

**MACROFAUNA EPIBIONTE DE LA ASCIDIA SOLITARIA *Styela*
clava (HERDMAN 1881) EN EL GOLFO SAN MATÍAS.**

Autor: Rodríguez, Emiliano Alexis

Director: Pereyra, Patricio Javier

Co-Directora: Narvarte, Maite Andrea

**Licenciatura en Biología Marina, Escuela Superior de
Ciencias Marinas, Universidad Nacional del Comahue**

2020



AGRADECIMIENTOS

A mi mamá y mi papá, por su apoyo, que a pesar de la distancia estuvieron en todo momento y siempre pendientes de cada paso y cada logro obtenido. A ellos, por darme la vida.

A Julieta, por los mates en largos días de trabajo y estudio, por ser parte de mi vida y de todas mis locuras, por tu compañía y paciencia, sin vos nada de esto hubiera sido posible. GRACIAS!

A mis hermanas, Mari y Vani, por sus consejos y por estar haciendo el aguante siempre, por ser mi ejemplo.

A Pato, mi director, por sus enseñanzas, su predisposición, su paciencia, por el entendimiento y su sinceridad, por estar siempre que lo necesité, tanto en lo personal como en lo académico.

A Maite, mi co-directora, por todo su apoyo, por su entusiasmo, sus conocimientos, su paciencia y motivación. Por sus sugerencias y observaciones siempre inteligentes que fueron de gran ayuda para el desarrollo de esta tesina.

A Andre Arcángel, Luli Amione, Maca Marelló, por su compañía durante toda la carrera, por estar siempre, por los muestreos, los mates, comilonas y las largas jornadas de laboratorio compartidas.

A la Escuela Superior de Ciencias Marinas y a todos los profes, por su enseñanza, por darme una mano y un lugarcito cada vez que lo necesité.

A mi familia, por estar siempre.

Índice

I. AGRADECIMIENTOS.....	2
II. RESUMEN.....	5
III. ABSTRACT.....	7
1. INTRODUCCIÓN.....	9
2. MÉTODOS.....	14
2.1 Área de estudio.....	14
2.2 Muestreo y análisis de datos.....	20
2.2a Abundancia, riqueza, equitatividad y diversidad de la macrofauna asociada a <i>Styela clava</i> en Baliza San Matías y Punta Verde.....	22
2.2b Grupos funcionales de movilidad asociados a <i>Styela clava</i> en Baliza San Matías y Punta Verde.....	23
3. RESULTADOS.....	24
3.1 Abundancia, riqueza, equitatividad y diversidad de la macrofauna asociada a <i>Styela</i> <i>clava</i> en Baliza San Matías y Punta Verde.....	24
3.2 Grupos funcionales de movilidad asociados a <i>Styela clava</i> en Baliza San Matías y Punta Verde.....	46
4. DISCUSIÓN.....	48
4.1 Abundancia, riqueza, equitatividad y diversidad de la macrofauna asociada a <i>Styela clava</i> en Baliza San Matías y Punta Verde.....	49
4.2 Grupos funcionales de movilidad asociados a <i>Styela clava</i> en Baliza San Matías y Punta Verde.....	55

5. CONCLUSIÓN.....57
6. BIBLIOGRAFÍA.....58

RESUMEN

La ascidia solitaria *Styela clava* ha sido registrada como especie introducida en ambas costas de América del Norte, sur de Australia, Nueva Zelanda, noroeste de Europa y Asia. Recientemente amplió su distribución mundial, habiéndose registrado en el Golfo San Matías, Río Negro, Argentina. El objetivo de este estudio fue describir los ensamblajes macrofaunales asociados a *S. clava* y evaluar sus variaciones mensuales en dos sitios costeros del Golfo San Matías. El estudio se llevó a cabo desde mayo de 2018 a marzo de 2019 en Punta Verde (PV, interior de la Bahía San Antonio) y Baliza San Matías (BSM, externo a la Bahía). Para ello, durante la bajamar se colectaron diez individuos de *S. clava* ($n = 10$) por sitio y por mes. En total se registraron 17.838 individuos de macrofauna asociada, correspondientes a 82 especies pertenecientes a 15 clases y 9 phyla. Las abundancias mensuales de cada clase fueron distintas entre los sitios. El sitio PV presentó las mayores abundancias en todos los meses, siendo estas diferencias más notables en marzo y mayo que en enero, julio, septiembre y noviembre. El Phylum Arthropoda fue el más abundante en todo el período de estudio en ambos sitios, y en cuanto a Clases, predominaron Malacostraca y Adenophorea (Phylum Nematoda). Los índices de diversidad calculados mostraron diferencias significativas entre los sitios. Tanto la riqueza de especies, el índice de diversidad de Shannon-Wiener como el de equitatividad de Pielou fueron mayores en BSM que en PV. Estas diferencias fueron más notables en los meses de enero, marzo y mayo. El aporte a estas diferencias estuvo dado por *Monocorophium* sp. y Adenophorea (considerado aquí como un conjunto único), que fueron los taxa dominantes. En cuanto a los grupos funcionales de movilidad, los organismos móviles fueron los más abundantes por sobre los semi-sésiles y sésiles. La presencia de *S. clava* en el Golfo San Matías generaría a los epibiontes un ambiente de protección contra condiciones estresantes (temperatura, luz, tasa de evaporación, disturbio por las olas) proporcionando microhábitats para diversos organismos a través de las

irregularidades y rugosidades que presenta su túnica, así como mediante la acumulación de sedimento. *Styela clava* podría funcionar como una especie ingeniera autogénica, proveyendo tanto recursos (alimento) como refugio a los organismos que la utilicen como sustrato. Es también notorio que no existe en el Golfo San Matías un análogo ecológico a *S. clava*, por lo que la posibilidad de que esta especie genere nuevos ambientes merece ser explorada.

Palabras claves: *Styela clava* – Ingeniero ecosistémico - Golfo San Matías - Invasiones Biológicas.

ABSTRACT

The solitary ascidian *Styela clava* has been registered as a species introduced in both coasts of North America, southern Australia, New Zealand, northwestern Europe and Asia. Recently, it expanded its worldwide distribution having registered in the San Matías Gulf, Río Negro, Argentina. The aim of this study was to describe the macro-fauna assemblages associated with *S. clava* and assess their monthly variations in two coastal sites of the San Matías Gulf. The study was carried out from May 2018 to March 2019 in Punta Verde (PV, inside San Antonio Bay) and Baliza San Matías (BSM, external to the Bay). To do this, during the low tide, ten individuals of *S. clava* ($n = 10$) were collected per site and month. In total, 17.838 individuals of associated macrofauna were registered, corresponding to 82 species belonging to 15 classes and 9 phyla. The monthly abundances of each class were different between the sites. The PV site presented the highest abundance throughout the study, these differences being more noticeable in March and May than in January, July, September and November. The Phylum Arthropoda was the most abundant over the entire study period at both sites, and in terms of Classes, Malacostraca and Adenophorea (Phylum Nematoda) predominated. The diversity indices showed significant differences between the sites. The species richness, Shannon-Wiener diversity index and Pielou evenness index were higher in BSM than in PV. These differences were most noticeable in January, March and May. The contribution to these differences was given by *Monocorophium* sp. and Adenophorea (considered here as a unique group), which were the dominant taxa. As functional mobility groups, mobile organisms were the most abundant over the semi-sessile and sessile. The presence of *S. clava* in the San Matías Gulf could generate epibionts an environment of protection against stressful conditions (temperature, light, evaporation rate, wave disturbance) as well as by the accumulation of sediment. *Styela clava* could work as an autogenic engineering species, offering both resources (food) and shelter to organisms that use it as a substrate.

It is also noticeable that there is no an ecological analogous of *S. clava* in the San Matías Gulf, so the capacity of this species to generate new environments deserves to be explored.

Key words: *Styela clava* – Ecosystem Engineer – San Matías Gulf – Biological Invasions.

1. INTRODUCCIÓN

La introducción de especies causada por el hombre, es un fenómeno recurrente y creciente a escala mundial (Seebens et al. 2017, 2018). Las especies invasoras pueden causar cambios directos e indirectos en la biota a través de diferentes mecanismos (competencia, depredación, facilitación, estructuración del hábitat invadido e hibridación con otras especies, entre otras), lo que a corto o largo plazo puede conducir a una alteración en la biodiversidad local (Angelini et al. 2011; Thomsen et al. 2016a).

Las ascidias (Phylum Chordata, Clase Ascidiacea) representan invasores conspicuos en los ecosistemas marinos (Zhan et al. 2015). Recientemente, las ascidias introducidas han experimentado expansiones de su distribución debido al transporte humano, como el transporte involuntario en los cascos de los barcos recreativos y comerciales (Lambert & Lambert 1998, 2003; Wasson et al. 2001). Las ascidias son organismos exitosos en la competencia por el espacio (Grosberg 1981; Nandakumar et al. 1993, Osman & Whitlatch 1995a; Castilla et al. 2004a, b) y una vez establecidas pueden persistir y convertirse en miembros dominantes de las comunidades invadidas (Lambert & Lambert 2003). Sus rápidas expansiones poblacionales pueden ser capaces de reducir la abundancia de especies bentónicas previamente establecidas y pueden causar cambios significativos en la estructura de la comunidad bentónica (Lambert 2001; Castilla et al. 2004a, b). Sin embargo, estudios que compararon las asociaciones de epibiontes entre una ascidia introducida (*Pyura praeputialis*) y un mejillón nativo (*Perumytilus purpuratus*), permitieron reconocer a la ascidia introducida como un reservorio de fauna (Castilla et al. 2004b; Pacheco & Andrade 2020). Dichos estudios destacan la importancia de la coexistencia de múltiples ingenieros ecosistémicos, y sus interacciones, en el mantenimiento de la biodiversidad (Cerdeira & Castilla 2001; Caro et al. 2011). Se suele considerar que las ascidias producen

efectos ecológicos negativos, sin embargo, faltan estudios destinados a evaluar los efectos de las ascidias introducidas (Pereyra & Ocampo Reinaldo 2018).

En ambientes marinos costeros, la disponibilidad de sustrato es uno de los principales factores que influye en la distribución y abundancia de organismos sésiles macrobentónicos (Bertness et al. 2014). La obtención de un sustrato adecuado para el reclutamiento es un evento importante en el ciclo de vida de este tipo de organismos (Connell & Keough 1985; Wahl 1989). Para optimizar la ocupación del espacio, algunas especies han desarrollado la capacidad de establecerse sobre otros organismos, a los que utilizan como sustrato, en un fenómeno conocido como epibiosis (Harder 2008; Wahl 2009). Varios factores pueden influir en la intensidad de la epibiosis, entre ellos la estacionalidad, la latitud y la profundidad (Wahl 1989; Barnes 1994; Vasconcelos et al. 2007). Otros procesos físicos, como la abrasión física por acción del agua, y biológicos, como las características morfológicas y fisicoquímicas de las especies formadoras de hábitat como, por ejemplo, la forma y el área de la superficie, la textura (Sebens 1991; Harder 2008), la presencia de sustancias antiincrustantes (Nylund & Pavia 2005), y las interacciones competitivas o la depredación (Ward & Thorpe 1991) pueden también determinar el desarrollo de comunidades epibiontes.

