de ser discernible por el investigador. Es posible identificar las variantes (alelos) que existen en un conjunto de individuos representativos de una población y compararlas con las de otras poblaciones. Así, para identificar poblaciones se utilizan las frecuencias alélicas cuantificadas para uno o varios marcadores en un conjunto de individuos. Si hay diferenciación, es posible observar alelos privados y frecuencias alélicas estadísticamente diferentes, mientras que si el conjunto de individuos pertenece a una única población no se observan diferencias significativas en las frecuencias alélicas, y existe flujo génico o intercambio de alelos entre subpoblaciones. Para establecer si hay o no diferencias significativas entre las frecuencias alélicas, se asumen los principios del equilibrio de Hardy-Weinberg (HWE), según el cual las frecuencias alélicas observadas no diferirán de las esperadas si existe apareamiento al azar (panmixia) y ausencia de mutación, deriva génica, selección o migración. Para el estudio de la conectividad genética, lo más recomendable es la utilización de marcadores neutros, pues son aquellos cuya variación se debe a la influencia de los factores que alteran el equilibrio HWE. Los marcadores no neutros, funcionales o sometidos a selección, están además influenciados por el ambiente por lo que no son tan informativos a nivel de conectividad genética siendo más apropiados para el estudio del potencial evolutivo o de adaptación de una especie o población de la misma. Los marcadores moleculares más utilizados en genética de poblaciones y evolución y sus características se resumen en la Tabla I.

Los marcadores codificados en el genoma mitocondrial suelen corresponder a fragmentos génicos o secuencias de nucleótidos, y se emplean tanto para la identificación de especies (también conocido como *barcoding*) como para el estudio de poblaciones. En general la tasa de variación del ADN mitocondrial es más elevada que la del ADN nuclear por lo que se suele recurrir a marcadores mitocondriales para estudiar procesos evolutivos y de especiación. Su desventaja reside en que, en

Tabla I. Marcadores moleculares empleados para caracterizar la diversidad genética entre poblaciones de una misma especie.

Marcador <sup>1</sup>	ADN diana <sup>2</sup>	Tipo	Coste	Variabilidad
Aloenzimas	ADNn	Funcionales	Bajo	Baja-Moderada
RFLP	ADNmt ADNn	Neutros o funcionales	Medio	Baja-Moderada
Secuencias	ADNmt ADNn	Funcionales	Medio	Baja-Moderada
Microsatélite	ADNn	Neutros	Medio-Alto	Elevada
SNPs	ADNmt ADNn	Neutros o funcionales	Medio-Alto	Moderada

<sup>1</sup>RFLP: polimorfismos de longitud de fragmentos de restricción, del inglés *restriction fragment length polymorphisms*; SNPs: polimorfismos de un sólo nucleótido (del inglés *Single Nucleotide Polymorphism*).

<sup>2</sup>ADNn: ADN nuclear; ADNmt: ADN mitocondrial.

la mayoría de los casos, la herencia del genoma mitocondrial no es mendeliana al heredarse de un único progenitor, pudiendo incurrir en conclusiones erróneas cuando se han dado procesos de hibridación entre especies. La excepción a este tipo de herencia se descubrió en mejillones del género *Mytilus*, y posteriormente se ha descrito en otras especies de moluscos bivalvos (VARGAS *et al.*, 2015). Los primeros marcadores del genoma nuclear en describirse fueron los polimorfismos en genes que codifican enzimas, o aloenzimas. No obstante, este tipo de marcadores está en desuso, y fueron reemplazados por los denominados polimorfismos de longitud de fragmentos de restricción (RFLPs, del inglés *restriction fragment length polymorphisms*) y por marcadores microsatélite. Las variantes en los RFLPs se diferencian en el tamaño de los fragmentos de ADN que se obtienen al digerir ADN (tanto nuclear como mitocondrial) con enzimas de restricción que reconocen una determinada secuencia en el ADN y la digieren. Los marcadores microsatélite son más adecuados que los RFLPs dado que son altamente polimórficos, constan de repeticiones en tándem de entre 2-6 nucleótidos un número de veces que es distinto para cada alelo. El número mínimo de individuos de una población para caracterizar las frecuencias alélicas de un marcador depende de lo variable que sea éste, así por ejemplo en el caso de los marcadores de tipo microsatélite se ha estimado en 25 o 30 individuos (HALE *et al.*, 2012). En la caracterización genética de las poblaciones de recursos vivos marinos los marcadores microsatélite han sido en parte reemplazados por los polimorfismos de un sólo nucleótido (SNPs, del inglés *Single Nucleotide Polymorphisms*) (CUÉLLAR-PINZÓN *et al.*, 2016). El desarrollo de tecnologías -ómicas permite caracterizar miles de SNPs, que, si bien son poco variables, son muy abundantes. Es aconsejable incluir al menos dos tipos de marcadores genéticos para abordar procesos complejos en la dinámica de poblaciones marinas (CUÉLLAR-PINZÓN *et al.*, 2016).

## 1.2. Conectividad genética entre poblaciones del mar de Alborán

En los ecosistemas marinos se sabe que la presencia de giros y remolinos o *eddies* generan frentes oceanográficos que limitan el flujo génico entre poblaciones (GALARZA *et al.*, 2009). La transición entre aguas atlánticas y mediterráneas en el mar de Alborán está delimitada por dos importantes rasgos físicos, el estrecho de Gibraltar y el frente Almería-Orán, que pueden favorecer o limitar el flujo génico entre poblaciones. Por una parte, el frente Almería-Orán constituye una importante barrera hidrográfica que separa las aguas superficiales de Alborán de las aguas más salinas y cálidas al este de dicho frente (RAMÍREZ *et al.*, 2021), limitando la conectividad genética y dando lugar a un punto caliente de diferenciación genética en un número elevado de especies (PATARNELLO *et al.*, 2007). Además, la batimetría de la región condiciona la estructuración de la diversidad genética de las poblaciones de animales que habitan el fondo marino, dando lugar a varios pools génicos, como se observa en algunos crustáceos (OJEDA *et al.*, 2022). Por otra parte, los rasgos físicos de la zona pueden propiciar el flujo génico, ya que en algunas especies los huevos y estadios tempranos de desarrollo (p. ej. larvas) pueden ser dispersados desde el estrecho de Gibraltar hacia el mar de Alborán por la corriente atlántica (RUBÍN *et al.*, 2006), incrementando la conectividad genética entre poblaciones atlánticas y mediterráneas. Así, se observan patrones de aislamiento por distancia, lo cual ocurre por ejemplo en algunos moluscos cefalópodos (PÉREZ-LOSADA *et al.*, 2002; 2007). Además, en el caso de animales marinos que realizan grandes migraciones, el estrecho de Gibraltar y el frente Almería-Orán no representan un obstáculo al flujo génico, y son barreras biológicas las que condicionan la conectividad genética entre poblaciones. Un ejemplo es el comportamiento reproductor de la especie en el caso de grandes peces pelágicos en los que la conectividad genética se ha caracterizado en larvas (JOHNSTONE *et al.*, 2021).

## 2. CONECTIVIDAD GENÉTICA EN INVERTEBRADOS

La conectividad genética entre poblaciones de animales invertebrados a través del estrecho de Gibraltar y el mar de Alborán (Tabla II) está condicionada en mayor medida por factores físicos que por barreras biológicas intrínsecas a las poblaciones y sus comportamientos reproductores o migratorios.

### 2.1. Moluscos

La estructura poblacional del mejillón mediterráneo (*Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819) ha sido estudiada en las costas del norte de África, (OUAGAJJOU & PRESA, 2015) analizando la variabilidad de siete marcadores microsatélite específicos de la especie en 14 grupos de muestras (10 del Atlántico marroquí, 2 en Alborán y sendas



Tabla II. Conectividad genética a través del estrecho de Gibraltar y el mar de Alborán entre poblaciones de animales marinos invertebrados

Nombre común	Nombre científico	Referencia	Marcador <sup>1</sup>	Clústeres <sup>2</sup>	Poblaciones <sup>3</sup>
Mejillón	<i>Mytilus galloprovincialis</i>	OUAGAJJOU et al. (2010); OUAGAJJOU & PRESA, (2015)	ADNn (microsatélites)	3	ATL ibérico ATL marroquí MED
Coquina	<i>Donax trunculus</i>	MARIE et al. (2016)	ADNn (microsatélites)	3	GC ALB MED
Jibia	<i>Sepia officinalis</i>	PÉREZ-LOSADA et al. (2002)	ADNn (microsatélites)	1	Aislamiento por distancia
		PÉREZ-LOSADA et al. (2007)	ADNmt (secuencia)	1	Aislamiento por distancia
Gamba roja	<i>Aristeus antennatus</i>	HERAS et al. (2019)	ADNn (microsatélites)	2 (3)	ATL (ALB) MED
Cangrejo	<i>Liocarcinus depurator</i>	OJEDA et al. (2022)	ADNmt (secuencia)	3	GC ALB MED

<sup>1</sup> ADNn: ADN nuclear; ADNmt: ADN mitocondrial.

<sup>2</sup> Número de clústeres o pools génicos obtenidos al analizar la estructuración de la diversidad genética por diferentes métodos estadísticos.

<sup>3</sup> ATL: océano Atlántico; MED: mar Mediterráneo; GC: golfo de Cádiz; ALB: mar de Alborán.

poblaciones de referencia de la especie en el Atlántico y el Mediterráneo). El estrecho de Gibraltar se identifica como la barrera más importante al flujo génico entre el mar de Alborán y el océano Atlántico (OUAGAJJOU et al., 2010; OUAGAJJOU & PRESA, 2015). Además, se sugiere la existencia de tres pools génicos: el Atlántico ibérico que incluye el mar de Alborán, el Atlántico marroquí, y el Mediterráneo.

En el caso de la coquina (*Donax trunculus* Linnaeus, 1758), recurso pesquero de alto valor comercial, la estructura genética poblacional ha sido estudiada empleando 16 marcadores microsatélite en un total de 514 muestras recogidas en siete localidades de la región, estableciendo la presencia de tres clústeres diferenciados (golfo de Cádiz, mar de Alborán, y costa del Mediterráneo noroccidental) (MARIE et al., 2016).

Otro molusco de alto interés comercial es la jibia o sepia (*Sepia officinalis* Linnaeus, 1758), de hábitats nectobentónicos, con poca capacidad migratoria y baja capacidad de dispersión de sus huevos y fases larvares, lo cual representa un obstáculo a la conectividad genética entre sus poblaciones. La estructuración de la diversidad genética de la sepia se investigó en un área que incluye el estrecho de Gibraltar y el

mar de Alborán empleando marcadores de tipo nuclear y mitocondrial. El análisis de 7 loci microsatélite en más de 300 ejemplares de sepia de seis localidades del área de interés reveló un patrón de aislamiento por distancia en el que la diferenciación genética correlaciona con la separación geográfica entre poblaciones (PÉREZ-LOSADA *et al.*, 2002). El análisis de un fragmento de 659 pb del gen mitocondrial citocromo oxidasa subunidad I (COI) en 259 ejemplares de sepia, que fueron recolectados en más de una veintena de localidades atlánticas y mediterráneas, corroboró que el aislamiento por distancia es el principal factor en la diferenciación genética entre individuos (PÉREZ-LOSADA *et al.*, 2007), sin que el estrecho de Gibraltar o el frente Almería-Orán representen una fuerte barrera a la conectividad genética entre poblaciones de sepia.

## 2.2. Crustáceos.

La gamba roja (*Aristeus antennatus* Riso, 1816) es un recurso de elevado valor comercial explotado por la flota de arrastre del Mediterráneo y aguas atlánticas adyacentes, diferenciando stocks del mar Mediterráneo y océano Atlántico. A través del análisis de marcadores nucleares (12 loci microsatélite) en un estudio que incluyó en torno a 500 individuos recolectados en 11 localidades se propone la existencia de un stock adicional en la región del mar de Alborán probablemente a causa de un efecto barrera débil del frente Almería-Orán en el flujo génico entre la región mediterránea y la atlántica (HERAS *et al.*, 2019).

El cangrejo de arena o de morralla (*Liocarcinus depurator* Linnaeus, 1758) se encuentra entre las especies capturadas por la flota de arrastre como captura accesoria. Su estructura poblacional en la región atlántico-mediterránea ha sido estudiada en casi mil individuos secuenciando un fragmento de 527 pb del gen mitocondrial COI, en un reciente estudio con un completo muestreo espacial y temporal realizado en siete zonas durante seis años consecutivos (2014-2019) (OJEDA *et al.*, 2022). En el área que nos ocupa se identificaron tres grupos de poblaciones (Cádiz, mar de Alborán, y Mediterráneo) debido a la interrupción del flujo génico por el estrecho de Gibraltar y el frente Almería-Orán. Al cuantificar las frecuencias de haplotipos característicos de cada población se observó que hay variaciones interanuales, por lo que el impacto que los rasgos hidrográficos tienen en la conectividad genética no es constante sino que varía en el tiempo (OJEDA *et al.*, 2022), lo que puede deberse a la variabilidad temporal del intercambio de aguas en el Estrecho (OJEDA *et al.*, 2022), que influyen en la variabilidad de los patrones de circulación en el mar de Alborán (RAMÍREZ *et al.*, en este volumen).

3. CONECTIVIDAD GENÉTICA EN VERTEBRADOS

La conectividad genética entre poblaciones de animales vertebrados a través del estrecho de Gibraltar y el mar de Alborán (Tabla III) está condicionada en mayor medida por barreras biológicas intrínsecas a las poblaciones y sus comportamientos reproductores o migratorios que por barreras físicas.

Tabla III. Conectividad genética a través del estrecho de Gibraltar y el mar de Alborán entre poblaciones de animales marinos vertebrados

Nombre común	Nombre científico	Referencia	Marcador <sup>1</sup>	Clústeres <sup>2</sup>	Poblaciones <sup>3</sup>
Pailona	<i>Centroscymnus coelolepis</i>	CATARINO et al. (2015)	ADNn (microsatélites)	2	ATL MED
			ADNmt (secuencia)		
Merluza	<i>Merluccius merluccius</i>	PITA et al. (2014)	ADNn (microsatélites)	2	ATL MED
			ADNmt (secuencia)		
Sardina	<i>Sardina pilchardus</i>	HIDALGO et al. (2023)	ADNn (microsatélites)	2	ATL MED
		ANTONIOU et al. (2023)	ADNn (SNPs)	2	ATL MED
Atún rojo atlántico	<i>Thunnus thynnus</i>	JOHNSTONE et al. (2021)	ADNn (microsatélites)	2	GOM MED
			ADNmt (secuencia)		
Tortuga boba	<i>Caretta caretta</i>	CARRERAS et al. (2011)	ADNn (microsatélites)	2	ATL MED
			ADNmt (secuencia)		
Delfín listado	<i>Stenella coeruleoalba</i>	GARCÍA-MARTÍNEZ et al. (1999)	ADNmt (RFLP)	2	ATL MED

<sup>1</sup> ADNn: ADN nuclear; ADNmt: ADN mitocondrial; SNPs: polimorfismos de un sólo nucleótido (del inglés Single Nucleotide Polymorphism); RFLP: polimorfismos de longitud de fragmentos de restricción, del inglés restriction fragment length polymorphisms.

<sup>2</sup> Número de clústeres o pools génicos obtenidos al analizar la estructuración de la diversidad genética por diferentes métodos estadísticos.

<sup>3</sup> ATL: océano Atlántico; MED: mar Mediterráneo; GOM: golfo de Méjico.

### 3.1. Peces

La pailona (*Centroscymnus coelolepis* Bocage y Capello, 1864) es un tiburón ovovivíparo de fondo cuya pesca está prohibida dado que su estado de conservación es casi amenazado según la lista roja de especies amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) (FINUCCI et al., 2021). Un estudio realizado con 503 ejemplares procedentes de nueve localidades de una amplia distribución geográfica, empleando dos tipos de marcadores genéticos, 11 loci microsatélite nucleares y un fragmento de 497 pb de la región control mitocondrial, concluyó que existe una separación de la población del mar Mediterráneo del resto de poblaciones analizadas, y sugiere que la batimetría del estrecho de Gibraltar tiene un efecto mayor como barrera a la conectividad genética que el frente Almería-Orán (CATARINO et al., 2015).

La conectividad genética entre poblaciones de la merluza (*Merluccius merluccius* Linnaeus, 1758), una especie demersal de alto valor ecológico y comercial, ha sido estudiada en profundidad en 704 ejemplares procedentes de 27 poblaciones. Empleando dos tipos de marcadores genéticos, 5 loci microsatélite y un fragmento de 465 pb del gen mitocondrial citocromo b, se determinó que el frente Almería-Orán es la principal barrera al flujo génico, limitando el intercambio entre los pools génicos de poblaciones atlánticas y mediterráneas (PITA et al., 2014).

Otro recurso pesquero de alto interés comercial para el sector pesquero español es la sardina (*Sardina pilchardus* Walbaum, 1792). El estado frágil de los stocks mediterráneos de sardina ha dado lugar al estudio reciente de su estructura poblacional desde una aproximación multidisciplinar incluyendo la genética junto a otras disciplinas (COPEMED II, 2019). El análisis clúster de la diversidad genética caracterizada en 7 marcadores nucleares de tipo microsatélite en 805 sardinias recolectadas en 17 puertos repartidos por el litoral atlántico y mediterráneo indicó un elevado grado de conectividad genética en torno al estrecho de Gibraltar con una única población en la zona del mar de Alborán (HIDALGO et al., 2023). Desde una aproximación genómica, caracterizando 4609 SNPs en 398 sardinias recolectadas en las diferentes áreas de gestión del Mediterráneo noroccidental, se constató que el mar de Alborán es la zona de mayor conectividad genética entre sardinias atlánticas y mediterráneas que se agruparon en dos clústeres (ANTONIOU et al., 2023).

El estrecho de Gibraltar o el frente Almería-Orán no representan una barrera al flujo génico para atunes que realizan grandes migraciones transoceánicas. El atún rojo atlántico (*Thunnus thynnus* Linnaeus, 1758) es una especie de elevado valor comercial para el sector pesquero y de interés para la industria de la acuicultura. No obstante, el atún rojo atlántico tiene un comportamiento de fidelidad a la zona de puesta por lo que son factores biológicos los que tienen un mayor impacto en la conectividad genética entre sus poblaciones. El estudio de la diversidad genética en larvas y juveniles es importante en estas especies al analizar material de origen

conocido que proporciona una señal genética de los adultos reproductores. Este tipo de aproximación ha identificado una elevada conectividad genética entre poblaciones caracterizando genéticamente 112 larvas de atún rojo atlántico recolectadas en un mismo año en las dos principales zonas de reproducción de la especie (golfo de Méjico y mar Mediterráneo), analizando 7 loci microsatélite del genoma nuclear y un fragmento de 361 pb de la región control mitocondrial (JOHNSTONE *et al.*, 2021).

### 3.2. Tortugas y mamíferos marinos

Al igual que en peces altamente migradores, ni el estrecho de Gibraltar ni el frente Almería-Orán representan una barrera a la conectividad genética entre poblaciones de especies de vertebrados superiores como tortugas o mamíferos marinos que pueden realizar grandes migraciones y pueden tener comportamiento filopátrico. Es el caso de las tortugas marinas que a lo largo de su ciclo biológico ocupan amplias áreas geográficas, pero regresan a nidificar a las playas de las que son originarias. El comportamiento filopátrico de las tortugas da lugar a estructuras poblacionales complejas cuyo estudio precisa analizar tanto marcadores de herencia biparental (ADN nuclear) como monoparental (ADN mitocondrial). En el mar de Alborán confluyen individuos de tortuga boba (*Caretta caretta* Linnaeus, 1758) nacidos tanto en playas mediterráneas como atlánticas, por lo cual la conectividad genética entre ambas poblaciones podría estar mediada por los machos. Sin embargo, la diferenciación genética en dos poblaciones se ha observado tanto al caracterizar la diversidad genética en 7 loci microsatélite como en un fragmento de 391 pb de la región control mitocondrial, y analizando casi dos centenares de ejemplares procedentes de las zonas de alimentación del mar Mediterráneo occidental y de las aguas atlánticas adyacentes (CARRERAS *et al.*, 2011).

El delfín listado (*Stenella coeruleoalba* Meyen, 1833) es un pequeño cetáceo común en las aguas del mar Mediterráneo occidental y del océano Atlántico nororiental. La conectividad genética entre las poblaciones de estas dos áreas ha sido estudiada en un centenar de delfines analizando 27 polimorfismos resultantes de la digestión del genoma mitocondrial, y no se detectaron haplotipos compartidos entre los ejemplares atlánticos y mediterráneos (GARCÍA-MARTÍNEZ *et al.*, 1999), demostrando que el comportamiento residente de las poblaciones de esta especie de mamífero marino representa una barrera a la conectividad genética en torno al estrecho de Gibraltar.

## 4. CONCLUSIONES

La conservación y explotación sostenible de recursos vivos marinos del estrecho de Gibraltar y el mar de Alborán requiere conocer la conectividad genética de sus poblaciones. Entre los aspectos cruciales a considerar en el estudio de la

diversidad genética de las poblaciones marinas de la región están el adecuado diseño espacio-temporal de muestreos basados en la existencia de posibles barreras físicas y biológicas, y no en cuestiones geopolíticas; la recolección de muestras en un número suficiente para estimar las frecuencias alélicas e incluyendo individuos juveniles además de adultos en especies altamente móviles; la elección de marcadores neutros de tipo y número suficiente. Además, para afrontar el incremento en la dependencia del ser humano de los ecosistemas marinos, es importante integrar la genética de poblaciones y evolución con otras disciplinas, y gracias a los avances en técnicas de biología molecular iniciar la monitorización genética de las poblaciones del ecosistema.

#### BIBLIOGRAFÍA

- ANTONIOU, A., MANOUSAKI, T., RAMÍREZ, F., CARIANI, A., CANNAS, R., KASAPIDIS, P., MAGOULAS, A., ALBO-PUIGSERVER, M., LLORET-LLORET, E., BELLIDO, J.M., PENNINO, M. G., FOLLESA, M.C., ESTEBAN, A., SARAUX, C., SBRANA, M., SPEDICATO, M.T., COLL, M. & TSIGENOPOULOS, C.S. 2023. Sardines at a junction: Seascape genomics reveals ecological and oceanographic drivers of variation in the NW Mediterranean Sea. *Molecular Ecology*, 32, 1608–1628.
- CARRERAS, C., PASCUAL, M., CARDONA, L., MARCO, A., BELLIDO, J.J., CASTILLO, J. J., TOMÁS, J., RAGA, J.A., SANFÉLIX, M., FERNÁNDEZ, G. & AGUILAR, A. 2011. Living together but remaining apart: Atlantic and mediterranean loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) in shared feeding grounds. *Journal of Heredity*, 102 (6): 666–677.
- CATARINO, D., KNUTSEN, H., VERÍSSIMO, A., OLSEN, E.M., JORDE, P.E., MENEZES, G., SANNÆS, H., STANKOVIC, D., COMPANY, J.B., NEAT, F., DANOVARO, R., DELL'ANNO, A., ROCHOWSKI, B. & STEFANNI, S. 2015. The Pillars of Hercules as a bathymetric barrier to gene flow promoting isolation in a global deep-sea shark (*Centroscyrnus coelolepis*). *Molecular Ecology*, 24 (24): 6061–6079.
- COPEMED II. 2019. Mid-Term Workshop on TRANSBORAN project, *Transboundary population structure of sardine, European hake and blackspot seabream in the Alboran Sea and adjacent waters: a multidisciplinary approach*. CopeMed II Technical Documents N°52 (GCP/INT/028/SPA - GCP/INT/270/EC).
- GCP/INT/270/EC). CUÉLLAR-PINZÓN, J., PRESA, P., HAWKINS, S. J. & PITA, A. 2016. Genetic markers in marine fisheries: Types, tasks and trends. *Fisheries Research*, 173 (3): 194–205.
- FINUCCI, B., CHEOK, J., COTTON, C.F., KULKA, D.W., NEAT, F. C., PACOUREAU, N., RIGBY, C.L., TANAKA, S. & WALKER, T.I. 2021. *Centroscyrnus coelolepis* (amended version of 2020 assessment). In The IUCN Red List of Threatened Species 2021.
- GALARZA, J.A., CARRERAS-CARBONELL, J., MACPHERSON, E., PASCUAL, M., ROQUES, S., TURNER, G.F. & RICO, C. 2009. The influence of oceanographic fronts and early-life-history traits on connectivity among littoral fish species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106 (5): 1473–1478.
- GARCÍA-MARTÍNEZ, J., MOYA, A., RAGA, J.A. & LATORRE, A. 1999. Genetic differentiation in the striped dolphin *Stenella coeruleoalba* from European waters according to mitochondrial DNA (mtDNA) restriction analysis. *Molecular Ecology*, 8 (6): 1069–1073.
- HALE, M.L., BURG, T.M. & STEEVES, T.E. 2012. Sampling for Microsatellite-Based Population Genetic Studies: 25 to 30 Individuals per Population Is Enough to Accurately Estimate Allele Frequencies. *PLoS ONE*, 7 (9): e45170.



- HERAS, S., PLANELLA, L., GARCÍA-MARÍN, J.L., VERA, M. & ROLDÁN, M.I. 2019. Genetic structure and population connectivity of the blue and red shrimp *Aristeus antennatus*. *Scientific Reports*, 9:13531.
- HIDALGO, M., HERNÁNDEZ, P., VASCONCELLOS, M., GARCÍA, A., RODRÍGUEZ, J.M., QUINTANILLA, J.M., LAIZ-CARRIÓN, R., CARIANI, A., FERRARI, A., SPIGA, M., CORTI, R., PIAZZA, E., KHEMIRI, S., GAAMOUR, A., JAZIRI, S., JOHNSTONE, C., PÉREZ, M., NANDE, M., VILAS, N., PÉREZ-SÁNCHEZ, T., PITA, A., MATTIUCI, S., PALOMBA, M., MOKHTAR-JAMAÏ, K., BABBUCCI, M., RODRÍGUEZ-ESPELETA, N., IDRISSE, M.M., FILALI, T., MENNAD, M., IDRISSE, M.H., WAHBI, F., BENZIANE, M., GIRÁLDEZ, A., ABAUNZA, P., PÉREZ-GIL, J.L., FEKI, M., DOMÍNGUEZ, M., REY, J., GIL, J., GARCÍA-LAFUENTE, J., SÁNCHEZ-GARRIDO, J.C., SAMMARTINO, S., NADAL, I., GALINDO, M., ELYAAGOUBI, H., NAVA, E. 2023. In revision. FINAL REPORT, TRANSBORAN Project, *Transboundary population structure of sardine, European hake and blackspot seabream in the Alboran Sea and adjacent waters: a multidisciplinary approach*.
- JOHNSTONE, C., PÉREZ, M., MALCA, E., QUINTANILLA, J. M., GERARD, T., LOZANO-PERAL, D., ALEMANY, F., LAMKIN, J., GARCÍA, A. & LAIZ-CARRIÓN, R. 2021. Genetic connectivity between Atlantic bluefin tuna larvae spawned in the Gulf of Mexico and in the Mediterranean Sea. *PeerJ*, 9: e11568.
- MARIE, A.D., LEJEUSNE, C., KARAPATSIOS, E., CUESTA, J.A., DRAKE, P., MACPHERSON, E., BERNATCHEZ, L. & RICO, C. 2016. Implications for management and conservation of the population genetic structure of the wedge clam *Donax trunculus* across two biogeographic boundaries. *Scientific Reports*, 6: 39152.
- OJEDA, V., SERRA, B., LAGARES, C., ROJO-FRANCÀS, E., SELLÉS, M., MARCO-HERRERO, E., GARCÍA, E., FARRÉ, M., ARENAS, C., ABELLÓ, P. & MESTRES, F. 2022. Interannual fluctuations in connectivity among crab populations (*Liocarcinus depurator*) along the Atlantic-Mediterranean transition. *Scientific Reports*, 12: 9797.
- OUAGAJJOU, Y., AGHZAR, A., MIÑAMBRES, M., PRESA, P. & PÉREZ, M. 2010. Differential gene flow between populations of *Mytilus galloprovincialis* distributed along Iberian and north African coasts. *Thalassas*, 26 (2): 75–78.
- Ouagajjou, Y. & Presa, P. 2015. The connectivity of *Mytilus galloprovincialis* in northern Morocco: A gene flow crossroads between continents. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 152: 1–10.
- OVENDEN, J.R., BERRY, O., WELCH, D.J., BUCKWORTH, R.C. & DICHMONT, C.M. 2015. Ocean's eleven: A critical evaluation of the role of population, evolutionary and molecular genetics in the management of wild fisheries. *Fish and Fisheries*, 16 (1): 125–159.
- PATARNELLO, T., VOLCKAERT, F.A.M.J. & CASTILHO, R. 2007. Pillars of Hercules: Is the Atlantic-Mediterranean transition a phylogeographical break? *Molecular Ecology*, 16 (21): 4426–4444.
- PÉREZ-LOSADA, M., GUERRA, A., CARVALHO, G.R., SANJUAN, A. & SHAW, P.W. 2002. Extensive population subdivision of the cuttlefish *Sepia officinalis* (Mollusca: Cephalopoda) around the Iberian Peninsula indicated by microsatellite DNA variation. *Heredity*, 89 (6): 417–424.
- PÉREZ-LOSADA, M., NOLTE, M.J., CRANDALL, K.A. & SHAW, P.W. 2007. Testing hypotheses of population structuring in the Northeast Atlantic Ocean and Mediterranean Sea using the common cuttlefish *Sepia officinalis*. *Molecular Ecology*, 16 (13): 2667–2679.
- PITA, A., PÉREZ, M., BALADO, M. & PRESA, P. 2014. Out of the Celtic cradle: The genetic signature of European hake connectivity in South-western Europe. *Journal of Sea Research*, 93 (811): 90–100.

- RAMÍREZ, T., MUÑOZ, M., REUL, A., GARCÍA-MARTÍNEZ, M.C., MOYA, F., VARGAS-YÁÑEZ, M., & BAUTISTA, B. 2021. The Biogeochemical Context of Marine Planktonic Ecosystems. En: BAEZ, J.C., VÁZQUEZ, J. T., CAMIÑAS, J.A., & MALOULI IDRISSE, M., Eds. Alboran Sea - Ecosystems and Marine Resources. Springer, Cham: 207-246.
- RUBIN, J., MAFALDA, P. & SAMPAIO DE SOUZA, C. 2006. Efectos de los cambios interanuales en las masas de agua sobre la comunidad de larvas de peces en el estrecho de Gibraltar y la zona noroeste del mar de Alborán (frontera atlántico-mediterránea). *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 22 (1-4): 13-22
- VARGAS, J., PÉREZ, M., TORO, J. & ASTORGA, M.P. 2015. Presence of two mitochondrial genomes in the mytilid *Perumytilus purpuratus*: Phylogenetic evidence for doubly uniparental inheritance. *Genetics and Molecular Biology*, 38 (2): 173–181.



## **El impacto del estrecho de Gibraltar y su entorno sobre la diversidad genética humana en el Mediterráneo occidental**

### **The impact of Strait of Gibraltar and its surroundings on the human genetic diversity in the western Mediterranean**

**Candela L. Hernández, Luis J. Sánchez-Martínez  
& Rosario Calderón\***

Departamento de Biodiversidad, Ecología y Evolución. Unidad de Antropología Física.  
Facultad de Biología. Universidad Complutense de Madrid. Madrid.

\*rcalfer@ucm.es

**PALABRAS CLAVE:** Península Ibérica, noroeste de África, movilidad humana, flujo génico, ADNmt, cromosoma Y, genotipados masivos.

**KEYWORDS:** Iberian Peninsula, northwestern Africa, human mobility, gene flow, mtDNA, Y-chromosome, high-throughput genotyping.

#### **RESUMEN**

Entre las poblaciones humanas contemporáneas, las asentadas en la cuenca mediterránea han sido tradicionalmente unas de la más y mejor estudiadas del mundo a nivel de su arqueología y de su diversidad genética. El mar Mediterráneo es un espacio geográfico singular por su condición de mar intercontinental. El estrecho de Gibraltar, situado en su extremo más occidental, es la conexión geográfica más próxima entre África (Marruecos) y Europa (Península Ibérica). El presente trabajo pretende realizar una revisión de algunos resultados genéticos que demuestran que el Estrecho y su área circundante han representado un importante y antiguo corredor geográfico en las rutas de migración entre África y la Península Ibérica en la historia humana reciente. Las evidencias más expresivas sobre la complejidad de los contactos humanos a través de Gibraltar y su entorno han surgido de los estudios basados en los marcadores uniparentales maternos (ADNmt) y paternos (C-Y) y, más recientemente, desde el genotipado masivo del genoma humano. Los datos observados convergen en mostrar que las trazas genómicas africanas más intensas dentro de Europa están concentradas en la Península Ibérica, principalmente, a lo largo de su franja geográfica más sudoccidental. Este escenario nos permite afirmar el importante papel del estrecho de Gibraltar en los movimientos humanos, los cuales parecen ser no fácilmente reconciliables con eventos históricos. Los estudios genómicos en poblaciones asentadas a uno y otro lado del Estrecho han permitido desvelar que desde el Holoceno temprano (Mesolítico) (10.700 cal BP o 9.500 BC) en adelante, grupos de origen africano empezaron a dejar sus huellas en el genoma de las poblaciones ibéricas. La movilidad humana en la región ha sido recurrente, recíproca y no esporádica.

## ABSTRACT

Present-day western Mediterranean human populations have traditionally been one of most thoroughly studied, in the world, from its archeology to its genetic diversity. The Mediterranean Sea represents a unique geographic space. This singularity is due to its role as an intercontinental sea. The Strait of Gibraltar is the western border of the Mediterranean and it is also the closest point between Africa (Morocco) and Europe (Iberian Peninsula). The present work aims to provide some genetic results that reveal that the Strait and its surroundings have represented an important and ancient geographic corridor for migration routes between Africa and the Iberian Peninsula along recent human history. The most visible evidences on the complexity of human contacts across the Strait of Gibraltar maritime zone have appeared from studies based on uniparental markers (mtDNA and Y-C) and, more recently, from high-throughput genotyping of the human genome. Data have been convergent to show that the most intense African genomic traces within Europe are concentrated at the Iberian Peninsula, mainly along its southwestern geographical fringe. This scenario allows confirming the key role of the Strait of Gibraltar for human movements, which are not easily reconcilable with historical events. Genomic studies performed in populations from both sides of the Strait have shown that from early Holocene times (Mesolithic) (10.700 cal BP or 9.500 BC) onwards, African incoming groups began to leave signatures into the Iberian genomes. Human mobility in the region has been recurrent, reciprocal and non-sporadic.

## I. EL ESTRECHO DE GIBRALTAR: GEOGRAFÍA Y DINÁMICA DE POBLACIONES

### *1.1. El Mediterráneo: geografía, población e historia humana.*

Las poblaciones humanas han mantenido raramente un grado de aislamiento estricto, en la medida en que han intercambiado entre ellas migrantes con mayor o menor intensidad durante su historia. En general, las poblaciones biológicas se definen por su tamaño efectivo ( $N_e$ ), por sus características genéticas y por su historia evolutiva. El delimitar estos factores siempre conlleva cierto grado de ambigüedad, inherente al concepto de población en sí mismo. La cuantificación del parámetro  $N_e$ , omnipresente en los modelos de genética de poblaciones, que se refiere tanto a la población fundadora como a su población descendiente actual, está afectada también por un cierto grado de imprecisión. La razón está en el intercambio lento y gradual de migrantes que tiene lugar durante las generaciones. Sin embargo, es importante conocer la influencia y los efectos de  $N_e$  en el proceso evolutivo de la deriva genética, así como el impacto de la estabilidad del tamaño poblacional a lo largo de las generaciones.