El agregado de organismos frecuentemente genera nuevas estructuras tridimensionales que favorecerían a los ensamblajes bentónicos (Johnson et al. 2003; Tokeshi & Arakaki 2012). Muchos organismos epifaunales son un componente importante de las comunidades marinas, capaces de colonizar sustratos biogénicos como algas (Fredriksen et al. 2005; Sánchez Moyano & García Asencio 2009), esponjas (Cinar & Ergen 1998), moluscos (Thiel & Ullrich 2002; Vasconcelos et al. 2007), poliquetos (Dubois et al. 2002; Sepúlveda et al. 2015), crustáceos (Hoberg et al. 1982; Hernández et al. 2001) y equinodermos (Britayev & Zamishliak 1996). Como consecuencia de esto,

existe un interés creciente en la capacidad de las ascidias de comportarse como sustrato biogénico (Fielding et al. 1994; Rocha & Moreno 2000; Monteiro et al. 2002; Castilla et al. 2004 a, b; Moreno & Rocha 2006; Voultziadou et al. 2007; Yakovis et al. 2007; Sepúlveda et al. 2015; Rimondino et al. 2015; Davis et al. 2018).

En un estudio realizado en el Golfo San Matías entre 2005 y 2007, se registró la presencia de varias ascidias introducidas, entre ellas, *Diplosoma listerianum*, *Ciona intestinalis*, *Lissoclinum fragile*, *Molgula manhattensis*, *Cnemidocarpa robinsoni* y *Corella eumyota* (Schwindt et al. 2014). Poco tiempo después, se identificó una nueva ascidia introducida, *Styela clava* (Pereyra et al. 2015), lo que llevó a suponer que esta introducción ocurrió como *fouling* en un buque de carga transoceánico en años posteriores al estudio realizado por Schwindt et al. (2014). *S. clava* es una especie originaria del Mar de Okhotsk y de las costas de Japón, Corea y norte de China (Abbot & Johnson 1972). En los últimos 70 años, esta ascidia ha ampliado considerablemente su distribución, habiéndose registrado en ambas costas de Estados Unidos, Canadá, sur de Australia, Nueva Zelanda, noroeste de Europa y Asia (Clarke & Therriault 2007; Clarke et al. 2014), formando parte de las comunidades intermareales y submareales, frecuentemente a profundidades entre 5 y 25 m, aunque también hasta los 40 m de profundidad (Lutzen 1998). Los individuos resisten largos períodos de desecación durante la bajamar, encontrándose adheridos en microhábitats (por ej. debajo de rocas), y más comúnmente en hábitats protegidos con poca acción de las olas, como entradas de bahías, puertos y marinas (Lutzen 1998). También se ha registrado a *S. clava* en costas expuestas de alta energía en superficies de rocas o zonas relativamente protegidas, donde utiliza diversos sustratos artificiales como distintas estructuras de hormigón, pilotes de muelles, muelles flotantes, cascos de embarcaciones, cuerdas sumergidas y boyas (Lutzen 1998; NIMPIS 2002).

En determinados sitios del Golfo San Matías, como por ejemplo en el sitio ubicado en el interior de la Bahía San Antonio, conocido como Punta Verde, *S. clava* presenta densidades relativamente altas (Pereyra et al. 2015). La Bahía San Antonio y el área de influencia han sido reconocidos con el status de Área Natural Protegida provincial desde 1993, e identificada como un sitio de alta diversidad biológica. Sin embargo, rodeada por tres enclaves urbanísticos (San Antonio Oeste, San Antonio Este y Las Grutas), cuyas poblaciones crecen a un ritmo sostenido y por la afluencia del turismo en los meses estivales, su calidad ambiental se ve críticamente amenazada. Por otra parte, justamente en el inicio de la vía de acceso a la bahía, se ubica un puerto de profundidad (Puerto de San Antonio Este), el cual ha sido identificado como un sitio de alta diversidad de especies invasoras en comparación con otras zonas patagónicas (Schwindt et al. 2014).

La presencia de *S. clava* en el Golfo San Matías toma relevancia por ser éste el primer sitio invadido en el océano Atlántico Sudoccidental (Pereyra et al. 2015). Más recientemente se la registró en las costas de Mar del Plata (Rodríguez, obs. personal), dando cuenta de su potencial dispersión en zonas costeras de Argentina. En el caso del Golfo San Matías, además, se identificó una asociación positiva con otra especie introducida, en la que *S. clava* facilita el reclutamiento del alga *Undaria pinnatifida* (Pereyra et al. 2017). En este contexto, y más allá de su rol como facilitadora de *U. pinnatifida*, es importante estudiar los efectos que esta ascidia introducida pueda tener desde una etapa temprana de la invasión (Blackburn et al. 2011), ya que se espera que éstos varíen si el desarrollo de la invasión continúa (Strayer et al. 2006; Pacheco & Andrade 2020). Se considera que los efectos ecológicos de las especies introducidas son fuertemente contexto-dependientes, ya que cambian entre sí por una variedad de factores, como la densidad de las diferentes poblaciones (Parker et al. 1999; O’Loughlin et al. 2019), la identidad de la comunidad invadida (Colautti & MacIsaac 2004), el estadio en el proceso de invasión (Blackburn et al. 2011; Richardson & Pysek 2012) o las

características físicoquímicas de los distintos ambientes (Byers 2000; Jones & Ricciardi 2005; Fruh et al. 2012). Por lo tanto, la reciente dispersión de *S. clava* en el Golfo San Matías brinda la oportunidad de evaluar el ensamble macrofaunal asociado en términos de abundancia y diversidad, teniendo en cuenta el efecto ecológico contexto-dependiente de la invasión. Este trabajo de tesina representa una primera aproximación a la descripción del ensamble macrofaunal asociado a *S. clava* en el Golfo San Matías. Al tratarse de una reciente colonización, y ante la nula información del efecto de la especie en esta área, este trabajo constituye una línea de base para futuros estudios y la evaluación de los cambios a largo plazo.

Dada la contexto-dependencia de los efectos de cada invasión, el objetivo de esta tesina fue evaluar las variaciones temporales del ensamble macrofaunal asociado a *S. clava*, en dos sitios costeros del Golfo San Matías. Los objetivos particulares fueron: 1) describir cuali y cuantitativamente, en términos de abundancia, riqueza específica, índices de diversidad y equitatividad los ensamblajes macrofaunales asociados a *S. clava* en dos sitios costeros del Golfo San Matías; 2) evaluar las variaciones mensuales de abundancia y de los diferentes indicadores de diversidad de los ensamblajes asociados a *Styela clava* en los dos sitios costeros.

En el presente trabajo se ponen a prueba las siguientes hipótesis:

- la diversidad y la abundancia del ensamble macrofaunal asociado a *Styela clava* en el interior de la Bahía San Antonio difieren de las del exterior a la misma.
- las diferencias de diversidad y abundancia de organismos asociados a *S. clava* en Punta Verde y Baliza San Matías se mantienen entre meses.

2. MÉTODOS

2.1 Área de estudio

El Golfo San Matías (GSM) está ubicado entre los 40°45'S, 42°14'S y 63°05'O, 65°10' O y cuenta con una superficie aproximada de 19.700 km², siendo el más extenso de los golfos norpatagónicos (**Figura 1**). Se trata de una cuenca marina semicerrada, con profundidades máximas de 220 m en su parte central y un zócalo de profundidades relativamente menores (50 – 80 m) en su boca, la cual está delimitada al norte por Punta Bermeja y al sur por Punta Norte, en Península Valdés (Piola & Scasso 1988). La circulación de las masas de agua en el GSM se caracteriza por el ingreso de una masa de agua fría por la zona sur, proveniente de la Corriente Costera Patagónica (Gagliardini & Rivas 2004). En el sector norte del golfo, la circulación presenta una celda cerrada en sentido ciclónico de 70 km de diámetro con un período de permanencia dentro del golfo; el agua sale por el sector norte de la boca y se dirige en sentido nor-noreste, hasta alcanzar la costa este del sistema estuarial de El Rincón (Rivas & Beier 1990; Lucas et al. 2005). Otra particularidad de la oceanografía del GSM es la aparición de un frente termohalino durante los meses cálidos, el cual divide al golfo en dos masas de agua con características bien diferenciadas (Piola & Scasso 1988), el sector norte con aguas más cálidas y de mayor salinidad, y el sector sur de aguas más frías y menos salinas fuertemente influidas por aguas de la plataforma (Piola & Scasso 1988; Gagliardini & Rivas 2004).

En el noroeste del GSM se encuentra la Bahía San Antonio (BSA) (40°45'S, 64°56'O), un cuerpo de agua de mar de 80 km² afectado por un régimen de mareas semidiurno de tipo macromareal (de hasta nueve metros de amplitud) (Aliotta et al. 2000). La BSA constituye un ambiente hipersalino debido a la escasez de lluvias, la ausencia de aportes de agua dulce y la elevada tasa de evaporación

(Piola & Scasso 1988), con una temperatura media atmosférica de 15,1°C, aunque se registran temperaturas extremadamente bajas en julio (de hasta -7,7°C) y altas en febrero (hasta 41,1°C).

La zona intermareal alta se encuentra cubierta por una marisma compuesta principalmente de *Sporobolus alterniflorus* mientras que los niveles medios se caracterizan por extensas planicies de marea surcadas por canales (Escofet et al. 1977; Carbone et al. 2007). Estos canales forman parte de los niveles más bajos del intermareal en donde afloran formaciones rocosas. Por otra parte, el sustrato consiste principalmente en canto rodado y lodo, y es considerado un sustrato relativamente móvil (Salas et al. 2015). El canal principal de la BSA, está sujeto a disturbios antrópicos asociados con descargas de efluentes cloacales y actividades portuarias (Carbone et al. 2007), no obstante, las concentraciones de nutrientes a lo largo del canal son variables (Saad et al. 2019). Punta Verde se sitúa en la sección media del canal principal de acceso a la BSA, en el cual las concentraciones de nutrientes de origen antrópico son relativamente menores que en el interior del canal principal (Saad et al. 2019).