Muchas poblaciones humanas se caracterizan por sus arraigadas reglas socio-culturales. El territorio de asentamiento al que han estado ligadas, muy probablemente desde el pasado remoto, ha podido cambiar respecto al ocupado en el momento presente. En consecuencia, se debe asumir que todas las poblaciones tienen su historia, con un origen ancestral a partir del cual se han ido paulatinamente modelando sus composiciones y estructuras genéticas. Por tanto, la Antropología

Física (o Biológica), la Genética de Poblaciones y la Biología Molecular están tratando de explorar de forma combinada los orígenes de esa diversidad a través de la reconstrucción de historias demográficas de las poblaciones en el pasado, como un importante factor en la conformación y distribución de la variabilidad genética y funcional (LUCAS-SÁNCHEZ *et al.*, 2021).

Entre las poblaciones humanas contemporáneas, las asentadas en la cuenca mediterránea han sido y, continúan siendo, unas de la más y mejores estudiadas a nivel de su arqueología y de su diversidad genética en relación a otras regiones continentales. Los muchos y consistentes datos disponibles sugieren que la historia evolutiva de los humanos modernos es muy reciente y entrecruzada y que las frecuencias alélicas observadas en las poblaciones contemporáneas han sido fuertemente influenciadas por movimientos y expansiones poblacionales diferentes.

El mar Mediterráneo es un espacio geográfico único del que forman parte los continentes de África, Asia y Europa (HOFRICHTER, 2004). La condición de ser un mar intercontinental, que se extiende desde el Océano Atlántico hasta el oeste de Asia y separa África de Europa, le define como un espacio geográfico singular.

El Mediterráneo es una región geográficamente diversa y de moderado tamaño (~2.500.000 km<sup>2</sup>) con una longitud de ~4.000 km en la dirección oeste-este, desde el estrecho de Gibraltar hasta las costas más sudorientales de Turquía. Su anchura media norte-sur ha sido estimada en ~800 km entre las costas más meridionales de Croacia y Libia. El clima mediterráneo es más bien uniforme como resultado de la interacción del Desierto del Sahara y el Océano Atlántico. El criterio histórico por el cual se ha definido el Mediterráneo comprende los límites del Imperio Romano en los siglos inmediatamente antes y después de la Era cristiana.

La cuenca mediterránea alberga varios tipos de hábitats. Ejemplos principales los encontramos en las Penínsulas ibérica e italiana. También, alberga un alto número de islas de diferentes tamaños. Las de mayor extensión geográfica, Córcega, Cerdeña, Sicilia y Chipre, han representado en la historia humana auténticos puntos de escala en las rutas marítimas y, por tanto, de especial relevancia para el comercio. Este hecho favoreció que regiones mediterráneas particulares fueran objeto de historias tumultuosas de conquistas sucesivas por muchos pueblos y civilizaciones (BRAUDEL, 1976). El mar Mediterráneo es, junto con las islas del sureste de Asia y el Pacífico occidental, los dos focos mundiales que habrían experimentado una actividad marítima más temprana (BROODBANK, 2006).

El anillo mediterráneo está circundado por importantes cadenas montañosas. A esas peculiaridades hay que añadir la presencia de formas de relieve que permiten conectar dos mares o masas de agua de un mismo mar. Las estructuras descritas se refieren, respectivamente, al estrecho de Gibraltar ~12 km en su punto más próximo) y al estrecho de Sicilia (~140 km). El primero, situado en la cuenca mediterránea más occidental, es el único punto de comunicación que une África (Marruecos) y Europa (Península Ibérica) y el más singularizado también por conectar el mar Me-



diterráneo con el Océano Atlántico; el segundo, en el Mediterráneo central, separa la isla de Sicilia de Túnez.

El estrecho de Gibraltar es una constricción geográfica con un papel principal en la determinación de las características de la masa de agua del Mediterráneo. Entre ellas están sus condiciones meteorológicas prevalentes asociadas a unas temperaturas más bien altas. Este segundo factor se ha explicado por el nivel que registran en el área de Gibraltar, ofreciendo resistencia a la afluencia de agua fría desde el adyacente océano Atlántico hacia el mar que el Estrecho conecta (CANDELA, 1991). Durante el último glacial máximo (LGM<sup>1</sup>, ~20000 años BP<sup>2</sup>), el estrecho de Gibraltar, como consecuencia del descenso del nivel de mar, fue más estrecho y alargado. Esta situación cambió entre los 14.000 BP y los 11.400 BP debido a la rápida subida del nivel del mar (2,5 - 4 m/siglo). La fecha de la sumersión final parece ser que fue ~9000 años BP, por lo que la prehistoria del estrecho de Gibraltar pudo estar asociada a ese acontecimiento (COLLINA-GIRAD, 2007). Las características geográficas del Estrecho parecen haber influenciado de forma significativa la complicada dinámica de las mareas en zonas marítimas vecinas y, en una escala más amplia, al complejo físico Mar Mediterráneo-Estrecho de Gibraltar. Un argumento utilizado en contra de los movimientos humanos prehistóricos a través y alrededor de Gibraltar estaría justamente basado en sus peligrosos vientos, corrientes y perturbaciones, lo que se conoce como patrones de ondas. Sin embargo, otras áreas vecinas más hacia al este, como es la ruta del mar de Alborán (con su isla del mismo nombre), situada a mitad de camino de la península Ibérica y Marruecos, habrían proporcionado una travesía marítima más larga pero más segura para los desplazamientos humanos entre ambas costas (LINSTÄDTER *et al.*, 2012).

Geografía y cultura son factores recurrentemente considerados claves en términos de evolución humana, en la medida que constituyen barreras al flujo de genes. El lenguaje, también parece ser un buen predictor de las diferencias genéticas observadas entre poblaciones que hablan diferentes lenguas. Sin embargo, hoy en día existe una gran cantidad de datos que apuntan a la geografía, más que al lenguaje, como el factor principal y que mejor explica los mapas genéticos de las poblaciones humanas (ROSSER *et al.*, 2000).

Las barreras geográficas afectan a cualquier población biológica, limitando los intercambios reproductivos, aunque no eliminándolos completamente. El impacto de la geografía sobre la movilidad y los patrones de distribución de las poblaciones humanas junto a sus características socio-culturales y demográficas han condicionado notablemente la elección de una pareja potencial y, por tanto, sus estructuras genéticas.

La existencia de antiguos y estrechos vínculos entre África y la Península Ibérica se sustentan en sólidas evidencias provenientes de diferentes fuentes de in-

<sup>1</sup> LGM: *Last Glacial Maximum*

<sup>2</sup> BP: *Before Present*

formación: la zooarqueología, la arqueología (poblaciones del pasado) y las señales genéticas en poblaciones contemporáneas (CORTÉS-SÁNCHEZ *et al.*, 2012, HERNÁNDEZ *et al.*, 2015).

Los movimientos humanos a través del estrecho de Gibraltar no fueron esporádicos sino más bien recurrentes, una dinámica que puede haber tenido la suficiente importancia en la conformación del *pool* génico de sus poblaciones. Sin embargo, la forma en cómo la barrera física que supone cruzar el Estrecho hubiera podido impedir los movimientos de poblaciones humanas continúa siendo objeto de un fuerte debate en la actualidad. WINDER *et al.* (2015) y HÖLZCHEN *et al.* (2021) señalan que, si los homínidos se expandieron dentro de Eurasia a través de estrechos marinos en el Mediterráneo, como el de Gibraltar y el de Sicilia o través del estrecho Bab-el-Mandeb (~31 km de anchura) entre Yemen (Península de Arabia) y el cuerno de África (Somalia, Djibouti, Eritrea y Etiopía) durante el *Out-of-Africa* es desconocido, en la medida de que no hay evidencias directas.

La entrada y la dispersión de humanos modernos (*Homo sapiens*) desde África, siguiendo el modelo *Out-of-Africa*, pudo ocurrir más probablemente hacia el Levante, como una principal vía de entrada a Eurasia. Hoy es asumido que *H. sapiens* pudo salir de África alrededor de los 80.000-90.000 años BP (BEYER *et al.*, 2021) para poblar todas las áreas continentales del Nuevo y del Viejo Mundo.

## 1.2. Dinámicas demográficas

El Mediterráneo ha estado densamente poblado desde tiempos remotos a través de frecuentes oleadas migratorias producidas en diferentes tiempos e intensidades. Las distancias recorridas durante esos desplazamientos habrían sido tanto cortas como largas, con efectos genéticos no-simétricos. El Mediterráneo ha sido testigo de migraciones y de la expansión de asentamientos humanos desde el Pleistoceno tardío [p. ej. 13.690 cal BP (cueva Victoria, Málaga, España) (ÁLVAREZ-FERNÁNDEZ *et al.*, 2022, entre otros) y muchos otros yacimientos con dataciones similares. En el Magreb, la industria Iberomauriense (18.000-9.500 BC) fue similar a la que se ha encontrado en la península Ibérica mediterránea, con cronologías referidas a los últimos períodos culturales de finales del Paleolítico Superior: Magdaleniense (13.500-11.800 BP) y Epimagdaleniense (11.800-10.00 BP) (ver HERNÁNDEZ *et al.*, 2020). Los procesos de expansión del *H. sapiens* se habrían producido a diferentes escalas espacio-temporales, en donde los factores demográficos y ambientales –cambios en el clima y la vegetación abarcando diferentes continentes– habrían tenido efectos directos e importantes sobre esa movilidad. Las investigaciones que tratan de explorar las rutas principales que fueron tomadas por las poblaciones “*sapiens*” modernas una vez que salieron de África (~80.000-90.000 años) y, si ellos se expandieron únicamente desde el Oriente Próximo ocupando las costas del Mediterráneo o llegaron más recientemente a Europa desde África a través del es-

trecho de Gibraltar, coincidiendo con la difusión del Neolítico, constituyen enfoques modernos de estudio en el campo de la biología evolutiva humana. En esta línea, el estrecho de Gibraltar ha sido un área crucial en la historia de asentamientos de los humanos modernos (GAFFNEY, 2021).

La historia del Mediterráneo nos muestra que su población ha estado desigualmente distribuida, particularmente, si nos referimos a sus costas norte y sur. Antes de la expansión de Roma, las costas centrales y orientales europeas y asiáticas fueron las más densamente pobladas. El norte de África, con amplias áreas desérticas, estuvo comparativamente menos poblado desde la antigüedad con la excepción de Egipto y Túnez (BRAUDEL, 1976). En el siglo XVI, el tamaño demográfico en el área mediterránea se ha estimado ~60 millones, de los cuales solo ~10% habría representado la parte norteafricana. Sin embargo, a lo largo del siglo XX el crecimiento demográfico ha sido especialmente considerable en la franja norteafricana, como es el caso de Argelia y Marruecos. En consecuencia, la distribución histórica de las poblaciones humanas y los desplazamientos subsiguientes, son factores clave para explicar los perfiles alélicos que distinguen a territorios concretos y poblaciones definidas. Acontecimientos demográficos como los conocidos como “cuellos de botella” habrían tenido probablemente una menor importancia en el área mediterránea.

El objetivo del presente trabajo es aportar algunos datos y resultados genéticos del Mediterráneo occidental que revelan el importante papel del estrecho de Gibraltar y su área circundante como corredor geográfico entre el norte de África y la Península Ibérica, conduciendo a la manifestación de afinidades genéticas entre sus poblaciones.

## 2. LA DIVERSIDAD GENÉTICA DEL MEDITERRÁNEO OCCIDENTAL. AVANZANDO EN EL ANÁLISIS DE HISTORIAS HUMANAS COMPARTIDAS

### 2.1. La zona del estrecho de Gibraltar y el flujo de genes humanos

Conocer la dinámica del intercambio humano desde la prehistoria, entre el Magreb más atlántico y la península Ibérica, basada en la diversidad biológica de sus poblaciones circundantes, constituye uno de los tópicos que ha recibido especial atención en la investigación científica (ver PLAZA *et al.*, 2003; RHOUDA *et al.*, 2009, entre otros). Desde los comienzos del siglo XX, la estructura genética de las poblaciones mediterráneas actuales empezó a ser investigada, primero, sobre la base de los marcadores polimórficos clásicos (no-ADN) y, desde los 80s del pasado siglo, a través de los polimorfismos de ADN con diferentes arquitecturas moleculares.

Con el objetivo de definir la influencia que el estrecho de Gibraltar y sus costas vecinas habrían tenido en la evolución de los humanos modernos, CURRAT *et al.*, (2010) señalaron que los datos disponibles hasta esa fecha sobre la diversidad

genética de las poblaciones mediterráneas occidentales no eran lo suficientemente concluyentes para determinar si el Estrecho habría representado una barrera física efectiva al flujo de genes. Existían importantes variaciones dependientes del sistema genético investigado. No obstante, en este trabajo se presentaron dos interesantes y destacadas conclusiones: i) El flujo génico a través del estrecho de Gibraltar se habría iniciado desde tiempos pre-Neolíticos y no mayoritariamente en tiempos históricos y, ii) El impacto de la selección natural sobre algunos marcadores y las migraciones dependientes del sexo habrían conducido a historias evolutivas específicas.

Uno de los primeros marcadores genéticos “clásicos” que permitió mostrar señales de permeabilidad del estrecho de Gibraltar a los movimientos humanos fue el sistema GM (alotipos de las inmunoglobulinas tipo G, IgG), dotado de un alto grado de variación alélica y haplotípica y, de marcada estructuración geográfica. Datos sobre el patrimonio genético asociado al sistema GM en poblaciones bereberes de Marruecos han puesto de manifiesto la presencia, con una relativamente alta frecuencia (9-17%), del haplotipo GM 1,17;5, marcador antropogenético del África sub-sahariana (COUDRAY *et al.*, 2006). Trazas de dicho haplotipo se han detectado también en la Península Ibérica, siendo Andalucía y otras regiones vecinas atlánticas las que registran los valores más representativos (~4.5%) (CALDERÓN *et al.*, 2006). En otras poblaciones europeas no-ibéricas ese marcador está prácticamente ausente, con frecuencias <1%.

Las evidencias más sólidas sobre la complejidad de las relaciones humanas a través del Estrecho han surgido con los estudios basados en los marcadores moleculares o de ADN. Los sistemas uniparentales o haploides (genoma mitocondrial, ADNmt y región no-recombinante del cromosoma Y, C-Y) han sido los grandes protagonistas de las investigaciones sobre diversidad genómica humana en los últimos 25 años. Ambas regiones representan, sin duda, dianas moleculares que han aportado significativos avances al conocimiento sobre la composición, estructura genética y acontecimientos de mezclas temporalmente profundas. En un marco comparativo, las variantes autosómicas, debido al fenómeno de la recombinación, carecen de la potencia necesaria para retrotraerse en el pasado más allá de 160 generaciones (HELLENTHAL *et al.*, 2014).

## *2.2. Los marcadores uniparentales considerados reflejos de la permeabilidad del estrecho de Gibraltar a antiguos movimientos humanos.*

Hay determinados linajes uniparentales (haplogrupos, Hg) que muestran de manera clara antiguos contactos humanos a través del Estrecho y su entorno. Combinar las perspectivas maternas y paternas de las poblaciones humanas es una estrategia especialmente oportuna, ya que permite visualizar no solo la ocurrencia, direccionalidad e intensidad de los movimientos migratorios, sino también las diferencias intrínsecas ligadas al comportamiento diferencial entre sexos. Los estudios

poblacionales han prestado especial atención a la presencia de los linajes de origen africano U6, M1 y L (ADNmt) y E-M81 (C-Y) en la península Ibérica, con el objetivo de estimar el impacto biológico de intercambios en la dirección sur/norte. Por el contrario, el Hg H (el linaje materno euroasiático por excelencia) junto con el R-M269 (el linaje paterno de la Europa occidental y también de la península Ibérica) han sido los referentes para detectar señales migratorias en la dirección opuesta, norte/sur. El Hg H es el marcador europeo más frecuentemente detectado entre las poblaciones norteafricanas, con valores que se reducen en gradiente desde el extremo occidental, Marruecos (38%) (COUDRAY *et al.*, 2009), hasta el oriental, Egipto (14%) (Stevanovitch *et al.*, 2003). Por el contrario, el R-M269 tiene un peso mucho menor en el norte de África con gradientes menos claros de variación: Marruecos (3.6%), Argelia (7.0%) (BEKADA *et al.*, 2013) y Egipto (1.5%) (CRUCIANI *et al.*, 2011)]. Por tanto, los marcadores uniparentales deberían ser reconocidos como buenos *proxies* en la búsqueda de ancestrías regionales o individuales.

Otros de los resultados más contundentes sobre la variación humana mitocondrial en ambas orillas del estrecho de Gibraltar han permitido contrastar que el peso de los linajes mitocondriales de origen africano y europeo está lejos de ser similar. Establecer un paralelismo entre los linajes U6 (ADNmt) y E-M81 (C-Y), típicamente norteafricanos (bereberes) permite realizar interesantes inferencias acerca de los movimientos humanos producidos desde el noroeste de África hacia la península Ibérica con los consiguientes escenarios de flujo génico o de mezclas entre sus poblaciones. Como se puede observar en la Figura 1, es la franja atlántica peninsular la que presenta una mayor intensidad de ambas contribuciones genéticas uniparentales, con los valores más altos en el extremo occidental de Andalucía (provincia de Huelva) para el linaje materno U6 (7.5% de la diversidad mitocondrial, HERNÁNDEZ *et al.*, 2014) y el sur de Portugal para el linaje paterno E-M81 (12.2%, CRUCIANI *et al.*, 2004).

Con el objetivo de entender el particular patrón geográfico exhibido por esos dos marcadores uniparentales, se ha utilizado como argumento la ocurrencia continuada de episodios de movimientos de población históricos a través de la 'Vía de la Plata', la cual representó una importante ruta comercial y militar que conectaba recursos minerales estratégicos, un hecho que la habría conferido la doble condición de ser corredor geográfico y genético (AMBROSIO *et al.*, 2010, HERNÁNDEZ *et al.*, 2014).

La Figura 1 también permite observar las diferencias que emergen cuando la diversidad humana se analiza bien desde una perspectiva paterna o materna. El C-Y reflejaría una menor diversidad interna, dado que en algunas poblaciones bereberes del Magreb más atlántico un alto número de individuos (~70%) estarían definidos por el linaje E-M81; para el caso del ADNmt, sin embargo, existe un mayor espectro de Hgs o linajes que caracterizan a las poblaciones magrebíes.

En definitiva, las trazas genómicas africanas más intensas de todo el continente europeo se detectan en la península Ibérica, lo que nos permite afirmar que la

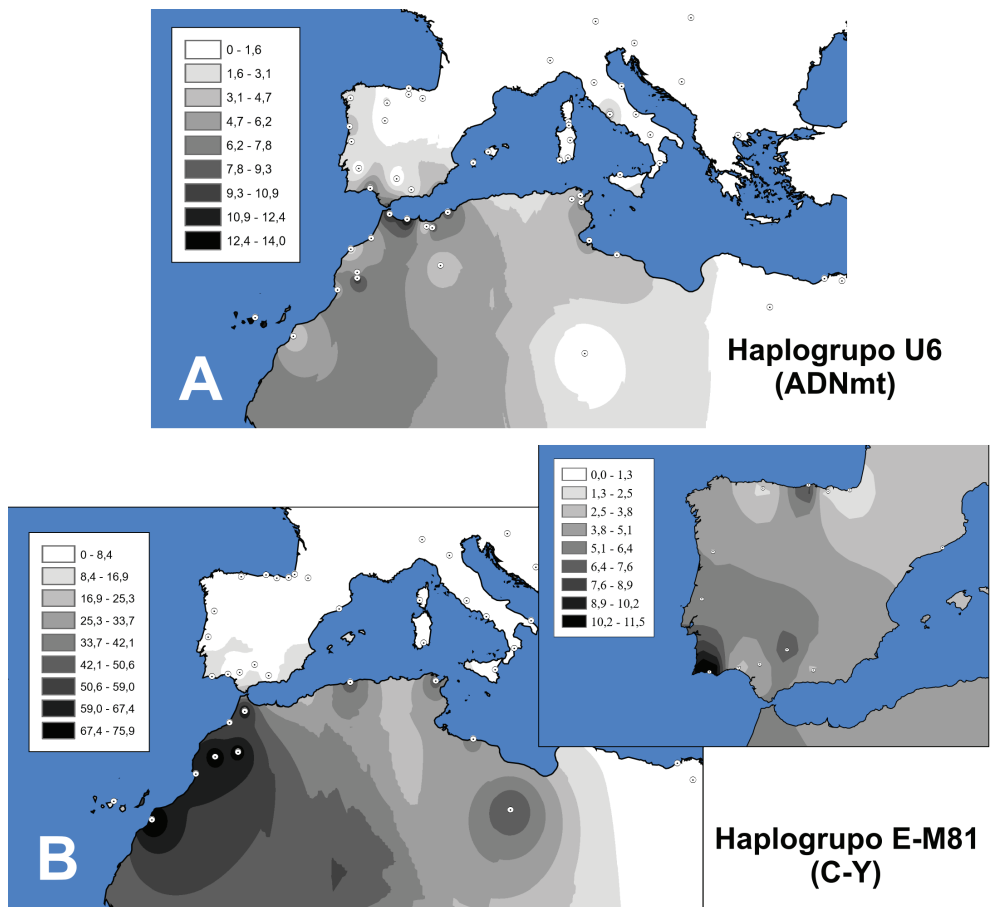


Figura 1. Frecuencias de los marcadores uniparentales africanos (bereberes) en el Mediterráneo occidental. A) Linaje U6 del ADNmt. B) Linaje E-M81 del C-Y, incluyendo una vista detallada de su distribución en la península Ibérica. Los mapas se han generado utilizando bases de datos poblacionales construidas por nuestro equipo que contemplan datos de más de 70 publicaciones científicas.

principal vía de entrada de genes africanos a Europa se habría conducido a través del estrecho de Gibraltar y su entorno costero. La península Ibérica se habría comportado, por tanto, no solo como una población “receptora” de genes en relación a África sino también como población “fuente” en la difusión de genes africanos hacia el resto de Europa, principalmente, hacia las penínsulas meridionales europeas. Estas conclusiones han sido alcanzadas desde análisis filogeográficos de alto nivel de resolución, junto a estimas de tiempos de coalescencia de algunos sub-linajes específicos pertenecientes al Hg U6 (U6a) y al Hg L (HERNÁNDEZ *et al.*, 2015). Otra gran potencialidad de los linajes uniparentales se fundamenta en el análisis de la temporalidad del flujo génico transcontinental. La distribución de genes africanos en la península Ibérica no es fácilmente reconciliable con eventos históricos, principalmente, con la dominación musulmana (MACA-MEYER *et al.*, 2003). En esta línea, los estudios del



genoma mitocondrial completo (mitogenomas) en poblaciones asentadas a uno y otro lado del Estrecho han permitido desvelar que la mayoría de genes africanos presentes en Iberia fueron introducidos alrededor del Holoceno temprano (CEREZO *et al.*, 2012; HERNÁNDEZ *et al.*, 2015).

### *2.3. La era post-genómica y su aplicación a las poblaciones humanas del Mediterráneo occidental.*

El análisis de los marcadores uniparentales se ha visto especialmente enriquecido en estos últimos años por estudios más completos y avanzados de nuestro material hereditario, desarrollados mediante genotipados masivos de cientos de miles de variantes bialélicas o SNPs (GWAs, *Genome Wide Analysis*) o a través de técnicas de secuenciación de nueva generación (*Next-Generation Sequencing*, NGS). Estas nuevas metodologías moleculares, que formarían parte de la era post-genómica, están siendo implementadas por complejas herramientas bioinformáticas dirigidas al tratamiento de los datos. Un ejemplo de estas investigaciones es la visión en alta resolución de la composición genómica humana alrededor del estrecho de Gibraltar, publicada recientemente por nuestro equipo (HERNÁNDEZ *et al.*, 2020).

Como podemos observar en la Figura 2, las poblaciones a ambos lados del Estrecho comparten lazos genéticos que pueden ser atestiguados por los componentes ancestrales “europeo” (que señalaría migraciones norte-sur), “norteafricano” y “sub-sahariano” (ambos indicando migraciones sur-norte). Parece indiscutible que el peso más relevante de los componentes africanos (en conjunto) se encuentra en el sur de la península Ibérica, y, más concretamente en la región occidental (sur de Portugal), donde la proporción de ancestría africana es del 21%. Por otro lado, la contribución más notable europea en el genoma de las poblaciones magrebíes se localiza preferentemente en el extremo occidental (Marruecos), alcanzando el 20% en algunas de sus poblaciones.

## **3. COMPOSICIONES GENÉTICAS Y SALUD DE LAS POBLACIONES MEDITERRÁNEAS.**

El interés por explorar la geografía de variantes genéticas mórbidas o deletéreas responsables de enfermedades concretas o de genes particulares que pueden conferir susceptibilidad de padecer una enfermedad a las personas portadoras, constituye hoy un eje de actuación prioritario de carácter interdisciplinar, en donde la población es asimismo el objeto central de análisis (BENTON *et al.*, 2021). En este marco, un ejemplo particularmente interesante lo encontramos en la  $\beta$ -talasemia, la cual representa un grupo amplio y heterogéneo de enfermedades hereditarias recesivas cuya prevalencia (1–18%) se concentra en la cuenca Mediterránea. La enfermedad causa anemias hemolíticas con un grado de severidad variable y su relación con la malaria está fundamentada por numerosas evidencias empíricas. En España,

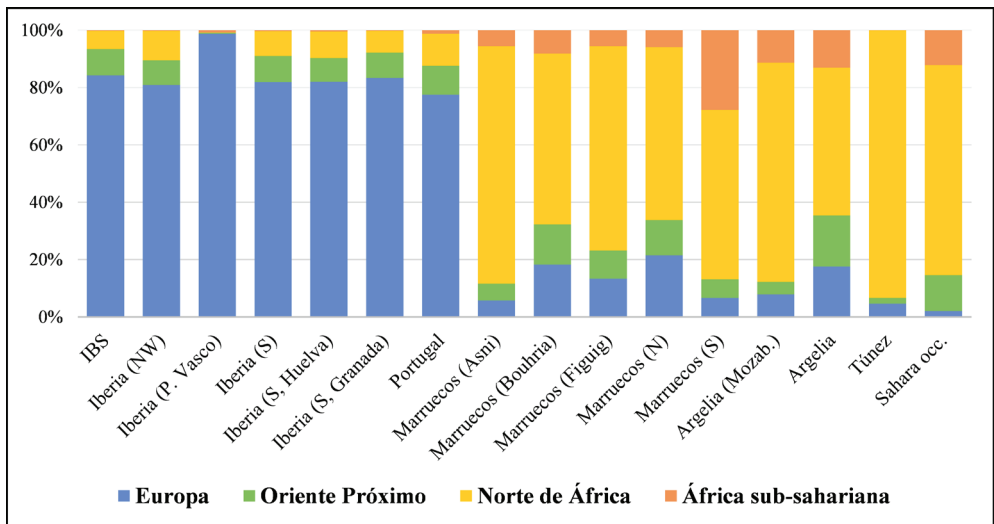


Figura 2. Proporciones medias de ancestría poblacional global en un conjunto de 16 poblaciones del Mediterráneo occidental. Los datos se han generado utilizando el programa ADMIXTURE, que permite estimar la contribución genética de  $k$  clusters ancestrales (en este caso, 4) a partir de datos genómicos. Ver más detalles en HERNÁNDEZ *et al.* (2020).

la  $\beta$ -talasemia es la hemoglobinopatía más frecuente, con una alta prevalencia en los territorios y poblaciones más sudoccidentales y que, además, han compartido largas y seculares historias de malaria hasta mediados del siglo pasado (SOUSA *et al.*, 2014). El gen de la  $\beta$ -globina alberga un conjunto de mutaciones responsables de la enfermedad y algunas de esas variantes genéticas manifiestan patrones de variación espacial muy particulares a través del Mediterráneo (WILLIAMS & WEATHERALL, 2012). En esta línea, la mayor atención ha sido dirigida hacia las mutaciones  $\beta$ -talasémicas más paradigmáticas por sus singulares distribuciones geográficas, como la *CD39* y la *IVS I-110*. La primera, asociada con la expansión del Imperio Romano, registra las frecuencias más altas en el Mediterráneo central y occidental; la segunda, sin embargo, tiene su máxima representación en el Mediterráneo oriental. En la península Ibérica y, específicamente, entre sus poblaciones más meridionales (p.ej. Andalucía), la variante *CD39* registra unos valores moderadamente más bajos (~40%) en relación a otras poblaciones peninsulares. Esto puede atribuirse a la presencia entre la población del litoral andaluz de otros tipos de variantes  $\beta$ -talasémicas con diversos orígenes en el espacio Mediterráneo. Entre las poblaciones del Magreb atlántico, la mutación *CD39* está presente, pero en niveles significativamente menos representativos (~10%) que en Iberia. El papel del estrecho de Gibraltar en la expansión de esa mutación talasémica hacia las costas norteafricanas sería la explicación más plausible. Sin embargo, es más que pertinente destacar aquí que la mutación talasémica más frecuentemente observada en el sur de la península Ibérica, es la *IVS I-1*, con valores ~50% en el extremo oeste de Andalucía (provincia de Huelva)

(SÁNCHEZ-MARTÍNEZ *et al.*, 2021). Sobre el posible origen de esta mutación existe un importante debate, ya que las poblaciones de Argelia y Marruecos, sobre todo, las bereberes, presentan frecuencias más bien reducidas (~12%) pero elevadas diversidades haplotípicas, escenarios que indican tiempos evolutivos profundos necesarios para generar esos altos niveles de variación. Tal explicación ha conducido a postular un origen antiguo norteafricano de la mutación *IVS 1-1*, la cual habría alcanzado áreas localizadas de la península Ibérica durante la ocupación árabe/bereber (LEMSADDEK *et al.*, 2004). En este contexto, surge una interesante cuestión, ¿cómo la variante *IVS 1-1* habría logrado frecuencias tan representativas en el oeste de Andalucía y no en otros territorios peninsulares? La razón podría estar en el efecto protector que habría tenido la malaria en las personas portadoras de alguna mutación  $\beta$ -talasémica junto al efecto sinérgico de la deriva genética y a la consanguinidad entre su población. Los dos últimos procesos tienden respectivamente a fijar genes e incrementar la prevalencia de enfermedades genéticas recesivas con el consiguiente impacto en términos evolutivos y de la salud de la población.

#### 4. CONCLUSIONES

La función que ha tenido el estrecho de Gibraltar y su entorno como corredor geográfico y genético está mayoritariamente basada en la diversidad genética humana de las poblaciones actuales asentadas en sus dos orillas. Sin embargo, la arqueología y la zooarqueología, en combinación con los resultados moleculares provenientes de los análisis del ADN antiguo, son disciplinas que están proporcionando una nueva y valiosa información dirigida a evaluar también la antigüedad, intensidad, reciprocidad y direccionalidad asociada a esos movimientos a través del Estrecho. Los datos aportados en el presente trabajo son testimonio de que este interesante espacio geográfico ha sido una barrera permeable al flujo de genes humanos durante tiempos prehistóricos e históricos y, que dichas migraciones transcontinentales deben ser visualizadas como eventos múltiples, complejos y bidireccionales que han permitido conectar las historias genéticas de las poblaciones de ambas orillas. Asimismo, los patrones de variación genética humana se están analizando desde algunas mutaciones altamente prevalentes entre las poblaciones mediterráneas, arrojando nuevas perspectivas sobre la salud y su influencia en la historia evolutiva humana reciente.

#### BIBLIOGRAFÍA

- ÁLVAREZ-FERNÁNDEZ, A., AURA, J.E., JORDÁ, J.F., PALOMERO-JIMÉNEZ, I., APARICIO, M.T., CABELLO-LIGERO, L., CANTALEJO, P., VADILLO, M., CARRIÓN, Y., ESPEJO, M.M., FERNÁNDEZ-GÓMEZ, M.J., GARCÍA-IBÁBARRIAGA, N., MAESTRO, A., MARLASCA, R., MARTÍN-VALLEJO, F.J., MURELAGA, X. & PÉREZ-RIPOLL, M. 2022. Maritime-oriented foragers during the Late Pleistocene on the eastern costa del sol (Southeast Iberia): Cueva Victoria (Málaga, Spain). *Heliyon*, 8 (6):e09548.

- AMBROSIO, B., DUGOUJON, J.M., HERNÁNDEZ, C., DE LA FUENTE, D., GONZÁLEZ-MARTÍN, A., FORTES-LIMA, C.A., NOVELLETTO, A., RODRÍGUEZ, J.N., & CALDERÓN, R. 2010. The Andalusian population from Huelva reveals a high diversification of Y-DNA paternal lineages from haplogroup E: Identifying human male movements within the Mediterranean space. *Annals of Human Biology*, 37(1), 86–107.
- BEKADA, A., FREGEL, R., CABRERA, V.M., LARRUGA, J.M., PESTANO, J., BENHAMAMOUCH, S. & GONZÁLEZ, A.M. 2013. Introducing the Algerian mitochondrial DNA and Y-chromosome profiles into the North African landscape. *PLoS One*, 8 (2):e56775.
- BENTON, M.L., ABRAHAM, A., LABELLA, A.L. ABBOT, P., ROKAS, A., & CAPRA, J.A. 2021. The influence of evolutionary history on human health and disease. *Nature Reviews (Genetics)*, 22: 269-283.
- BEYER, R.M., KRAPP, M., ERIKSSON, A. & MANICA, A. 2021. Climatic windows for human migration out of Africa in the past 300,000 years. *Nature Communications* 12(1): 4889.
- BRAUDEL, F. 1976. *El Mediterráneo y el mundo mediterráneo en la época de Felipe II*. Fondo de Cultura Económica, México.
- BROODBANK, C. 2006. The Origins and Early Development of Mediterranean Maritime Activity. *Journal of Mediterranean Archaeology* 19 (2): 199-230.
- CALDERÓN, R., AMBROSIO, B., GUITARD, E., GONZÁLEZ-MARTÍN, A., ARESTI, U. & DUGOUJON, J.M. 2006. Genetic position of Andalusians from Huelva in relation to other European and North African populations: a study based on GM and KM allotypes. *Human Biology*, 78 (6): 663-679.
- CANDELA, J. 1991. The Gibraltar Strait and its role in the dynamics of the Mediterranean Sea. *Dynamic Atmosphere Oceans*, 15 (3-5): 7313-7335.
- CEREZO, M., ACHILLI, A., OLIVIERI, A., PEREGO, U.A., GÓMEZ-CARBALLA, A., BRISIGHELLI, F., LANCIONI, H., WOODWARD, S.R., LÓPEZ-SOTO, M., CARRACEDO, A., CAPELLI, C., TORRONI, A. & SALAS, A. 2012. Reconstructing ancient mitochondrial DNA links between Africa and Europe. *Genome Research*, 22 (5):821-6.
- COLLINA-GIRAD, J. 2007. Geology and the myth of Gibraltar strait. En PAPAMARINOPOULOS S.P. Edit. *International conference on The Atlantis Hypothesis: Searching for a Lost Land*. p. 439-450. Heliotopos Publication. Greece.
- CORTÉS-SÁNCHEZ, M., JIMÉNEZ-ESPEJO, F.J., SIMÓN-VALLEJO, M.D., GIBAJA, J.F., FAUSTINO, A. MARTÍNEZ-RUIZ, F., RODRIGO, M., FLORES, J.A., PAYTAN, A., LÓPEZ-SÁEZ, J.A., PEÑA-CHOCARRO, L., CARRIÓN, J.S., MORALES-MUÑOZ, A., ROSELLÓ, E., RIQUELME-CANTAL, J.A., DEAN, R.M., SALGUEIRO, E., MARTÍNEZ-SÁNCHEZ, R.M., DE LA RUBIA, J.J., LOZANO-FRANCISCO, M.C. & BICHO, N.F. 2012. The Mesolithic–Neolithic transition in southern Iberia. *Quaternary Research*, 77 (2):221–34.
- COUDRAY, C., GUITARD, E., KANDIL, M., HARICH, N., MELHAOUI, M., BAALI, A., SEVIN, A., MORAL, P. & DUGOUJON, J.M. 2006. Study of GM immunoglobulin allotypic system in Berbers and Arabs from Morocco. *American Journal of Human Biology*, 18 (1):23-34.
- COUDRAY, C., OLIVIERI, A., ACHILLI, A., PALA, M., MELHAOUI, M., CHERKAOU, M., EL-CHENNAWI, F., KOSSMANN, M., TORRONI, A., & DUGOUJON, J.M. 2009. The complex and diversified mitochondrial gene pool of Berber populations. *Annals of Human Genetics*, 73(2), 196–214.
- CRUCIANI, F., LA FRATTA, R., SANTOLAMAZZA, P., SELLITTO, D., PASCONE, R., MORAL, P., WATSON, E., GUIDA, V., COLOMB, E.B., ZAHAROVA, B., LAVINHA, J., VONA, G., AMAN, R., CALI, F., AKAR, N., RICHARDS, M., TORRONI, A., NOVELLETTO, A. & SCOZZARI, R. 2004. Phylogeographic analysis of haplogroup E3b (E-M215) y chromosomes reveals multiple migratory events within and out of Africa. *American Journal of Human Genetics*, 74(5):1014-22.