En la sección media de este canal y al extremo este de la ciudad de San Antonio Oeste se encuentra Punta Verde (PV), un sitio protegido de la acción de las olas. Allí los individuos de *Styela clava* se encuentran adheridos a todo tipo de sustrato duro, principalmente rocoso. Esta especie presenta una distribución espacial en parches, con grupos de individuos fijos desde el pedúnculo y colgando de la parte inferior de salientes rocosas, orientando los sifones hacia abajo, e individuos dispersos adheridos verticalmente al fondo con los sifones orientados hacia arriba (**Figura 2**). La densidad media de *S. clava* en PV presenta diferencias notables. Donde los individuos se encuentran totalmente sumergidos, y adheridos verticalmente al fondo, la densidad media oscila entre $2,0 \pm 1,3$ ind. m^{-2} (junio) y $6,9 \pm 2,3$ ind. m^{-2} (enero) y en zonas reparadas (debajo de salientes de rocas) la densidad oscila entre $8,9 \pm 1,5$ ind. m^{-2} (abril) y $170,0 \pm 57,5$ ind. m^{-2} (diciembre) (Pereyra, datos sin

publicar). Por fuera de la BSA, hacia el este, se encuentra la Baliza San Matías (BSM). Allí en la zona intermareal se desarrollan amplias plataformas costeras rocosas de suaves pendientes hacia el mar, estos rasgos se presentan en formas discontinuas, ya que alternan con playas de arena y están formadas mayormente por roca (Fucks et al. 2012). El intermareal se encuentra parcialmente cubierto por un mejillinar de *Brachidontes rodriguezii*, intercalado por pozas intermareales y salientes rocosas verticales y oblicuas. Por otra parte, y en contraposición a PV, se caracteriza por ser un sitio expuesto y fuertemente influenciado por la acción de las olas. Los individuos de *S. clava* se encuentran establecidos principalmente en salientes rocosas que forman parte de los bordes de pozas intermareales, como así también debajo de rocas sueltas, grietas y salientes rocosas oblicuas (**Figura 3**). La densidad media de *S. clava* en BSM es mucho menor que en PV, oscilando en pozas de marea entre $0,22 \pm 0,2$ ind. m^{-2} (julio) y $1,2 \pm 0,4$ ind. m^{-2} (abril) y en zonas reparadas entre $8,9 \pm 6,2$ ind m^{-2} (mayo) y $57,8 \pm 12,7$ ind m^{-2} (julio) (Pereyra datos sin publicar). Estos dos sitios, Punta Verde, sobre el canal principal de la BSA, y Baliza San Matías, por fuera de la Bahía, ($40^{\circ}45'S$, $63^{\circ}05'O$ PV y $40^{\circ}45'S$, $65^{\circ}43'O$ BSM, respectivamente) fueron los lugares elegidos para realizar el estudio.



Figura 1. Localización del área de estudio en el Golfo San Matías. Las estrellas indican los sitios de muestreo: Baliza San Matías (BSM) y Punta Verde (PV).



Figura 2. Sitio de estudio y ejemplos de ocupación del sustrato por individuos de *S. clava* en Punta Verde (PV) A: sitio Punta Verde, B: Individuos de *S. clava in situ* adheridos en salientes rocosas, C: individuos de *S. clava*, D: individuo de *S. clava in situ* adherido al fondo rocoso en Punta Verde (PV). Nótese en B-C-D, la macrofauna epibionte asociada a *S. clava*.



Figura 3. Sitio de estudio e individuos de *S. clava* pertenecientes a Baliza San Matías, A: Baliza San Matías; B: Individuos de *S. clava in situ* en Baliza San Matías.

2.2 Muestreo y análisis de datos.

La toma de muestras se realizó bimensualmente por el término de un año, desde mayo de 2018 a marzo de 2019. De cada sitio y en bajamar, se retiraron diez individuos de *Styela clava* (n = 10 para cada sitio y mes) seleccionados al azar, tomando una distancia mínima de 15 m entre muestras. El número de ascidias analizadas fue definido a partir de un compromiso entre lo logísticamente posible en cuanto al tiempo disponible de colecta en bajamar (en ambos sitios la *estoa* es de corta duración y dificulta realizar la búsqueda exhaustiva requerida para obtener organismos de similar tamaño), el tiempo requerido en laboratorio para revisar, separar e identificar la fauna asociada a las ascidias y la meta de lograr una descripción relativamente completa del ensamble asociado. Únicamente se seleccionaron individuos que permanecieran completamente sumergidos al momento de la colecta, estuvieran adheridos a sustrato rocoso verticalmente en el fondo y que tuvieran una talla superior a los 40 mm de largo. Los individuos fueron removidos cuidadosamente para evitar dañarlos durante la colecta, prestando especial atención a que el disco de sujeción basal estuviese intacto. Cada ejemplar fue fotografiado previo a la colecta (**Figura 4**), luego colocado individualmente en una bolsa plástica con cierre hermético para evitar la pérdida de los epibiontes móviles y las bolsas fueron debidamente etiquetadas. Todos los organismos recolectados durante el trabajo de campo fueron llevados al Laboratorio de Ecología y Servicios Ecosistémicos de la Escuela Superior de Ciencias Marinas para su procesamiento. En el laboratorio, el procesamiento de las muestras consistió en la separación minuciosa de los epibiontes (individuos macrofaunales, i.e. mayores a 500 micras) asociados a cada individuo de *S. clava* mediante lavado con agua corriente sobre un tamiz. Los organismos colectados en el tamiz se conservaron en alcohol 70%. Posteriormente al lavado, de cada individuo de *S. clava* se midió el largo total (en mm). Los organismos macrofaunales se identificaron al menor nivel taxonómico posible, mediante la

utilización de lupa estereoscópica Leica EZ4, y utilizando claves de identificación (cuando presentes) y/o consultando a taxónomos especialistas de los diferentes grupos.



Figura 4. Individuos de *Styela clava* con epibiontes asociados. Las flechas indican a los organismos epibiontes: a: macroalga (no consideradas en el presente estudio), b: ascidia colonial *Botryllus schlosseri*, c: ascidia colonial *Botryllus schlosseri*, d: ascidia solitaria *Ciona* sp., e,g: ascidias solitarias, f: ascidia colonial *Didemnum* sp..

2.2a Abundancia, riqueza, equitatividad y diversidad de la macrofauna asociada a *Styela clava* en Baliza San Matías y Punta Verde.

Dado que el muestreo fue particularmente dirigido a obtener ejemplares de *S. clava* para el estudio de sus epibiontes macrofaunales, y que la talla de los individuos colectados no debía ser un factor que interfiriera en las comparaciones entre sitios y entre meses, se aplicó un ANOVA de dos vías para comparar el largo total de los individuos de *S. clava* colectados entre PV y BSM, y entre los meses estudiados (luego de corroborar los supuestos del test). Luego de la identificación de las especies asociadas a *S. clava*, para evaluar el nivel de esfuerzo de muestreo en cada sitio, se calcularon las curvas de acumulación de especies observadas para el total de muestras para cada sitio (Magurran & McGill 2011).

De cada muestra de macrofauna obtenida, se calculó la abundancia total (número total de individuos) de los taxa registrados. En el caso de los phyla, se analizaron las variaciones temporales de las abundancias entre sitios. Asimismo, se calcularon las abundancias totales por sitio a nivel de Clase y se analizó su abundancia temporalmente. Por último, se registró el número de especies presentes en cada sitio. Para evaluar las variaciones mensuales de la macrofauna asociada a *S. clava*, se calcularon las abundancias mensuales totales para cada sitio. Posteriormente se examinaron individualmente las clases registradas entre sitios y entre meses.

Los ensambles fueron identificados mediante descriptores de abundancia, riqueza específica, y los índices de diversidad de Shannon-Wiener y de equitatividad de Pielou. Se utilizaron test paramétricos (ANOVA de dos vías) para comparar estos índices entre sitios y meses. Los supuestos de normalidad y homocedasticidad se verificaron con gráficos q-q y *tests* de Levene,

respectivamente. Cuando se detectaron diferencias significativas se realizaron comparaciones múltiples mediante el test de Tukey ($P < 0,05$, en todos los casos).

Para visualizar la composición de los ensambles en cada sitio se utilizaron los datos de abundancia de todos los taxa de acuerdo al sitio. A estos datos, se le aplicó el índice de similitud de Bray-Curtis, y se realizó un ordenamiento de muestras mediante Escalamiento Multidimensional (MDS). Por otra parte, se realizó un Análisis de similitudes (ANOSIM) para detectar las diferencias entre sitios en cuanto a la composición taxonómica. Al detectarse diferencias significativas, se calcularon los porcentajes de Similitud- Contribución (SIMPER) de cada uno de los taxa para determinar cuáles de los taxa considerados contribuyeron más a las diferencias observadas. Finalmente, se calcularon los porcentajes de Similitud-Contribución dentro de cada sitio para determinar qué grupos contribuyeron a la similitud entre las muestras de cada sitio considerado. Sólo se consideraron significativos aquellos taxa que contribuyeron, al menos, en un 10% (Bulleri 2005).

2.2b Grupos funcionales de movilidad asociados a *Styela clava* en Baliza San Matías y Punta Verde.

Dado que *S. clava* ofrece una mayor complejidad ambiental, se realizó una clasificación de los taxa en tres grupos funcionales según su grado de movilidad. Los phyla considerados sésiles (i.e., adheridos a los individuos de la ascidia) fueron Porifera, Bryozoa, Chordata (otras ascidias), Cnidaria (clase Hydrozoa), Mollusca (clase Bivalvia) y Arthropoda (orden Sessilia). Los phyla considerados semi-sésiles (i.e., de movilidad reducida) fueron Nematoda, Annelida, Echinodermata, Arthropoda (clases Pycnogonida e Insecta) y Mollusca (clase Gastropoda). Por último, los phyla considerados móviles (i.e., de gran movilidad/capacidad de natación) fueron Arthropoda (clases Malacostraca,

Hexanauplia (órdenes Calanoida y Ostracoda) y Arachnida. Cada taxón fue incluido sólo en una de las categorías. De este modo se construyó una tabla con la asignación de cada taxón a una categoría, y se registró la abundancia y riqueza de especies de cada grupo funcional en cada sitio como así también el número de taxa en común que hubo entre los sitios.

Los análisis estadísticos y gráficos fueron realizados con RStudio (Team RStudio, 2015) y Primer E-6 (Clarke & Gorley 2006).

3. RESULTADOS

Todos los ejemplares de *Styela clava* analizados tuvieron fauna asociada. El número de epibiontes varió entre 8 y 874 individuos según los sitios y meses estudiados, con un promedio de 148 organismos por individuo de *S. clava*.

3.1 Abundancia, riqueza, equitatividad y diversidad de la macrofauna asociada a *Styela clava* en Baliza San Matías y Punta Verde.

No se encontraron diferencias significativas en el largo total de los individuos de *S. clava* entre sitios (ANOVA, $F_{1,5} = 0,40$; $p = 0,53$) ni entre meses (ANOVA, $F_{1,5} = 1,14$; $p = 0,34$). El valor medio del largo total para BSM fue de $76,7 \pm 21,3$ mm y para PV fue de $79,1 \pm 19,3$ mm.

Se registró un total de 82 especies asociadas a *S. clava* en todo el período de estudio agrupando ambos sitios. Los ejemplares correspondieron a 9 phyla y 15 clases (**Tabla 1**). La mayoría de las especies fueron representadas por relativamente pocos individuos, llegando únicamente a cuatro individuos para la Clase Arachnida (Fam. Halacaridae indet.). La abundancia estuvo dominada

por especies que pueden considerarse frecuentes en los ambientes costeros norpatagónicos (*Monocorophium* sp., *Melita palmata*, *Caprella dilatata*, *Caprella equilibra* y nematodos indeterminados de la Clase Adenophorea).