- CRUCIANI, F., TROMBETTA, B., ANTONELLI, C., PASCONI, R., VALESINI, G., SCALZI, V., VONA, G., MELEGH, B., ZAGRADISNIK, B., ASSUM, G., EFREMOV, G.D., SELLITTO, D. & SCOZZARI, R. 2011. Strong intra- and inter-continental differentiation revealed by Y chromosome SNPs M269, U106 and U152. *Forensic Science International Genetics*, 5 (3):e49-52.
- CURRAT, M., POLONI, E.S. & SANCHEZ-MAZAS, A. 2010. Human genetic differentiation across the Strait of Gibraltar. *BMC Evolutionary Biology*, 10: 237.
- GAFFNEY, D. 2021. Pleistocene Water Crossings and Adaptive Flexibility within the Homo Genus. *Journal of Archaeological Research*, 29: 255–326.
- HELLENTHAL, G., BUSBY, G.B.J., BAND, G., WILSON, J.F., CAPELLI, C., FALUSH, D., & MYERS, S. 2014. A genetic atlas of human admixture history. *Science*, 343 (6172): 747–751.
- HERNÁNDEZ, C.L., REALES, G., DUGOUJON, J.M., NOVELLETTO, A., RODRÍGUEZ, J.N., CUESTA, P. & CALDERÓN, R. 2014. Human maternal heritage in Andalusia (Spain): its composition reveals high internal complexity and distinctive influences of mtDNA haplogroups U6 and L in the western and eastern side of region. *BMC Genetics*, 24: 15-11.
- HERNÁNDEZ, C.L., SOARES, P., DUGOUJON, J.M., NOVELLETTO, A., RODRÍGUEZ, J.N., RITO, T., OLIVEIRA, M., MELHAOUI, M., BAALI, A., PEREIRA, L. & CALDERÓN, R. 2015. Early Holocene and Historic mtDNA African Signatures in the Iberian Peninsula: The Andalusian Region as a Paradigm. *PLoS ONE*, 10 (10):e0139784.
- HERNÁNDEZ, C.L., PITA, G., CAVADAS, B., LÓPEZ, S., SÁNCHEZ-MARTÍNEZ, L.J., DUGOUJON, J.M., NOVELLETTO, A., CUESTA, P., PEREIRA, L. & CALDERÓN, R. 2020. Human Genomic Diversity Where the Mediterranean Joins the Atlantic. *Molecular Biology and Evolution*, 37(4):1041-1055.
- HOFRICHTER, R. (coord.). 2004. *El mar Mediterráneo. Fauna, flora, ecología*. Ediciones Omega S.A. Barcelona. España.
- HÖLZCHEN, E., HERTLER, C., MATEOS, A., RODRÍGUEZ, J., BERNDT, J.O. & TIMM, I.J. 2021. Discovering the opposite shore: How did hominins cross sea straits? *PLoS One*, 16 (6): e0252885.
- LEMSADDEK, W., PÍCANÇO, I., SEUANES, F., NOGUEIRA, P., MAHMAL, L., BENCHEKROUN, S., KHATTAB, M. & OSÓRIO-ALMEIDA, L. 2004. The beta-thalassemia mutation/haplotype distribution in the Moroccan population. *Hemoglobin*, 28 (1):25–37.
- LINSTÄDTER, J., MEDVED, I., SOLICH, M., & WENIGER, G.C. 2012. Neolithisation process within the Alboran territory: Models and possible African impact. *Quaternary International*, 274, 219–232.
- LUCAS-SÁNCHEZ, M., FONT-PORTERIAS, N., CALAFELL, F., FADHLAOU-ZID, K. & COMAS, D. 2021. Whole-exome analysis in Tunisian Imazighen and Arabs shows the impact of demography in functional variation. *Scientific Reports*, 11 (1): 21125.
- MACA-MEYER, N., GONZÁLEZ, A.M., PESTANO, J., FLORES, C., LARRUGA, J.M., & CABRERA, V.M. 2003. Mitochondrial DNA transit between West Asia and North Africa inferred from U6 phylogeography. *BMC Genetics*, 4, 15.
- PLAZA, S., CALAFELL, F., HELAL, A., BOUZERNA, N., LEFRANC, G., BERTRANPETIT, J., & COMAS, D. 2003. Joining the pillars of Hercules: mtDNA sequences show multidirectional gene flow in the western Mediterranean. *Annals of Human Genetics*, 67 (Pt 4), 312–328.
- RHOUDA, T., MARTÍNEZ-REDONDO, D., GÓMEZ-DURÁN, A., ELMTILI, N., IDAOMAR, M., DÍEZ-SÁNCHEZ, C., MONTOYA, J., LÓPEZ-PÉREZ, M.J., & RUIZ-PESINI, E. 2009. Moroccan mitochondrial genetic background suggests prehistoric human migrations across the Gibraltar Strait. *Mitochondrion*, 9 (6), 402–407.

- ROSSER, Z.E., ZERJAL, T., HURLES, M.E., ADOJAAN, M., ALAVANTIC, D., AMORIM, A., AMOS, W., ARMENTEROS, M., ARROYO, E., BARBUJANI, G., BECKMAN, G., BECKMAN, L., BERTRANPETIT, J., BOSCH, E., BRADLEY, D.G., BREDE, G., COOPER, G., CÔRTE-REAL, H.B., DE KNIJFF, P., DECORTE, R., DUBROVA, Y.E., EVGRAFOV, O., GILISSEN, A., GLISIC, S., GÖLGE, M., HILL, E.W., JEZIOROWSKA, A., KALAYDJIEVA, L., KAYSER, M., KIVISILD, T., KRAVCHENKO, S.A., KRUMINA, A., KUCINSKAS, V., LAVINHA, J., LIVSHITS, L.A., MALASPINA, P., MARIA, S., MCELREAVEY, K., MEITINGER, T.A., MIKELSAAR, A.V., MITCHELL, R.J., NAFA, K., NICHOLSON, J., NØRBY, S., PANDYA, A., PARIK, J., PATSALIS, P.C., PEREIRA, L., PETERLIN, B., PIELBERG, G., PRATA, M.J., PREVIDERÉ, C., ROEWER, L., ROOTSI, S., RUBINSZTEIN, D.C., SAILLARD, J., SANTOS, F.R., STEFANESCU, G., SYKES, B.C., TOLUN, A., VILLEMS, R., TYLER-SMITH, C. & JOBLING, M.A. 2000. Y-chromosomal diversity in Europe is clinal and influenced primarily by geography, rather than by language. *American Journal of Human Genetics*, 67 (6):1526-43.
- SÁNCHEZ-MARTÍNEZ, L.J., HERNÁNDEZ, C.L., RODRÍGUEZ, J.N., DUGOUJON, J.M., NOVELLETO, A., ROPERO, P., PEREIRA, L. & CALDERÓN, R. 2021. Genetic variation patterns of  $\beta$ -thalassemia in Western Andalusia (Spain) reveal a structure of specific mutations within the Iberian Peninsula. *Annals of Human Biology*, 48 (5):406-417.
- SOUSA, A., GARCÍA-BARRÓN, L., VETTER, M. & MORALES, J. 2014. The historical distribution of main malaria foci in Spain as related to water bodies. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 11 (8): 7896–7917.
- STEVANOVITCH, A., GILLES, A., BOUZAI, E., KEFI, R., PARIS, F., GAYRAUD, R.P., SPADONI, J.L., EL-CHENNAWI, F. & BERAUD-COLOMB, E. 2003. Mitochondrial DNA Sequence Diversity in a Sedentary Population from Egypt. *Annals of Human Genetics*, 68(1), 23–39.
- WILLIAMS, T.N. & WEATHERALL, D.J. 2012. World distribution, population genetics, and health burden of the hemoglobinopathies. *Cold Spring Harbor Perspectives in Medicine*, 2 (9): a011692.
- WINDER, I.C., DEVÈS, M.H., KING, G.C.P., BAILEY, G.N., INGLIS, R.H. & MEREDITH-WILLIAMS, M. 2015. Evolution and dispersal of the genus *Homo*: A landscape approach. *Journal of Human Evolution*, 87: 48-65.
- WOHNS, A.W., WONG, Y., JEFFERY, B., AKBARI, A., MALLICK, S., PINHASI, R., PATTERSON, N., REICH, D., KELLEHER, J. & MCVEAN, G. A. 2022. Unified Genealogy of Modern and Ancient. *Science*, 375(6583):eabi8264





## **INVESTIGACIONES HISTÓRICAS**



## **80 años de series de investigaciones periódicas del IEO en el ecosistema pelágico del estrecho de Gibraltar y mares adyacentes (1914-1995): zoología, biología, ecología y medio ambiente marino. Una revisión bibliográfica anotada**

### ***80 years of series of periodic investigations by the IEO in the pelagic ecosystem of the Strait of Gibraltar and adjacent Seas (1914-1995): zoology, biology, ecology and the marine environment. An annotated bibliographic revision***

**Juan Pérez-Rubín**

*Centro Oceanográfico de Málaga, Instituto Español de Oceanografía (IEO, CSIC).*

*jprubin@ieo.csic.es*

**PALABRAS CLAVE:** estrecho de Gibraltar, golfo de Cádiz, mar de Alborán, oceanografía, biología pesquera, plancton, peces, cetáceos.

**KEY WORDS:** Strait of Gibraltar, Gulf of Cadiz, Alboran Sea, oceanography, fisheries biology, plankton, fish, cetaceans.

#### **RESUMEN**

Documentar el pasado es fundamental para desarrollar una visión más realista del futuro que la basada en modelos matemáticos generados con series temporales cortas (inferiores a 50 años). Por ello, durante las últimas décadas se ha intensificado internacionalmente la búsqueda y recuperación de series de datos y publicaciones científicas antiguas de áreas marinas concretas, para reconocer los cambios históricos ocurridos en sus poblaciones y ecosistemas sumergidos, derivados de las fluctuaciones cíclicas del medio ambiente (meteorología y oceanografía) y/o del aumento de la presión humana sobre los recursos renovables. Esa tarea de recuperación de bibliografía científica histórica es especialmente necesaria para instituciones centenarias como el Instituto Español de Oceanografía (IEO), creado en 1914, cuyas publicaciones en varias series editoriales aún no están accesibles digitalmente para los investigadores del siglo XXI. Nuestra revisión de 80 años para el área de estudio incluye más de 425 fuentes bibliográficas y la recuperación de bases de datos de más de 100 campañas oceanográficas del IEO con información sobre la variabilidad espacio-temporal en la columna de agua, tanto de los aspectos medioambientales marinos como de las especies que viven en ese ecosistema pelágico alejado del fondo, abarcando desde los diminutos organismos del plancton hasta las ballenas.

## ABSTRACT

Documenting the past is essential to develop a more realistic vision of the future than that based on mathematical models generated with short time series (less than 50 years). For this reason, during the last decades, the search for and recovery of data series and old scientific publications of specific marine areas has intensified internationally, in order to recognize the historical changes that have occurred in their populations and submerged ecosystems, derived from cyclical fluctuations in the environment (meteorology and oceanography) and/or increased human pressure on renewable resources. This task of recovering historical scientific bibliography is especially necessary for centuries-old institutions such as the Instituto Español de Oceanografía (IEO, Spanish Institute of Oceanography), created in 1914, whose publications in various editorial series are not yet digitally accessible to 21st century researchers. Our review of 80 years for the study area includes more than 425 bibliographic sources and the recovery of databases of more than 100 IEO oceanographic surveys with information on spatiotemporal variability in the water column, both regarding marine environmental aspects and the species that live in this pelagic ecosystem far from the bottom, ranging from tiny plankton organisms to whales.

## I. INTRODUCCIÓN

La recuperación y puesta en valor de series de datos sobre distintos sistemas naturales y humanos son iniciativas útiles no solo para las ciencias del mar, sino en general para todo el estudio de la historia reciente del planeta, incluyendo las actuales investigaciones globales sobre el “Antropoceno”. Es una documentación esencial para las disciplinas de la historia ambiental y la llamada *Earth System Science*, que tratan de entender los cambios históricos de las interacciones hombre-biosfera (RENN, 2018).

El objetivo principal es presentar una recopilación bibliográfica que sea útil para conocer mejor el pasado y facilite la elaboración de futuras investigaciones con esta documentación pretérita, tanto para los estudios sobre los cambios climáticos cíclicos y su influencia en los seres vivos, cómo los dirigidos al estudio de la historia de las ciencias marinas en la región (estrecho de Gibraltar y mares adyacentes). Para diferentes campos científicos incluimos información complementaria sobre el contexto histórico, buscando hilos conductores desde los primeros antecedentes de los que tenemos noticia. Con esta tarea avanzamos en el conocimiento más detallado de las investigaciones multidisciplinares del Instituto Español de Oceanografía (IEO) en la región de estudio, ampliando las visiones divulgativas de conjunto que se han dado en otras publicaciones que aportan información hasta la primera década del siglo XXI (PÉREZ-RUBÍN, 2011; 2014a; BARO & CAMIÑAS, 2014; DÍAZ DEL RÍO, 2014; RAMOS, 2014).

En el siglo XIX la oceanografía física y la meteorología ya se consideraban íntimamente unidas, al considerarse que el viento y las corrientes marinas superficiales eran los “océanos” de aire y de agua que rodeaban al globo terráqueo. Concepción del marino militar Matthew F. Maury (1806-1873) que mantuvo y completó Ramón Margalef (1919-2004) una centuria después, al considerar que el medio ambiente, en el que desenvuelven sus actividades los organismos, “*está constituido por la doble envoltura fluida del planeta: la hidrosfera y la atmósfera. Ambas cubiertas están relacionadas íntimamente y de su interacción dependen la lluvia, las corrientes y la turbulencia*”. Para el mismo autor es necesario investigar los aspectos biológicos y ecológicos en la mínima porción del agua marina: *La integración de lo que ocurre en cada espacio limitado, en cada gota de agua, —donde los organismos se relacionan con un pequeño volumen de agua y con otros organismos que comparten tal espacio— es lo que caracteriza el conjunto de la vida marina* (PÉREZ-RUBÍN, 2008a).

Durante las primeras décadas del siglo XX se reconocieron internacionalmente las fluctuaciones naturales en las principales pesquerías (HJORT, 1914), junto con la necesidad de avanzar en el conocimiento científico de la biología y la pesca de las especies migradoras, por sus implicaciones con la historia natural, la oceanografía y la economía (ROULE, 1922). Para los países europeos septentrionales fueron paradigmáticos los estudios daneses de oceanografía biológica emprendidos para aclarar “los misterios” sobre la reproducción oceánica de la anguila común *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758) y la deriva de sus larvas planctónicas desde el Atlántico NO hasta las costas europeas atlánticas y mediterráneas (BUEN F., 1925a; SCHMIDT, 1928). En esos años también se valoraron las nefastas consecuencias de la sobrepesca (RUSSELL, 1931), que aunque suele afectar principalmente a las especies de los fondos marinos también causa graves estragos en determinadas especies pelágicas cuando se producen capturas masivas descontroladas de sus individuos jóvenes, antes de que puedan alcanzar su primera madurez sexual y se reproduzcan. En España las principales especies pelágicas estudiadas con mayor continuidad fueron la sardina *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) y el atún rojo *Thunnus thynnus* (Linnaeus, 1758), como veremos en los respectivos subapartados de este trabajo.

Las investigaciones abarcadas en este capítulo (oceanográficas, faunísticas, biológicas, ecológicas y pesqueras) se concentran en la columna de agua alejada del fondo marino. Ese ecosistema pelágico<sup>1</sup> se sintetizó gráficamente en la portada de un libro de texto (LOZANO, 1970a), con los diminutos organismos del plancton (popularmente “el alimento de peces y ballenas”) y los nadadores (necton) en su medio ambiente submarino (Figura 1). En la sección sobre los estudios biométricos y bioestadísticos de los peces incluía ese autor los necesarios muestreos biológicos periódicos de lotes de ejemplares, para las determinaciones individuales de sus respectivas talla, peso, edad, contenido estomacal, engrasamiento visceral, sexo y es-

<sup>1</sup> En oceanografía el término ‘pelágico’ tiene ese significado (aplicable a la columna de agua y seres vivos costeros y oceánicos que viven alejados del fondo marino), diferente del que suelen aportar los diccionarios basándose en la etimología clásica de ‘pelagus’ (alta mar, lejos de la costa).



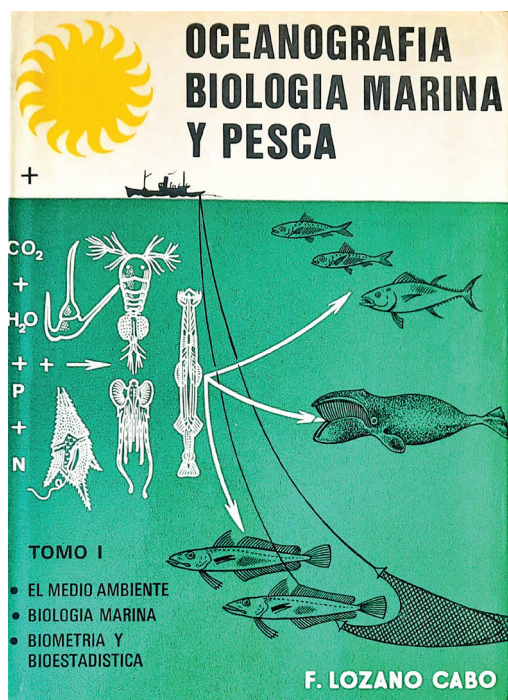


Figura 1. Portada del primer tomo de una obra de texto (LOZANO, 1970a) con la representación esquemática del ecosistema marino pelágico. La imagen incluye abajo a merluzas, especie demersal que vive en profundidad, y excluye a los organismos del fondo (bentónicos).

tado de maduración sexual. Estudios que deberían complementarse con la realización de pescas de plancton para la investigación de los huevos y larvas de peces.

Como comprobaremos a lo largo de este capítulo, desde las primeras décadas del siglo XX en el área de estudio ya se habían ido implementando todas esas investigaciones pelágicas, en las aguas costeras y de mar abierto, incluyendo el análisis continuado de las variables ambientales (oceanográficas y meteorológicas). Aunque no fue hasta 1968-1970 cuando empezaron a publicarse los primeros artículos netamente ecológicos en nuestra región de estudio: sobre los atunes del golfo de Cádiz y la fauna ictiológica comparada del mar de Alborán y estrecho de Gibraltar. Se producirían grandes avances internacionales en la materia a partir de la publicación en 1975 del libro *Marine Ecology and Fisheries*, con traducción española (CUSHING, 1978), que tempranamente incluía capítulos sobre *Vida marina y cambios climáticos*

y *Hombre y naturaleza en la regulación de las poblaciones de peces*, destacando el autor la necesidad de recopilar series temporales de 50 años de capturas (“equivalentes a un período de arenque noruego o sueco”).

Con respecto al plancton, desde la década de 1950 los biólogos intentan conocer su composición, abundancia y distribuciones geográfica y estacional de diferentes especies, relacionándolas con variables oceanográficas físico-químicas. Son investigaciones imprescindibles para conocer la estructura y función del medio ambiente pelágico marino, las fluctuaciones en las abundancias de especies de interés para las pesquerías y poder seleccionar especies planctónicas útiles como bioindicadores de los movimientos de las masas de agua (PÉREZ-RUBÍN, 2015). Destacamos la importancia de las bases de datos planctónicos históricos por su interés para los estudios retrospectivos sobre cambio climático y su importancia fundamental en las redes tróficas. Señalando particularmente la importancia de los productores primarios planctónicos (fitoplancton), fracción vegetal, que absorbe nutrientes y  $\text{CO}_2$

atmosférico, y que constituye el alimento mayoritario del zooplancton, siendo este imprescindible para los peces planctófagos.

El IEO del siglo XXI continúa ininterrumpidamente esas investigaciones periódicas, y las que incluyen la biología y biometría de las especies de peces adultos de mayor interés económico, tanto a través de los embarques de sus biólogos en buques pesqueros y oceanográficos (véanse como ejemplo las prospecciones pelágicas y demersales descritas respectivamente por RAMOS y GARCÍA RUÍZ *et al.* en este volumen), como mediante los estudios rutinarios llevados a cabo en los laboratorios costeros con lotes de individuos de diferentes especies procedentes de las lonjas portuarias y de pescaderías. Información complementada con los datos estadísticos recopilados, por las administraciones central y autonómica, para el seguimiento de los rendimientos y fluctuaciones de las múltiples pesquerías en toda el área de estudio. Recordemos que ese control de las descargas de especies comerciales en los puertos sigue siendo una actividad básica en la investigación biológico-pesquera internacional, pues permite conocer de primera mano la evolución espacio-temporal de las especies objetivo por sus rangos de talla/edad, así como detectar los cambios en la abundancia de las diferentes poblaciones, etc. Por esa importancia decisiva de las estadísticas de las capturas pesqueras, en nuestra revisión bibliográfica también se incluye una selección de sus publicaciones históricas (véase subapartado 7.3).

Igualmente, a causa de la gran influencia que tienen los factores ambientales en las fluctuaciones naturales de las poblaciones de peces, también continúan ejecutándose las campañas oceanográficas físico-químicas estacionales rutinarias del IEO en todo el área de estudio y la recogida de muestras del plancton, que incluyen a los huevos flotantes y larvas de peces durante su breve etapa planctónica, período especialmente crítico, con altas tasas de mortalidad por ser sumamente vulnerables a la inanición, depredación y transporte con las corrientes fuera del hábitat favorable para su futuro crecimiento y supervivencia. Finalizada esa fase de desarrollo en el plancton, los ya jóvenes alevines serán capaces de nadar activamente en busca de las zonas más adecuadas a su nuevo medio de vida y alimentación, para finalmente acabar incorporándose a la población adulta, con lo cual se produce el “reclutamiento” anual de ejemplares.

## 2. MATERIAL Y MÉTODOS

La recopilación realizada en este trabajo sobre investigaciones marinas y pesqueras, incluyendo investigaciones sobre series temporales largas de datos multidisciplinarios, ha sido posible gracias a la propia existencia del Instituto Español de Oceanografía (IEO) como organismo centenario, con pasado y futuro, que ha mantenido una gran continuidad en diferentes líneas de investigación estructurales. Para la búsqueda de las publicaciones hemos revisado principalmente la base de datos

del IEO ([http://biblioteca.ieu.es/biblio\\_ext.htm](http://biblioteca.ieu.es/biblio_ext.htm)), así como otras fuentes sectoriales (RUBÍN, 1991; PÉREZ-RUBÍN, 1996, 2020; PÉREZ-RUBÍN & ÁLVAREZ, 2021).

En nuestra revisión bibliográfica nos hemos centrado principalmente en las investigaciones y campañas oceanográficas del IEO dirigidas a la recogida de información medioambiental marina en la columna de agua y al conocimiento de las especies que viven en ese ecosistema pelágico ajeno al fondo marino, abarcando desde los diminutos organismos del plancton hasta las ballenas. Completamos así la información aportada en otras publicaciones (PÉREZ-RUBÍN, 2011, 2014b, 2017; GIL DE SOLA, 1994) que se han ocupado de la historia de los estudios del IEO centrados en los seres que habitan en íntima relación con el fondo (especies bentónicas y demersales). Sobre este hábitat y especies no pelágicas también tratan otros capítulos de este volumen monográfico, centrados en la geología submarina (VÁZQUEZ *et al.*), los peces (GARCÍA RUÍZ *et al.*) y equinodermos (MANJÓN-CABEZA *et al.*).

Aunque la inmensa mayoría de los autores incluidos en nuestra revisión bibliográfica fueron o son científicos del IEO, o investigadores asociados en los años concretos de las publicaciones de sus estudios, se han incluido a otros que publicaron en sus revistas. En el golfo de Cádiz la investigación de los recursos marinos, iniciados por ese organismo oceanográfico pionero, se impulsó a partir de 1955 con la instalación del Laboratorio del Instituto de Investigaciones Pesqueras (IIP) en el puerto de Cádiz (GUERRA & PREGO, 2003; ARIAS, 2006), destacando Julio Rodríguez-Roda (1913-1986) en las investigaciones sobre pesquerías, autor ajeno al IEO que no podemos excluir en esta revisión bibliográfica particularmente por sus valiosas contribuciones sobre los túnidos. Los científicos de ambos organismos colaboraron puntualmente y en 1992 se creó el Centro Oceanográfico de Cádiz del IEO que ocuparía el edificio de aquel IIP (RAMOS, 2014).

Hay que advertir que durante los 80 años considerados en este estudio, las nomenclaturas de las divisiones geográficas marinas del sur peninsular han ido cambiando hasta llegar a las actuales demarcaciones marinas (Ley 41/2010). Así, en el área atlántica, diferentes denominaciones anteriores del golfo de Cádiz (como bahía Iberomarroquí, mar de España, región suratlántica) han quedado englobadas en la vigente demarcación 'Sudatlántica'. En el mar de Alborán (región surmediterránea) se distinguían tres amplias áreas (el septentrional golfo de Málaga y los meridionales golfos de Vélez y de Chafarinas) y actualmente se incluye toda la costa española de este Mar en las dos nuevas demarcaciones 'Estrecho y Alborán' y 'Levantino-Balear'<sup>2</sup>. Esta abarca al almeriense cabo de Gata y se extiende al resto del Mediterráneo español, comprendiendo la antigua denominación del mar de Baleares, que fue objeto de una exhaustiva revisión bibliográfica de su fauna y flora (NAVARRO, 1942), para realzar el papel que esa amplia región marítima, "núcleo del Mediterráneo occidental, tiene en la biogeografía marina".

2 Incluye el área marina que se extiende entre las islas Baleares y los cabos de Creus y de Gata (IEO, 2012).

### 3. LAS PRIMERAS SERIES DE INVESTIGACIONES

Las pioneras campañas españolas sobre biología marina en el área de estudio comenzaron en el Mediterráneo, concretamente en el sector sur del mar de Alborán (1908-1912). Fueron expediciones marítimo-terrestres multidisciplinares por la costa africana del Rif (sector Melilla-islas Chafarinas) organizadas y dirigidas por Odón de Buen (BUEN F., 1930a), director del Laboratorio Biológico-Marino de Mallorca y futuro fundador del IEO en 1914. Participaron variados especialistas y se estableció un laboratorio provisional “de campaña” en Melilla. Las publicaciones se centraron principalmente en los estudios ictiológicos (BUEN O., 1912) y pesqueros, estos con los primeros datos sobre los fondos marinos y la pesca en el Rif (PÉREZ-RUBÍN, 2011). En la melillense mar Chica se concentraron la mayor parte de las publicaciones resultantes sobre su “biología y aprovechamiento” para la pesca, acuicultura y obtención de sal, con una catalogación de las especies de peces y moluscos más característicos (BUEN O., 1914a,b, 1915a,b).

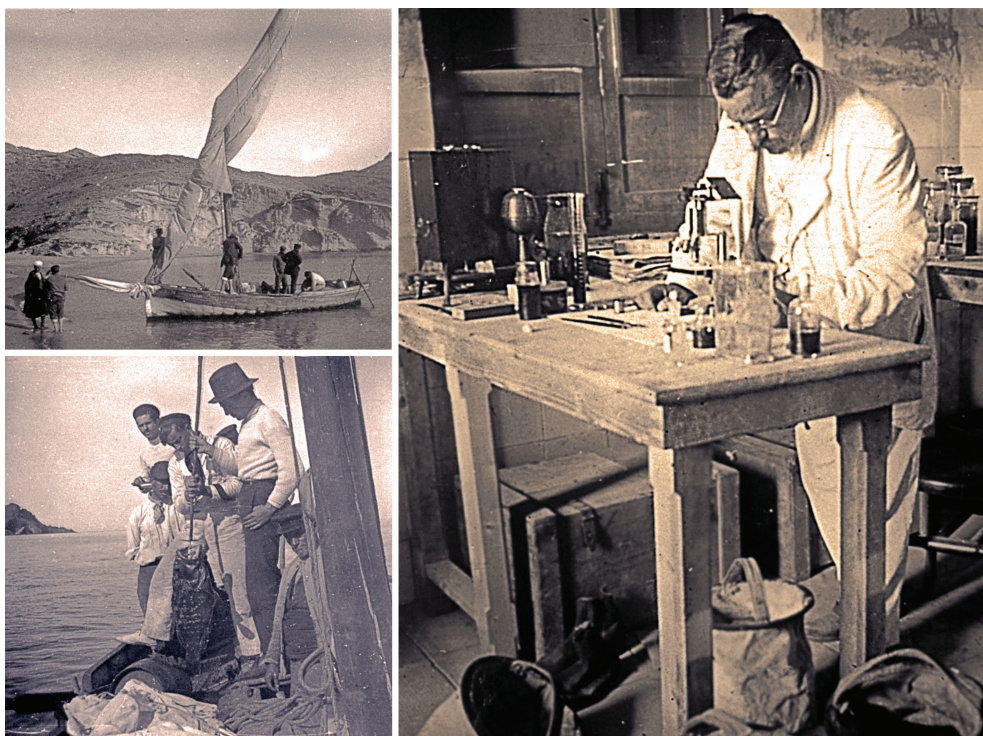


Figura 2. Prospecciones oceanográficas pioneras de Odón de Buen en aguas de Melilla (1908-1912) y el laboratorio marino provisional “de campaña” instalado en Florentina el primer año (derecha). [Imágenes mejoradas digitalmente de las originales custodiadas en el Archivo del Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid (Signaturas: 7231, 9874 y 9929)].



En 1913 pudo inaugurarse frente al puerto pesquero de Málaga una modesta Estación Biológico-Marina permanente, que se incorporó al año siguiente en el naciente IEO. Los primeros naturalistas destinados allí tuvieron como tareas prioritarias, en el litoral cercano, conocer las pesquerías locales y estudiar la biología marina, recogiendo periódicamente muestras zoológicas y botánicas (plancton, peces y algas) para ir constituyendo colecciones científicas de referencia (PÉREZ-RUBÍN, 2011, 2014c). Se siguió el modelo práctico de las investigaciones marinas de Fernando de Buen (1895-1962) en San Sebastián, donde no se limitó a la catalogación de las especies locales de peces y conocer sus pesquerías (BUEN F., 1915, 1916a,b, 1920a,b), recopilando las estadísticas de capturas necesarias para una legislación pesquera eficaz (BUEN F. 1920c); sino que inició estudios oceanográficos metódicos y el registro de datos meteorológicos, ambos como “circunstancias útiles para conocer mejor las causas que modifican las condiciones del medio en que han vivido los seres del mar”. En estos muestreos litorales también se tuvieron en cuenta las pioneras directrices generales internacionales (BUEN O., 1910) y el programa nacional de operaciones oceanográficas y estudios sobre biología marina para los laboratorios costeros (BUEN R., 1913), junto al reconocimiento de la necesidad del estudio medioambiental submarino (BUEN, R. 1915), por su influencia en los seres vivos de los hábitats pelágico (conocer las características físico-químicas de la columna de agua) y bentónico-demersal (estudiar en los fondos su constitución, topografía y profundidades). Con las sucesivas mejoras metodológicas propuestas en 1919 durante la Conferencia Internacional sobre Meteorología de París y al constituirse en Madrid la Comisión Internacional para la Exploración Científica del Mediterráneo o CIESM, esta con el compromiso de intensificar las investigaciones oceanográficas españolas en el Estrecho con la colaboración de Mónaco<sup>3</sup> (PÉREZ-RUBÍN & ÁLVAREZ, 2021). Directrices complementadas con las siguientes recomendaciones generadas en las reuniones de 1929 de la CIESM en Málaga<sup>4</sup> y durante el congreso oceanográfico internacional de Sevilla (WULFF & PÉREZ-RUBÍN, 2013).

Particular estímulo creciente tuvo la química oceanográfica española duran-

<sup>3</sup> El proyecto español abarcaría varias especialidades, principalmente física del mar y estudio de las mareas (deberían instalarse mareógrafos en Algeciras, Málaga, Almería, isla de Alborán, Melilla, Ceuta y Tánger). Para la investigación atmosférica en el mar de Alborán colaborarían las dos estaciones meteorológicas permanentes de Málaga (del instituto provincial de Bachillerato y de la Estación Sismológica) y en la costa septentrional africana los registros, en diferentes localizaciones, con los instrumentos para la observación termo-pluviométrica de la Compañía de Colonización. Para el conocimiento de la meteorología de mar abierto se solicitó la compra de termómetros, para que a partir de 1920 los buques-correos, como el de Málaga a Melilla, y los navíos de guerra pudieran tomar la temperatura del aire en sus navegaciones. Los trabajos oceanográficos nacionales en el Estrecho comenzaron con las campañas de prospección llevadas a cabo con el buque *Giralda* (1920-1921), que tuvieron una gran amplitud geográfica (PÉREZ-RUBÍN, 2011).

<sup>4</sup> “Se reiteró a España el encargo del estudio hidrológico y biológico del Estrecho, e igualmente se manifestó la conveniencia de continuar por las delegaciones de Francia, Italia, España y Túnez el estudio del atún en dicho Estrecho y en las costas mediterráneas, en especial las de África del Norte, y [...] las razas locales de los animales útiles [...]” (PÉREZ-RUBÍN, 2011).

te 1911-1931, reflejada en la abundante bibliografía especializada generada por los oceanógrafos del IEO en relación a las determinaciones fisicoquímicas del medio ambiente submarino (PÉREZ-RUBÍN, 2013). Durante esos decenios iniciales, para la recogida metódica de datos sobre variables medioambientales de oceanografía física y química, se contaba con los primeros textos metodológicos modernos (BUEN R., 1911, 1913; BUEN F., 1914; THOULET, 1912), con avances en los años 20 que incluían un actualizado *Tratado de Oceanografía* (BUEN R., 1924-1925) y un nuevo *Plan de Trabajos* para aplicar desde enero de 1928 en los laboratorios costeros del IEO (ANÓNIMO, 1927a), con las tareas habituales en dos estaciones fijas: registros semanales de diferentes variables (cómo temperatura, salinidad y transparencia de las aguas) y estudios sobre el plancton (presencia-ausencia de los distintos grupos taxonómicos y biovolumen global). Con esas nuevas directrices metodológicas se publicó la primera serie de datos mensuales correspondientes a Málaga que incluyeron la estadística pesquera, el estudio del plancton y datos biológicos de varias especies de peces. Y para las estaciones oceanográficas fijas en aguas atlánticas comenzó a implementarse desde 1929 una directiva internacional, con un plan mínimo de un día semanal dedicado a la recogida de muestras y datos, para conocer “las condiciones físicas y químicas del mar y las variaciones del volumen biológico de sus aguas” (BUEN O., 1929a).

En aquel pionero laboratorio malagueño de principios del siglo XX se elaboraron las primeras estadísticas pesqueras científicas del golfo de Cádiz, Estrecho y Mediterráneo, que incluyeron resúmenes medioambientales básicos de las “condiciones oceanográficas y batilológicas [de los fondos]” de las diferentes áreas (BUEN, F. 1922, 1926a). Fue necesario organizar en Málaga un curso práctico de investigación oceanográfica (GIRAL, 1928). Desde noviembre de 1924 recibieron un impulso continuado la estadística pesquera y la biología reproductiva de los peces (ANÓNIMO, 1925a), con estudios estacionales de ejemplares adultos de sardina *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792), boquerón *Engraulis encrasicolus* (L., 1758), jurel *Trachurus trachurus* (L., 1758) y besugo *Pagelus acarne* (Risso, 1827); analizando su respectiva “variación mensual del estado sexual” y, para las dos primeras especies citadas, localizando en mapas la evolución espacio-temporal de sus particulares zonas de pesca. Estudios complementados con otros posteriores para descubrir los meses del año en los cuales van apareciendo los juveniles de cada especie en las aguas más litorales. La plenitud del IEO como organismo y de sus laboratorios costeros se alcanzó en 1929 (BUEN O., 1930; PÉREZ-RUBÍN & ÁLVAREZ, 2021).

Tempranamente se habían puesto de manifiesto las diferencias oceanográficas de la región andaluza en relación a su fauna ictiológica marina (BUEN F., 1919a), y se establecieron “regiones pesqueras” en el amplio litoral atlántico-mediterráneo del sur peninsular teniendo en cuenta “las condiciones naturales variadas de los mares que bañan las costas” (BUEN O., 1924e); delimitaciones geográficas también seguidas en posteriores monografías sobre los crustáceos. Más tarde se aportó una propues-



ta de zonación para subdividir la distribución geográfica de la ictiofauna del golfo de Cádiz (incluyendo la costa marroquí de Larache) y del Mediterráneo español, abarcando los litorales septentrional y meridional del mar de Alborán (BUEN F., 1926b). Este año comenzó la elaboración “del mapa de los fondos de la región próxima a Málaga” (ANÓNIMO, 1926a).

En las aguas más alejadas de la costa del mar de Alborán, Estrecho y golfo de Cádiz, el IEO llevó a cabo durante 1914-1923 seis prospecciones oceanográficas amplias, con tres buques militares nacionales, y se resumió la información generada relativa a las pescas experimentales pelágicas dirigidas a organismos macroscópicos y planctónicos (BUEN F., 1934a), que incluyeron numerosos muestreos realizados para la obtención de material biológico (pelágico y de fondo) de todo tipo, desde la superficie hasta los 1.300 m de profundidad, en las costas españolas y del mediterráneo marroquí, empleando tanto artes y aparejos, como redes de plancton; que se han detallado en una publicación previa (PÉREZ-RUBÍN, 2011, tabla I). Durante los años 30 se intensificó la investigación oceanográfica en el estrecho de Gibraltar, con una primera recopilación bibliográfica (BUEN R., 1929), seguida de campañas preliminares con el buque *Xauen* en el trayecto Málaga-Portugal (BUEN R., 1931a) y efectuando muestreos anuales intensivos durante 1932-1934 (BUEN R., 1933a, 1934a,b,c, 1935).

#### 4. VARIABLES AMBIENTALES (OCEANOGRÁFICAS Y METEOROLÓGICAS)

En el litoral de Málaga los primeros datos continuados sobre meteorología marítima y variables oceanográficas se registraron durante 1918-1920 (MIRANDA, 1920), en una estación fija que se visitaba con el pequeño velero *Averroes* dos días a la semana. De mayor amplitud temporal fue el siguiente estudio (BUEN R., 1924), en el que se incluyó la elaboración de los primeros resultados meteorológicos locales, con diferentes tablas de temperaturas atmosféricas y figuras de las rosas de los vientos mensuales. Demostraron el influjo de los vientos en las variaciones térmicas del agua y en las corrientes marinas litorales, y una parte de estos resultados costeros se compararon con el régimen marino superficial encontrado en otras áreas del Mediterráneo español (BUEN R. & NAVARRO, 1935). La oceanografía de la bahía de Algeciras se estudió intensamente en 1922 con el *Averroes* (BUEN F., 1924a; BUEN O., 1924a; GILA, 1924). En esos años se reconocía la utilidad de conocer las temperaturas, tanto las atmosféricas costeras como las del agua marina, por su importancia decisiva para las pesquerías de atún y sardina principalmente (ANÓNIMO, 1926b,c, 1927b).

En mar abierto comenzaron las primeras series de estudios de gran amplitud espacio-temporal con el exyate real *Giralda* (1920-1921) y se fueron publicando unos estudios recopilatorios, sobre los antecedentes de oceanografía física en el Estrecho, y con información relativa a mareas, corrientes y meteorología locales (MARTÍNEZ DEL MORAL, 1927a,b). Se inauguró en 1929 una nueva serie de prospecciones del IEO propuestas por el atlántico Consejo Internacional para la Exploración

del Mar (ICES en sus siglas inglesas) con 11 exhaustivas campañas del buque *Xauen* durante seis años (1929-1934). Tras un resumen sobre los fenómenos oceanográficos dinámicos (BUEN R., 1929), se fueron generando múltiples publicaciones intermitentes con las conclusiones resultantes del minucioso estudio de las muestras y datos hidrológicos obtenidos de las diferentes prospecciones con ese barco durante dicho período (BUEN R., 1930, 1931b, 1933b, 1934a,c, 1935). Una valoración global (PÉREZ-RUBÍN, 2011) concluye que durante ese sexenio se realizaron un total cercano a 3.900 operaciones oceanográficas, repartidas en los seis transectos trazados entre España y Marruecos, y se publicaron un total de 50 figuras con los perfiles verticales en la columna de agua de los valores registrados de temperatura, salinidad y densidad *in situ*.

Con el mismo buque *Xauen* se continuaron las prospecciones hidrológicas (oceanografía física) de la posguerra hasta su desguace en 1970, con una atención preferente en el Estrecho y mar de Alborán, en cuyas aguas el IEO ejecutó una veintena de campañas durante el período 1947-1963, que se complementaron con otras 15 enfocadas al estudio de la variabilidad de las corrientes oceánicas superficiales desde 1955 (PÉREZ-RUBÍN, 2011). Se publicó un resumen parcial de algunos de los restantes resultados de oceanografía física obtenidos en esas prospecciones (MENÉNDEZ, 1955) y durante la siguiente década otros especialistas del Oceanográfico dieron a conocer sus trabajos mayoritariamente en la *Revista de Geofísica* y en el *Boletín del IEO* (PÉREZ-RUBÍN, 2011).

Durante los siguientes decenios prosiguió en el laboratorio malagueño la recopilación metódica y continuada de datos meteorológicos y de la temperatura del agua de mar, aunque en las series editoriales del IEO las publicaciones resultantes han sido muy intermitentes. Comenzaron en la posguerra con los resultados de los análisis periódicos rutinarios del medio marino costero durante 1955-1957 en la bahía de Málaga (FERNÁNDEZ CREHUET & VAL, 1960a), junto con una investigación multidisciplinar en la melillense mar Chica (LOZANO, 1953) y otra sobre las variaciones estacionales de las temperaturas en la columna de agua entre los años 1968-1972 (FERNÁNDEZ DE CASTILLEJO, 1975); iniciándose en 1975 el registro diario de la temperatura superficial del mar en Málaga, llevada a cabo por personal del centro. En un par de artículos posteriores se continuó explorando la interacción océano-atmósfera en el área: con registros del período 1951-1977 en diferentes localizaciones costeras y en la isla de Alborán (ADMETLLA, 1980); y con datos obtenidos durante el decenio 1980-1990 comprobando la inestabilidad anual e interanual de la temperatura marina en superficie (CANO *et al.*, 1994). En el Estrecho se estudiaron la variabilidad del nivel del mar y las mareas (FERNÁNDEZ DE CASTILLEJO, 1973; FERNÁNDEZ DE CASTILLEJO *et al.*, 1987; GARCÍA-LAFUENTE & ADMETLLA, 1983; GARCÍA-LAFUENTE, 1986).

En la bahía de Málaga durante 1977 el IEO realizaba mediciones mensuales de la temperatura y salinidad en la columna de agua en nueve estaciones fijas preestablecidas. Y en los años siguientes desarrolló una nueva línea de investigación multi-

disciplinar, a gran escala espacio-temporal, para averiguar los orígenes y efectos de la contaminación marina en las comunidades planctónicas y bentónicas, siguiendo las directrices internacionales del 'Plan de Acción para el Mediterráneo PNUMA-FAO' (con campañas mensuales de muestreo en diferentes radiales fijas del área comprendida entre Algeciras y Motril, durante 1978-1979) y del 'MED POL-II' (1981-1995); generándose gran número de publicaciones e informes con las investigaciones de ambos proyectos (PÉREZ-RUBÍN, 2011). Las exploraciones sobre vertidos industriales contaminantes se emprendieron en la ría de Huelva y área de influencia (1987-1991) y concluyeron con un monográfico describiendo la variación espacio-temporal de parámetros físico-químicos y biológicos (CORTÉS & VARELA, 1992).

Se reanudaron durante 1992 en el mar de Alborán las series de muestreos oceanográficos periódicos y rutinarios, en el contexto del proyecto "Ecomálaga", con el objetivo de estudiar trimestralmente los cambios a largo plazo de los parámetros marinos esenciales y las comunidades planctónicas, y creando una base de datos informatizada (CAMIÑAS *et al.*, 1995, 1998; VARGAS *et al.*, 2005). Los datos recogidos periódicamente eran de orden físico y químico (temperatura, salinidad, pH, oxígeno disuelto, clorofila *a* y nutrientes), biológico (biomasa y composición del zooplancton, así como huevos y larvas de peces) y los relativos al estudio sedimentario de los fondos (composición granulométrica y materia orgánica). Otro proyecto oceanográfico pluridisciplinar paralelo, en aguas costeras y de mar abierto, fue el interanual estival "Ictio.Alborán/Cádiz" (1991-1997) que detallamos en los dos apartados siguientes.

En el Anexo (TEL, al final de este capítulo) se incluye: 1) información histórica sobre las bases de datos del IEO relativas a sus mareógrafos en el área de estudio (Málaga, Algeciras, Tarifa, Ceuta y Cádiz) del período 1943-2023, y 2) información relativa a un centenar de campañas oceanográficas "medioambientales" realizadas por el Oceanográfico durante las décadas 1920-1990; con imágenes de los resultados de varias prospecciones (años 1923/1993) y mapas de estaciones por décadas (109 prospecciones que incluyeron 4.849 perfiles hidrográficos con registros de variables físicas y químicas).

## 5. PLANCTON ANIMAL Y VEGETAL

Con respecto a los seres mayoritariamente microscópicos que viajan a merced de las corrientes (el plancton), las primeras recolecciones de muestras del IEO se realizaron en el mar de Alborán durante los años 1914 y 1915 con el buque *Vasco Núñez de Balboa*. Tras la divulgación de la importancia de los estudios planctónicos y las redes específicas para su captura (BUEN F., 1926c), se retomaron los estudios prácticos en el área durante 1924 (ANÓNIMO, 1925a), que consistieron en la descripción de los organismos presentes en la fracción animal (zooplancton), tanto en las muestras de agua obtenidas periódicamente del medio marino (su volumen

planctónico relativo y los grupos taxonómicos dominantes), como en el contenido estomacal de varias especies de peces de interés económico. Con posterioridad, se divulgó extensamente la importancia del estudio de los organismos planctónicos animales y vegetales de menor tamaño o microplancton (PAULSEN, 1928) y se publicaron los primeros resultados para una decena de grupos taxonómicos del mar de Alborán (PAULSEN, 1930). Durante el decenio 1948-1958 se impulsarían en todo el sur peninsular los muestreos en sectores alejados de la costa, generándose estudios sobre los tintínidos y copépodos del mar de Alborán (MASSUTÍ & NAVARRO, 1950; DURÁN, 1963), y sobre el plancton de la melillense mar Chica (LOZANO, 1953). De especial interés son los estudios sobre el zooplancton del estrecho de Gibraltar y mares adyacentes del año 1954, que implementaron la búsqueda de especies “indicadoras planctónicas de desplazamientos de masas de agua o que caractericen diversos ambientes” (ALVARIÑO, 1957a,b).

Durante las siguientes décadas se describieron las comunidades zooplanctónicas en el mar de Alborán y alrededores del Estrecho (VIVES *et al.*, 1975; CARBONELL & JANSÁ, 1983), así como en el sector noroeste de Alborán (GARCÍA *et al.*, 1981a; RODRÍGUEZ *et al.*, 1982; VALERO *et al.*, 1981; PÉREZ-RUBÍN, 1984). Algunos autores realizaron estudios comparados con los resultados obtenidos en épocas distintas (GARCÍA & CAMIÑAS, 1985; GARCÍA & RUBÍN, 1986a). Otras investigaciones incluyeron la diversidad del zooplancton estival en su conjunto (RODRÍGUEZ *et al.*, 1982). Se detallaron sus ciclos estacionales en la bahía de Málaga (RODRÍGUEZ, 1983a,b; 1990; RODRÍGUEZ & RUBÍN, 1986a) y de la biomasa en un área más extensa (CAMIÑAS, 1983a). Determinados grupos taxonómicos recibieron un interés particular: copépodos (VIVES *et al.*, 1981), cladóceros y ostrácodos (ALCARÁZ, 1977), y quetognatos neríticos en diferentes sectores del mar de Alborán y aguas próximas al Estrecho (CAMIÑAS, 1983b, 1985, 1986; CAMIÑAS & CORTÉS, 1986).

El mesozooplancton permanente fue de nuevo en los años 90 uno de los objetivos principales en dos amplias campañas multidisciplinarias estivales de la serie “Ictio.Alborán/Cádiz” que cubrieron las aguas neríticas y oceánicas del golfo de Cádiz, Estrecho y Alborán. En 1994 se investigaron las distribuciones espaciales de las abundancias de apendicularias, cladóceros, copépodos, eufasiáceos y quetognatos (RUBÍN *et al.* 1997a). Al año siguiente se analizaron los mismos grupos y los ostrácodos, con la ampliación de los datos de abundancias a ocho grupos más: foraminíferos y radiolarios, hidromedusas, sifonóforos, anélidos poliquetos, moluscos pterópodos y heterópodos, anfípodos, sálpidos y doliólidos (RUBÍN *et al.*, 1999). Los siguientes estudios sobre el mesozooplancton de las mismas prospecciones se centraron en las aguas más atlánticas del área (ARRATE & RUBÍN, 1995a,b; SALMERÓN *et al.* 1997; MAFALDA *et al.*, 2007), con un estudio específico relacionando el anormal año cálido de 1995 con cambios drásticos en las asociaciones de mesozooplancton y en la dominancia de larvas de especies ictioplanctónicas indicadoras en la plataforma media del golfo de Cádiz (RUBÍN & MAFALDA, 2004).

Sobre el plancton vegetal (fitoplancton), aparecieron los primeros estudios del IEO en Alborán, Estrecho y golfo de Cádiz (BALLE, 1963), bahía de Málaga (RODRÍGUEZ, 1983b), así como en la ría de Huelva y su área de influencia (CORTÉS & VARELA, 1992), estableciéndose en esta última publicación los agrupamientos de las diferentes especies fitoplanctónicas empleando el análisis matemático de componentes principales. Se complementaron esas investigaciones taxonómicas analizando una variable oceanográfica: la concentración de pigmentos fotosintéticos (clorofilas) en el agua a diferentes profundidades, por ser un buen indicador de la biomasa fitoplanctónica existente. Comenzaron con el análisis de muestras de agua procedentes de sectores litorales muy localizados (CABANAS *et al.*, 1984; CORTÉS *et al.*, 1985) y continuando con campañas estivales de gran amplitud espacial, en las aguas atlánticas y mediterráneas, incluyendo las concentraciones de clorofilas y feopigmentos (RUBÍN *et al.*, 1992a; 1994; 1997b; 1999). Además, en la mencionada publicación del año 1992 se incluyó la abundancia numérica del fitoplancton a varias profundidades y, en la de 1999, se mostró la estructura de la comunidad fitoplanctónica y se investigaron otros organismos planctónicos como picoplancton autotrófico y bacterioplancton.

## 6. HUEVOS, LARVAS Y JUVENILES DE PECES

También forman parte de la comunidad planctónica, aunque solo temporalmente, los huevos y larvas de la inmensa mayoría de los peces (el ictioplancton). Sus investigaciones y las de los jóvenes alevines están en íntima relación con la biología reproductiva de los adultos. Durante las primeras décadas del siglo XX se iniciaron las capturas periódicas de esos inmaduros con el objetivo principal de descubrir las fechas de su aparición en las aguas costeras. Se publicaron las primeras conclusiones del análisis de una parte de ese material biológico para una treintena de especies (BUEN F., 1932, 1933), y otros artículos centrados en el pez espada *Xiphias gladius* L., 1758 (BUEN F., 1917a; ANÓNIMO, 1930a), el bonito *Sarda sarda* (Bloch, 1793) (BUEN F., 1930b) y la sardina *Sardina pilchardus* (BUEN F., 1934b). En los años 40 se publicaron una revisión bibliográfica sobre los artículos referentes “a los huevos y a las puestas de los peces” de los años 1900-1924 (LOZANO, 1941) y la descripción de algunas fases del desarrollo embrionario del cazón o musola *Mustelus mustelus* (L., 1758) (LOZANO, 1945). Estos estudios servirían para documentar las investigaciones de otros naturalistas en las siguientes décadas.

Posteriores campañas oceanográficas se dirigieron al estudio de las primeras fases del desarrollo embrionario y larvario de especies ícticas de interés comercial. En las aguas alejadas de la costa se iniciaron estos estudios durante los años 1951-1959, cuando el IEO realizó amplias prospecciones de ictioplancton en el Estrecho y áreas vecinas para localizar las áreas de puesta de los peces adultos y conocer las posteriores distribuciones espaciales, por efecto de las corrientes, de los huevos y larvas de sardina (OLIVER, 1955, 1961; NAVARRO & OLIVER, 1959) y de boquerón (AL-

VARIÑO, 1957b). En las siguientes campañas, del período 1972-1984, con la excepción de un ciclo estacional de ocho meses en la bahía de Málaga (RODRÍGUEZ & RUBÍN, 1986a,b; RODRÍGUEZ, 1990), las restantes siete prospecciones ictioplanctónicas españolas de diferentes instituciones estuvieron marcadas por una amplia cobertura espacial y una marcada estacionalidad en los muestreos (verano y otoño, principalmente), al centrarse en las épocas de puesta de sus respectivas especies objetivo: varias especies pertenecientes a los túnidos (RODRÍGUEZ-RODA, 1975; RODRÍGUEZ-RODA & DICENTA, 1980), el boquerón (SUAU, 1974; SUAU & LAMBOEUF, 1975; GARCÍA *et al.*, 1981a; PÉREZ-RUBÍN, 1984; GARCÍA & RUBÍN, 1985) y la sardina (GARCÍA & RUBÍN, 1986b; GARCÍA *et al.*, 1987, 1988). En otras prospecciones en Alborán se estudiaron las fases ictioplanctónicas de la sardina, boquerón, jurel y salmonetes *Mullus* spp (LAGO DE LANZÓS & SOLÁ, 1986).

Una línea de investigación complementaria al estudio del ictioplancton se implementó desde mediados de los años 70, cuando se estudiaba biológicamente la antigua pesquería artesanal de “chanquete” en la provincia de Málaga, para conocer las zonas y épocas de puesta de los adultos y el posterior alevinaje de diferentes especies de peces litorales, incluyendo al auténtico chanquete *Aphia minuta* (Risso, 1810). Con los resultados obtenidos se pudo confirmar que dicha pesquería estaba basada a lo largo del año en la captura alternativa de las fases larvarias y juveniles o inmaduros de la sardina y el boquerón (GARCÍA *et al.*, 1981b). Se llevaron a cabo nuevas campañas oceanográficas específicas (“Chanquete” I y II) para estudiar los huevos y las larvas de ambas especies, abarcando el mismo área de muestreo que se cubría simultáneamente desde la costa para el estudio de dicha pesquería artesanal del “falso chanquete” realizada muy cerca de la costa, principalmente con pequeños artes de arrastre (boliches y birortas).

En los años 90, se desarrollaron las campañas ictioplanctónicas multidisciplinarias de las series “Ictio.Alborán/Cádiz” (1991-1997), para poder comprender los factores y procesos oceanográficos que pueden afectar a la abundancia y distribución espacio-temporal del ictioplancton costero y oceánico en Alborán, Estrecho y golfo de Cádiz (RUBÍN, 1996). Las investigaciones fueron anuales y se comprobó la gran heterogeneidad de las distribuciones espaciales de los huevos y larvas de peces, y sus relaciones con diferentes variables ambientales (como temperatura, salinidad, clorofila y feopigmentos, oxígeno disuelto, material particulado y nutrientes inorgánicos) y con el mesozooplancton, fitoplancton, picoplancton y bacterioplancton (RUBÍN, 1994a,b, 1997a,b; RUBÍN *et al.*, 1992a; 1994; 1997a,b; 1999). Durante la campaña de 1991 se procesaron por primera vez en el área imágenes de satélite en color para el conocimiento de las estructuras oceanográficas en el mar de Alborán y el estrecho de Gibraltar (RUBÍN *et al.*, 1992a; PARADA, 1995), y pudo demostrarse inequívocamente la entrada de huevos y larvas de peces del Atlántico al Mediterráneo con las corrientes superficiales (RUBÍN *et al.*, 1992b). Con los resultados de esas mismas prospecciones del período 1991-1997 se realizaron diferentes estudios ictioplanct-



tónicos comparativos interanuales en las aguas atlánticas más neríticas del golfo de Huelva (SALMERÓN & RUBÍN, 1997a,b,c), en el golfo de Cádiz (MAFALDA & RUBÍN, 2006) y en el estrecho de Gibraltar y zona noroeste del mar de Alborán (RUBÍN *et al.*, 2006; MAFALDA *et al.*, 2008). En el golfo de Cádiz durante el muy cálido verano de 1995 resultó ser extraordinario el anormal dominio del ictioplancton de la alacha *Sardinella aurita* Valenciennes, 1847 sobre el habitualmente preponderante del boquerón o anchoa (RUBÍN & MAFALDA, 2004). Un año antes, en 1993, para esa última especie se había aplicado en el Mediterráneo español una novedosa técnica ictioplanctónica, basada en un método para el cálculo de la producción diaria de huevos, como complemento para el estudio de su biología reproductiva y la estimación de la biomasa desovante de sus adultos (GARCÍA *et al.*, 1995).

Otra especie íctica indicadora de cambios medioambientales en el golfo de Cádiz y mar de Alborán es el ochavo *Capros aper*, cuyas larvas y adultos aparecen intermitentemente en grandes cantidades en la región (RUBÍN & ABAD, 1994).

## 7. PECES ADULTOS

Fueron frecuentes las primeras descripciones de especies ícticas poco comunes de Andalucía y norte de Marruecos (BUEN, F., 1916c, 1917b, 1925b, 1928a; BUEN, R., 1916, 1917; BUEN, R. & LORO, 1916; BECERRA, 1918). Desde la publicación de un estudio integrador sobre la *Vida, costumbres, pesca y desarrollo del pez espada* (BUEN F., 1917a), el IEO fue implementando el nuevo enfoque metodológico de la biología pesquera, a la que se definió como: “el estudio biológico de los mares, bajo orientación práctica, en busca de enseñanzas aprovechables para la metódica explotación de la vida oceánica”. En el laboratorio de Málaga la investigación de la biología reproductiva de varias especies de peces se desarrolló mensualmente al menos durante 1924-1930, con una selección de especies objetivo que incluyó más frecuentemente a la sardina, boquerón y jurel (véase subapartado 7.1) y con menos frecuencia a otras especies (atún, bonito, merluza).

Con el desarrollo industrial de las pesquerías nacionales desde principios de los años 20 (Buen F., 1923) se impulsó la investigación ictiológica metódica en las costas españolas. Fueron publicándose instrucciones particulares para el estudio biológico de los Clupeidos (BUEN F., 1919b) y una monografía sobre sus especies peninsulares y del Rif (LOZANO REY, 1929), claves taxonómicas para diferenciar la decena de especies de Scombriformes y Thunniformes aparecidas en aguas españolas (BUEN F., 1930c) y los resultados de varias campañas ictiológicas llevadas a cabo en el área de Melilla (LOZANO REY, 1921, 1923). A las pioneras noticias de las pesquerías en Isla Cristina (ANÓNIMO, 1917a) y Ayamonte (ANÓNIMO, 1917b), siguió una extensa descripción del área del golfo de Cádiz (BUEN F., 1922); así como en las costas hispano-marroquíes del Estrecho y mares adyacentes (BUEN F., 1926b,d, 1930a,d). Este

último autor fue el primer gran experto en ictiología y pesquerías del sur peninsular y Marruecos. Su último catálogo ictiológico fue una gran obra recopilatoria sobre los peces marinos y dulceacuícolas españoles (BUEN F., 1935-1936), en la que incluyó más de 500 especies.

Por otro lado, aquellos años 20 discurrieron en un contexto de preocupación europea por intentar esclarecer las causas de las drásticas fluctuaciones naturales periódicas de las especies ícticas pelágicas de mayor importancia comercial y conservera, que también afectaron a España (BUEN F., 1927b, 1929a,b; IEO, 1929). Con el creciente interés internacional en el estudio científico de las pesquerías (BUEN R., 1926), se divulgaron métodos para conocer las migraciones de las especies viajeras, con el marcado de ejemplares (ANÓNIMO, 1926d, 1930b) y el estudio de sus escamas (ANÓNIMO, 1930c), las cuales ya servían hace años para calcular la edad de los individuos (BUEN, F. 1925c; ANÓNIMO, 1927c). Ya comenzaba la preocupación por la contaminación marina por petróleo y su negativa incidencia en la pesca (BUEN O., 1929b). En ese contexto, el IEO se constituyó en la sección científica de la Dirección General de Pesca (1924-1928) y se mejoraron las estadísticas pesqueras nacionales con criterios científico-técnicos, como veremos en el subapartado 7.3, siendo especies preferentes las de mayor importancia comercial e industrial, como la sardina *Sardina pilchardus* y el atún rojo *Thunnus thynnus*.

Con esa última especie, durante 1924-1928 se potenciaron las investigaciones en las almadrabas del golfo de Cádiz para poder gestionar e impulsar adecuadamente la industria atunera del área, con una legislación renovada. A partir de enero de 1925 se publicaban mensualmente gran cantidad de comunicaciones en el *Boletín de Pesca* sobre todos los asuntos almadrabereros nacionales (estadística de capturas, legislación, subastas, contratos de las concesiones, etc). Ese año visitó las almadrabas gaditanas el experto ictiólogo francés Louis Roule (1861-1942), en un contexto de rendimientos pesqueros desfavorables en el Mediterráneo español y Túnez, y se consideró necesario comenzar a reglamentar esa pesquería en las costas peninsulares y del Protectorado español de Marruecos, donde al año siguiente se cuestionaba su aplicabilidad al área mediterránea. Se elaboraron informes sobre las almadrabas caladas en el golfo de Cádiz “y lugares próximos”, con información complementaria sobre la “abundancia de pesca de atunes en Canarias y Sur de España”, y el balance general de la temporada de 1926. Tras la creación de un consorcio entre el Estado y los concesionarios de las almadrabas atlánticas dos años después, en 1928, se produjo la primera visita de inspección técnica a las mismas.

A lo largo del siglo se fueron sentando las bases y desarrollándose las investigaciones zoogeográficas comparadas entre la ictiofauna atlántica y mediterránea de las aguas españolas y de Marruecos (LOZANO REY, 1934; LOZANO, 1950a, 1970b); así como identificando las comunidades de peces pelágicos en la plataforma continental mediterránea (ABAD & FRANCO, 1995).

En la posguerra se creó en el IEO el departamento de química aplicada y la pionera María J. del Val (1911-1982) fue autora/coautora de varios artículos relacionados con especies de interés industrial, como los métodos para el aislamiento de los componentes del aceite del atún blanco o bonito del norte *Thunnus alalunga* (Bonnaterre, 1788) (OTERO *et al.*, 1946) y los resultados de los análisis bioquímicos practicados sobre muy diferentes especies de peces preparados en salazón (OTERO & VAL, 1943), y sobre la humedad y grasa del pescado (VAL, 1944). En el mar de Alborán la misma científica desarrolló múltiples estudios bioquímicos de varias especies de peces: los demersales-bentónicos salmonetes *Mullus surmuletus* (L., 1758) y *Mullus barbatus* (L., 1758) (FERNÁNDEZ CREHUET & VAL, 1966), y los pelágicos boquerón y sardina (FERNÁNDEZ CREHUET & VAL, 1960b, 1973).

### 7.1. Pequeños pelágicos

Desde mediados de 1920 se llevaron a cabo en el IEO estudios integrales con la orientación biológico-pesquera, dirigidos principalmente a la sardina (BUEN F., 1927c,d, 1928b,c, 1929b), y al boquerón o anchoa (BUEN F., 1931a). Como ya adelantamos, las investigaciones periódicas en el laboratorio malagueño se mantuvieron mensualmente con ambas especies y el jurel al menos durante 1924-1930 (datos publicados), con información estadística pesquera y datos sobre “el estado del mar”. Aunque la mayor parte de las primeras conclusiones científicas resultantes fueron publicadas anónimamente en el *Boletín de Pesca*s (una veintena de artículos durante 1925-1927), podemos afirmar que fueron elaboradas por Álvaro de Miranda (1896-1940), quien firmó los resultados de los últimos años (MIRANDA, 1928a,b,c,d,e, 1929a,b,c,d,e, 1930a,b, 1931).

Las mismas especies pelágicas emigrantes de vida corta se estudiaron con intensidad a partir de 1940, por su importancia progresiva para la industria pesquera nacional (LOZANO, 1967). Particularmente las sardinas de las aguas hispano-marroquíes del golfo de Cádiz (LOZANO REY, 1950; RODRÍGUEZ-RODA, 1957a, 1958, 1959a, 1960a, 1970a, 1971; FURNESTIN *et al.*, 1968) y del mar de Alborán y Estrecho (BELLÓN, 1950; BARDÁN & NAVARRO, 1948, 1950, 1952; MASSUTÍ, 1946; BARDÁN *et al.*, 1949; OLIVER, 1955). Tuvieron continuidad las indagaciones sobre la variabilidad de la biología reproductiva de ese clupeido en los cálidos años 80 (GARCÍA & RUBÍN, 1988) y en los más fríos de 1989-1992 (ABAD & GIRÁLDEZ, 1992). Comparativamente fueron más escasos los estudios sobre el boquerón, que incluyeron las poblaciones del golfo de Cádiz (LOZANO REY, 1950; RODRÍGUEZ-RODA, 1977a; MILLÁN, 1992) y diferentes aspectos biológicos de la misma especie en el mar de Alborán (FERNÁNDEZ CREHUET & VAL, 1960b; GIRÁLDEZ & ABAD, 1995).

Las investigaciones complementarias de los años 80 para la sardina y el boquerón consistieron en la identificación de sus particulares épocas y lugares de desove, en relación con las zonas de concentración de sus respectivos cardúmenes

de adultos, y la determinación hidrológica del hábitat de estos. Estas experiencias parciales se llevaron a cabo anualmente desde 1982 en el marco de las campañas de evaluación acústica de la biomasa de los stocks pelágicos costeros, en las que igualmente se estudia la biología reproductiva de las especies de interés comercial que se van capturando durante los transectos del buque en el mar de Alborán y restante Mediterráneo español (OLIVER *et al.*, 1983; OLIVER & PASTOR, 1986; MIQUEL *et al.*, 1990; ABAD *et al.*, 1991, 1992). En esta serie se incluyó una pionera prospección en la plataforma de la isla de Alborán (ABAD & MIQUEL, 2001) y, al menos un año, se estudió la incidencia de las condiciones oceanográficas (el hábitat medioambiental) en la distribución de los cardúmenes de sardina en toda la plataforma continental mediterránea española y del golfo de León (GIL, 1992). Años después se publicó una investigación integral con toda la información disponible hasta entonces sobre las mencionadas prospecciones acústicas en la columna de agua y las posteriores realizadas en las aguas más cercanas al fondo marino, dirigidas a especies demersales (PÉREZ-RUBÍN, 1996).

## 7.2. Grandes y medianos pelágicos

En función de su tamaño se han establecido las categorías de “grandes pelágicos” (atún rojo *Thunnus thynnus*, atún blanco *Thunnus alalunga*, pez espada *Xiphias gladius*, y tiburones), y “medianos” o túnidos menores: bonito *Sarda sarda*, melva *Auxis thazard* (Lacepede, 1800) y bacoreta *Euthynnus alletteratus* (Rafinesque, 1810). En los siguientes subapartados desglosaremos las publicaciones de los diferentes grupos taxonómicos.

### 7.2.1 Tiburones y pez espada

En los años 80 se impulsaron los estudios sobre aspectos biológicos y pesqueros de tiburones pelágicos pertenecientes a las especies *Prionace glauca* (L., 1758), *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810, *Alopias vulpinus* (Bonnaterre, 1788) y *Sphyrna* sp. (CAMIÑAS *et al.*, 1986a; REY *et al.*, 1986a).

Con respecto al pez espada *Xiphias gladius* L., 1758, el estudio de las capturas de su pesquería con palangre de superficie tuvo un doble interés, pues aportaron gran cantidad de información biológica sobre esta especie (REY & ALOT, 1983; REY *et al.*, 1987a; MEJUTO *et al.*, 1988; SERNA *et al.*, 1999), y además también sobre otros peces y quelonios que son capturados accidentalmente en sus anzuelos, como los mencionados tiburones y varias especies de tortugas. Junto con otras pesquerías dirigidas al pez espada, se consiguió avanzar en los estudios sobre sus individuos juveniles (REY & ALOT, 1988) y en la identificación de las áreas de reproducción de sus adultos (REY, 1988). También se incluyó al pez espada en una publicación integradora de “los túnidos y afines” en el Mediterráneo y golfo de Cádiz (CAMIÑAS *et al.*, 1986b), y en las estadísticas de capturas de algunas almadrabas (véase subapartado 7.3). En los

años 90 continuaron las investigaciones sobre sus migraciones genéticas y tróficas a través del Estrecho, con experiencias renovadas de marcado (SERNA & ALOT, 1992, 1993a), y analizando diferentes aspectos relativos a la biología de su reproducción, tales como sex-ratio, maduración gonadal y fecundidad (SERNA & ALOT, 1990a, 1993a; SERNA *et al.*, 1992a;b; 1993, 1996a).

### 7.2.2. Atún rojo

Esta especie, por su gran interés científico y económico, ha sido el objetivo de varias generaciones de investigadores del IEO trabajando en el golfo de Cádiz, estrecho de Gibraltar y mar de Alborán. Comenzando con Fernando de Buen, quien firmó los primeros trabajos con información científica sobre esta especie (BUEN F., 1922, 1924b, 1925d, 1927a, d). Todos esos pioneros se ocuparon de un especial seguimiento del esfuerzo pesquero dirigido a su captura con diferentes técnicas (véase subapartado 7.3). En el laboratorio malagueño se investigaron detalladamente múltiples aspectos oceanográficos, biológicos, pesqueros e industriales relacionados con el atún rojo, con muestreos periódicos de ejemplares (ANÓNIMO, 1925a,b,c; MIRANDA, 1930b).

Para intentar aclarar las causas oceanográficas de sus migraciones se diseñaron las primeras campañas, de primavera y verano, con el buque militar *Almirante Lobo* (1923), abarcando las costas andaluzas del Mediterráneo y del Atlántico, y norte de Marruecos (BUEN O., 1924b,c). Con unas conclusiones de gran interés biológico-oceanográfico basadas en el estudio del ejemplar de atún capturado y en los registros de la temperatura y salinidad superficial y a 10 m. de profundidad (BUEN, F. 1925d). La versión francesa de aquel primer artículo (BUEN O., 1924b) tuvo mucha repercusión internacional en una época en la que se contemplaba la hipótesis de que eran independientes las poblaciones atlántica y mediterránea del atún rojo, con un limitado intercambio de adultos a través del Estrecho (ROULE, 1924; BUEN F., 1931), con la valoración de la “teoría térmica” de F. Buen sobre sus migraciones (HELDT, 1926). Ampliándose en otras publicaciones: la información sobre la biología de la especie (BUEN F. 1927a,d,e, 1928d, 1930c), su importante industria conservera nacional (BELLÓN, 1925, 1926a,b) y sus pesquerías regionales (MIRANDA, 1927b). Todo ello junto con una treintena de noticias y artículos, publicados en esos años en el *Boletín de Pesca*, sobre el atún rojo en España y en el extranjero, que incluyeron aspectos biológicos, estadísticos, legislativos y pesqueros (almadrabas principalmente).