Tabla1. Especies asociadas a *Styela clava* en Baliza San Matías (BSM) y Punta Verde (PV) para todos los meses de estudio. El símbolo * indica la presencia de especies coloniales o modulares.

Especies	Sitio											
	BSM						PV					
	M	J	S	N	E	M	M	J	S	N	E	M
Phylum Porifera												
Clase Demospongiae												
<i>Hymeniacidon</i> sp.	*	*	-	-	-	*	*	*	*	-	*	-
<i>Halichondria</i> sp.	*	*	-	-	-	-	*	*	-	*	*	-
Phylum Cnidaria												
Clase Hydrozoa												
Orden Leptothecata												
<i>Plumularia setacea</i>	-	-	-	*	-	-	*	*	*	*	-	-
Phylum Nematoda												
Clase Adenophorea indet.	215	49	69	57	203	77	507	205	334	200	131	213
Phylum Mollusca												
Clase Gastropoda												
Orden Trochida												
<i>Tegula patagonica</i>	6	-	1	4	10	5	4	6	2	1	1	-
Orden Neogastropoda												
<i>Trophon geversianus</i>	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-

Especies (cont.)	Sitio											
	BSM						PV					
	M	J	S	N	E	M	M	J	S	N	E	M
<i>Buccinanops deformis</i>	-	-	-	1	1	-	3	-	-	-	-	-
<i>Anachis</i> sp.	-	-	1	-	-	1	-	1	-	-	-	-
<i>Costoanachis</i> sp.	-	-	-	-	-	3	6	-	-	5	-	-
Orden Siphonariida												
<i>Siphonaria lessoni</i>	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
Orden Littorinimorpha												
<i>Heleobia australis</i>	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Crepidula</i> sp.	-	-	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-
Clase Bivalvia												
Orden Mytilida												
<i>Brachidontes rodriguezii</i>	7	8	8	45	91	39	4	14	7	10	10	-
<i>Musculus viator</i>	3	2	2	-	6	3	4	1	8	3	1	-
Orden Pectinida												
<i>Aequipecten tehuelchus</i>	3	1	1	1	7	-	6	2	4	1	-	-
Sp. indet. 1	-	1	-	1	9	1	2	-	1	2	-	-
Sp. indet. 2	1	1	-	1	9	1	4	-	1	2	-	-
Phylum Annelida												
Clase Polychaeta												
<i>Syllis</i> sp.	9	9	9	14	26	20	90	36	63	103	41	60
<i>Eunice</i> sp.	3	2	2	2	5	-	2	-	1	1	5	-
Fam. Polynoidae												
Sp. indet. 1	3	3	3	2	-	1	3	2	-	1	-	-

Especies (cont.)	Sitio											
	BSM						PV					
	M	J	S	N	E	M	M	J	S	N	E	M
Sp. indet. 2	2	1	-	1	1	2	-	1	2	1	1	-
Polychaeta indet. 1	2	-	-	2	6	3	2	1	1	-	-	-
Polychaeta indet. 2	1	-	-	2	2	-	1	-	2	1	-	-
Polychaeta indet. 3	-	3	-	-	4	-	1	-	1	-	-	-
Polychaeta indet. 4	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	1	-
Polychaeta indet. 5	1	-	1	1	-	-	1	-	-	-	-	-
Polychaeta indet. 6	1	-	1	-	-	-	1	-	-	-	1	-

Phylum Bryozoa

Clase Gymnolaemata

Orden Cheilostomatida

<i>Bugula neritina</i>	-	-	*	-	*	*	*	*	-	*	*	-
Bryozoa indet. 1	-	-	-	-	-	*	*	-	-	-	-	-
Bryozoa indet. 2	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-
Bryozoa indet. 3	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-

Phylum Echinodermata

Clase Ophiuroidea

<i>Ophioplocus januarii</i>	1	2	1	-	3	5	1	2	4	2	-	3
-----------------------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

Especies (cont.)	Sitio											
	BSM						PV					
	M	J	S	N	E	M	M	J	S	N	E	M
Phylum Arthropoda												
Clase Malacostraca												
Orden Amphipoda												
Fam. Melitidae												
<i>Melita palmata</i>	4	9	5	3	15	3	351	21	-	-	1	82
Fam. Ischyroceridae												
<i>Jassa</i> sp.	1	8	5	8	38	9	12	1	-	2	7	96
Fam. Phoxocephalidae												
<i>Heterophoxus</i> sp.	2	7	15	-	25	4	17	1	2	-	-	12
Fam. Caprellidae												
<i>Caprella dilatata</i>	29	43	54	34	77	20	251	33	70	137	57	412
<i>Caprella equilibra</i>	17	84	25	1	110	20	135	27	33	46	27	267
Fam. Lysianassidae												
Sp. indet. 1	-	-	-	-	-	-	1	2	-	-	-	5
Fam. Corophiidae												
<i>Corophium</i> sp.	10	2	-	-	22	9	32	10	27	6	15	56
<i>Monocorophium</i> sp.	37	85	83	57	110	58	1204	616	820	760	977	3640
Sp. 1 indet.	-	-	-	5	3	8	-	-	-	-	4	6
Fam. Gammaridae												
Sp. indet. 1	4	24	12	6	17	10	135	15	5	3	16	28
Sp. indet. 2	3	10	9	29	19	-	9	7	6	5	10	4
Sp. indet. 3	-	1	57	77	52	31	20	-	14	2	16	4
Orden Leptostraca												
<i>Nebalia</i> sp.	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-

Especies (cont.)	Sitio											
	BSM						PV					
	M	J	S	N	E	M	M	J	S	N	E	M
Orden Isopoda												
<i>Sphaeroma serratum</i>	5	5	9	12	19	1	-	6	7	7	6	25
<i>Idotea</i> sp.	3	-	28	18	5	-	-	-	-	-	-	3
<i>Exciorolana</i> sp.	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Fam. Anthuridae indet.	5	-	15	14	15	-	-	-	-	-	-	50
Orden Tanaidacea												
<i>Tanais dulongii</i>	12	63	6	21	54	3	102	30	12	75	71	169
Sp. indet 1.	1	18	2	5	20	-	5	3	-	-	-	1
Orden Decapoda												
<i>Neohelice granulata</i>	-	1	-	-	-	-	2	6	3	9	5	8
<i>Cyrtograpsus angulatus</i>	-	-	-	-	2	1	-	-	-	-	-	-
<i>Cyrtograpsus altimanus</i>	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-
<i>Leucippa pentagona</i>	1	-	-	1	-	1	-	-	-	1	-	-
<i>Pachycheles laevidactylus</i>	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Pachycheles chubutensis</i>	-	-	-	-	2	1	-	-	-	-	-	-
<i>Rochinia gracilipes</i>	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-
Fam. Majoidea												
Sp. indet. 1	-	-	-	-	2	1	-	-	-	-	-	-
Clase Hexanauplia												
Orden Calanoida												
<i>Calanus</i> sp.	-	-	-	-	11	-	-	-	-	-	-	-
Orden Sessilia												
<i>Balanus glandula</i>	2	4	3	21	16	5	-	-	-	-	-	-
<i>Balanus trigonus</i>	2	1	1	6	7	5	-	-	-	-	-	-

Especies (cont.)	Sitio											
	BSM						PV					
	M	J	S	N	E	M	M	J	S	N	E	M
<i>Amphibalanus amphitrite</i>	-	3	1	2	3	4	-	-	-	-	-	-
Clase Ostracoda												
Sp. indet. 1	-	-	-	-	1	-	4	2	-	-	-	-
Sp. indet. 2	-	-	-	-	-	-	6	-	-	-	-	-
Clase Pycnogonida												
Orden Pantopoda												
<i>Anoplodactylus petiolatus</i>	-	2	-	-	-	-	8	6	-	-	-	-
<i>Tanystylum orbiculare</i>	-	-	-	-	-	-	5	4	-	-	-	-
Clase Arachnida												
Orden Trombidiformes												
Fam. Halacaridae												
Sp. indet. 1	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-
Clase Insecta												
Orden Diptera												
Larva Diptera indet.	-	-	-	185	135	17	-	-	-	17	2	4

Especies (cont.)	Sitio											
	BSM						PV					
	M	J	S	N	E	M	M	J	S	N	E	M
Phylum Chordata												
Clase Ascidiacea												
Orden Phlebobranchia												
<i>Asciadiella aspersa</i>	10	-	-	1	9	2	1	2	5	10	8	23
<i>Ciona</i> sp.	10	3	-	-	6	10	-	4	7	3	2	7
<i>Ascidia</i> sp.	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-
Orden Aplousobranchia												
<i>Diplosoma listerianum</i>	*	*	*	-	-	*	-	*	*	*	*	*
Fam. Didemnidae												
Sp. indet. 1	*	*	*	-	*	-	*	-	*	-	-	-
Sp. indet. 2	*	*	*	*	*	*	-	*	*	-	*	*
Sp. indet. 3	*	*	*	-	*	-	*	-	*	*	*	*
Sp. indet. 4	*	*	*	-	-	*	-	-	-	*	*	-
Orden Stolidobranchia												
<i>Botryllus schlosseri</i>	*	*	*	*	*	*	-	*	*	-	*	*
<i>Styela clava</i>	5	7	3	7	16	28	5	3	9	12	20	28
<i>Molgula</i> sp.	14	1	3	-	1	-	-	17	-	-	-	1
Sp. indet. 1	2	2	-	-	2	-	-	1	-	-	1	-
Sp. indet. 2	1	-	12	-	1	-	-	1	2	-	-	-
Sp. indet. 3	2	2	2	-	22	94	1	1	16	192	30	254
Sp. indet. 4	1	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Sp. indet. 5	1	1	-	-	2	2	-	1	-	-	2	-

En todo el período de estudio, las curvas de acumulación de especies observadas alcanzaron dos asíntotas en BSM, la primera a partir de las 20 ascidias y la segunda a partir de las 43 ascidias (**Figura 5.A.**). En PV la curva de acumulación alcanzó una asíntota a partir de las 18 ascidias (**Figura 5.B.**).

Al cabo del período de muestreo se contabilizaron 17.838 individuos epibiontes asociados a *S. clava*. Además de Porifera, Cnidaria, Bryozoa (organismos modulares o coloniales cuya abundancia en número no pudo ser cuantificada), los phyla presentes y sus respectivos porcentajes de abundancia respecto del total, en números, fueron: Echinodermata (0,2%), Mollusca (2,1%), Annelida (3,2%), Chordata (5,5%), Nematoda (18,9%), y Arthropoda (69,9%). El Phylum Arthropoda fue el más abundante en todo el período de estudio en ambos sitios (**Figura 6**). Las clases identificadas, considerando todos los phyla, fueron: Demospongiae, Hydrozoa, Gastropoda, Bivalvia, Polychaeta, Gymnolaemata, Ophiuroidea, Malacostraca, Hexanauplia, Ostracoda, Pycnogonida, Arachnida, Insecta y Ascidiacea. Los ejemplares del Ph. Nematoda fueron agrupados y considerados dentro de la clase Adenophorea, y se los registró para este trabajo como una única especie para ambos sitios. Aproximadamente el 66% de los taxa fueron identificados a nivel de especie o género. A los taxa restantes se los pudo clasificar hasta el nivel de familia o se los registró como indeterminado. PV presentó los mayores valores de abundancia total en las clases Malacostraca, Adenophorea, Ascidiacea y Ophiuroidea. Por su parte, las mayores abundancias en BSM estuvieron dadas por las clases Insecta, Bivalvia, Pycnogonida, Hexanauplia, Gastropoda y Arachnida (**Figura 7**).