Durante la posguerra se mantuvo el interés sobre las pesquerías de túnidos y especies afines, y una parte del renovado interés investigador se dirigió al área atlántica del estrecho de Gibraltar y de Marruecos. Se publicaron trabajos de síntesis sobre la historia natural del atún rojo (BELLÓN, 1954; LOZANO, 1957) y sobre los escómbridos (atunes, bonitos, caballas, etc.) de las aguas hispano-marroquíes del norte y sur del golfo de Cádiz (LOZANO, 1958, 1966). Este autor, Fernando Lozano Cabo (1916-1980), incluyó las estadísticas de pesca de las almadrabas de ambos sectores

y las conclusiones de dos campañas de investigación realizadas en 1954-1955 y 1957, particularmente en las almadrabas de Barbate y Larache, teniendo en cuenta “los fenómenos físico-químicos del agua”, y las conclusiones sobre los estudios biológicos y biométricos de los atunes capturados. En otros artículos expuso la aplicación de las ecosondas para la detección de sus bancos (LOZANO, 1959a,b) y revisó los conocimientos existentes sobre la biología de los túnidos de la plataforma continental atlántica de Marruecos (LOZANO, 1968, 1970c).

Lozano y Rodríguez-Roda trabajaron juntos en una serie de estudios biométricos que detallaremos más abajo. Las investigaciones de este último científico se centraron especialmente en el atún rojo durante varios decenios, incluyendo estudios oceanográficos, químicos, biológicos y de dinámica de poblaciones. Con la colaboración del Consorcio Nacional Almadrabetario, fueron muy numerosas sus publicaciones con los resultados de las campañas atuneras gaditanas del período 1956-1977 (RODRÍGUEZ-RODA, 1960b, 1963a, 1966a,b, 1967a, 1969a, 1974a, 1977b, 1978), incluyendo comentarios sobre diferentes aspectos estadísticos (RODRÍGUEZ-RODA, 1955, 1957b) y acerca de las marcadas fluctuaciones interanuales detectadas (RODRÍGUEZ-RODA, 1965a, 1966a, 1973, 1978). Sus registros oceanográficos (temperatura, salinidad, nutrientes, fitoplancton) comenzaron durante 1961-1962 en la almadraba de Barbate y se acabó decantando por la medición de la temperatura del agua (RODRÍGUEZ-RODA, 1970b,c). Publicó series de artículos sobre las experiencias de marcado y recaptura de ejemplares para avanzar en el conocimiento de las migraciones del atún rojo, desde que se detectaron en aguas gaditanas los primeros individuos procedentes de Noruega hasta 1967 (RODRÍGUEZ-RODA, 1959b, 1960c, 1963b, 1966c, 1969b); con sus múltiples investigaciones biológicas completas (RODRÍGUEZ-RODA, 1960d, 1964a, 1974b), y sobre aspectos concretos como la fecundidad (RODRÍGUEZ-RODA, 1967b) y las relaciones talla-peso-edad (RODRÍGUEZ-RODA, 1957c, 1960e, 1964b). Este autor ya alertaba tempranamente sobre las consecuencias funestas de las capturas masivas de los individuos jóvenes inmaduros (RODRÍGUEZ-RODA, 1969c) y culminó una síntesis de sus conclusiones ecológicas (RODRÍGUEZ-RODA, 1968). Particularmente extensa su larga serie de estudios biométricos, los primeros colaborando con su citado colega del IEO Fernando Lozano Cabo, para conocer la distribución de tallas en los ejemplares capturados durante los años 1950-1977 (véase subapartado 7.3.1).

Desde principios de los años 80 se fueron reconociendo y describiendo en el IEO las múltiples y reforzadas pesquerías dirigidas al atún rojo en el Mediterráneo español y golfo de Cádiz (REY, 1980; SERNA *et al.*, 1996b), y en la región del estrecho de Gibraltar (CAMIÑAS, 1997a). Sus migraciones se concretaron en relación a la muy variable y compleja hidrología del Estrecho (REY, 1983), teniendo en cuenta las primeras décadas de experiencias de marcado de miles de adultos: en la almadraba “Aguas de Ceuta” (REY & CORT, 1978a) y a bordo de buques (REY & CORT, 1978b, 1985a; CORT & REY, 1985; SERNA & ALOT, 1993b; CORT & SERNA, 1994; SERNA *et al.*, 2001). Las campañas de marcado también se extendieron a los individuos inmaduros



(juveniles) de la misma especie (REY & CORT, 1978c; SERNA *et al.*, 1997a), de los cuales se llegó a conocer por primera vez en los años 80 su distribución geográfica y los meses de su “reclutamiento” o incorporación a la pesquería (CORT & REY, 1984; REY & CORT, 1985b).

### 7.2.3. El atún blanco y los túnidos menores

Sobre el atún blanco o bonito del norte (*Thunnus alalunga*) se publicaron unas *Notas sobre ejemplares del Atlántico* (LOZANO, 1950b), y varias décadas después sobre los resultados de las investigaciones en sus pesquerías mediterráneas (CAMIÑAS *et al.*, 1986c; CAMIÑAS & RAMOS, 1987).

Centrados en los pequeños túnidos (bonito, melva y bacoreta) capturados en las almadrabas atlánticas aparecieron en los años 60 los primeros estudios biológicos y estadísticos (RODRÍGUEZ-RODA, 1965b, 1966d, 1967c, 1968). Para avanzar en el conocimiento de sus respectivas biología pesqueras, se procedió al marcado de centenares de individuos de esas especies para el seguimiento de sus migraciones entre el Atlántico y el Mediterráneo (REY & CORT, 1978a, b, 1981); se describieron sus particulares pesquerías (CAMIÑAS *et al.*, 1986c) y se publicaron monografías sobre el bonito *Sarda sarda* (REY *et al.*, 1984, 1986b) y la melva *Auxis thazard* (RAMOS *et al.*, 1986). Varias series históricas de capturas de los mencionados túnidos menores quedaron incluidas en las estadísticas dirigidas principalmente al atún rojo (véase subapartado 7.3.1).

## 7.3. Estadísticas Pesqueras

En los años 20, con el “aumento progresivo del consumo de pescado en España, y la necesidad de fomentar la pesca en los caladeros nacionales y extranjeros” (BUEN R., 1925), el IEO impulsó la creación de “un inventario de la riqueza pesquera”. Comenzó a recopilar y publicar las primeras estadísticas pesqueras fiables científicamente de las costas atlánticas andaluzas en particular (MIRANDA, 1921, 1923; BUEN F., 1922) y españolas en general (BUEN O., 1924e). Continuaron ampliándose en los años siguientes (BUEN F., 1926a; BUEN O., 1926, 1929c). Finalmente se crearía la sección de estadística en el IEO, por su importancia junto a la complementaria ictiometría (BUEN O., 1930).

Con el seguimiento estadístico y control científico de los cambios en las capturas/abundancias pesqueras se obtuvieron los primeros registros sobre la variabilidad de las poblaciones marinas de especies de interés comercial en el sur peninsular durante los años iniciales de dicha década de los 20 (BUEN F., 1922, 1926a; MIRANDA, 1921, 1923, 1927a), junto con la información complementaria disponible sobre las especies de peces capturadas por la flota palangrera de Málaga (MIRANDA, 1925a). Y un resumen de la estadística pesquera en aguas mediterráneas de los años 1924-1925 (BUEN F., 1926a).

Para los puertos pesqueros atlánticos de Huelva e Isla Cristina desde noviembre de 1924 se publicaron periódicamente en el *Boletín de Pesca*, los datos de capturas mensuales de diferentes especies descargadas, con recopilaciones globales de años anteriores para los siete principales puertos de toda la costa sudatlántica y Sevilla (ANÓNIMO, 1925d,e). Igualmente en el caso de Málaga, el principal puerto del área mediterránea, fueron publicados una veintena de artículos anónimos en dicho *Boletín* desde 1925 que abordaron la estadística pesquera comprendida entre noviembre de 1924 y diciembre de 1928, con recopilaciones integradoras para diferentes años: 1926/1928 (MIRANDA, 1927a, 1930b) y 1930 (MIRANDA, 1930a).

En las costas meridionales hispano-marroquíes se describieron para Melilla las pesquerías durante 1920 y 1923 con la producción de su industria conservera, junto con los rendimientos en Ceuta, Tánger, y en los puertos atlánticos de Arcila y Larache (MIRANDA, 1923; BUEN F., 1930d). En el área melillense también se describió la “red moruna” empleada en su litoral, con recomendaciones para mejorar la explotación pesquera local (BUEN F., 1925e) y se recuperaron series de capturas pesqueras, como las de 1916-1920 en la mar Chica (BUEN F., 1930d).

Fueron especialmente variables las abundancias/capturas de la sardina durante varios decenios, con la intensa crisis sardinera española del periodo 1924-1928 (BUEN F., 1929b), que fue seguida por su muy favorable época del siguiente decenio, concretamente durante los años 1929-1938 en aguas gallegas (ANADÓN, 1950). En aquella extensa monografía de 1929 se analizaron las fluctuaciones de las capturas de la especie en aguas españolas y de otros países europeos. Seguidamente, en los laboratorios costeros del IEO se renovó la metodología para los estudios estadísticos (BUEN O., 1929c), pues aparte de continuar investigando los pesos de las capturas desembarcadas para cada especie de interés comercial, comenzó a considerarse su desglose por tamaños de los individuos y edades, generando mapas de abundancias de las pesquerías por parcelas. Con estos mapas “parcelarios” también se pretendía poder descubrir las variabilidades espacial y temporal sufridas por las especies y sus posibles causas medioambientales, superponiendo para ello el mapa de las “condiciones oceanográficas” registradas (temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y plancton). Siguiendo esas nuevas directrices se publicaron los primeros resultados de dicha estadística “parcelaria” para Málaga, con la evolución espacio-temporal independiente de las particulares abundancias de sardina y boquerón en 16 mapas para los años 1929-1930 (MIRANDA, 1929c, 1931). Este autor también fue el responsable de la recopilación estadística anterior a la guerra civil más completa y fiable de toda Andalucía (mediterránea y atlántica), correspondiente al período comprendido entre enero de 1928 y diciembre de 1930, con la información suministrada por un equipo de 53 informadores repartidos por todo el litoral del mar de Alborán y golfo de Cádiz, quienes detallaban diariamente las numerosas especies desembarcadas (peces, moluscos y crustáceos) por los dos tipos de flotas nacionales. Independientemente, las capturas procedentes de los caladeros andaluces se

vendían en 48 puntos del sur peninsular (17 del litoral atlántico y 31 del mediterráneo); mientras que la flota que faenaba en Marruecos solo descargaba en los grandes puertos pesqueros (Huelva, Sevilla, Cádiz, Algeciras, Málaga y Melilla). La mayor parte de esa información estadística permanece inédita (PÉREZ-RUBÍN, 2011). Aunque ya adelantamos que se fueron publicando desde 1925 resúmenes sectoriales de las capturas desembarcadas en Málaga, y años después independizando las descargas pesqueras procedentes de las aguas del sur del mar de Alborán (BUEN F., 1930d), así como referencias a las capturas en los caladeros españoles y norteafricanos durante 1927-1930 (MIRANDA, 1928e, 1929a,b,c,d,e, 1930a), finalizando con una síntesis relativa a los desembarcos de peces, crustáceos y moluscos “por regiones” y puertos del período 1925-1928 (BUEN O., 1929c).

Durante los años 40 volvió a impulsarse la recopilación de la información fiable de las capturas pesqueras en Málaga y nuevamente se detectaron importantes fluctuaciones en la abundancia de los adultos de la sardina y el boquerón en las costas del área, con marcadas oscilaciones mensuales y la variabilidad de su rendimiento de unos años a otros en el mar de Alborán (BELLÓN, 1950), así como en Galicia para ambas especies junto con el espadín *Sprattus sprattus* (L., 1758) y el jurel (ANADÓN, 1950). Estudios posteriores demostraron que los máximos en las capturas comerciales de sardina y boquerón en Alborán siguieron alternándose claramente durante el periodo comprendido entre 1945-1990 (ABAD *et al.*, 1988a; GIRÁLDEZ & ABAD, 1991). Teniendo en cuenta dichas estadísticas pesqueras y los confirmados períodos cíclicos en el norte del mar de Alborán de aumento de la temperatura del agua (CANO *et al.*, 1994) y de descenso (FERNÁNDEZ DE CASTILLEJO, 1975), una investigación global (PÉREZ-RUBÍN, 1996), concluyó que durante el periodo de enfriamiento de 1966-1975 las capturas de sardina en el área casi triplicaron a las de boquerón, y viceversa en el de calentamiento de 1977-1990; y relacionó la cálida década de los años 80 en Alborán con las alteraciones en las poblaciones de peces pelágicos del Atlántico como consecuencia del cambio climático a escala global, ya constatado para esos años (BAKUN, 1990; RODIONOV & KROVNIN, 1992).

### 7.3.1. Túnidos y especies afines

Durante 1919-1920 se generan los primeros datos estadísticos amplios sobre el atún rojo del golfo de Cádiz y mar de Alborán (MIRANDA, 1921; BUEN F., 1922). A partir de 1924 se recopila información del volumen de las capturas atuneras estacionales en Málaga (ANÓNIMO, 1925a,b,c; MIRANDA, 1930b) y, puntualmente, para las almadrabas de Ceuta y Almería (MIRANDA, 1923), las del golfo de Cádiz (ANÓNIMO, 1927d) y la marroquí de Arcila (ANÓNIMO, 1927e).

Otras investigaciones incluyeron las capturas almadraberías mediterráneas del bonito *Sarda sarda* durante 1916-1921 (BUEN F., 1930b), y la pesca de atunes y albacoras con todos los artes principales en el sur peninsular (MIRANDA, 1925b, 1927b; BUEN O., 1929c).

En una extensa monografía recopilatoria (BUEN F., 1925d) se aportaron datos estadísticos discontinuos de diferentes autores sobre el atún en las almadrabas atlánticas del período 1867/1923, y las diferentes pesquerías de la especie y sus oscilaciones interanuales en el Estrecho, en las almadrabas de Ceuta (1916-1922), y en Alborán (Málaga, Melilla y cabo de Gata). En otros artículos quedaron patentes los altibajos de las capturas en las aguas atlánticas andaluzas, con un marcado descenso del rendimiento durante 1922-1925. Se habían aportado informaciones complementarias sobre las fluctuaciones atuneras cíclicas en Portugal y el proyecto luso de reglamentación pesquera.

A partir del año 1950 se intensificaron las estadísticas de capturas de túnidos de las almadrabas atlánticas hispano-marroquíes. Fernando Lozano Cabo y Julio Rodríguez-Roda llevaron a cabo una continuada recopilación biológico-estadística hasta el año 1977, particularmente para el atún rojo (HAMRE *et al.*, 1965, 1966a,b,c,d; 1968a; 1969, 1970, 1971; ALONCLE *et al.*, 1971, 1972, 1973, 1974a,b, 1975, 1977; 1978). Para esta especie también se fueron publicado series estadísticas de diferentes almadrabas (incluyendo la de “Aguas de Ceuta”) del período 1961-1995 (CRESPO & REY, 1976; REY *et al.*, 1977a; 1987b,c; REY & ALOT, 1987; SERNA, 1990; SERNA & ALOT, 1990b; SERNA *et al.*, 1997b). En varios trabajos se incluyeron las capturas de atún rojo con el aparejo de “línea de mano” o los rendimientos de otras especies como melva, bonito y bacoreta (REY & ALOT, 1987).

Para el pez espada las series históricas disponibles incluyen las capturas más antiguas en la nombrada almadraza del Estrecho “Aguas de Ceuta”, de principios de los años 70 (CRESPO & REY, 1976), y de la flota española en 1975 (REY *et al.*, 1977b) y durante 1983-1999 (MEJUTO & SERNA, 1995, 1997; MEJUTO *et al.*, 2001).

## 8. MAMÍFEROS Y TORTUGAS MARINAS

En las antiguas publicaciones del IEO consultadas encontramos descripciones de la caza e industria ballenera en España, junto con revisiones sobre los cetáceos conocidos en nuestras aguas (BUEN F., 1922, 1927e; ANÓNIMO, 1930d). Por los daños que determinadas especies de pequeños cetáceos ocasionaban en la pesca, se reseñaron las propuestas de exterminio de delfines en otros países como Francia (ANÓNIMO, 1926e, 1927f) y de “arroaces”<sup>5</sup> o calderones *Globicephala melas* (Traill, 1809) en las aguas españolas (ANÓNIMO, 1927g). Un ejemplar de estos fue descrito años antes en el litoral de Málaga (BECERRA, 1918).

Cuando se estableció la industria ballenera en Galicia la legislación española autorizó la captura de cetáceos menores a excepción del delfín (Anónimo, 1925f). Recordemos que la negativa incidencia de los delfines en las pesquerías nacionales,

<sup>5</sup> En Portugal y Galicia las voces ruases/ruaces/roases/roaces/arroaces se corresponden con el singular de ruaz/roaz/arruaz/arroaz. Por el origen árabe de “arroaz” (cabezudo) es principalmente aplicable a las dos especies de calderones de las aguas españolas, aunque en nuestro país ese nombre común también se ha empleado tradicionalmente para la orca y un par de especies de delfín (PÉREZ-RUBÍN, 2014d).

tema de actualidad en nuestros días, es un asunto recurrente desde comienzos del siglo XX, cuando en Francia se decretó su persecución con buques de la Armada y pesqueros (un decreto concedía un premio por cabeza de delfín capturado), y el ayuntamiento de Mataró solicitó al Ministerio de Marina que dictara disposiciones análogas conducentes a la extinción de los delfines que invadían aquella costa catalana. Sin embargo ese Ministerio consideró finalmente a los delfines un poderoso auxiliar de la pesca pelágica y prohibió su persecución en aguas españolas (1905), opinión protectora que también defendían pescadores del golfo de Vizcaya. En Cataluña un maestro redero introdujo un sencillo mecanismo en la red de arrastre de bou que conseguía ahuyentarlos (PÉREZ-RUBÍN, 2008b).

Tras la guerra civil se reactivó la industria ballenera en el estrecho de Gibraltar (PÉREZ-RUBÍN, 2021). El director del Laboratorio Oceanográfico de Málaga publicó la descripción de una hembra de *Ziphius cavirostris* (Cuvier, 1823) de unos 2.000 kg. varada en una playa (BELLÓN, 1943), y noticias periodísticas sobre los nombrados calderones del área del Estrecho y su negativa incidencia en “la industria pesquera de la costa malagueña” (BALLESTE, 1950). Otra especie recurrente fue la orca o espadarte *Orcinus orca* (L., 1758) “que siempre está al acecho del atún para devorarlo, tanto si aparece aislado como en pequeños grupos” y que ocasionalmente impide o favorece la entrada de los atunes en la almadra (RODRÍGUEZ-RODA, 1978).

A los primeros censos de los mamíferos marinos identificados en los varamientos de las costas españolas desde 1980 (REY & CENDRERO, 1981, 1982), siguieron un decenio después los avistamientos de cetáceos llevados a cabo en la primera prospección oceanográfica multidisciplinar amplia del IEO en todo el mar de Alborán en 1993 (FRANCO & MAS, 1997).

Para la tortuga boba *Caretta caretta* (L., 1758), desde 1986 se realizaba anualmente un estudio pormenorizado sobre sus capturas accidentales en la ya comentada pesquería de palangre de superficie dirigida al pez espada, que permitió conocer la intensidad de sus movimientos migratorios a través del Estrecho (CAMIÑAS *et al.*, 1992; CAMIÑAS, 1997b,c). Ampliándose los conocimientos biológicos sobre los quelonios marinos a partir de 1990, con la ejecución de diferentes campañas de marcado de aquella especie junto con *Chelonia mydas* (L., 1758) y *Eretmochelys imbricata* (L., 1766) (ROCA & CAMIÑAS, 2000a,b); concluyendo esa serie de investigaciones con un estudio de síntesis (CAMIÑAS, 2004).

## 9. EPÍLOGO

En las publicaciones históricas revisadas en este trabajo hemos comprobado el temprano desarrollo en el área de estudio, hace 100 años, de una visión “ambientalista” de la vida submarina con base científica para conocer mejor el ecosistema pelágico y su variabilidad espacio-temporal. Para las tan fluctuantes especies de peces que habitan la columna de agua se reconocieron con certeza las causas “naturales”

de los cambios interanuales en sus abundancias (la variabilidad medioambiental ajena al exceso de esfuerzo pesquero humano) y no recurrieron al tópico actual de achacar automáticamente, y de forma exclusiva, el descenso crítico de las capturas pelágicas a la sobrepesca. Esta última situación generalmente es más frecuente para las especies de los fondos marinos donde faenan los buques de arrastre, en un ecosistema demersal-bentónico alejado de las más inestables aguas superficiales, donde se produce permanentemente una constante interacción atmósfera-océano de gran variabilidad y difícil predicción.

Nuestra revisión histórica finaliza en 1995, un año después de que la Unión Europea concediera gran importancia al estudio del cambio climático en su IV Programa Marco y en España comenzaran a impulsarse las investigaciones para la reconstrucción del clima nacional en el período preinstrumental, anterior a 1780 (MARTÍN-VIDE, 1997). Aquel año se publicó un artículo de gran importancia, y vigencia actual, para los científicos de pesquerías que, mayoritariamente, aceptaban como referencias de base el tamaño de la población objetivo y la composición de especies que conocieron al comienzo de sus respectivas carreras investigadoras y utilizaban esos estatus concretos para evaluar los cambios venideros (PAULY, 1995). Puede evitarse ese sesgo metodológico siguiendo las recomendaciones de otros autores que afirman que para conocer mejor el futuro de las poblaciones marinas no explotadas y las pesquerías es necesario estudiar sus fluctuaciones en el pasado, al menos durante los últimos 30-50 años (por ejemplo CUSHING, 1978; COOKE *et al.*, 2023). Períodos de tiempo igualmente amplios son imprescindibles para la reconstrucción de los escenarios medioambientales históricos en meteorología y oceanografía. Con ambas fuentes de datos puede reconstruirse la historia medioambiental y de sus recursos vivos en un área determinada, información vital para “rastrear las interacciones humanas con los ecosistemas marinos a través del tiempo” y avanzar hacia “una visión unificadora de nuestros océanos, como redes de sistemas socio-ecológicos o humanos-naturales acoplados” (OCEAN PAST INITIATIVE, 2018). Conocimientos todos ellos que son útiles para el actual acercamiento ecosistémico a la pesca<sup>6</sup>.

En la última década se han incrementado exponencialmente las investigaciones dirigidas a relacionar directamente las drásticas variaciones/alternancias en las poblaciones marinas contemporáneas con el “actual” cambio climático, sin tener en cuenta que cuando se analiza documentación histórica multidisciplinar durante varios decenios se comprueba que son fenómenos cíclicos. Teniendo en cuenta que todas las líneas de investigación oceanográfica (biológica y físico-química) expuestas en este capítulo continúan desarrollándose activamente por el IEO en el siglo XXI,

<sup>6</sup> La gestión de las pesquerías con el enfoque ecosistémico supera la óptica de la ordenación pesquera tradicional (centrada solo en la extracción sostenible de una especie objetivo concreta), al aplicar un criterio que propugna la concepción de cada realidad como un todo distinto de la suma de las partes que lo componen (doctrina holística). Así el ecosistema (incluyendo las interdependencias entre las diferentes especies y su relación con el medio ambiente) ocupará el lugar prioritario, aunque también se deben tener en cuenta los aspectos socioeconómicos vinculados para que la gestión pesquera consiga resultados más aceptables, sostenibles y beneficiosos para todos los sectores implicados.



pueden emprenderse nuevas investigaciones históricas buscando analogías y diferencias de la situación actual con la de años pretéritos.

Varios episodios críticos de los pasados “cambios climáticos” y su relación con los recursos vivos marinos recuperados en esta revisión bibliográfica sobre la región del estrecho de Gibraltar, también afectaron a Galicia y golfo de Vizcaya, junto a otras áreas alejadas (PÉREZ-RUBÍN, 2008a). Dos decenios especialmente alarmantes fueron los de 1924-1944 cuando los hielos flotantes del Ártico ruso acabaron disminuyendo en un millón de kilómetros cuadrados y los profundos cambios medioambientales permitieron la llegada a Islandia de especies de aves y peces propias de aguas más cálidas y sureñas.

Para el mar de Alborán otros estudios previos han realizado una síntesis plurisecular sobre la mencionada historia medioambiental y de sus recursos vivos (PÉREZ-RUBÍN, 2021), se han descrito sus ecosistemas y recursos marinos en una extensa monografía (BAEZ, et al., 2021), y se documentaron las investigaciones del IEO en la Comisión Internacional para la Exploración Científica del Mediterráneo desde el primer congreso de 1921 (PÉREZ-RUBÍN & ÁLVAREZ, 2021). Con la publicación del presente volumen sobre el estrecho de Gibraltar, quedaría pendiente la confección de otro monográfico multidisciplinar sobre el golfo de Cádiz, ampliando y actualizando una síntesis anterior (RUIZ & GARCÍA-LAFUENTE, 2006).

## BIBLIOGRAFÍA

- ABAD, R. & FRANCO, I. 1995. Análisis de las comunidades de peces pelágicos en la plataforma continental del Mediterráneo occidental. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 11 (2): 161-174.
- ABAD, R. & GIRÁLDEZ, A. 1992. Reproducción, factor de condición y talla de primera madurez de la sardina, *Sardina pilchardus*, del litoral de Málaga, mar de Alborán (1989 a 1992). *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 8(2): 145-155.
- ABAD, R., GIRÁLDEZ, A. & CRESPO, J. 1988. Sustitución en las capturas de sardina (*S. pilchardus*) y boquerón (*E. encrasicolus*) en la región surmediterránea española. *Rapport Pêches FAO*, 395: 121-125.
- ABAD, R. & MIQUEL, J. 2001. Estimaciones de abundancia de pequeños pelágicos en la plataforma de la isla de Alborán (SW mar Mediterráneo) obtenidas con métodos acústicos. In: MAPA: *Actas de las I Jornadas Internacionales sobre Reservas Marinas*: 163-172.
- ABAD, R., MIQUEL, J. & MILLÁN, M. 1991. Resultados de la campaña de evaluación acústica “Ecomed 90” (22 octubre- 22 noviembre de 1990). *Informes Técnicos del Instituto Español de Oceanografía*, 104: 1-63.
- ABAD, R., MIQUEL, J., MILLÁN, M. & IGLESIAS, M. 1992. Resultados de la campaña de evaluación acústica “Ecomed 91” (21 octubre- 21 noviembre 1991). *Informes Técnicos del Instituto Español de Oceanografía*, 131: 1-75.
- ADMETLLA, R. 1980. Termometría de la región costera española del mar de Alborán. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 4 (284): 101-146.
- ALCARÁZ, M. 1977. Cladóceros y ostrácodos de los alrededores del estrecho de Gibraltar en junio-julio de 1972. *Resultados Expediciones Científicas B/O Cornide de Saavedra*, 6: 41-63.

- ALONCLE, H., BAKKEN, E., RODRÍGUEZ-RODA, J. & TIEWS, K. 1978. Report of the Bluefin Tuna Working Group: Observations on the Size Composition of Catches from 1977. *Pelagic Fish (Southern) Committee ICES*, 34: 1-32.
- ALONCLE, H., HAMRE, J., RODRÍGUEZ-RODA, J. & TIEWS, K. 1971. Report from the Bluefin Tuna Working Group: Observations on the Size-Composition of Catches from 1970. *Pelagic Fish (Southern) Committee ICES*, 2: 1-19.
- 1972. Report from the Bluefin Tuna Working Group: Observations on the Size Composition of Catches from 1971. *Pelagic Fish (Southern) Committee ICES*, 2: 1-24.
- 1973. Report from the Bluefin Tuna Working Group: Observations on the Size Composition of Catches from 1972. *Pelagic Fish (Southern) Committee ICES*, 4: 1-20.
- 1974a. Fifth Report of the Bluefin Tuna Working Group: Observations on the size composition of catches from 1970 to 1972. *Cooperative research report ICES. Series, A* 40.
- 1974b. Report from the Bluefin Tuna Working Group: Observations on the Size Composition of Catches from 1973. *Pelagic Fish (Southern) Committee ICES*, 7: 1-21.
- 1975. Report from the Bluefin Tuna Working Group: Observations on the Size Composition of Catches from 1974. *Pelagic Fish (Southern) Committee*, 5: 1-23.
- 1977. Report of the Bluefin Tuna Working Group: Observations on the Size Composition of Catches from 1976. *Pelagic Fish (Southern) Committee*, 3: 1-24.
- ALVARIÑO, A. 1957a. Zooplankton del Atlántico ibérico. Campañas del Xauen en el verano de 1954. *Boletín de Pesca*, 82: 1-51.
- 1957b. Estudio del zooplankton del Mediterráneo occidental. Campaña del Xauen, en el verano de 1954. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 81: 1-26.
- ANADÓN, E. 1950. Sobre la sustitución alternativa en el litoral gallego de los llamados peces emigrantes (sardina, espadín, anchoa y jurel). *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 24: 1-20.
- ANÓNIMO. 1917a. La pesca en Isla Cristina. *Boletín de Pesca*, 12: 202-205 y 241.
- 1917b. La pesca en Ayamonte. *Boletín de Pesca*, 12: 205-207 y 242-243.
- 1925a. Málaga (del Laboratorio Oceanográfico). *Boletín de Pesca*, 101: 26-27.
- 1925b. Málaga (del Laboratorio Oceanográfico). *Boletín de Pesca*, 102: 57-58.
- 1925c. Málaga (del Laboratorio Oceanográfico). *Boletín de Pesca*, 103: 96.
- 1925d. La pesca en nuestra costa Sudatlántica en los años 1922 y 1923. *Boletín de Pesca*, 106: 205-207.
- 1925e. La pesca en la costa atlántica de España en 1922 y 1923 por regiones. *Boletín de Pesca*, 110: 337-338.
- 1925f. Caza de cetáceos. *Boletín de Pesca*, 101: 18-19.
- 1926a. Se emprenden activos trabajos en el laboratorio de Málaga. *Boletín de Pesca*, 116: 107.
- 1926b. Estudio oceanográfico de nuestras costas. *Boletín de Pesca*, 113: 8-9.
- 1926c. Temperatura en la costa de España (enero-marzo 1926). *Boletín de Pesca*, 121: 243-244.
- 1926d. Estudio de las emigraciones marcando peces. *Boletín de Pesca*, 117: 164-166.
- 1926e. La aviación coopera a la destrucción de cetáceos [Francia]. *Boletín de Pesca*, XI (119): 203-204.
- 1927a. Plan de trabajo de los laboratorios oceanográficos del Instituto Español de Oceanografía. *Boletín de Pesca*, 136: 354-357.
- 1927b. Noticias de la costa. Observaciones meteorológicas en San Fernando. *Boletín de Pesca*, 131: 206.
- 1927c. Estudio de la edad de los peces mediante las escamas. *Boletín de Pesca*, 125: 34.
- 1927d. El atún en el mar de España. *Boletín de Pesca*, 131: 207.
- 1927e. La almadraza "Carufa" [Arcila, Marruecos]. *Boletín de Pesca*, 136: 376.
- 1927f. Mamíferos marinos: caza. *Boletín de Pesca*, 132: 249.
- 1927g. Persecución de "arroaces". *Boletín de Pesca*, 129: 154.

- 1930a. Un joven estado larvario de pez espada. *Boletín de Oceanografía y Pesca*, 168: 246-247.
- 1930b. Marcas en los peces. *Boletín de Oceanografía y Pesca*, 168: 243-246.
- 1930c. Estudiando las escamas puede saberse de las emigraciones de peces. *Boletín de Oceanografía y Pesca*, 163: 86.
- 1930d. Fauna española: los cetáceos de nuestros mares. *Boletín de Oceanografía y Pesca*, 168: 221-227.
- ARIAS, A. 2006. *Instituto de Ciencias Marinas de Andalucía (1955-2005). 50 años de investigación en biología marina, acuicultura y oceanografía en Cádiz*. CSIC, Madrid.
- ARRATE, P. & RUBÍN, J. P. 1995a. El mesozooplankton estival del golfo de Cádiz y estrecho de Gibraltar: composición, distribución y biovolumen. In: *Actas I Congreso Ibérico del Plancton (6-10 de diciembre de 1995. Coimbra, Portugal)*: 30.
- 1995b. Distribución de los cladóceros y su relación con la hidrología en el golfo de Cádiz y estrecho de Gibraltar (julio de 1994). In: *Actas I Congreso Ibérico del Plancton (6-10 diciembre de 1995. Coimbra, Portugal)*: 34.
- BÁEZ, J. C., VÁZQUEZ, J. T., MALOULI, M. & CAMIÑAS, J. A. (eds.). 2021. *Alboran Sea Ecosystems and Marine Resources*. Springer Nature, Suiza.
- BAKUN, A. 1990. Global climate change and intensification of coastal ocean upwelling. *Science*, 247: 198-201.
- BALLE, P. 1963. Phytoplankton de la mer d'Alboran et du golfe de Cadix. *Reunión ICES C. M. 1963. Comité du Plancton*, 105: 1-5.
- BALLESTE, J. 1950. Los "negros" están arruinando la industria pesquera de la costa malagueña. *Diario ABC* (8/X/1950): 8-9.
- BARDÁN, E. & NAVARRO, F.P. 1948. La talla de la sardina en relación con el arte de pesca y con el sexo (observaciones en Málaga, 1940-1947). *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 5: 1-17.
- 1950. Nuevos datos sobre la sardina de Málaga. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 34: 1-4.
- 1952. Estudios sobre la sardina de Málaga en 1951 y consideraciones sobre la variabilidad de su fórmula vertebral. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 57: 1-23.
- BARDÁN, E., NAVARRO, F.P. & RODRÍGUEZ, O. 1949. Nuevos datos sobre la sardina del mar de Alborán (agosto de 1948 a marzo de 1949). *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 17: 1-11.
- BARO, J. & CAMIÑAS, J.A. 2014. El Centro Oceanográfico de Málaga: 1986-2013. In: PÉREZ-RUBÍN, J.P. (ed.): *100 años investigando el mar. El IEO en su centenario (1914-2014)*. IEO (ed.), Madrid: 387-400.
- BECERRA, A. 1918. Sobre dos especies de los géneros *Globicephalus* y *Cephaloptera*. *Boletín de Peces*, 28: 427-433.
- BELLÓN, L. 1925. Como se descuartiza el atún. *Boletín de Peces*, 101: 1-5.
- 1926a. Preparación de conservas de atún. La cocción de la carne. *Boletín de Peces*, 116: 97-101.
- 1926b. La industria del atún en España. *Resultado de Campañas realizadas por Acuerdos Internacionales*, 3: 1-98.
- 1943. Noticia sobre cetáceos. *Las Ciencias* (Madrid), 8 (2): 1-4.
- 1950. Pesca y utilización del boquerón y de la sardina en las costas de Málaga. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 30: 1-114.
- 1954. Historia natural del atún, *Thunnus thynnus*. Ensayo de síntesis. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 67: 1-88.
- BUEN F. 1914. Composición química del agua de mar. *Boletín de la Sociedad de Oceanografía de Guipúzcoa*, 16: 129-133.
- 1915. Trabajos de Oceanografía. Nota sobre peces y pesca en la costa de San Sebastián. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 15 (10): 471-479.