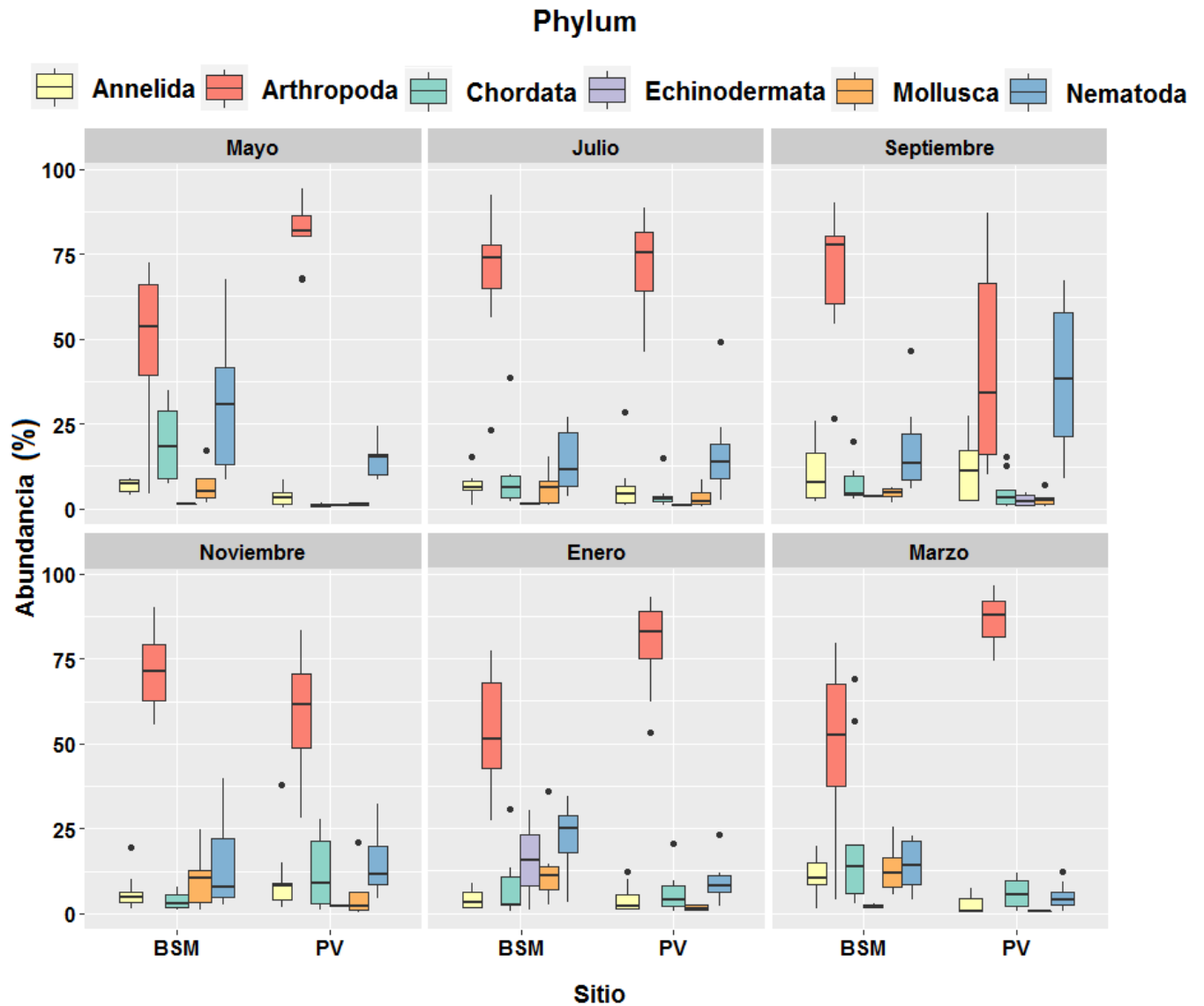


Figura 6. Abundancia, expresada porcentualmente, de la macrofauna asociada a *Styela clava*, a nivel de Phyla, durante todo el período de muestreo en Baliza San Matías (BSM) y Punta Verde (PV).

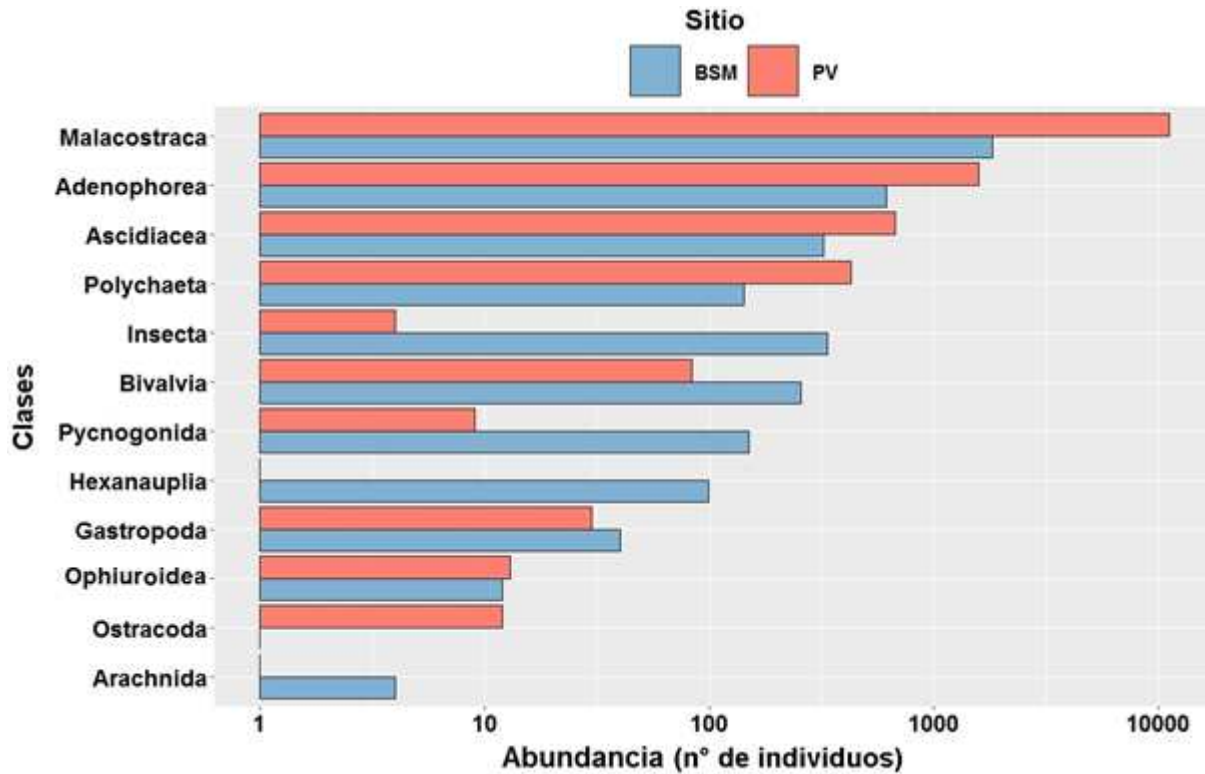


Figura 7. Abundancia total (número de individuos) de las clases macrofaunales asociadas a *S. clava* en Baliza San Matías (BSM) y Punta Verde (PV). Se excluyen los organismos coloniales o modulares (Porifera, Cnidaria, Bryozoa, y ascidias coloniales).

La abundancia total mensual macrofaunal fue mayor en PV durante todo el periodo de estudio, presentando los mayores valores en marzo y mayo (5.213 y 3.195 individuos respectivamente). Los demás valores mensuales fueron notablemente menores, oscilando entre 1.000 y 1.600 individuos. En BSM se observó un patrón inverso a PV dado que en los meses de marzo y mayo se registraron los valores más bajos de abundancia (464 y 351 individuos, respectivamente) y el pico de abundancia se observó en enero, con 1300 individuos (**Figura 8**).

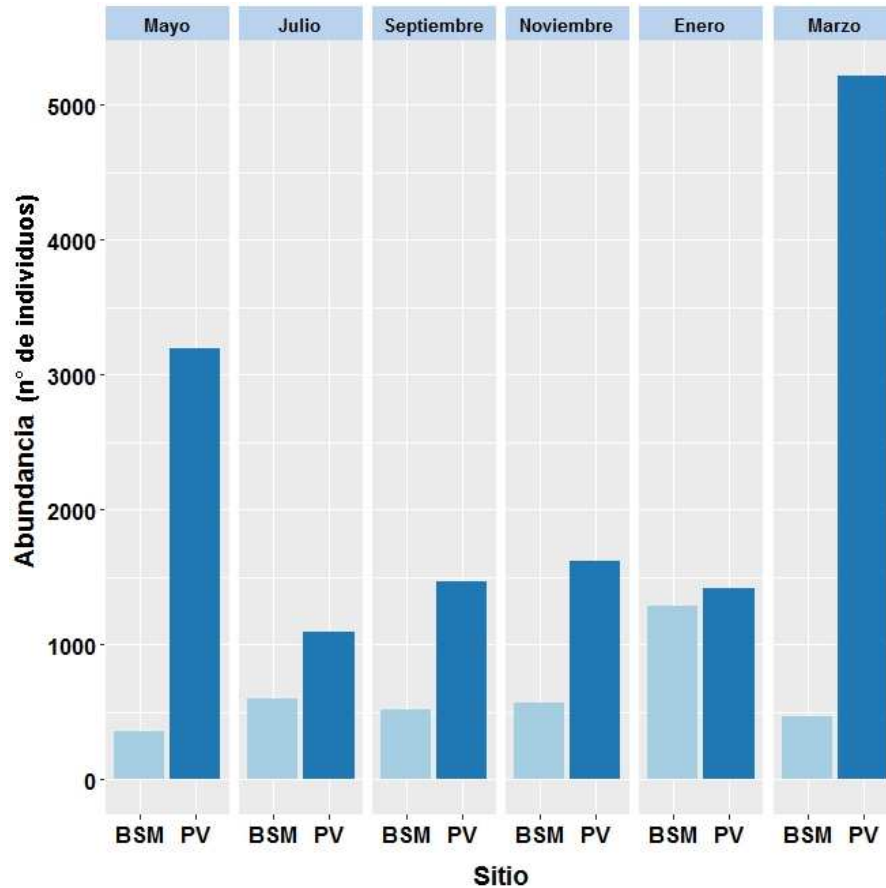


Figura 8. Abundancias totales para Baliza San Matías (BSM) y Punta Verde (PV) en todos los meses de muestreo.

En ambos sitios y durante todo el período de estudio, la abundancia macrofaunal estuvo dominada por las clases Adenophorea, Malacostraca y Polychaeta. Teniendo en cuenta la abundancia por mes y por sitio, se observó que en BSM la clase Ascidiacea se destacó en enero, marzo y mayo, mientras que en julio, septiembre y noviembre mostró una leve disminución. En cuanto a las clases Bivalvia y Hexanauplia, se observaron dos picos de abundancia en los meses de noviembre y enero. La clase Gastropoda predominó en enero, con valores de abundancia variables en el resto de los meses. La clase Insecta se registró en marzo, enero y noviembre con picos de abundancias en noviembre y enero. La clase Ophiuroidea se registró, en bajas abundancias, en enero, marzo y julio.

La clase Pycnogonida fue registrada en todo el período de estudio y presentó un pico de abundancia en julio. La clase Arachnida estuvo presente sólo en enero y en bajas abundancias. No se registraron individuos de la clase Ostracoda en BSM (**Figura 9A.**).

Para el sitio PV, como se mencionó, la clase Malacostraca fue la más numerosa, en marzo y mayo se observaron los picos de abundancia, en el resto de los meses mostró valores de abundancia relativamente estables. La clase Ascidiacea mostró una abundancia elevada para todo el período de estudio con excepción del mes de mayo. La clase Ophiuroidea presentó un pico de abundancia en julio y abundancias en disminución hacia septiembre, noviembre y marzo; no se registraron individuos en enero y mayo. La clase Gastropoda fue más abundante en mayo y con valores en disminución hacia julio, septiembre y noviembre. La clase Pycnogonida se registró en marzo, septiembre y noviembre en bajas abundancias. La clase Ostracoda solo se registró en los meses de mayo y julio. Organismos de la clase Insecta se registraron con bajos valores de abundancia, en enero, marzo y noviembre coincidiendo con lo observado en BSM. La clase Hexanauplia sólo se registró en el mes de mayo, con valores inferiores a lo observado en BSM. No se registró ningún individuo de la clase Arachnida (**Figura 9B.**).

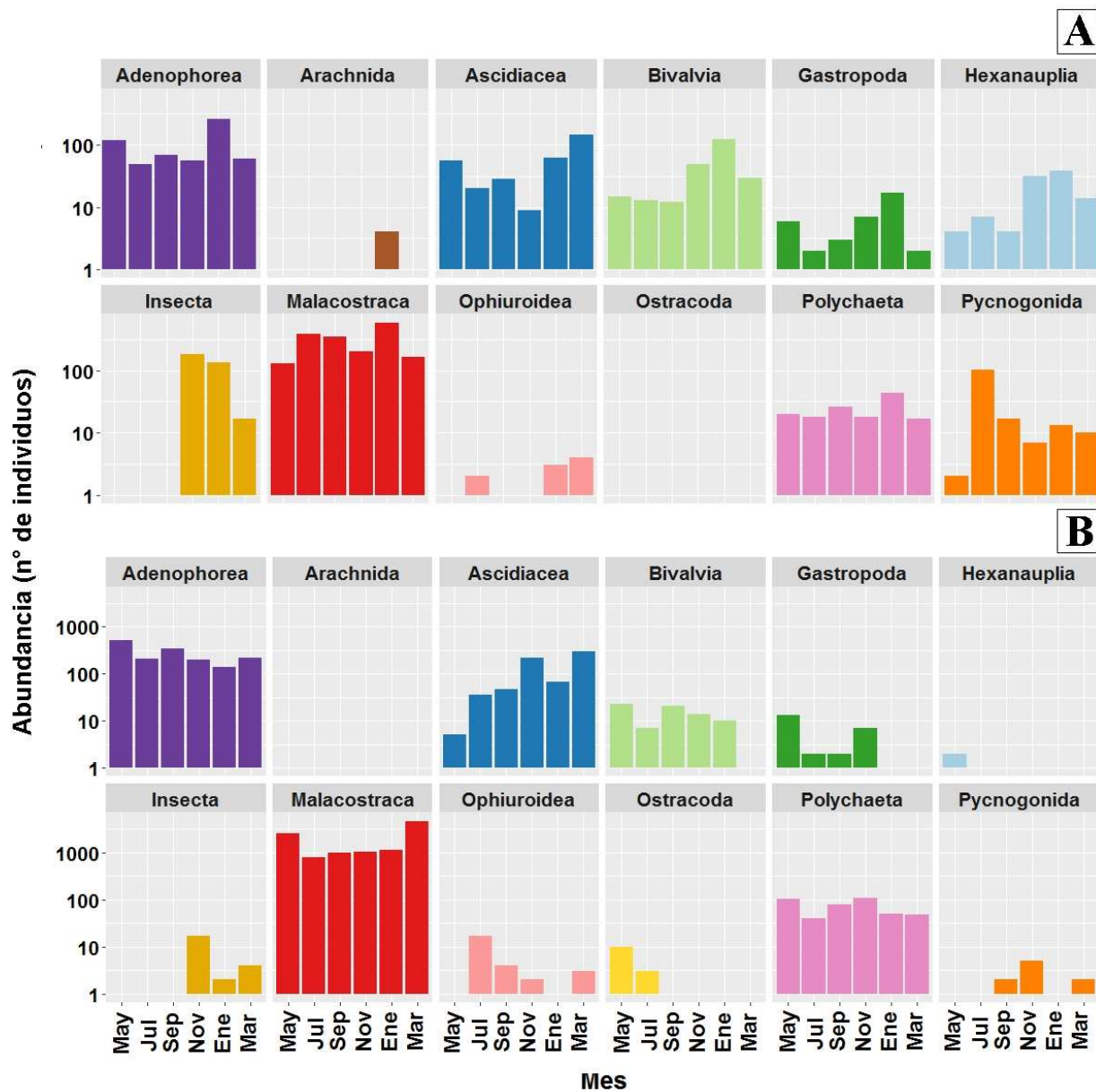


Figura 9. Abundancias de cada Clase formando parte de la asociación macrofaunal de *Styela clava* en A: Baliza San Matías (BSM) y B: Punta Verde (PV) durante todo el periodo de muestreo. Nótese que las escalas difieren entre sitios.

Al considerar la abundancia de macrofauna asociada a *S. clava*, se hallaron diferencias significativas entre los sitios y entre meses, con interacción significativa (**Tabla 2**). Tanto en PV como en BSM las abundancias mostraron diferencias entre meses, pero mientras en PV se observó un pico de abundancia en marzo (de 5206 individuos), en BSM en marzo se observó la menor abundancia (464 individuos), las diferencias encontradas entre los sitios en el resto de los meses no fueron tan disímiles (test de Tukey; $p < 0,05$; **Figura 10.A**).

Tabla 2. ANOVA de dos vías: Comparación de la Abundancia de la macrofauna asociada a *Styela clava* entre Baliza San Matías (BSM) y Punta Verde (PV) y entre los meses de estudio.

<u>F.V.</u>	<u>SC</u>	<u>gl</u>	<u>CM</u>	<u>F</u>	<u>p-valor</u>
Modelo	2237120,90	11	203374,63	12,47	<0,0001
Sitio	894758,70	1	894758,70	54,85	<0,0001
Mes	573302,30	5	114660,46	7,03	<0,0001
Sitio*Mes	769059,90	5	153811,98	9,43	<0,0001
Error	1761762,40	108	16312,61		
Total	3998883,30	19			

La riqueza de especies presentó diferencias significativas sólo entre los sitios, con una riqueza mayor en BSM que en PV. La interacción entre factores también fue significativa, dado que las diferencias entre sitios no se reflejaron para todo el período de estudio, sino sólo en enero, cuando la media de BSM fue de 21 especies y en PV de 15 especies (**Tabla 3, Figura 10.B**). Para los meses restantes las diferencias entre sitios no fueron significativas (test de Tukey, $p > 0,05$).

Tabla 3. ANOVA de dos vías: Comparación de la Riqueza específica de la macrofauna asociada a *Styela clava* entre Baliza San Matías (BSM) y Punta Verde (PV) y entre los meses de estudio.

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	820,83	11	74,62	3,16	0,0010
Sitio	99,01	1	99,01	4,19	0,0431
Mes	240,27	5	48,05	2,03	0,0797
Sitio*Mes	481,54	5	96,31	4,07	0,0020
Error	2553,10	108	23,64		
Total	3373,93	119			

Se registraron diferencias altamente significativas en el índice de Pielou entre sitios (**Tabla 4**) mientras que las diferencias entre meses no fueron significativas. Sin embargo, las diferencias entre sitios no fueron siempre de la misma magnitud a lo largo del año (interacción entre factores débilmente no significativa). Mientras que en PV, la equitatividad disminuyó hacia los meses cálidos, en BSM el número de individuos por especie estuvo distribuido de manera más equitativa no mostrando diferencias entre los meses estudiados (test de Tukey, $p > 0,05$, **Figura 10.C**).

Tabla 4. ANOVA de dos vías: Comparación del Índice de equitatividad de Pielou entre Baliza San Matías (BSM) y Punta Verde (PV) y entre los meses estudiados.

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	1,99	11	0,18	14,65	<0,0001
Sitio	1,71	1	1,71	138,75	<0,0001
Mes	0,14	5	0,03	2,25	0,0541
Sitio*Mes	0,14	5	0,03	2,23	0,0563
Error	1,33	108	0,01		
Total	3,32	119			

De manera similar, el índice de Shannon-Wiener, mostró diferencias altamente significativas entre los sitios, siendo mayor en BSM que en PV (**Tabla 5**). La interacción significativa indica que estas diferencias no fueron de la misma magnitud en todos los meses estudiados (test de Tukey, $p <$

0,05, **Figura 10.D**). En BSA este índice de diversidad se mantuvo relativamente estable en torno a un mismo valor medio, mientras que en PV disminuyó hacia los meses cálidos.