- 1916a. Sobre fauna ictiológica guipuzcoana. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 16: 470-498.
- 1916b. Escualos de fondo y su pesca en San Sebastián. *Boletín de Pesca*, 3: 25-33.
- 1916c. Sobre la presencia y caracterización del *Acanthias nyatus* de la costa mediterránea de Marruecos. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 16: 303-305.
- 1917a. El pez espada: *Xiphias gladius*. Vida, costumbres, pesca y desarrollo. *Boletín de Pesca*, 12: 169-178.
- 1917b. Peces poco comunes de nuestras costas [*Tetragonurus cuvieri* y *Nesiarchus nasutus*]. *Boletín de Pesca*, 7-8: 57-61.
- 1919a. Las costas sur de España y su fauna ictiológica marina. *Boletín de Pesca*, 37-38: 249-320.
- 1919b. Instrucciones para el estudio de los Clupeidos. *Boletín de Pesca*, 29: 17-25.
- 1920a. Lista de peces marinos de Guipúzcoa. *Boletín de Pesca*, 44-45: 153-161.
- 1920b. Notas sueltas de ictiología: apéndice a la lista de peces de San Sebastián. *Boletín de Pesca*, 44-45: 162-167.
- 1920c. Datos para la estadística de pesca en las costas vascas (1918). *Boletín de Pesca*, 44-45: 129-152.
- 1922. La pesca marítima en España en 1920: costa Sudatlántica y Canarias. *Boletín de Pesca*, 76: 341-424.
- 1923. Le développement de la pêche maritime en Espagne. *La Pêche Maritime*, 265: 397-398.
- 1924a. Avance al estudio oceanográfico de la bahía de Algeciras. *Boletín de Pesca*, 89: 1-32.
- 1924b. Biologie du thon *Orcynus thynnus*. Rapport préliminaire sur la croisière de l' *Almirante Lobo* et le *Principe Alberto* de Monaco. *Bulletin CIESM*, 10: 28-32.
- 1925a. La anguila y sus largas emigraciones. *Boletín de Pesca*, 102: 41-45.
- 1925b. El *Cetorhinus maximus*. *Boletín de Pesca*, 107: 237-240.
- 1925c. Estudio de la edad por las escamas en sardinas (*Clupea pilchardus*) de Vigo. *Boletín de Pesca*, 2 (8): 31.
- 1925d. Biología del atún *Orcynus thynnus* L. *Resultado de Campañas realizadas por Acuerdos Internacionales*, 1: 1-118.
- 1925e. La red moruna en mar Chica. *Boletín de Pesca*, 106: 193-197.
- 1926a. La pesca en aguas del Mediterráneo años 1924 y 1925. *Boletín de Pesca*, 114: 33-48.
- 1926b. Catálogo ictiológico del Mediterráneo español y de Marruecos, recopilando lo publicado sobre peces de las costas mediterráneas y próximas del Atlántico (mar de España) [golfo de Cádiz y costas de Larache]. *Resultado de Campañas realizadas por Acuerdos Internacionales*, 2: 1-224.
- 1926c. Artículos de vulgarización: Pesca científica entre dos aguas. *Boletín de Pesca*, 124: 321-331.
- 1926d. Notas a la ictiología del Marruecos español. In: Catálogo ictiológico del Mediterráneo español y de Marruecos. *Resultado de Campañas realizadas por Acuerdos Internacionales*, 2.
- 1927a. Notes et bibliographie sur la biologie du thon. *Rapports et Proces Verbaux ICES*, 44: 98-107.
- 1927b. Sustitución alternativa de las especies emigrantes. *Boletín de Pesca*, 135: 337-341.
- 1927c. Notas preliminares sobre la biología de la sardina. *Notas y Resúmenes*, 15: 1-56.
- 1927d. Notas sobre la biología del atún y de la sardina. *Boletín de Pesca*, 132: 219-229.
- 1927e. Aprovechamiento de cetáceos en España. *Boletín de Pesca*, 125: 1-7.
- 1928a. Hallazgo del *Makaira nigricans* en las costas españolas y consideraciones sobre los Xiphiiformes en general. *Notas y Resúmenes*, 28: 1-12.
- 1928b. Biología y pesca de la sardina *Sardina pilchardus*. I. *Boletín de Pesca*, 140: 101-116.
- 1928c. Biología y pesca de la sardina *Sardina pilchardus*. II. Pesca con cerco real. *Boletín de Pesca*, 145: 261-269.
- 1928d. Pêches [Atún]. *Rapports et Proces Verbaux. CIESM*, 3: 115-123, 137-138 y 143.

- 1929a. La alternancia en la pesca de peces emigrantes. *Trabajos del Instituto Español de Oceanografía*, 1: 1-25.
- 1929b. Fluctuaciones en la sardina *Sardina pilchardus*. Pesca y medidas. *Notas y Resúmenes*, 35: 1-80.
- 1930a. Investigaciones realizadas en aguas mediterráneas de Marruecos antes de la campaña del Xauen. *Boletín de Oceanografía y Pesca*, 164: 98-124.
- 1930b. Estados larvarios y juveniles de la *Sarda sarda*. *Trabajos del Instituto Español de Oceanografía*, 3: 1-32.
- 1930c. Ictiología española. I. Scombriformes y Thunniformes. *Boletín de Oceanografía y Pesca*, 162: 34-53.
- 1930d. La pesca industrial en Marruecos mediterráneo (Notas para el trazado de la Carta de Pesca). *Boletín de Oceanografía y Pesca*, 165: 134-148.
- 1931a. La biología de la anchoa o boquerón. *Boletín de la Unión Internacional de Ciencias Biológicas. Comité Español*, 2: 7-60.
- 1931b. El supuesto paso por el estrecho de Gibraltar del atún en su migración genética. *Rapports et Proces Verbaux. CIESM*, 6: 405-409.
- 1932. Formas ontogénicas de peces. Nota primera. *Notas y Resúmenes*, 57: 1-38.
- 1933. Notas a una colección de peces procedentes de Málaga. *Anales de la Universidad de Madrid*, 2(1):43-58 y (2):188-200.
- 1934a. Las pescas realizadas durante las campañas del Instituto Español de Oceanografía. *Notas y Resúmenes*, 79: 1-54.
- 1934b. Formas ontogénicas en la sardina. *Reseñas Científicas Real Sociedad Española de Historia Natural*, 9: 117-130.
- 1935-1936. Fauna ictiológica. Catálogo de los peces ibéricos de la planicie continental, aguas dulces, pelágicos y de los abismos próximos. *Notas y Resúmenes*, 88: 1-89; 89: 91-149 y 94: 151-173.
- BUEN, O. 1910. Plan de trabajos comunes en los Laboratorios biológico-marinos del Mediterráneo. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 10: 275-282.
- 1912. Peces de la costa mediterránea de Marruecos (Notas preliminares). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 12: 153-166.
- 1914a. Notas sobre biología y aprovechamiento de mar Chica, Melilla, I. *Boletín de la Sociedad de Oceanografía de Guipúzcoa*, 11: 92-97.
- 1914b. Notas sobre biología y aprovechamiento de mar Chica, II. *Boletín de la Sociedad de Oceanografía de Guipúzcoa*, 13: 212-214.
- 1915a. Notas sobre biología y aprovechamiento de mar Chica, III. *Boletín de la Sociedad de Oceanografía de Guipúzcoa*, 14: 16-20.
- 1915b. Notas sobre biología y aprovechamiento de mar Chica, IV. *Boletín de la Sociedad de Oceanografía de Guipúzcoa*, 15: 90-103.
- 1924a. Lista de operaciones realizadas en la campaña del Averroes en la bahía de Algeciras (junio-julio 1922) y resumen de los resultados. *Notas y Resúmenes*, 2 (1): 1-13.
- 1924b. Las emigraciones del atún en las costas atlánticas del S. de España. *Boletín de Pesca*, 92-93: 93-95.
- 1924c. Primeros resultados de la campaña internacional para el estudio del atún. *Boletín de Pesca*, 92-93: 139-141.
- 1924d. Les migrations du thon (*Orcynus thynnus*) sur les côtes atlantiques du sud de l'Espagne. Note de Odón de Buen présentée par L. Joubin. *Comptes Rendus Académie des Sciences, Paris*, 178: 1104-1106.
- 1924e. La pesca marítima en España en 1920: ideas generales y resumen. *Boletín de Pesca*, 90-91: 37-81.
- 1926. La pesca en España. *Boletín de Pesca*, 120: 209-210.
- 1929a. Plan de trabajos de los laboratorios costeros. *Boletín de Pesca*, 152: 93-95.
- 1929b. La pesca y la polución de las aguas por petróleo. *Notas y Resúmenes*, 31: 1-10.



- 1929c. Estadística de la pesca marítima en España (año 1928). *Boletín de Pesca*, 157: 99-172.
- 1930. Instituto Español de Oceanografía: intensidad de sus trabajos en 1929. *Notas y Resúmenes*, 40: 1-16.
- BUEN, R. 1911. El Museo Oceanográfico de Mónaco y los trabajos en él realizados en 1910. *Anales Junta para Ampliación de Estudios*, 5 (5): 213-253.
- 1913. Operaciones oceanográficas y biológicas costeras. *Boletín Sociedad Oceanográfica de Guipúzcoa*, 9: 174-183.
- 1915. El medio marino en sus relaciones con la vida. *Boletín Sociedad Oceanográfica de Guipúzcoa*, 17: 170-187.
- 1916. Peces poco comunes de nuestras costas [*Cetorhinus maximus* y *Ranzania truncata*]. *Boletín de Pesca*, 1-2: 23-26.
- 1917. Peces poco comunes de nuestras costas [Familia Teniodeos]. *Boletín de Pesca*, 5-6: 23-27.
- 1924. Variaciones del régimen térmico marino en Málaga. *Boletín de Pesca*, 92-93: 97-137.
- 1924-1925. *Tratado de oceanografía*. IEO (ed.), Madrid. [publicado por entregas en el *Boletín Pesca*].
- 1925. Pesca y secaderos de bacalao. *Boletín de Pesca*, 110: 313-324.
- 1926. La ciencia y la pesca. *Boletín de Pesca*, 120: 219-224.
- 1929. Fenómenos dinámicos en el estrecho de Gibraltar. In: *Congreso Internacional de Oceanografía, Hidrografía Marina e Hidrología Continental* (Sevilla, 1-7 mayo 1929). T. 1: 381-406.
- 1930. Resultados obtenidos en las campañas del Xauen por el estrecho de Gibraltar en 1929. *Notas y Resúmenes*, 39: 1-27.
- 1931a. Observaciones oceanográficas entre Málaga y Vigo (campañas del Xauen en 1930). *Notas y Resúmenes*, 51: 1-8.
- 1931b. Campañas del Instituto Español de Oceanografía por el estrecho de Gibraltar en 1930. *Notas y Resúmenes*, 50: 1-27.
- 1933a. Nuevos datos sobre caracteres oceanográficos del mar de España y costas de Portugal. Campañas del Xauen en 1932. *Notas y Resúmenes*, 75: 1-14.
- 1933b. Contribución al estudio del relieve del estrecho de Gibraltar. Campañas del Xauen en 1932. *Notas y Resúmenes*, 66: 1-15.
- 1934a. Caracteres oceanográficos del estrecho de Gibraltar en 1932 (campañas del IEO). *Notas y Resúmenes*, 83: 1-31.
- 1934b. Régimen oceanográfico en el mar de España y costas de Portugal en julio de 1933 (campañas del Xauen). *Notas y Resúmenes*, 84: 1-11.
- 1934c. Hidrografía del estrecho de Gibraltar en marzo de 1933 (campañas del Xauen). *Notas y Resúmenes*, 86: 1-15.
- 1935. Caracteres oceanográficos del estrecho de Gibraltar en 1934 (campañas del Xauen). *Notas y Resúmenes*, 91: 1-19.
- BUEN, R. & LORO, M. 1916. Sobre algunos peces interesantes del Laboratorio de Biología Marina de Málaga. *Boletín Real Sociedad Española de Historia Natural*, 16: 1-11.
- BUEN, R. & NAVARRO, F.P. 1935. Condiciones oceanográficas de la costa catalana entre la frontera francesa y el golfo de San Jorge (campañas del Xauen en 1933 y 1934). *Trabajos del Instituto Español de Oceanografía*, 14: 1-47.
- CABANAS, J.M., CORTÉS M.<sup>a</sup> D. & GARCÍA, C. 1984. First results of the oceanographic cruise ¿Dónde Vá? in the Alborán Sea: nutrients and chlorophylls. In: Preliminary results of the ¿Dónde vá?. *Informes Técnicos del Instituto Español de Oceanografía*, 24: 214-226.
- CAMIÑAS, J.A. 1983a. Datos preliminares sobre la biomasa zooplanctónica en el sector noroccidental del mar de Alborán. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 1(1): 1-18.
- 1983b. *Sagitta enflata* and other chaetognaths in the Alboran Sea. Distribution and composition. *Rapports et Proces Verbaux. CIESM*, 28(9): 1-2.
- 1985. Quetognatos del mar de Alborán (Resultados de la campaña "Málaga 775"). *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 2 (1): 77-87.



- 1986. Sobre los quetognatos neríticos del mar de Alborán. Variaciones cuantitativas y distribución. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 3 (1): 13-22.
- 1997a. Les systemes de peche du thon rouge dans la mediterranee et la region du detroit de Gibraltar. In: *1 Journee Nationale d'Etude sur le thon Rouge (M<sup>e</sup> Diq, Marruecos, 14 julio 1997)*: 35-44.
- 1997b. Capturas accidentales de tortuga boba (*Caretta caretta*) en el Mediterráneo occidental en la pesquería de palangre de superficie de pez espada (*Xiphias gladius*). *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 46 (4): 446-454.
- 1997c. Relación entre las poblaciones de la tortuga boba (*Caretta caretta*) procedentes del Atlántico y del Mediterráneo en la región del estrecho de Gibraltar y áreas adyacentes. *Revista Española de Herpetología*, 11: 91-98.
- 2004. Sea turtles of the Mediterranean Sea: population dynamics, sources of mortality and relative importance of fisheries impacts. *FAO Fisheries Report.*, 738, Suppl: 27-84.
- CAMIÑAS, J.A., ALOT, E. & RAMOS, A. 1986b. Informe sobre la pesca de túnidos y especies afines en el Mediterráneo y región suratlántica española. Colección de datos del año 1984. *Informes Técnicos del Instituto Español de Oceanografía*, 49: 1-56.
- 1986c. La pesquería española de atún blanco en el Mediterráneo. Año 1984. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 25: 149-153.
- CAMIÑAS, J.A., CANO, N., CORTÉS, M<sup>a</sup>.D., GARCÍA, A., DÍAZ DEL RÍO, V. & PÉREZ-RUBÍN, J. 1995. Variación estacional de parámetros físicos, químicos, y biológicos marinos en el mar de Alborán (zona norte). In: *1 Congreso Ibérico de Plancton (Coimbra, Portugal)*: CO-2.
- 1998. Ecomálaga: an ecosystem analysis of the Mediterranean coast around Málaga, Spain. *Journal of Coastal Conservation*, 4: 43-50.
- CAMIÑAS, J.A. & CORTÉS, M<sup>a</sup>. D. 1986. Sobre los quetognatos neríticos del mar de Alborán. Relaciones entre la diversidad y los parámetros ambientales. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 3 (1): 23-28.
- CAMIÑAS, J.A. & RAMOS, A. 1987. El atún blanco (*Thunnus alalunga*) en las pesquerías españolas mediterráneas. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 26 (2): 257-261.
- CAMIÑAS, J.A., RAMOS, A. & ALOT, E. 1986c. Las pesquerías españolas de pequeños túnidos en el Mediterráneo. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 35: 249-257.
- CAMIÑAS, J.A., REY, J.C., RAMOS, A. & ALOT, E. 1986a. Captures de requins associes a la pecherie espagnole de palangre en Mediterranee occidentale de 1984-1985. II Aspects biologiques. *Rapports et Proces Verbaux. CIESM*: 1.
- CAMIÑAS, J.A., SERNA, J.M. & ALOT, E. 1992. Loggerhead (*Caretta caretta*) frequency observed in the Spain surface long line fishery in the western. Mediterranean sea during 1989. *Rapports et Proces Verbaux. CIESM*, 5 (33): 286.
- CANO, N., FERNÁNDEZ DE CASTILLEJO, F. & GARCÍA LAFUENTE, J. 1994. Variaciones anuales e interanuales de la temperatura superficial en el mar de Alborán. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 150: 1-24.
- CARBONELL, A. & JANSÁ, J. 1983. Zooplankton de la plataforma continental ibérica, desde la zona del golfo de Valencia hasta el estrecho de Gibraltar. In: *Estudio oceanográfico de la plataforma continental*. J. Castellví (ed.): 415-459.
- COOKE, S., FULTON, E., SAUER, W., LYNCH, A., LINK, J., KONING, A., JENA, J., SILVA, L., KING, A., KELLY, R., OSBORNE, M., NAKAMURA, J., PREECE, A., HAGIWARA, A., FORSBERG, K., KELLNER, J., COSCIA, I., HELYAR, S., BARANGE, M., NYBOER, E., WILLIAMS, M., CHUENPAGDEE, R., BEGG, G., & GILLANDERS, B. 2023. Towards vibrant fish populations and sustainable fisheries that benefit all: learning from the last 30 years to inform the next 30 years. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 33: 317-347. <https://doi.org/10.1007/s1160-023-09765-8>
- CORT, J.L. & REY, J.C. 1984. Distribución geográfica de atún rojo (*Thunnus thynnus*) juvenil del Atlántico este, Mediterráneo occidental y Adriático. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 20 (2): 298-318.

- 1985. Análisis de los datos de marcado del atún rojo (*Thunnus thynnus*) en el Atlántico este y Mediterráneo, migración, crecimiento y mortalidad. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 22: 213-239.
- CORT, J.L. & SERNA, J. M. 1994. Revisión de los datos de marcado / recaptura de atún rojo (*Thunnus thynnus*) en el Atlántico este y Mediterráneo. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 42 (1): 255-259.
- CORTÉS, M<sup>a</sup>.D., GIL, J. & GARCÍA, A. 1985. General distribution of chlorophyll, temperature and salinity in the Northwestern sector of the Alboran Sea (August, 1982). *Rapports et Proces Verbaux. CIESM*, 29 (9).
- CORTÉS, M<sup>a</sup>.D. & VARELA, M. 1992. Variación espacio temporal de parámetros físico-químicos y biológicos en la ría de Huelva y área de influencia en el período 1987-1991. *Informes Técnicos del IEO*, 138: 1-103.
- CRESPO, J. & REY, J.C. 1976. Serie histórica de capturas y esfuerzo de la almadraba "Aguas de Ceuta". *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 5 (2): 258-260.
- CUSHING, D. H. 1978. *Ecología marina y pesquerías*. Editorial Acribia, Zaragoza.
- DÍAZ DEL RÍO, V. 2014: De la geología marina a las geociencias: 33 años en Málaga. In: PÉREZ-RUBÍN, J.P. (ed.): *100 años investigando el mar. El IEO en su centenario (1914-2014)*. IEO (ed.), Madrid: 106-116.
- DURÁN, M. 1963. Nota sobre los copépodos planctónicos del Mediterráneo occidental y mar de Alborán. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 112: 1-31.
- FERNÁNDEZ CREHUET, R. & VAL, M.<sup>a</sup> J. 1960a. Observaciones oceanográficas en la bahía de Málaga (marzo 1955 a marzo 1957). *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 98: 1-29.
- 1960b. Estudio preliminar sobre la biometría, biología y variación del contenido graso del boquerón (*Engraulis encrasicolus*) de Málaga. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 99: 1-28.
- 1966. Contribución al estudio biológico-químico del salmonete de roca (*Mullus surmuletus*) y del de fango (*Mullus barbatus*) de Málaga. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 124: 1-25.
- 1973. Consideraciones biológico-químicas sobre la sardina (*Sardina pilchardus*) normal y parasitada de Málaga. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 160: 1-24.
- FERNÁNDEZ DE CASTILLEJO, F. 1973. Constantes armónicas de marea de la zona del estrecho de Gibraltar. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 169: 1-37.
- 1975. Variaciones estacionales de temperatura a lo largo del litoral meridional de la península Ibérica. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 187: 1-53.
- FERNÁNDEZ DE CASTILLEJO, F., GARCÍA-LAFUENTE, J. & GARCÍA-FERNÁNDEZ, M<sup>a</sup>.J. 1987. Resultados de la red mareográfica en el estrecho de Gibraltar. *Revista de Geofísica*, 43: 37-56.
- FRANCO, I. & MAS, J. 1997. Avistamientos de cetáceos en el mar de Alborán (Mediterráneo occidental), julio de 1993. In: RUBÍN, J. P. (ed.): *La influencia de los procesos fisicoquímicos y biológicos en la composición y distribución del ictioplancton estival en el mar de Alborán y estrecho de Gibraltar. Publicaciones Especiales del Instituto Español de Oceanografía*, 24: 65-73.
- FURNESTIN J., RODRÍGUEZ-RODA, J. & ESTABLIER, R. 1968. La sardina marroquí y su pesca. Migraciones tróficas y genéticas en relación con la hidrología y su plancton. *Símpoio sobre los recursos vivos de la plataforma continental africana desde Gibraltar al Cabo Verde (Santa Cruz de Tenerife, 25-28 marzo 1968)*. FAO (ed.), Roma.
- GARCÍA, A. & CAMIÑAS, J.A. 1985. Coastal variability of zooplankton biomass in the NW sector of the Alboran Sea. *Rapports et Proces Verbaux. CIESM*, 29 (8): 135-136.
- GARCÍA, A. & RUBÍN, J.P. 1985. General characteristics of the neritic ichthyoplankton of the northwestern sector of the Alboran Sea in August, 1982. *Rapports et Proces Verbaux. CIESM*, 29(9): 325-330.
- 1986a. Observations on surface temperature and zooplanktonic biomass registered during sardine ichthyoplankton surveys (March, 1982 and November, 1984) in the Alboran Sea coast. *Rapports et Proces Verbaux. CIESM*, 30(2).

- 1986b. Sardine spawning grounds off the northern Alboran Sea coasts on a 1982 and a 1984 ichthyoplankton surveys. *Rapports et Proces Verbaux. CIESM*, 30 (2).
- 1988. Some data on the reproductive biology of *Sardina pilchardus* from the coast of Málaga (SW Spain), March 1983-May 1984. *Rapports et Proces Verbaux. CIESM*, 31 (2): 1-2.
- GARCÍA, A., CRESPO, J. & REY, J.C. 1981b. A contribution to the knowledge of the southern part of Spain's Mediterranean coastal zone including a description of a beach seine fishery. *Etudes et Revues FAO (CGPM)*, 58: 139-155.
- GARCÍA, A., PALOMERA, I., RUBÍN, J.P., PÉREZ, N., GIOVANARDI, O. & RUBIÉS, P. 1995. Daily egg production spawning biomass of the Northwestern Mediterranean Anchovy, during 1993 (Catalán Sea, Gulf of Lions and Ligurian-N Tyrrhenian Seas). *Rapports et Proces Verbaux. CIESM*, 34: 243.
- GARCÍA, A., RODRÍGUEZ, J., CANO, N. & RODRÍGUEZ, V. 1981a. Relations entre l'hydrographie et le zooplancton dans le secteur nordoccidental de la mer d'Alborán. I. Caracteristiques generales, copepodes et ichthyoplankton. *Rapports et Proces Verbaux. CIESM*, 27 (7): 133-135.
- GARCÍA, A., RUBÍN, J.P. & RODRÍGUEZ, J. M<sup>a</sup>. 1987. La puesta de la sardina en el mar de Alborán en noviembre de 1984 (resultados de la campaña "Ictio.Med. 84"). *Informes Técnicos del Instituto Español de Oceanografía*, 51: 1-18.
- 1988. La distribución de las áreas de puesta y cría de la sardina (*S. pilchardus*) en el sector noroccidental costero del mar de Alborán, en marzo de 1982, complementado con información adicional de parámetros biológicos y físico-químicos. *Informes Técnicos del Instituto Español de Oceanografía*, 59: 1-24.
- GARCÍA-LAFUENTE, J. 1986. *Variabilidad del nivel del mar en el estrecho de Gibraltar: mareas y oscilaciones residuales*. Tesis doctoral, Universidad de Málaga. Colección Tesis Doctorales IEO, Madrid.
- GARCÍA-LAFUENTE, J. & ADMETLLA, R. 1983. Estudio comparativo de niveles medios del mar entre diversos puertos del sur de España. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 1(1): 100-114.
- GIL, J. 1992. Consideraciones sobre el hábitat medioambiental de los cardúmenes de sardina en la plataforma continental mediterránea española y golfo de León. *Informes Técnicos del Instituto Español de Oceanografía*, 114: 1-73.
- GIL DE SOLA, L. 1994. Ictiofauna demersal de la plataforma continental del mar de Alborán (Mediterráneo suroccidental ibérico). *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 10 (1): 63-79.
- GILA, F. 1924. Variaciones de salinidad y oxígeno disuelto en el agua de mar de la bahía de Algeciras, durante la campaña con el *Averroes*. *Notas y Resúmenes*, 2 (7): 1-60.
- GIRAL, J., 1928. Estudios prácticos en el Laboratorio de Málaga del IEO. *Boletín de Pesca*, 13 (142): 178.
- GIRÁLDEZ, A. & ABAD, R. 1991. La pesquería de cerco en la región surmediterránea en 1989-1990. *Informes Técnicos del Instituto Español de Oceanografía*, 105: 1-31.
- 1995. Aspects on the reproductive biology of the Western Mediterranean anchovy from the coasts of Málaga (Alboran Sea). *Scientia Marina*, 59 (1): 15-23.
- GUERRA, A. & PREGO, R. 2003. *El Instituto de Investigaciones Pesqueras. Tres décadas de historia de la investigación marina española*. CSIC, Madrid.
- HAMRE, J., LOZANO, F., RODRÍGUEZ-RODA, J. & TIEWS, K. 1965. Report from the Bluefin Tuna Working Group: On the Development of the Bluefin Tuna Fisheries from 1950-1964 and further Observations on the Size Composition of Bluefin Tuna Catches. *International Council for the Exploration of the Sea: Scombriform Fish Committee*, 46: 1-30.
- 1966a. Second Report from the Bluefin Tuna Working Group: On the Development of the Bluefin Tuna Fisheries from 1950 to 1964 and further Observations on the Size Composition of Bluefin Tuna. *Statistical News Letters*, 26: 1-34.
- 1966b. Third Report from the Bluefin-Tuna Working Group: Data collection from 1965. *International Council for the Exploration of the Sea: Scombriform Fish Committee*, 1: 1-15.

- 1966c. Third Report from the Bluefin Tuna Working Group. Observations on the size composition of bluefin tuna catches from 1965-1966. *ICES, State News Letters*, 38: 1-27.
- 1966d. Report from the Bluefin-Tuna Working Group: Data collection from 1966. *International Council for the Exploration of the Sea: Pelagic Fish (Southern) Committee*, 2: 1-12.
- HAMRE, J., MAURIN, J., RODRÍGUEZ-RODA, J. & TIEVS, K. 1968a. Report from the Bluefin-Tuna Working Group: Observations on the Size-Composition of Bluefin Tuna Catches from 1967. *International Council for the Exploration of the Sea: Pelagic Fish (Southern) Committee*, 3: 1-16.
- 1969. Report from the Bluefin-Tuna Working Group: Observations on the Size-Composition of Bluefin Tuna Catches from 1968. *International Council for the Exploration of the Sea: Pelagic Fish (Southern) Committee*, 2: 1-16.
- 1970. Report from the Bluefin Tuna Working Group: Observations on the Size-Composition of Bluefin Tuna Catches from 1969. *International Council for the Exploration of the Sea: Pelagic Fish (Southern) Committee*, 2: 1-14.
- 1971. Fourth Report of the Bluefin Tuna Working Group: Observations on the size composition of Bluefin Tuna catches from 1967 to 1969. *Cooperative research report ICES. Series, A* 23: 1-49.
- HELDT, H. 1926. Résumé de nos connaissances actuelles sur le thon rouge (*Thunnus thynnus*). *Bulletin Station Océanographique de Salambó*, 5.
- HJORT, J. 1914. Fluctuations in the Great Fisheries of Northern Europe. *Rapports et Proces Verbaux. Réun. ICES*, 20: 1-13.
- IEO. 1929. Consejo Internacional para la Exploración del mar (Reunión en Londres, abril de 1929). *Boletín de Pesca*, 14 (154): 1-16.
- 2012. *Estrategia Marina. Demarcación Levantino-Balear. Parte I. Marco general*. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Madrid.
- LAGO DE LANZÓS, A. & SOLÁ, A. 1986. Spawning areas in the Spanish Mediterranean Sea in spring, 1982. *Rapports et Proces Verbaux. CIESM*, 30 (2): 1-2.
- LOZANO, F. 1941. Bibliografía referente a los huevos y a las puestas de los peces, comprendida entre 1900 y 1924. *Anales del Instituto José de Acosta*, 1: 1-26.
- 1945. Notas sobre algunas fases del desarrollo embrionario de la musola (*Mustelus mustelus*). *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 123: 1-15.
- 1950a. Datos sobre la repartición geográfica de las especies de peces de la costa NW. de África. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Sección Biología*, 48: 5-14.
- 1950b. Notas sobre el bonito del Norte o albacora (*Germo alalunga*) de Galicia. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 36: 1-13.
- 1953. Notas sobre una campaña de prospección pesquera en la mar Chica de Melilla. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 64: 1-37.
- 1957. Notes on the Biology and fishing of tuna. *Proceedings and technical papers, CGPM-FAO*, 4.
- 1958. Los escómbridos de las aguas españolas y marroquíes y su pesca. *Trabajos del Instituto Español de Oceanografía*, 25: 1-254.
- 1959a. Etude critique des appareils de sondage employés pour la détection des thons. *Proceedings and technical papers, CGPM-FAO*, 5: 91-99.
- 1959b. Application des échosondeurs à l'étude des migrations des thons. *Proceedings and technical papers, CGPM-FAO*, 5: 101-104.
- 1966. Atunes, albacoras, caballas y especies afines de interés para la industria pesquera española. *Publicaciones Técnicas de la Junta de Estudios de Pesca*, 5: 37-79.
- 1967. Los peces Clupeiformes de interés para la industria pesquera española. *Publicaciones Técnicas de la Junta de Estudios de Pesca*, 6: 245-257.
- 1968. Connaissances actuelles sur la biologie des tonnides, dans le plateau continental du Maroc Atlantique. *ICES Symposium sur les Ressources Vivantes du Plateau Continental Africain du Détroit de Gibraltar au Cap Vert*, 40: 1-8.
- 1970a. *Oceanografía, biología marina y pesca*. Tomo I. Ed. Paraninfo, Madrid.

- 1970b. Características zoogeográficas de la fauna ictiológica de las costas mediterráneas ibéricas y marroquíes (mar de Alborán y estrecho de Gibraltar), y su comparación con la fauna atlántica. *Anales de la Universidad de La Laguna*, 8: 3-38.
- 1970c. Connaissances actuelles sur la biologie des thonidés dans le plateau continental du Maroc atlantique. *Rapports et procès-verbaux des réunions ICES*, 159: 154-164.
- LOZANO REY, L. 1921. Datos para la ictiología marina de Melilla. *Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 12: 121-204.
- 1923. Sobre la campaña ictiológica realizada en Melilla. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 23: 113-116.
- 1929. Los Clupeidos de la península Ibérica y del Rif. *Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 15: 647-666.
- 1934. Relations existantes entre la faune ichthyologique marine de L'Espagne par rapport à celles du Maroc, les Canaries et la côte du Sahara. *Association Francaise por l'Avancement des Sciences. Compte-Rendu de la 58è Session, Congrès de Rabat*: 259-260.
- 1950. Etude systématique des Clupéidés et des Engraulidés de l'Espagne, du Maroc et du Sahara Espagnols. *Rapports et procès-verbaux des réunions ICES*, 126 (2): 7-20.
- MAFALDA, P. & RUBÍN, J.P. 2006. Interannual variation of larval fish assemblages in the Gulf of Cádiz (SW Iberian Peninsula). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49 (2): 287-296.
- MAFALDA, P., RUBÍN, J.P. & SOUZA, C. 2007. Mesozooplankton composition and distribution in relation to oceanographic conditions in the Gulf of Cádiz, Spain. *Revista UDO Agrícola [Venezuela]*, 7 (1): 274-284.
- 2008. Relación entre las masas de agua y la composición y distribución de las larvas de peces en el mar de Alborán (Mediterráneo occidental) y estrecho de Gibraltar. *Revista de Biología Marina y Oceanografía [Chile]*, 43 (1): 41-50.
- MARTÍNEZ DEL MORAL, R. 1927a. Observaciones en la zona del estrecho de Gibraltar. *Boletín de Pesca*, 127: 89-90.
- 1927b. Observaciones en el estrecho de Gibraltar. *Boletín de Pesca*, 129: 147-148.
- MARTÍN-VIDE, J. (ed.). 1997. *Avances en climatología histórica en España*. Oikos-tau, Barcelona.
- MASSUTÍ, M. 1946. Investigación sobre el alimento de la sardina de Galicia y Málaga (1940-1944). *Publicaciones del Instituto de Biología Aplicada*, 1: 79-127.
- MASSUTÍ, M. & NAVARRO, F.P. 1950. Tintínidos y copépodos planctónicos del mar de Alborán. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 37: 1-28.
- MEJUTO, J., GARCÍA, B. & SERNA, J. M. 2001. Standardized catch rates for the North and the South Atlantic swordfish (*Xiphias gladius*) from the Spanish longline fleet for the period 1983-1999. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 52: 1264-1274.
- MEJUTO, J., IGLESIAS, S; REY, J. C. & ALOT, E. 1988. Relaciones talla-peso del pez espada (*Xiphias gladius*) en las áreas BIL 94 y BIL 95, por estratos espacio-temporales. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 27: 214-221.
- MEJUTO, J. & SERNA, J.M. 1995. Standardized catch rates in number and weight for the swordfish (*Xiphias gladius*) from the Spanish longline fleet in the Mediterranean Sea, 1988-1993. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 44 (1): 124-129.
- 1997. Updated standardized catch rates by age for the swordfish (*Xiphias gladius*) from the Spanish longline fleet in the Atlantic, using commercial trips from the period 1983-1995. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 46 (3): 323-335.
- MENÉNDEZ N. 1955. El estrecho de Gibraltar, clave de la oceanografía de sus mares adyacentes. In: *La comunicaciones euroafricanas a través del estrecho de Gibraltar*, vol. 2. Instituto de Estudios Africanos, Madrid.
- MILLÁN, M. 1992. Descripción de la pesquería de cerco en la región Sur-atlántica española y Atlántico-Norte marroquí. *Informes Técnicos Instituto Español Oceanografía*. 136: 1-70.
- MIQUEL, J., ABAD, R., ÁLVAREZ, F. & MORILLAS, A. 1990. Resultados de la campaña de evaluación acústica "Ecomed 88". *Rapport Pêches FAO*, 447: 221- 236.
- MIRANDA, Á. 1920. Trabajos oceanográficos en Málaga (mayo-octubre 1919). *Boletín de Pesca*, 48-52: 265-272.