Tabla 5. ANOVA de dos vías: Comparación del Índice de diversidad de Shannon-Wiener entre Baliza San Matías (BSM) y Punta Verde (PV) y entre los meses estudiados

<u>F.V.</u>	<u>SC</u>	<u>gl</u>	<u>CM</u>	<u>F</u>	<u>p-valor</u>
Modelo	16,27	11	1,48	12,83	<0,0001
Sitio	13,36	1	13,36	115,89	<0,0001
Mes	0,41	5	0,08	0,70	0,6211
Sitio*Mes	2,50	5	0,50	4,35	0,0012
Error	12,45	108	0,12		
Total	28,72	119			

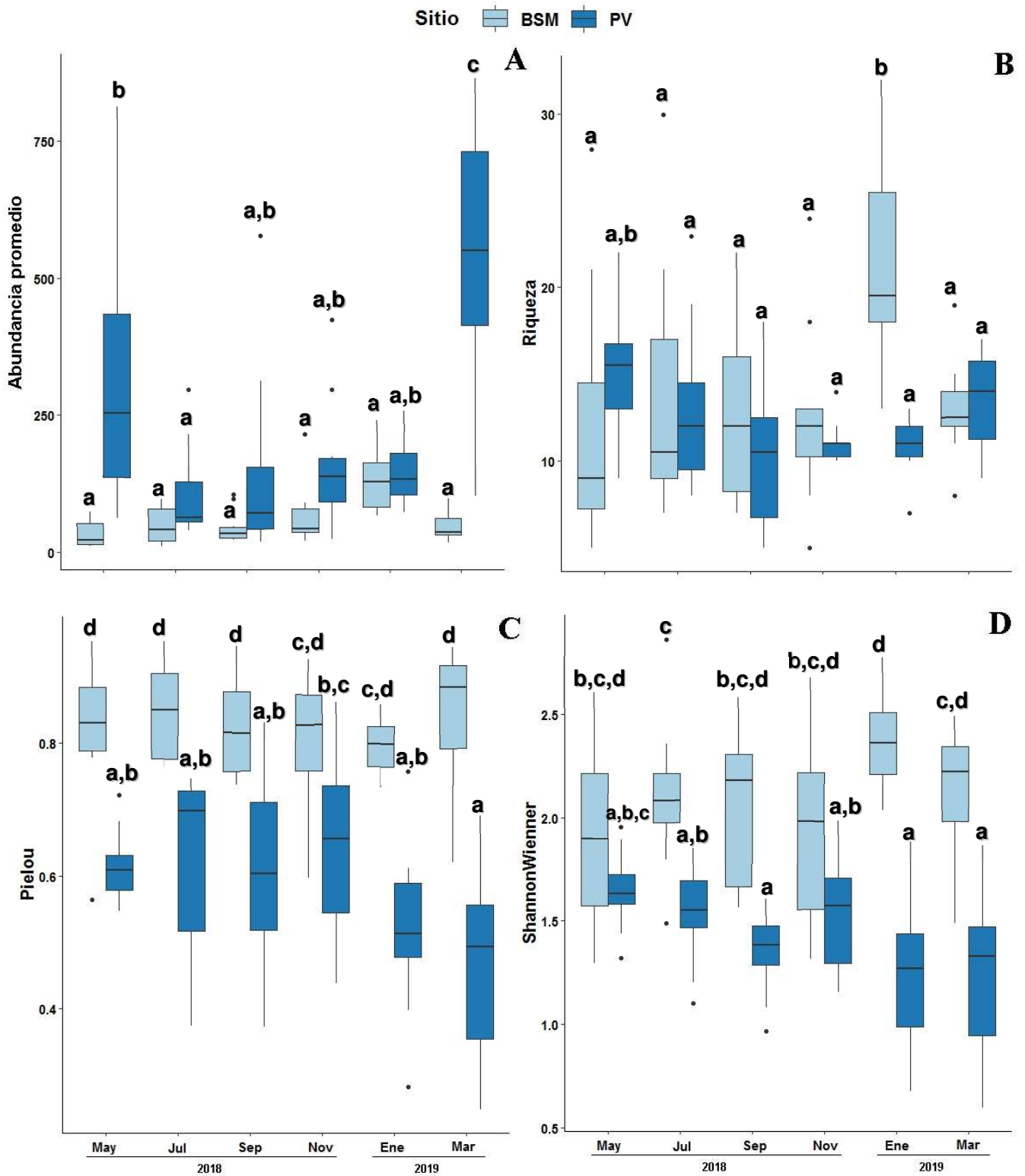


Figura 10. Diferentes indicadores de diversidad para la macrofauna asociada a *Styela clava* en el período de estudio. A: Abundancia (n° de individuos), B: riqueza específica (n° de especies), C: índice de equitatividad de Pielou, D: índice de diversidad de Shannon-Wiener. La caja representa la mediana, los percentiles 25% - 75%, valores máximos, mínimos y los puntos, valores atípicos. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) en tests de Tukey.

La ordenación de muestras de la macrofauna asociada a *S. clava* a partir del MDS permitió identificar dos grandes agrupaciones pertenecientes a los sitios BSM y PV, evidenciando claramente las amplias diferencias de abundancias entre ambos sitios (**Figura 11**). Estas diferencias fueron significativas (ANOSIM R global de 0,51; $p = 0,001$). El análisis SIMPER detectó que en BSM hubo un 28% de similitud entre muestras; los principales taxa que contribuyeron a esa similitud fueron el Ph. Nematoda (28%) y *Monocorophium* sp. (23%) (**Tabla 6.A**). La similitud entre muestras dentro de PV fue, en promedio, del 40%, y se determinó que los principales taxa que contribuyeron a ese nivel de similitud fueron los mismos que en BSM, *Monocorophium* sp. (66%) y Ph. Nematoda (17%) (**Tabla 6.B**). La disimilitud promedio entre sitios fue de 80%. El Ph. Nematoda y *Monocorophium* sp. fueron los taxa que marcaron las diferencias entre sitios, contribuyendo con un 28% y 23%, respectivamente (**Tabla 7**).

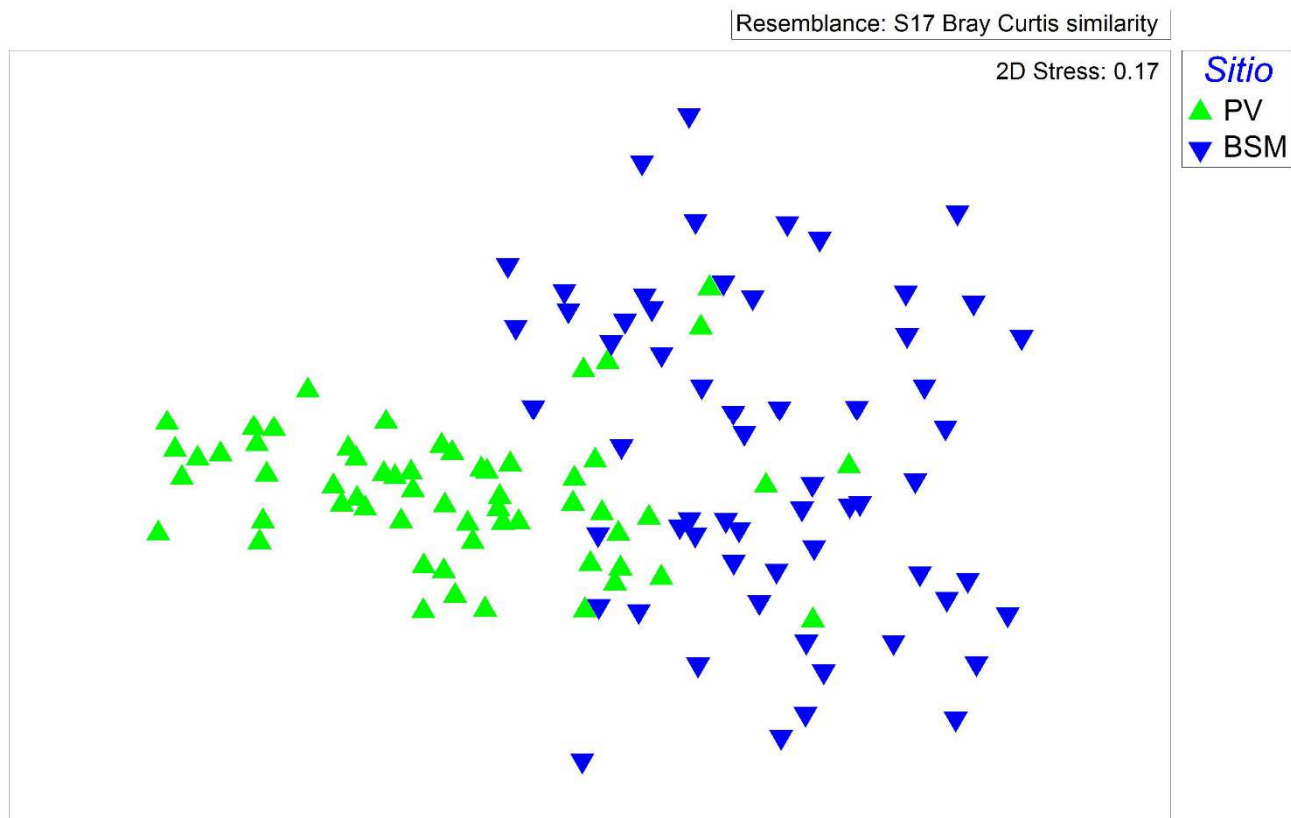


Figura 11. Escalamiento multidimensional (MDS) basado en la abundancia de macrofauna asociada a *Styela clava* para los sitios Baliza San Matías (BSM) y Punta Verde (PV).

Tabla 6.A. Resultado del análisis SIMPER para identificar los taxa que más contribuyeron a la similitud dentro de Baliza San Matías (BSM).

Especies	BSM				
	Prom.Abund	Prom.Sim	Sim/SD	Contrib%	Acum. %
Ph. Nematoda	10,28	7,95	1,22	28,37	28,37
<i>Monocorophium</i> sp.	7,17	6,56	1,10	23,41	51,78
<i>Caprella dilatata</i>	4,58	2,59	0,63	9,23	61,01
<i>Caprella equilibra</i>	4,28	1,58	0,50	5,62	66,63
<i>Brachidontes rodriguezii</i>	3,43	1,53	0,66	5,46	72,09
Gammaridae indet. 3	3,63	1,28	0,43	4,58	76,67
Larva Diptera indet.	5,62	1,20	0,32	4,30	80,97
<i>Syllis</i> sp.	1,45	1,07	0,65	3,82	84,78
<i>Sphaeroma serratum</i>	0,85	0,56	0,45	2,00	86,78
Gammaridae indet. 1	1,22	0,47	0,37	1,69	88,47
<i>Tanais dulongii</i>	2,65	0,45	0,29	1,61	90,07

Similitud promedio = **28,04%**

Tabla 6.B. Resultado del análisis SIMPER para identificar los taxa que más contribuyeron a la similitud dentro del sitio Punta Verde (PV).

PV					
Especies	Prom.Abund	Prom.Sim	Sim/SD	Contrib%	Acum. %
<i>Monocorophium</i> sp.	135,60	26,31	1,53	65,80	65,80
Ph. Nematoda	26,50	6,93	1,10	17,32	83,12
<i>Syllis</i> sp.	6,55	2,09	0,78	5,23	88,35
<i>Caprella dilatata</i>	16,00	1,55	0,77	3,88	92,23

Similitud promedio = **39,98%**

Tabla 7. Resultado del análisis SIMPER para identificar los taxa que más contribuyeron a la disimilitud entre sitios.