- 1921. Notas de estadística de pesca en la costa andaluza. *Boletín de Pesca*, 56-58: 121-127.
- 1923. La pesca marítima en España en 1920: costas mediterráneas del sur y Marruecos español. *Boletín de Pesca*, 77-80: 77-110.
- 1925a. Pesca con palangre en Málaga. *Boletín de Pesca*, 111: 345-349.
- 1925b. El arte de pesca almadraba. *Boletín de Pesca*, 102: 47-50.
- 1927a. La pesca en Málaga. *Boletín de Pesca*, 131: 205.
- 1927b. La pesca del atún en España. *Resultado de las Campañas realizadas por Acuerdos Internacionales*, 4: 1-52.
- 1928a. Trabajos de los laboratorios costeros: Málaga (enero 1928). *Boletín de Pesca*, 139: 84-86.
- 1928b. Trabajos de los laboratorios costeros: Málaga (febrero 1928). *Boletín de Pesca*, 140: 123.
- 1928c. Trabajos de los laboratorios costeros: Málaga (marzo 1928). *Boletín de Pesca*, 142: 179-189.
- 1928d. Trabajos de los laboratorios costeros: Málaga (abril-mayo 1928). *Boletín de Pesca*, 143: 197-204.
- 1928e. Trabajos de los laboratorios costeros: *Boletín de Pesca*, 144: 239-242.
- 1929a. Investigaciones e informes de los laboratorios costeros: Málaga. *Boletín de Pesca*, 151: 81-88.
- 1929b. Investigaciones e informes de los laboratorios costeros, Málaga. *Boletín de Pesca*, 155: 52-59.
- 1929c. Investigaciones e informes de los laboratorios costeros, Málaga. *Boletín de Pesca*, 156: 65-79.
- 1929d. Investigaciones e informes de los laboratorios costeros, Málaga. *Boletín de Pesca*, 158: 191-196.
- 1929e. Investigaciones e informes de los laboratorios costeros, Málaga. *Boletín de Pesca*, 159: 205-210.
- 1930a. Investigaciones e informes de los laboratorios costeros, Málaga. *Boletín de Oceanografía y Pesca*, 166: 170-178.
- 1930b. Investigaciones metódicas realizadas en 1928 en el Laboratorio de Málaga. *Biología aplicada. Notas y Resúmenes*, 37: 1-26.
- 1931. Investigaciones biológicas realizadas en el laboratorio de Málaga durante el año 1930. *Notas y Resúmenes*, 52: 1-14.
- NAVARRO, F.P. 1942. Bibliografía para un catálogo de la fauna y flora del mar de Baleares. *Trabajos del Instituto Español de Oceanografía*, 15: 1-92.
- NAVARRO, F.P. & OLIVER, M. 1959. Note sur la ponte de la sardine en mer d'Alboran et mer d'Espagne: oeufs et larves dans le plancton (janvier-fevrier 1959). *Rapports et Proces Verbaux. CIESM*: 1-5.
- OCEAN PAST INITIATIVE, 2018. Tracing human interactions with marine ecosystems through deep time: implications for policy and management. In: 'Oceans Past VII'. *International Conference in Bremerhaven, Germany* (22-26 octubre 2018). [<https://www.awi.de/forschung/besondere-gruppen/wissensplattform-erde-und-umwelt/opp7.html>]. [<https://www.tcd.ie/history/opi/>]
- OLIVER, M. 1955. La ponte de la sardine (*S. pilchardus*) dans le detroit de Gibraltar, la mer d'Alboran, les eaux du levant espagnol et des iles Baleares. *CGPM. Débats et documents techniques*, 3: 103-130.
- 1961. Nouveaux renseignements sur la presence d'oeufs et larves de sardine, *Sardina pilchardus*, dans la Mediterranee occidentale. *Rapports et Proces Verbaux. CIESM*, 16(1): 363-365.
- OLIVER, P. & PASTOR, X. 1986. Desarrollo de los programas de evaluación de stocks del área mediterránea (división estadística 37.1) del IEO en el periodo 1984-1985. *FAO Fisheries Report*, 347: 41-48.



- OLIVER, P., PASTOR, X., ÁLVAREZ, F. & ASTUDILLO A. 1983. Preliminary acoustic assessment of the coastal pelagic fish stocks of the Spanish Alboran Sea, with special reference to the sardine (may 1982). *FAO Fisheries Report*, 277: 83-94.
- OTERO, E. & VAL, M<sup>a</sup>.J. 1943. Influencia del contenido graso de las especies en la salazón del pescado. *Notas y Resúmenes*, 2 (112): 1-16.
- OTERO, E., VAL, M<sup>a</sup>.J. & GARCÍA PINEDA, M<sup>a</sup>.D. 1946. Estudio analítico del aceite de bonito, *Germo alalunga*. Distribución esquemática de sus componentes. *Notas y Resúmenes*, 138: 1-6.
- PARADA, M. 1995. *Desarrollo de algoritmos para la obtención de mapas de temperatura superficial a partir de imágenes de satélite. Estudio de las estructuras oceanográficas en el mar de Alborán y el estrecho de Gibraltar*. Tesis doctoral. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria.
- PAULSEN, O. 1928. Notas generales sobre el microplancton. *Boletín de Pesca*, 147: 325-342.
- 1930: Etudes sur le microplancton de la mer d'Alboran. *Trabajos del Instituto Español de Oceanografía*, 4: 1-108.
- PAULY, D. 1995. Anecdotes and the shifting baseline syndrome of fisheries. *Trends in Ecology & Evolution*, 10 (10): 430.
- PÉREZ-RUBÍN, J.P. 1984. *Contribución al estudio del ictioplancton del sector noroccidental del mar de Alborán* (agosto, 1982). Memoria de Licenciatura. Universidad de La Laguna (Tenerife).
- 1996. *El ictioplancton del mar de Alborán. Relación de su distribución espacio-temporal y composición, con diferentes variables ambientales y con la distribución de los peces adultos*. Tesis doctoral. Universidad de Málaga. DOI: 10.13140/2.1.4927.7440.
- 2008a. Las pesquerías y el calentamiento oceánico (1920-1940). In: *Un siglo de historia oceanográfica del golfo de Vizcaya (1850-1950)*. Ciencia, técnica y vida en sus aguas y costas. Aquarium de San Sebastián: 108-111.
- 2008b. Las investigaciones biológico-pesqueras de Joaquín de Borja en el mar Catalán (1891-1924) y el pontón oceanográfico *Cocodrilo*. *Drassana. Revista del Museu Marítim de Barcelona*, 16: 99-117.
- 2011. Centenario del Centro Oceanográfico de Málaga. *Pioneras investigaciones en el mar de Alborán, Estrecho y golfo de Cádiz*. Málaga, IEO (ed.).
- 2013. Inception and Development of Oceanographic Chemistry in Spain (1911-1931). In: GROEBEN C. (ed.). *Places, People, Tools: Oceanography in the Mediterranean and Beyond. Proceedings of the Eighth International Congress for the History of Oceanography* (Nápoles, 2008), Giannini Editore: 49-62.
- 2014a. El Centro Oceanográfico de Málaga: 1913-1985. In: PÉREZ-RUBÍN, J.P. (ed.): *100 años investigando el mar. El IEO en su centenario (1914-2014)*. IEO (ed.), Madrid: 371-387.
- (ed.). 2014b. *100 años investigando el mar. El IEO en su centenario (1914-2014)*. IEO (ed.), Madrid
- 2014c. Las primeras colecciones de la fauna y flora marinas del Centro Oceanográfico de Málaga del IEO (1908-1960) en el escenario nacional. *Boletín Real Sociedad Española de Historia Natural. Secc. Aula, Museos y Colecciones*, 1: 57-72.
- 2014d. Las colecciones marinas institucionales no docentes en Madrid (1776-1893). *Boletín Real Sociedad Española de Historia Natural. Secc. Aula, Museos y Colecciones*, 1: 91-112.
- 2015. La oceanografía Ángeles Alvario (1916-2005): desde Galicia para el mundo. *Revista Real Academia Galega de Ciencias*, 34: 5-60.
- 2017. 150 años de evolución de la cartografía nacional de la vida submarina y el impulso con el Instituto Español de Oceanografía (1866-2016). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Sección Geología*, 111: 25-51.
- 2020. Investigaciones ictiológicas y pesqueras de la familia Lozano en el Museo Nacional de Ciencias Naturales y su faceta divulgadora (1912-1970). In: *Del elefante a los dinosaurios. 45 años de historia del Museo Nacional de Ciencias Naturales (1940-1985)*. MARTÍN ALBALADEJO, C. (ed.). Ediciones Doce Calles, Aranjuez, Madrid.

- 2021. A Historical Approach to Living Resources on the Spanish Coasts from the Alboran Sea Between the Sixteenth and Twentieth Centuries. In: *Alboran Sea Ecosystems and Marine Resources*. BÁEZ J. C., VÁZQUEZ J.-T. & CAMIÑAS J. A. (eds.): 775-795. Springer Nature, Suiza.
- PÉREZ-RUBÍN, J. & ÁLVAREZ, F. 2021. Contribución del Instituto Español de Oceanografía a la Comisión Internacional para la Exploración Científica del Mediterráneo (CIESM): 1919-2019. *Boletín Real Sociedad Española de Historia Natural*, 115: 187-208.
- RAMOS, F. 2014. El Centro Oceanográfico de Cádiz (1992-2013). In: PÉREZ-RUBÍN, J. (ed.). 2014. *100 años investigando el mar. El IEO en su centenario (1914-2014)*: 475-488.
- RAMOS, A., ALOT, E. & CAMIÑAS, J. A. 1986. Relación talla peso de la muela, *Auxis thazard*, para el Atlántico y Mediterráneo. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 25: 265-267.
- RENN, J. 2018. The evolution of knowledge: Science in the Anthropocene. *HoST, Journal of History of Science and Technology*, 12: 1-22. DOI 10.2478/host-2018-0001
- REY, J. C. 1980. Descripción de la pesquería de atún rojo en el Mediterráneo español. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 11: 399-400.
- 1983. El paso del atún rojo *Thunnus thynnus* a través del estrecho de Gibraltar y su relación con la hidrología. Esquemas de migración. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 1 (1): 85-94.
- 1988. Comentarios sobre las áreas de reproducción del pez espada (*Xiphias gladius*) en el Atlántico y Mediterráneo. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 27: 180-193.
- REY, J. C. & ALOT, E. 1983. Contribución al estudio de la pesquería de palangre de pez espada (*Xiphias gladius*) en el Mediterráneo occidental. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 30.
- 1987. Producción de las almadras españolas durante 1986. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 28: 309-313.
- 1988. Captura de estadios postlarvarios [juveniles] de pez espada (*Xiphias gladius*) en el oeste del Mediterráneo occidental. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 27: 178-179.
- REY, J. C., ALOT, E. & CORT, J. L. 1987b. Análisis de las capturas de atún rojo (*Thunnus thynnus*) por las almadras españolas en 1984 y 1985. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 26 (2): 300-306.
- REY, J. C., ALOT, E. & RAMOS, A. 1984. Sinopsis biológica del bonito, *Sarda sarda*, del Mediterráneo y Atlántico Este. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 20 (2): 469-502.
- 1986b. Crecimiento del bonito (*Sarda sarda*), en las áreas atlántica y mediterránea adyacentes al estrecho de Gibraltar. *Investigación Pesquera*, 50 (2): 179-185.
- 1987c. Estructura demográfica de las capturas españolas de atún rojo (*Thunnus thynnus*) en el Mediterráneo durante 1985. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 26: 308-313.
- REY, J. C., ALOT, E., RAMOS, A. & CAMIÑAS, J. A. 1987a. Pesquería española de pez espada con palangre en el Mediterráneo en 1985. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 26 (2): 402-408.
- REY, J. C., CAMIÑAS, J. A., ALOT, E. & RAMOS, A. 1986a. Captures de requins associés à la pêche espagnole de palangre en Méditerranée occidentale de 1984-1985. I.- Aspects halieutiques. *Rapports et Procès Verbaux. CIESM*: 240.
- REY, J. C. & CENDRERO, O. 1981. Nouvelles informations sur cétacés et pinnipèdes vus et échoués sur les côtes espagnoles en 1980, et trouvailles en 1981. *ICES Comité de Mammifères Marins Council Meeting*, CM1981/N: 3.
- 1982. Les mammifères marins trouvés sur les côtes espagnoles en 1981. *ICES Comité des Mammifères Marins Council Meeting*. CM1982/N, 6: 1-3.
- REY, J. C. & CORT, J. L. 1978a. Campaña piloto de marcado de túnidos en la almadra "Aguas de Ceuta". Octubre 1978. *Colección Documentos Científicos ICCAT*: 121-123.
- 1978b. Nota sobre los primeros resultados de la campaña de marcado de túnidos frente al litoral de Castellón. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 3 (256): 140-142.

- 1978c. Resultados de la campaña de prospección y marcado de atún rojo juvenil (*Thunnus thynnus*) en la costa mediterránea española. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 299-302.
- 1981. Migración de bonitos (*Sarda sarda*) y bacoreta (*Euthynnus alleteratus*) entre el Mediterráneo y el Atlántico. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 15 (2): 346-347.
- 1985a. Resultados de las campañas de marcado de túnidos durante 1982 a 1984 en el golfo de Vizcaya y Mediterráneo. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 23 (2): 373-375.
- 1985b. Reclutamiento del atún rojo (*Thunnus thynnus*) juvenil (clase de edad 0) en las pesquerías del Atlántico Este. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 22: 209-212.
- REY, J.C., CRESPO, J. & CAMIÑAS, J.A. 1977a. Producción de las almadrabas españolas mediterráneas durante el año 1975. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 6 (2): 253-255.
- 1977b. Datos sobre el pez espada (*Xiphias gladius*) pescado por la flota española durante 1975. *Colección Documentos Científicos*, 6 (2).
- ROCA, V. & CAMIÑAS, J.A. 2000a. Informe sobre la campaña de marcado de tortugas marinas en España: Periodo 1990-1998. *Ecología*, 14: 331-334.
- 2000b. Primeros resultados del desarrollo del programa de marcado de tortugas marinas en España. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 11 (1): 47-49.
- RODIONOV, S. N. & KROVININ, A.S. 1992. The 1980s in the context of climatic changes in the North Atlantic region. *ICES Marine Science Symposia*, 195: 93-102.
- RODRÍGUEZ, J. 1983a. Estudio de una comunidad planctónica nerítica en el mar de Alborán: II.- Ciclo del zooplancton. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 1(1): 19-44.
- 1983b. Estudio de una comunidad planctónica nerítica en el mar de Alborán. I.- Ciclo de los factores ambientales y fitoplancton. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 339 (7): 98-113.
- RODRÍGUEZ, J.M<sup>a</sup>. 1990. Contribución al conocimiento del ictioplancton del mar de Alborán. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 6(1): 1-20.
- RODRÍGUEZ, J., GARCÍA, A. & RODRÍGUEZ, V. 1982. Zooplanktonic communities of the divergence zone in the Northwestern Alboran Sea. *Marine Ecology*, 3 (2): 133-142.
- RODRÍGUEZ, J.M<sup>a</sup>. & RUBÍN, J.P. 1986a. The ichthyoplankton captured in nine fixed stations located at the bay of Málaga, from May to December of 1977. *Rapports et Proces Verbaux. CIESM*, 30(2).
- 1986b. The sardine and anchovy ichthyoplankton captured in nine fixed stations located at the bay of Málaga, from May to December in 1977. *Rapports et Proces Verbaux. CIESM*, 30 (2).
- RODRÍGUEZ-RODA, J. 1955. Estadísticas de pesca: información que deberían proporcionar al biólogo. *Reunión sobre Productividad y Pesquerías*, 2: 2-5.
- 1957a. Avance al estudio de la sardina, *Sardina pilchardus*, de Barbate y Larache y algunas consideraciones generales. *Reunión sobre Productividad y Pesquerías*, 3: 29-31.
- 1957b. Algunos datos biológicos y estadísticos del atún, *Thunnus thynnus*, de Barbate. *Reunión sobre Productividad y Pesquerías*, 3: 76-80.
- 1957c. Crecimiento relativo del atún, *Thunnus thynnus*, de Barbate (Costa sudatlántica española). *Investigación Pesquera*, 9: 33-64.
- 1958. Estudio comparativo del crecimiento de las sardinas, *Sardina pilchardus*, de Barbate y Larache. *Investigación Pesquera*, 13: 3-36.
- 1959a. Sardinas parasitadas por el copépodo *Peroderma cylindricum*, en las zonas de Barbate y Larache. *Investigación Pesquera*, 15: 125-129.
- 1959b. Aparición en la costa sudatlántica española de atunes marcados en Noruega. *Investigación Pesquera*, 14: 115-120.
- 1960a. Estudios sobre la sardina, *Sardina pilchardus*, de Barbate y Larache. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Sección biológica*, 58(2): 363-370.
- 1960b. Spanish Research on Tuna. 48 Reunion of the International Council for the Exploration of the Sea. *Communication*, 188: 1-4.

- 1960c. Marcación de atunes, *Thunnus thynnus*, en el golfo de Cádiz. *Reunión sobre Productividad y Pesquerías*, 4: 89-90.
- 1960d. Consideraciones sobre la biología del atún, *Thunnus thynnus*, de Barbate (costa sudatlántica de España). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Sección biológica*, 58(2): 347-362.
- 1960e. Estudios sobre la edad y crecimiento del atún, *Thunnus thynnus*, de Barbate. *Reunión sobre Productividad y Pesquerías*, 4: 78-81.
- 1963a. Investigación sobre túnidos. *Publicaciones Técnicas de la Junta de Estudios de Pesca*, 3: 39-77.
- 1963b. Resultados del programa de marcado de atún en aguas españolas. *FAO Fisheries Report*, 6(3): 1813-1822. *Experiencie paper* 45: 1-10.
- 1964a. Biología del atún, *Thunnus thynnus*, de la costa sudatlántica de España. *Investigación Pesquera*, 25: 33-146.
- 1964b. Talla, peso y edad de los atunes, *Thunnus thynnus*, capturados por la almadraba de Barbate (costa sudatlántica de España) en 1963 y comparación con el período 1956 a 1962. *Investigación Pesquera*, 26: 3-47.
- 1965a. Sobre las fluctuaciones en la producción de atunes de las almadrabas sudatlánticas. *Publicaciones Técnicas de la Junta de Estudios de Pesca*, 4: 205-209.
- 1965b. Consideraciones estadísticas y biológicas sobre la bacoreta, *Euthynnus alleteratus*, el bonito, *Sarda sarda* y la melva, *Auxis thazard*, capturados por las almadrabas españolas. *Reunión sobre Productividad y Pesquerías*, 5: 94-98.
- 1966a. El atún, *Thunnus thynnus*, de la costa sudatlántica de España en la campaña almadrabra del año 1964 y consideraciones sobre las fluctuaciones periódicas. *Investigación Pesquera*, 30: 9-35.
- 1966b. Estudio de los atunes, *Thunnus thynnus*, capturados en 1965, por la almadraba de Barbate (costa sudatlántica de España). *Investigación Pesquera*, 30: 483-496.
- 1966c. Continuación del plan de marcación de atunes, *Thunnus thynnus*, en el golfo de Cádiz, en 1965. *Publicaciones Técnicas de la Junta de Estudios de Pesca*, 5: 81-83.
- 1966d. Estudio de la bacoreta, *Euthynnus alleteratus*, bonito, *Sarda sarda*, y melva, *Auxis thazard*, capturados por las almadrabas españolas. *Investigación Pesquera*, 30: 247-292.
- 1967a. El atún, *Thunnus thynnus*, del sur de España, en la campaña almadrabra del año 1966. *Investigación Pesquera*, 31(2): 349-359.
- 1967b. Fecundidad del atún, *Thunnus thynnus*, de la costa sudatlántica de España. *Investigación Pesquera*, 31(1): 33-52.
- 1967c. La bacoreta, el bonito y la melva, de las almadrabas españolas. *Publicaciones Técnicas de la Junta de Estudios de Pesca*, 6: 235-245.
- 1968. Résumé de nos études biologiques et écologiques du thon rouge, *Thunnus thynnus*; thonnine, *Euthynnus alleteratus*; bonite à dos rayé, *Sarda sarda* et melva, *Auxis thazard*, capturés par les madragues espagnoles. *Symposium sur les ressources vivantes du plateau continental Atlantique Africain du détroit de Gibraltar au Cap Vert*.
- 1969a. El atún, *Thunnus thynnus*, del sur de España en la campaña almadrabra del año 1967, y estudio de la evolución de la pesquería de Barbate. *Investigación Pesquera*, 33(1): 87-96.
- 1969b. Resultados de nuestras marcaciones de atunes en el golfo de Cádiz durante los años 1960 a 1967. *Publicaciones Técnicas de la Junta de Estudios de Pesca*, 8: 153-157.
- 1969c. Los atunes jóvenes y el problema de sus capturas masivas. *Publicaciones Técnicas de la Junta de Estudios de Pesca*, 8: 159-162.
- 1970a. La sardina, *Sardina pilchardus*, del golfo de Cádiz. *Investigación Pesquera*, 34(2): 451-476.
- 1970b. El atún, *Thunnus thynnus*, del sur de España en la campaña almadrabra del año 1968 y su relación con la temperatura del agua del mar. *Investigación Pesquera*, 34(2): 157-170.

- 1970c. El atún, *Thunnus thynnus*, del sur de España en la campaña almadradera del año 1969 y su relación con la temperatura del agua del mar. *Investigación Pesquera*, 34(2): 503-514.
- 1971. Estudio de la sardina, *Sardina pilchardus*, capturada por la flota pesquera española en aguas de Larache (Marruecos). *Investigación Pesquera*, 35(2): 655-680.
- 1973. Las capturas de atún, *Thunnus thynnus*, por las almadrabas del sur de España en el año 1972 y variación del rendimiento en el periodo de 1962 a 1972. *International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas. Colección de documentos científicos*, 1: 385-395.
- 1974a. Present state of tuna fishery with trap in South Spain. *ICES, Pelagic Fish (Southern) Committee*, 8: 1-8.
- 1974b. Biología del atún, *Thunnus thynnus*, de las costas meridionales de España. *I Semana de Estudios Oceánicos (Puerto de Santa María, Cádiz, 4-9 noviembre 1974)*.
- 1975. Expedición científica para la identificación de zonas de puesta del atún, *Thunnus thynnus*. *Resultados Expediciones Científicas B/O Cornide de Saavedra*, 4: 113-130.
- 1977a. El boquerón, *Engraulis encrasicolus*, del golfo de Cádiz. *Investigación Pesquera*, 41(2): 523-542.
- 1977b. Análisis de la población de atunes, *Thunnus thynnus*, capturados por la almadraba de Barbate (golfo de Cádiz) durante los años 1963 a 1975. *Investigación Pesquera*, 41(2): 263-273.
- 1978. Rendimiento de las almadrabas del sur de España durante los años 1962 a 1977, en la pesca del atún *Thunnus thynnus*. *Investigación Pesquera*, 42 (2): 443-454.
- RODRÍGUEZ-RODA, J. & DÍCENTA, A. 1980. Áreas de puesta del atún, melva y bonito en las costas de España y Marruecos. *Colección Documentos Científicos ICCAT*: 278-283.
- ROULE, L. 1922. *Les poissons migrants leur vie et leur pêche. Un important problème d'histoire naturelle océanographique et économique*. Flammarion, ed. París.
- 1924. Étude sur les déplacements et la pêche du thon (*O. thynnus*) en Tunisie et dans la Méditerranée occidentale. *Bulletin Station Océanographique de Salambó*, 2.
- RUBÍN, J.P. 1991. Colección de los datos obtenidos en las campañas ictioplanctónicas [huevos y larvas de peces / oceanografía] realizadas por el Instituto Español de Oceanografía (IEO) en el Mediterráneo español en el período 1974-1990. Con un anexo sobre las prospecciones equivalentes del Instituto de Ciencias del Mar de Barcelona (ex Instituto de Investigaciones Pesqueras) durante 1972-1990. *Informe interno del IEO, IX/1991*. DOI: 10.13140/RG.2.2.22565.88802
- 1994a. Distribución cuantitativa del ictioplancton en los sectores norte y sur del mar de Alborán, en julio de 1992. In: RUBÍN, J. P. (ed.): El ictioplancton y el medio marino en los sectores norte y sur del mar de Alborán (Resultados de la campaña "Ictio.Alborán 0792"). *Informes Técnicos del Instituto Español de Oceanografía*, 146: 27-39.
- 1994b. Breve revisión bibliográfica de los muestreos de ictioplancton realizados en los sectores norte y sur del mar de Alborán, con atención especial a los que aportan información sobre el boquerón (*E. encrasicolus*) y la alacha (*S. aurita*). In: RUBÍN, J. P. (ed.): El ictioplancton y el medio marino en los sectores norte y sur del mar de Alborán (Resultados de la campaña "Ictio.Alborán 0792"). *Informes Técnicos del Instituto Español de Oceanografía*, 146: 41-52.
- 1994c.(ed.). El ictioplancton y el medio marino en los sectores norte y sur del mar de Alborán (Resultados de la campaña "Ictio.Alborán 0792"). *Informes Técnicos del Instituto Español de Oceanografía*, 146.
- 1996. Las campañas españolas de prospección de huevos y larvas de peces en el mar de Alborán (1950-1994). *FAO Fisheries Report*, 537: 199-208.



- 1997a. El ictioplancton estival en el mar de Alborán y estrecho de Gibraltar: composición cualitativa-cuantitativa y distribución espacial (julio de 1993). In: RUBÍN, J. P. (ed.): La influencia de los procesos fisicoquímicos y biológicos en la composición y distribución del ictioplancton estival en el mar de Alborán y estrecho de Gibraltar. *Publicaciones Especiales del Instituto Español de Oceanografía*, 24: 27-41.
- 1997b. Las larvas de peces mesopelágicos del mar de Alborán. Resultados de la campaña "Ictio. Alborán 0793" y revisión histórica. In: RUBÍN, J. P. (ed.): La influencia de los procesos fisicoquímicos y biológicos en la composición y distribución del ictioplancton estival en el mar de Alborán y estrecho de Gibraltar. *Publicaciones Especiales del Instituto Español de Oceanografía*, 24: 43-52.
- 1997c. (ed.). La influencia de los procesos fisicoquímicos y biológicos en la composición y distribución del ictioplancton estival en el mar de Alborán y estrecho de Gibraltar. *Publicaciones Especiales del Instituto Español de Oceanografía*, 24.
- RUBÍN, J.P. & ABAD, R. 1994. La presencia masiva ocasional de larvas y adultos de *Capros aper* en el golfo de Cádiz y mar de Alborán. In: I Simposio sobre el margen continental ibérico atlántico. Lisboa (Portugal). *Gaia*, 9: 23-26.
- RUBÍN, J.P., CANO, N., ARRATE, P., GARCÍA-LAFUENTE, J., ESCÁNEZ, J., VARGAS, M., ALONSO-SANTOS, J.C. & HERNÁNDEZ, F. 1997a. El ictioplancton, el mesozooplancton y la hidrología, en el golfo de Cádiz, estrecho de Gibraltar y sector noroeste del mar de Alborán, en julio de 1994. *Informes Técnicos del Instituto Español de Oceanografía*, 167: 1-44.
- RUBÍN, J. P., CANO, N., PRIETO, L., GARCÍA, C., RUÍZ, J., ECHEVARRÍA, F., CORZO, A., GÁLVEZ, J.A., LOZANO, L., ALONSO, J., ESCÁNEZ, J., JUÁREZ, A., ZABALA, L., HERNÁNDEZ, F., GARCÍA-LAFUENTE, J. & VARGAS, M. 1999. La estructura del ecosistema pelágico en relación con las condiciones oceanográficas y topográficas en el golfo de Cádiz, estrecho de Gibraltar y mar de Alborán (sector noroeste), en julio de 1995. *Informes Técnicos del Instituto Español de Oceanografía*, 175: 1-73.
- RUBÍN, J.P., CANO, N., RODRÍGUEZ, V., BLANCO, J.M.<sup>a</sup>, JIMÉNEZ F., RODRÍGUEZ, J., GARCÍA-LAFUENTE, J., ECHEVARRÍA, F., GUERRERO, F., ESCÁNEZ, J., HERNÁNDEZ, A. & CHBANI, M. 1997b. Relaciones del ictioplancton con la hidrología, biomasa fitoplanctónica, oxígeno disuelto y nutrientes, en el mar de Alborán y estrecho de Gibraltar (julio, 1993). In: RUBÍN, J. P. (ed.): La influencia de los procesos fisicoquímicos y biológicos en la composición y distribución del ictioplancton estival en el mar de Alborán y estrecho de Gibraltar. *Publicaciones Especiales del Instituto Español de Oceanografía*, 24: 75-86.
- RUBÍN, J.P., GIL, J. & MOLINA, M. 1992b. Relation between ichthyoplankton and geostrophic currents in the vicinity of the Strait of Gibraltar (SW Spain), in July 1991. *Rapports et Proces Verbaux. CIESM*, 33.
- RUBÍN, J.P., GIL, J., RODRÍGUEZ, V., BLANCO, J.M.<sup>a</sup>, ECHEVARRÍA, F., RODRÍGUEZ, J., JIMÉNEZ-GÓMEZ, F. & BAUTISTA, B. 1994. Relaciones entre distribución ictioplanctónica, hidrología, biomasa y pigmentos fitoplanctónicos, oxígeno disuelto y nutrientes, en el mar de Alborán (julio de 1992). In: RUBÍN, J. P. (ed.): El ictioplancton y el medio marino en los sectores norte y sur del mar de Alborán (Resultados de la campaña "Ictio. Alborán 0792"). *Informes Técnicos del Instituto Español de Oceanografía*, 146: 79-92.
- RUBÍN, J.P., GIL, J., RUIZ, J., CORTÉS, M.<sup>a</sup>D., JIMÉNEZ, F., PARADA, M. & RODRÍGUEZ, J. 1992a. La distribución ictioplanctónica y su relación con parámetros físicos, químicos y biológicos en el sector norte del mar de Alborán, en julio de 1991. (Resultados de la campaña "Ictio. Alborán 0791"). *Informes Técnicos del Instituto Español de Oceanografía*, 139: 1-49.
- RUBÍN, J.P. & MAFALDA, P. 2004. Abnormal domination of gilt sardine (*Sardinella aurita*) in the middle shelf ichthyoplankton community of Gulf of Cádiz (SW Iberian Peninsula) in summer: related changes in the hydrologic structure and implications in the larval fish and mesozooplankton assemblages fished. *ICES Annual Science Conference. Vigo, España*: 22-25.



- RUBÍN, J.P., MAFALDA, P. & SOUZA, C. 2006. Efectos de los cambios interanuales en las masas de agua sobre la comunidad de larvas de peces en el estrecho de Gibraltar y zona noroeste del mar de Alborán (frontera atlántica-mediterránea). *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 22 (1-4): 13-22.
- RUIZ, J. & GARCÍA-LAFUENTE, J., (Eds.). 2006. The Gulf of Cadiz Oceanography: A Multidisciplinary View. *Deep-Sea Research II*, 53 (11-13): 1141-1481.
- RUSSELL, E.S. 1931. Some Theoretical Considerations on the "Overfishing Problem". *Journal ICES*, 6 (1): 3-20.
- SALMERÓN, F., ALONSO, J. C. & RUBÍN, J. P. 1997. La biomasa del zooplancton y el medio físico-químico estival en el sector NE del golfo de Cádiz (1994-1996). In: *Volumen de resúmenes del II Simposio sobre el Márgen Continental Ibérico Atlántico* (Cádiz, 17-20 septiembre 1997): 257-258.
- SALMERÓN, F. & RUBÍN, J. P. 1997a. Cambios interanuales en la composición del ictioplancton nerítico estival en el golfo de Huelva (1994-1996). In: *Volumen de resúmenes del II Simposio sobre el Márgen Continental Ibérico Atlántico* (Cádiz, 17-20 septiembre 1997): 259-260.
- 1997b. Fluctuaciones en el desove del boquerón y la alacha en la zona costera del golfo de Huelva (1994-1996). In: *Volumen de resúmenes del II Simposio sobre el Márgen Continental Ibérico Atlántico* (Cádiz, 17-20 septiembre 1997): 261-262.
- 1997c. Estudio comparado de la distribución espacio-temporal de las larvas de boquerón y alacha en el litoral onubense (1994-1996). In: *Volumen de resúmenes del II Simposio sobre el Márgen Continental Ibérico Atlántico* (Cádiz, 17-20 septiembre 1997): 263-264.
- SCHLITZER, R. 2021. *Ocean Data View*, <https://odv.awi.de>
- SCHMIDT, J. 1928. Danish Fisheries Investigations in the Atlantic and adjacent Seas. *Rapports et procès-verbaux des réunions ICES*, 47: 112-122.
- SERNA, J.M. 1990. Producción de las almadrabas españolas en 1988. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 32 (2): 218-223.
- SERNA, J.M. & ALOT, E. 1990a. Consideraciones relativas a los desplazamientos efectuados por el pez espada (*Xiphias gladius*) en el área del estrecho de Gibraltar y otras observaciones relacionadas con la biología de la reproducción. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 32(2): 353-359.
- 1990b. Análisis de las capturas de atún rojo (*Thunnus thynnus*) por las almadrabas españolas en 1988 y 1989. *ICCAT Working Document*, SCRS/90/62: 149-193.
- 1992. Nota sobre las actividades de marcado de pez espada (*Xiphias gladius*) en el Mediterráneo occidental durante el año 1990. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 39 (2): 538-539.
- 1993a. Resultados de la campaña de marcado de pez espada (*Xiphias gladius*) realizada en el Mediterráneo en el año 1991. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 11 (1): 113-115.
- 1993b. Resultados de la campaña de marcado de atún rojo (*Thunnus thynnus*) realizada en el Mediterráneo Occidental en el año 1991. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 40 (1): 116-118.
- SERNA, J.M., ALOT, E. & GODOY, D. 1992a. Análisis preliminar de la madurez sexual del pez espada (*Xiphias gladius*) en el área atlántica próxima al estrecho de Gibraltar. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 39 (2): 522-537.
- 1993. Análisis preliminar del sex-ratio por clase de talla del pez espada (*Xiphias gladius*) capturado con palangre de superficie en el Mediterráneo occidental. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 40 (1): 141-148.
- SERNA, J.M., ALOT, E., & MEJUTO, J. 1992b. Preliminary analysis of the sex ratio by class size of the swordfish (*Xiphias gladius*) in the Atlantic waters near Gibraltar Strait. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 39 (2): 514-521.
- SERNA, J.M., ALOT, E., ORTIZ DE URBINA, J.M. & RIOJA, P. 1997a. Juvenile Bluefin Tuna (*Thunnus thynnus*) tagging in the western Mediterranean during the period 1990-1995: Reliability and utility of the results (revised). *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 46 (2): 150-153.

- SERNA, J.M., ALOT, E. & RIOJA, P. 1997b. Proporción de sexos y sex-ratio por clase de talla del atún rojo (*Thunnus Thynnus*) capturado por las almadrabas atlánticas españolas durante el período 1989-1995. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 46 (2): 97-101.
- 1999. La pesquería española de túnidos y especies afines en el Mediterráneo y región Suratlántica en el año 1997. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 49 (1): 100-104.
- SERNA, J.M., ORTIZ DE URBINA, J.M. & MACÍAS, D. 1996a. Observations on sex-ratio, maturity and fecundity by length-class for swordfish (*Xiphias gladius*) captured with surface longline in the western Mediterranean. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 45 (1): 115-139.
- SERNA, J. M., ORTIZ DE ZARATE, V. & GÓMEZ, M<sup>a</sup>.J. 2001. Actualización de los datos de marcado-recaptura de atún rojo (*Thunnus thynnus*) en el Atlántico este y Mediterráneo. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 52: 784-792.
- SERNA, J. M., PLATONENKO, S. & ALOT, E. 1996b. Observaciones preliminares sobre las capturas de atún rojo (*Thunnus thynnus*) con artes de cerco en el Mediterráneo occidental. *Colección Documentos Científicos ICCAT*, 45 (2): 117-122.
- SUAU, P. 1974. Contribución al conocimiento de las áreas de puesta del boquerón (*E. encrasicolus*). *Resultados Expediciones Científicas B/O Cornide de Saavedra*, 3: 181-185.
- SUAU, P. & LAMBOEUF, M. 1975. Áreas de puesta del boquerón (*Engraulis encrasicolus*) en las costas norte de Marruecos. *Resultados Expediciones Científicas B/O Cornide de Saavedra*, 4: 1-6.
- THOULET, J. 1912. *Instrumentos y operaciones de oceanografía práctica*. La Coruña: Imprenta de Ferrer.
- VAL, M<sup>a</sup>.J. 1944. La determinación rápida de humedad y grasa del pescado. *Notas y Resúmenes*, 121: 1-7.
- VALERO, J.A., CUEVAS, A. & RODRÍGUEZ, V. 1981. Relations entre l'hydrographie et le zooplancton dans le secteur Nordoccidental de la mer d'Alboran. II.- Distribution Cladoceres. *Rapports et Proces Verbaux. CIESM*, 27(7).
- VARGAS, M., CHASLES, A., BERTHELEMOT, A., RAMÍREZ, T., CORTÉS, D., GARCÍA, A., CARPENA, A., SERNA-QUINTERO, J.M., SEBASTIÁN, M., MERCADO, J., CORTÉS, J., ÁLVAREZ, J.P. & CAMIÑAS, J.A. 2005. Proyecto Ecomálaga 1992-2001. Parte I: Oceanografía Física. *Informes Técnicos del Instituto Español de Oceanografía*, 183: 1-73.
- VIVES, F., RODRÍGUEZ, V. & RODRÍGUEZ, J. 1981. Sobre la presencia de *Pseudocalanus elongatus* (Copeida, Calanoida) en el mar de Alborán. *Investigación Pesquera*, 45 (2): 337-343.
- VIVES, F., SANTAMARÍA, G. & TREPAT, L. 1975. El zooplancton de los alrededores del estrecho de Gibraltar en junio-julio de 1972. *Resultados Expediciones Científicas B/O Cornide de Saavedra*, 4: 7-100.
- WULFF, E. & PÉREZ-RUBÍN J. 2013. The First International Oceanography Congress held in Spain (Seville, 1929). In: GROEBEN C. (ed.). *Places, People, Tools: Oceanography in the Mediterranean and Beyond*. Proceedings of the Eighth International Congress for the History of Oceanography (Nápoles, 2008), Giannini Editore: 421-441.



## ANEXO

### **Los repositorios marinos del IEO: la larga trayectoria de la Red de Mareógrafos y el Centro Español de Datos Oceanográficos durante más de 50 años**

#### ***The Marine Repositories of IEO: The Long Journey of the Tide Gauge Network and the Spanish Center of Oceanographic Data over 50 Years***

**Elena Tel**

Sede central (Madrid), Instituto Español de Oceanografía (IEO, CSIC).  
elena.tel@ieo.csic.es

#### **I.- LA RED DE MAREÓGRAFOS**

Las medidas del nivel del mar son de gran relevancia debido a sus múltiples aplicaciones en distintos campos, bien como nivel de referencia en la cartografía terrestre o estableciendo valores mínimos que posibilitan la navegación marítima, el desarrollo de obras portuarias o la gestión del litoral. Los cambios relativos del nivel del mar pueden deberse a fenómenos locales como respuestas a la presión atmosférica y vientos, aportes de caudales fluviales o modificaciones de las características oceanográficas de las masas de agua. Los mareógrafos ofrecen registros relativos, desde el punto de vista de la superficie desde la que se mide, frente a los satélites altimétricos desarrollados en los últimos 30 años, que ofrecen registros absolutos respecto al geoide. Ambas medidas son complementarias y las redes de mareógrafos se utilizan también para calibrar las medidas de estos últimos.

A nivel científico, en las últimas décadas, la preocupación por el cambio climático y sus efectos ha llevado a las instituciones nacionales e internacionales a reforzar la coordinación de los sistemas de medida del nivel del mar por su relevancia como indicador del cambio climático en el contexto del calentamiento global y su impacto en las zonas costeras. En estas el aumento del nivel del mar representa una gran amenaza para sus ecosistemas y para las infraestructuras y construcciones humanas. Por ello se requiere un conocimiento preciso de los cambios que ocurren a escala local, y las mediciones continuas de sus variaciones tienen un valor incalculable y siguen complementando otro tipo de estudios realizados con sistemas satelitales que cubren extensas áreas del planeta.

La Red de Mareógrafos del IEO, desde su creación en 1943, monitoriza las variaciones del nivel del mar en distintos puertos de la costa peninsular y de los archipiélagos de Baleares y Canarias, cumpliendo los requerimientos establecidos por los servicios y programas internacionales a los que contribuye, como el *Permanent Service for Mean Sea Level* (PSMSL), y el *Global Level Observing System* (GLOSS). En la región del estrecho de Gibraltar mantiene cinco estaciones que figuran entre las más largas disponibles en nuestro país. Su instalación vino determinada por un estudio realizado en 1941 por el profesor Joseph, vinculado a los Servicios Hidrográficos de la Marina Alemana que, durante la II Guerra Mundial, estaban interesados en determinar los mejores emplazamientos para una incipiente red mareográfica que facilitase el desplazamiento seguro de buques y submarinos. De aquellos resultados se decidió la instalación de los primeros mareógrafos del IEO en las costas norte y sur del Estrecho: Tarifa, Algeciras y Ceuta. Desde mediados de la siguiente década, la región del estrecho de Gibraltar recibió una gran atención del extranjero en relación al Año Geofísico Internacional, en cuyas reuniones preparatorias asistió el oceanógrafo del IEO Nicanor Menéndez García (1904-1980), miembro del comité científico de mareas de la Asociación Internacional de Oceanografía Física, quien revalorizaba la importancia crucial del Estrecho para “la oceanografía de sus mares contiguos” (PÉREZ-RUBÍN & ÁLVAREZ, 2021).

La red mareográfica del IEO se fue ampliando geográficamente y en el siglo XXI se incorporaron mareógrafos de radar a las estaciones y se instalaron codificadores digitales en los flotadores históricos. Esta doble señal permite asegurar la continuidad de las series pese a la sustitución paulatina de los equipos.

Recientes estudios (VARGAS *et al.*, 2021; 2023), que han utilizado estas series temporales muestran que en las costas españolas el nivel del mar aumentó a un ritmo de 1,6 milímetros por año desde 1948 hasta 2019 mientras que, desde ese año, el ritmo preocupante al que se incrementa el nivel del mar es de 2,8 milímetros, casi el doble.

## 2.- EL CENTRO ESPAÑOL DE DATOS OCEANOGRÁFICOS (CEDO)

Dentro del marco internacional del Sistema de Centros Nacionales de Datos Oceanográficos (NODCs), creado por la Comisión Oceanográfica Intergubernamental (COI/UNESCO), en 1968 se estableció el CEDO bajo la responsabilidad del IEO, para proporcionar, con carácter permanente y a largo plazo datos e información, en una forma utilizable a la llamada comunidad de las personas o las organizaciones del país que tienen o tendrán necesidad de datos en el futuro, después de satisfacer los propósitos primarios para los que fueron recogidos los datos. Desde su fundación, se contempló que tenía que ser un foco nacional para la recepción y difusión de información y datos oceanográficos para prestar servicios, no sólo a la comunidad científica oceanográfica sino también a la comunidad más vasta de

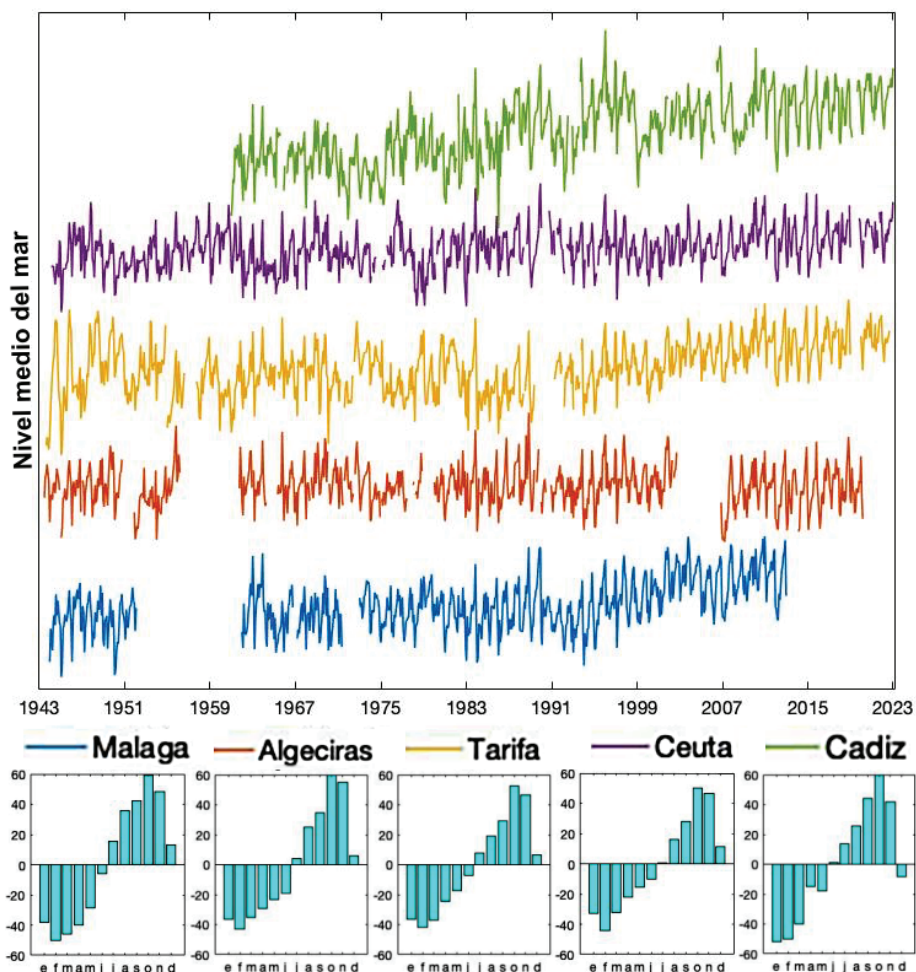


Figura 1. Una muestra de las series temporales de los mareógrafos del IEO en el sur peninsular (Málaga, Algeciras, Tarifa, Ceuta y Cádiz) durante los años 1943–2023. Superior: gráficas comparadas del nivel medio del mar. Inferior: ciclos anuales de nivel medio del mar en cada estación.

usuarios gubernamentales e industriales y a los intereses públicos y privados que se ocupan de la política general marina y el desarrollo económico.

En sus orígenes, los datos recibidos en el CEDO consistían principalmente en la información proporcionada por los propios investigadores sobre sus campañas oceanográficas y proyectos de investigación. El período transcurrido entre la recolección de los datos y su entrega al Centro de Datos podía variar de días a años, dependiendo de la naturaleza de los registros oceanográficos y, frecuentemente, después de que el científico hubiera terminado su labor con ellos o publicado un informe científico o artículo con esa documentación. En la actualidad, su espectro de tareas de gestión de datos es mucho más amplio e incluye la adquisición de registros procedentes de instrumentos automáticos a bordo de buques de investigación,



como termosalinógrafos y estaciones meteorológicas, que optimizan la capacidad de monitorización directa del océano. Su personal también se involucra en el diseño de planes de gestión de datos y la creación de estructuras de respaldo para programas e iniciativas de seguimiento ambiental y asesoramiento pesquero.

La misión central del NODC/CEDO del siglo XXI radica en proporcionar acceso controlado y salvaguarda a todos los datos oceanográficos generados a nivel nacional. Aunque las nuevas tecnologías permiten sistemas distribuidos que capacitan a los generadores de datos para gestionarlos por sí mismos, las tareas de custodia y gestión involucran mucho más que la simple acumulación de datos. Éstas incluyen rigurosos controles de calidad conforme a estándares acordados internacionalmente, su procesamiento automatizado, así como la síntesis, difusión y preservación sostenida de los datos a lo largo del tiempo. Esto también engloba información de contexto asociada a los propios datos que permite la reutilización de los mismos y su correcta interpretación precisa. Actualmente este centro forma parte de diversas redes internacionales de datos, como SEDATANET y EMODNET, y contribuye a proyectos europeos relacionados con la administración y gestión de datos de carácter oceanográfico. También participa en grupos de trabajo y discusiones sobre la gestión de datos (ICES, IODE), con un objetivo compartido: facilitar el intercambio e integración de datos bajo los principios FAIR (*Findable, Accessible, Interoperable y Reusable*), utilizando las tecnologías disponibles e implementando protocolos de buenas prácticas.

Para la región del estrecho de Gibraltar (golfo de Cádiz, Estrecho y mar de Alborán), la información disponible en la base de datos del CEDO, para los 107 años del período 1914-2021, asciende a un total de 8.052 perfiles oceanográficos (una media de 75 anuales), con el 50% de los mismos concentrados en las dos primeras décadas del siglo XXI, debido a los avances instrumentales. El 50% restante (4.018 perfiles) se reparte en los 85 años del período 1914-1999. Este incremento paulatino de los muestreos en el s. XX puede apreciarse en la figura 2.

Por otro lado, se tiene constancia de que durante las décadas 1940–1990 el Instituto Español de Oceanografía llevó a cabo 109 campañas oceanográficas “medioambientales”, realizando perfiles hidrográficos con registros de variables físicas y químicas, primeramente mediante botellas oceanográficas y posteriormente con los primeros batisondas CTDs (*Conductivity, Temperature and Depth*) disponibles. En la figura 3 se incluyen los mapas de las estaciones de muestreo correspondientes a dichas seis décadas, que totalizan 4.849 perfiles hidrográficos con registros de variables físicas y químicas. En las siguientes láminas se muestran una selección de imágenes generadas con los datos del CEDO de cinco prospecciones del período 1923-1993, con los buques *Almirante Lobo* (1923, figura 4), *Xauen* (1953 y 1958, figuras 5 y 6) y *Francisco de Paula Navarro* (1992 y 1993, figuras 7 y 8). Nota: todas las imágenes se han generado utilizando el programa específico *Ocean Data View* (SCHLITZER, 2021).

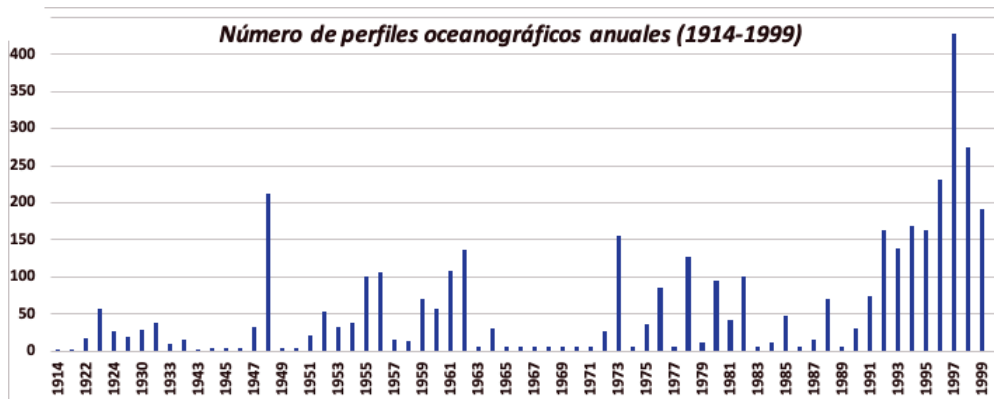


Figura 2. Gráfica generada con la información de la base de datos del CEDO correspondiente a la región del estrecho de Gibraltar (golfo de Cádiz, Estrecho y mar de Alborán), mostrando el número de perfiles oceanográficos disponibles para cada año del período 1914-1999.

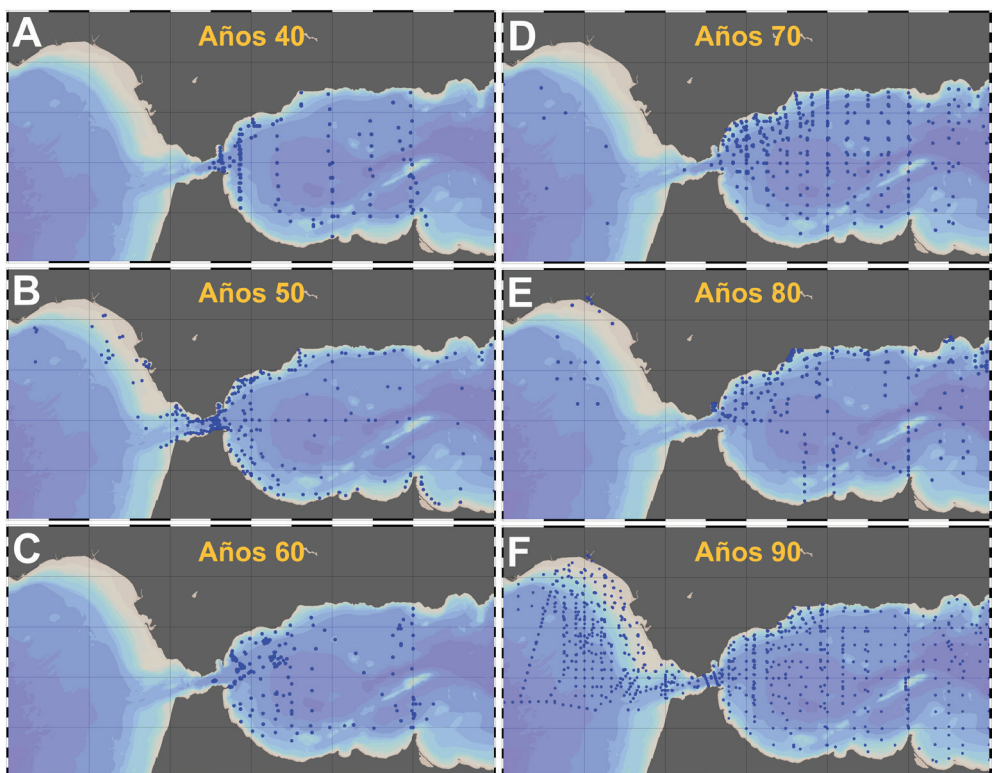


Figura 3. Mapas de estaciones de muestreo correspondientes a 109 campañas oceanográficas “medioambientales” del IEO durante las décadas 1940–1990, con un total de 4.849 perfiles hidrográficos. A) Años 40 (2 campañas: 237 perfiles hidrográficos), B) Años 50 (12 camp.: 866 perf.), C) Años 60 (3 camp.: 437 perf.), D) Años 70 (9 camp.: 724 perf.), E) Años 80 (Figura E, 10 camp.: 322 perf.) y F) Años 90 (73 camp.: 2.263 perf.).

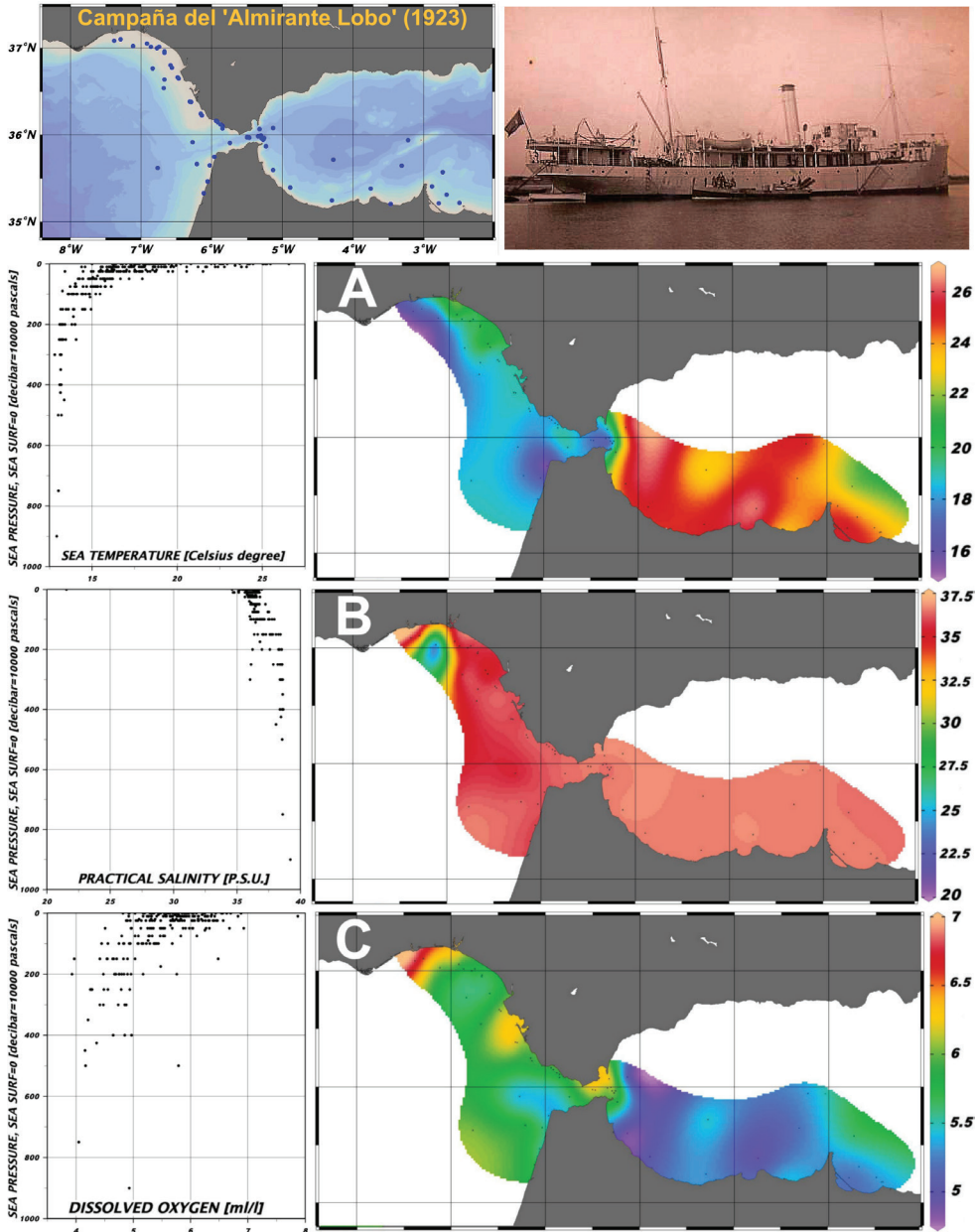


Figura 4. Campaña con el buque *Almirante Lobo* en 1923 (5/V–24/VIII). Carta de estaciones (arriba) y datos oceanográficos obtenidos en perfiles desde la superficie hasta los 1000m (columna izquierda) y en mapas con la distribución horizontal en superficie de temperatura (A), salinidad (B) y oxígeno disuelto (C).

Figura 5. Campaña con el buque *Xauen* en 1953 (25/VII–17/VIII). Carta de estaciones (arriba) y la distribución horizontal de temperatura y salinidad en superficie [A (Temp.) y B (Sal.)] y a 50 m [C (Temp.) y D (Sal.)]

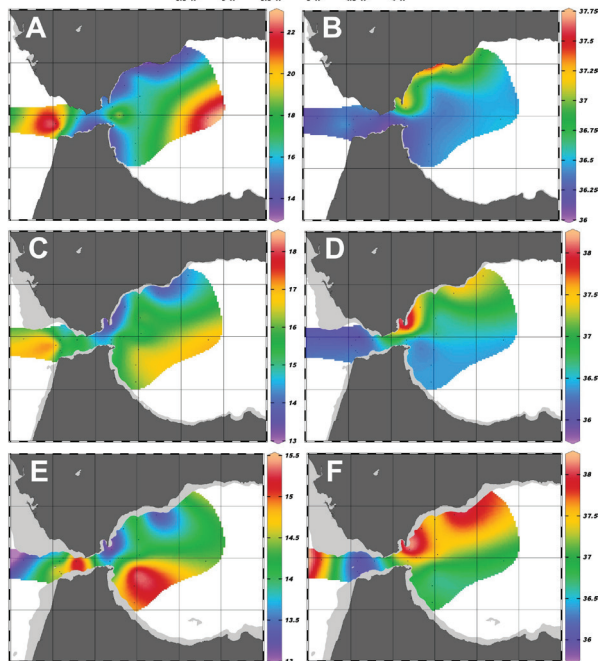
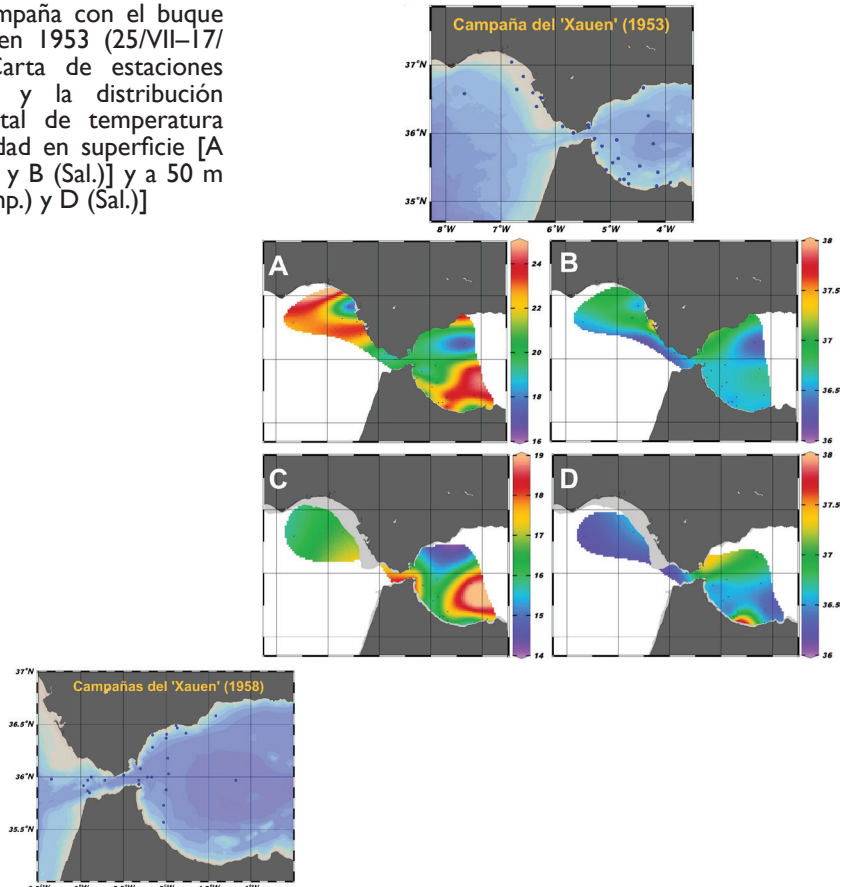


Figura 6. Campaña con el buque *Xauen* en 1958 (1-12/III). Carta de estaciones (arriba) y la distribución horizontal de temperatura y salinidad a 10 m [A (Temp.) y B (Sal.)], 50 m [C (Temp.) y D (Sal.)] y 100 m [E (Temp.) y F (Sal.)].

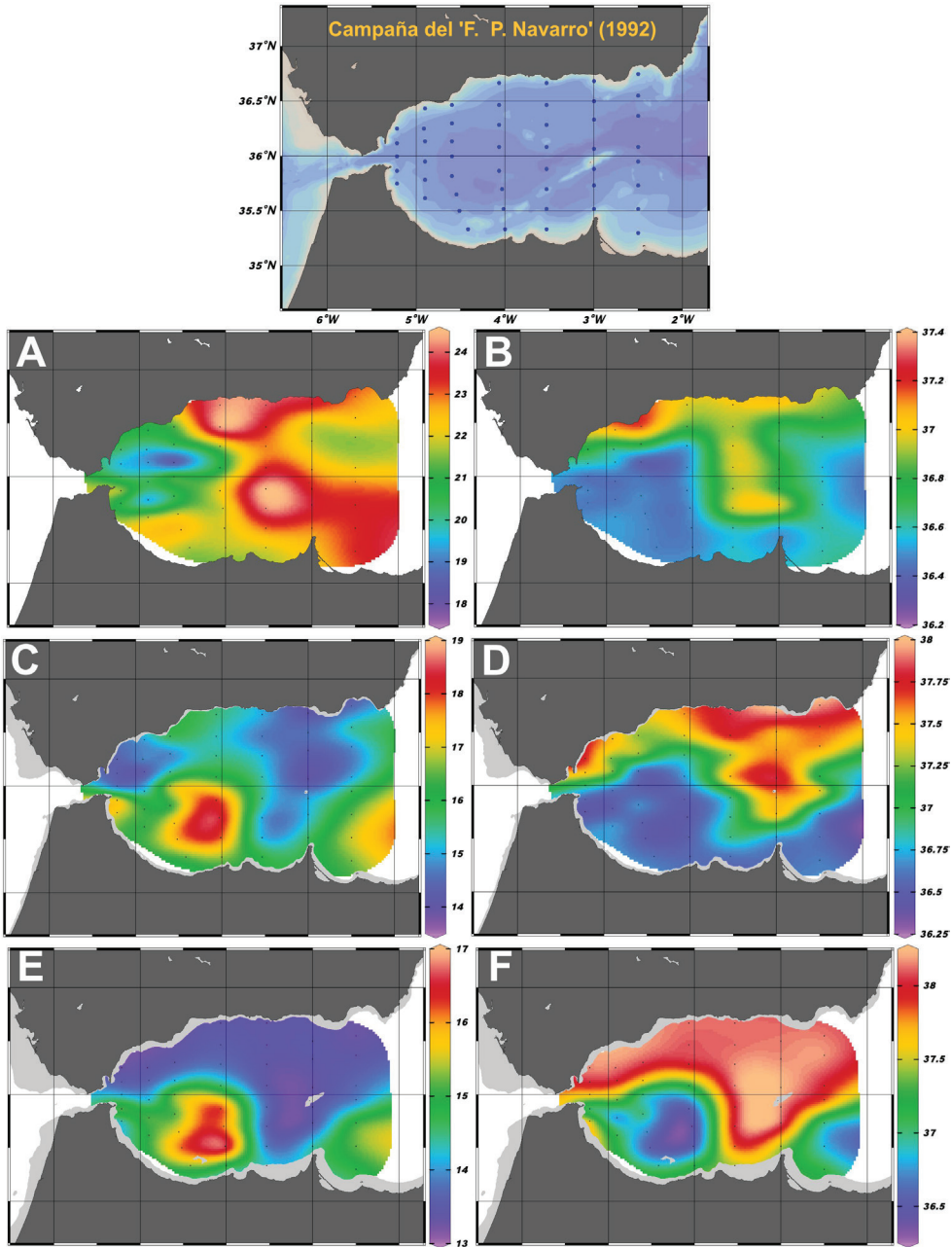


Figura 7. Campaña con el *Francisco P. Navarro* en 1992 (11-24/VII). Carta de estaciones (arriba) y distribuciones horizontales de temperatura y salinidad: en superficie [A (Temp.) y B (Sal.)], y en las profundidades de 50 m [C (Temp.) y D (Sal.)] y 100 m [E (Temp.) y F (Sal.)] (datos originales en RUBÍN, 1994).



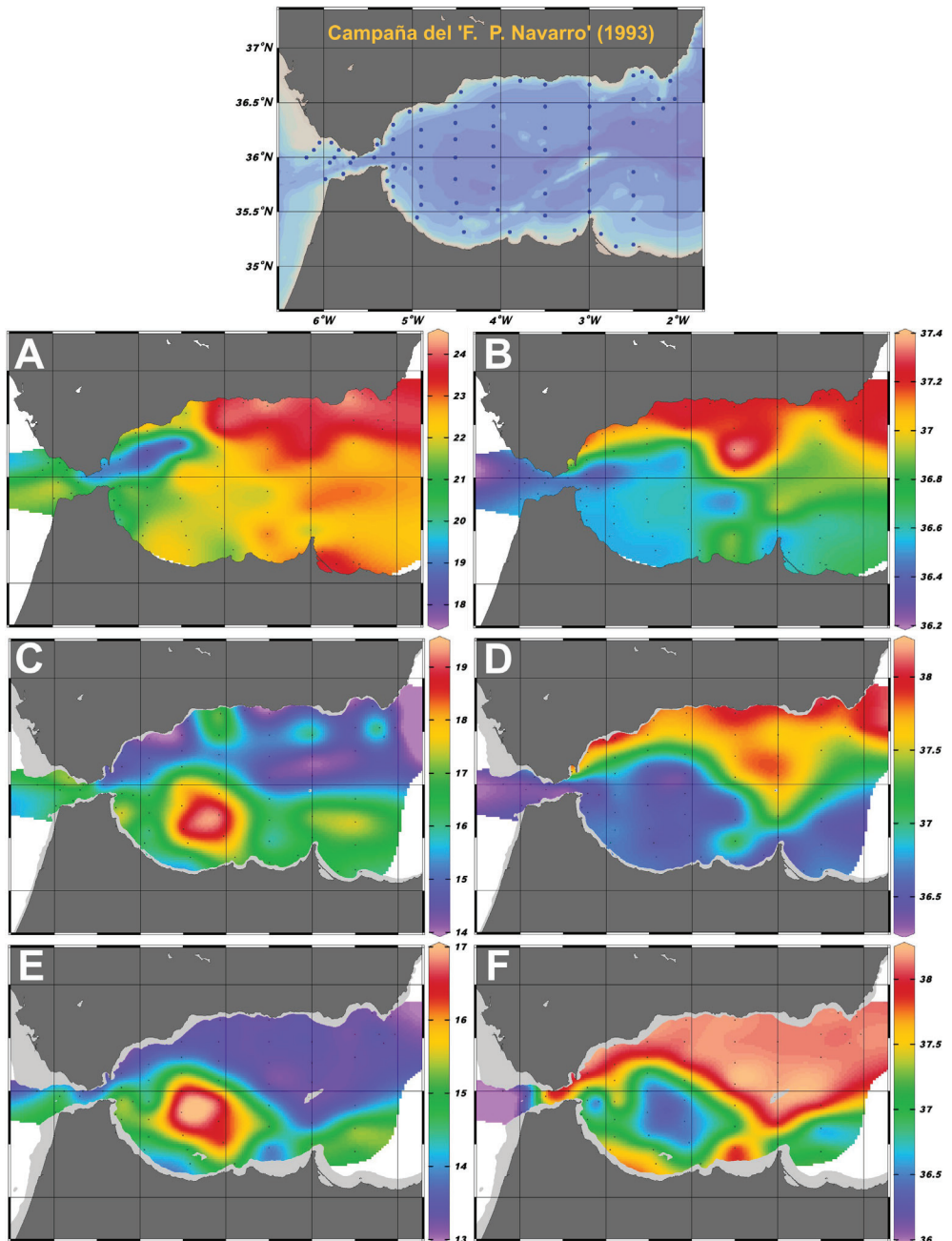


Figura 8. Campaña con el *Francisco P. Navarro* en 1993 (8-26/VII). Carta de estaciones (arriba) y distribuciones horizontales de temperatura y salinidad: en superficie [A (Temp.) y B (Sal.)], y en las profundidades de 50 m [C (Temp.) y D (Sal.)] y 100 m [E (Temp.) y F (Sal.)] (datos originales en RUBÍN, 1997).



## BIBLIOGRAFÍA

- PÉREZ-RUBÍN, J. & ÁLVAREZ, F. 2021. Contribución del Instituto Español de Oceanografía a la Comisión Internacional para la Exploración Científica del Mediterráneo (CIESM): 1919-2019. *Boletín Real Sociedad Española de Historia Natural*, 115: 187-208.
- RUBÍN, J. 1994. (ed.). El ictioplancton y el medio marino en los sectores norte y sur del mar de Alborán (Resultados de la campaña "Ictio.Alborán 0792"). *Informes Técnicos del Instituto Español de Oceanografía*, 146.
- 1997. (ed.). La influencia de los procesos fisicoquímicos y biológicos en la composición y distribución del ictioplancton estival en el mar de Alborán y estrecho de Gibraltar. *Publicaciones Especiales del Instituto Español de Oceanografía*, 24.
- SCHLITZER, R. 2021. *Ocean Data View*, <https://odv.awi.de/>
- VARGAS-YÁÑEZ, M., TEL, E., MOYA, F., BALLESTEROS, E., GARCÍA-MARTÍNEZ, M.C. 2021. Long-Term Changes, Inter-Annual, and Monthly Variability of Sea Level at the Coasts of the Spanish Mediterranean and the Gulf of Cádiz. *Geosciences*, 11: 350. <https://doi.org/10.3390/geosciences11080350>
- VARGAS-YÁÑEZ, M., TEL, E., MARCOS, M., MOYA, F., BALLESTEROS, E., ALONSO, C., GARCÍA-MARTÍNEZ, M.C. 2023. Factors Contributing to the Long-Term Sea Level Trends in the Iberian Peninsula and the Balearic and Canary Islands. *Geosciences*, 13: 160. <https://doi.org/10.3390/geosciences13060160>





VOLUMEN EDITADO CON MOTIVO DE LA  
XXV BIENAL DE LA  
REAL SOCIEDAD ESPAÑOLA DE HISTORIA NATURAL EN MÁLAGA,  
EN SEPTIEMBRE DE 2023

Organizan:



UNIVERSIDAD  
DE MÁLAGA

Patrocinan:



Jardín  
Botánico Histórico  
La Concepción



Colaboran:



PARAJE NATURAL  
Torcal de  
Antequera



SIERRA DE  
LAS NIEVES  
PARQUE NACIONAL



Sierra de  
las Nieves  
RESERVA DE LA BIOSFERA



CN  
INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN  
Cuevad eNerja



Universidad  
Rey Juan Carlos



**museu de ciències naturals de Barcelona**

REAL SOCIEDAD ESPAÑOLA DE HISTORIA NATURAL

Facultades de Biología y Geología

Universidad Complutense de Madrid

E-28040 Madrid

rsehno@bio.ucm.es

www.historianatural.org