Especies	PV		BSM			
	Prom.Abund	Prom.Abund	Prom.Dis	Dis/SD	Contrib%	Acum. %
<i>Monocorophium</i> sp.	135,60	7,17	36,05	1,79	44,91	44,91
Ph. Nematoda	26,50	10,28	8,73	0,97	10,88	55,79
<i>Caprella dilatata</i>	16,00	4,58	4,15	1,01	5,17	60,96
<i>Caprella equilibra</i>	8,92	4,28	3,11	0,90	3,87	64,83
<i>Syllis</i> sp.	6,55	1,45	2,98	0,72	3,71	68,54
<i>Molgula</i> sp.	8,23	2,03	2,96	0,49	3,68	72,23
<i>Tanais dulongii</i>	7,65	2,65	2,83	0,56	3,52	75,75
Larva Diptera indet.	0,38	5,62	2,40	0,46	2,99	78,74
<i>Melita palmata</i>	7,58	0,65	1,83	0,50	2,28	81,01
Gammaridae indet.3	0,93	3,63	1,78	0,58	2,22	83,23
<i>Brachidontes rodriguezii</i>	0,75	3,43	1,48	0,70	1,85	85,08
Gammaridae indet.1	3,37	1,22	1,15	0,65	1,44	86,52
<i>Styela clava</i>	1,28	1,10	0,82	0,63	1,02	87,54
Gammaridae indet.2	0,97	1,17	0,77	0,54	0,96	88,49
<i>Jassa</i> sp.	1,97	1,15	0,76	0,44	0,94	89,44
<i>Sphaeroma serratum</i>	0,85	0,85	0,54	0,75	0,67	90,11

Disimilitud promedio= **80,26%**

3.2 Grupos funcionales de movilidad asociados a *Styela clava* en Baliza San Matías y Punta Verde.

Los grupos funcionales de movilidad de la macrofauna asociada a *S. clava*, y su respectiva riqueza de especies y abundancia por grupo fueron para BSM: móviles (28 especies y 1879 individuos), semi-sésiles (15 especies y 1120 individuos) y sésiles (26 especies y 705 individuos). En PV se encontraron: móviles (17 especies y 11458 individuos), semi-sésiles (17 especies y 2292

individuos) y sésiles (19 especies y 384 individuos). Se registró un total de 36 especies comunes entre sitios, de las cuales 14 fueron móviles, 10 semi-sésiles y 12 sésiles (**Tabla 9**). En BSM los organismos sésiles presentaron mayor riqueza de especies y mayor abundancia de individuos que en PV. Por su parte, PV registró una mayor abundancia de organismos móviles que BSM pero con menor riqueza de especies.

Tabla 8. Grupos funcionales de movilidad asociados a *S. clava* en Baliza San Matías (BSM) y Punta Verde (PV). Se muestra la riqueza específica (número de especies) y abundancia (número de individuos) para cada sitio, y las especies comunes entre sitios.

Grupo funcional	Riqueza específica		Abundancia		Especies comunes
	BSM	PV	BSM	PV	
Móvil	28	17	1879	11458	14
Semi-sésil	15	17	1120	2292	10
Sésil	26	19	705	384	12
Total	69	53	3704	14134	36

4. DISCUSIÓN

Esta tesis muestra que el ensamble macrofaunal asociado a *S. clava* en el Golfo San Matías presenta una gran riqueza y abundancia de organismos. Si bien estuvo dominado principalmente por los phyla Arthropoda y Nematoda tanto en BSM como en PV, los restantes phyla registrados estuvieron presentes en ambos sitios y prácticamente durante todo el periodo de estudio. Por lo tanto, la función de *S. clava* como basibionte se mantuvo en los dos sitios considerados, con un solapamiento de la mayoría de los grupos epibiontes encontrados. Los ejemplares de Punta Verde mostraron en todos los meses estudiados una abundancia de organismos asociados muy superior a la hallada en Baliza San Matías. Por su parte, tanto la riqueza como la diversidad de especies fueron moderadamente mayores en las muestras de BSM. En PV hubo unos pocos taxa relativamente dominantes, lo que se refleja en una menor equitatividad. Considerando las diferencias temporales de abundancia, de diversidad y de composición taxonómica, se concluye que la macrofauna descripta presenta rasgos característicos en cada sitio. De acuerdo a las diferencias observadas entre los sitios, pudo determinarse que los aportes a esas diferencias se debieron mayormente a la especie *Monocorophium* sp. y el phylum Nematoda. Por último, en relación con los grupos funcionales de movilidad, BSM mostró mayor riqueza de especies móviles pero menor abundancia que PV. En cuanto a los grupos sésiles, BSM mostró no sólo mayor riqueza de especies sino también mayor abundancia.

De acuerdo a los resultados obtenidos en relación con la abundancia y diversidad macrofaunal y las variaciones temporales del ensamble macrofaunal en los dos sitios, se aceptan las dos hipótesis de este trabajo: 1) la diversidad y abundancia del ensamble macrofaunal asociado a *Styela clava* en

el interior de la Bahía San Antonio difieren a las del exterior de la misma; y 2) las diferencias de diversidad y abundancia de organismos asociados a *S. clava* en ambos sitios de estudio se mantienen entre meses. Como se mencionó, se encontró una mayor abundancia de organismos macrofaunales asociados a *S. clava* en el interior de la Bahía San Antonio (Punta Verde) que fuera de la bahía (Baliza San Matías). Sin embargo, en cuanto a la diversidad, se observó el patrón inverso, siendo BSM el sitio con mayor diversidad. En relación a la variación entre los meses, en PV se observó un patrón estacional más marcado que en BSM. A continuación, se discuten los aspectos particulares abordados a lo largo de esta tesina.

4.1 Abundancia, riqueza, equitatividad y diversidad de la macrofauna asociada a *Styela clava*.

La macrofauna asociada a *Styela clava* en el Golfo San Matías mostró un gran número de taxa con una alta abundancia de organismos, considerando el período muestreado. La estructura del ensamble asociado a *S. clava* estuvo representada en ambos sitios por los mismos grupos taxonómicos excepto, la clase Arachnida la cual no se registró en PV. Por su parte, en el caso de BSM, no fue registrada la clase Ostracoda. Si bien PV presentó abundancias totales mayores que BSM, esta diferencia estuvo dada por la dominancia de la clase Malacostraca.

Aunque no existen estudios sobre la composición de la macrofauna asociada a *S. clava* en otras partes del mundo, estudios realizados sobre macrofauna asociada a ascidias, muestran que los anfípodos están entre los organismos más conspicuos y abundantes junto a los poliquetos, tanaidáceos, poríferos, moluscos y briozoos (Fielding et al. 1994; Monteiro et al. 2002; Moreno & Rocha 2006; Voltsiadou et al. 2007, 2010; Rimondino et al. 2015). Estos resultados evidencian un contraste con respecto a lo hallado en esta tesina, en la que se registraron 82 especies asociadas a *S.*

clava, y donde además de las clases Malacostraca (principalmente del orden Amphipoda), Ascidiacea, Polychaeta y phylum Nematoda, fueron los grupos más abundantes. En otro ejemplo, en Chile, se registraron entre 72 (Castilla et al. 2004) y 96 (Cerde & Castilla 2001) especies de organismos macrofaunales asociados a la ascidia *Pyura praeputialis*. De manera similar, en un estudio llevado a cabo en las costas de Sudáfrica, se registraron 83 especies pertenecientes a 10 phyla asociadas a la ascidia *P. stolonifera* en la zona intermareal y submareal (Fielding 1994). Para esta especie, pero en las costas de Australia, Monteiro et al. (2002) registraron 45 especies pertenecientes a 5 phyla. Por lo tanto, en este trabajo de tesina, con sólo dos sitios de muestreo, puede decirse que *S. clava* albergó un considerable número de especies. Si bien las curvas de acumulación de especies obtenidas alcanzaron las asíntotas por encima del número de muestras mensuales colectadas, hubo que asumir un compromiso entre lo posible logísticamente y lo deseable. Con el primer muestreo de ascidias realizado se logró representar, en PV, el 70% de las especies epifaunales registradas a lo largo del año. En BSM, esta representación fue menor (46%), y recién analizado un número de muestras de 40 ascidias mensuales se hubiera equiparado la representación lograda en PV con las primeras 10, lo cual viene a poner de manifiesto de considerar el contexto en el que se analizan los efectos de las especies introducidas. Probablemente, entre los factores que podrían explicar las diferencias entre estos dos sitios se pueden incluir las características ambientales y oceanográficas como también el grado de actividad antrópica. En cuanto a estudios con una metodología similar a esta tesina, cabe mencionar el de Voltsiadou et al. (2007) en Grecia, quienes registraron 38 especies del superorden Peracarida, a partir de la colecta de 41 individuos seleccionados al azar de la ascidia *Microcosmus sabatieri*. Asimismo, Rimondino et al. (2015), registraron 21 especies pertenecientes a 6 phyla asociados a 28 individuos de tres especies de ascidias solitarias: *Corella antarctica*, *Cnemidocarpa verrucosa* y *Molgula pedunculata*. Independientemente de la especie de estudio, o de

la metodología de muestreo empleada, es claro que las ascidias en general, y *S. clava* en particular, son capaces de actuar como basibiontes para una gran diversidad de organismos. Entre los diferentes factores que podrían explicar las diferencias de abundancia y en el número y composición taxonómica, se cuentan las diferencias latitudinales (Romero et al. 2014), las condiciones ambientales estresantes (Castilla et al. 2004b), la superficie corporal ofrecida por el basibionte (Rimondino et al. 2015), la composición química de la túnica (Stoecker et al. 1978; McClintock et al. 2004; Nylund & Pavia 2005) o la naturaleza contexto-dependiente de la epibiosis (Berke 2010; Ward & Torphe 1991), entre otras.

En relación a la variación temporal, en los dos sitios se observó que las mayores abundancias mensuales, como por ejemplo de las clases Malacostraca, Adenophorea, Polychaeta y Ascidiacea, se registraron entre noviembre y marzo, disminuyendo durante los meses siguientes. Por lo tanto, si bien en los dos sitios los taxa dominantes fueron los mismos, las abundancias en PV fueron mayores que en BSM. Asimismo, en PV el patrón estacional fue claramente más marcado que en BSM, con un aumento de las abundancias hacia los meses más cálidos. Esto parecería jugar un rol fundamental en los sistemas semicerrados como la Bahía San Antonio. Es posible además que exista un efecto indirecto de las variables ambientales sobre la fauna asociada a *S. clava*, ya que la disponibilidad de refugio, hábitat o alimento, también sería dependiente de las variables ambientales. Así, es importante destacar que el efecto de las ascidias como organismos ingenieros es esperable que cambie no sólo en función de variables estacionales, sino también de otras variables ambientales espaciales (que no fueron consideradas en este estudio). Se requieren estudios más detallados de la fauna asociada a *S. clava* considerando que incluyan una serie de variables adicionales como la identidad del basibionte, su morfología y complejidad estructural, la presencia de compuestos

químicos, y el gradiente de profundidad, entre otros. Asimismo, las condiciones durante el período cálido son más propicias para la reproducción y la disponibilidad de alimento (indirectamente con el aporte de zooplancton que depende del aumento de fitoplancton que suele incrementarse en esta estación) (Wieters 2005). En el caso de las ascidias, en PV también jugaría un rol fundamental la disponibilidad de nutrientes ya que, en ambientes eutrofizados y protegidos de la acción de las olas, el establecimiento de las ascidias se ve favorecido (Lambert et al. 2003; Simkanin et al. 2012).

Además de la acción directa de la oferta de sustrato, la acción de las ascidias podría ser indirecta, al concentrar sedimento sobre su superficie. Por ejemplo, los grupos de poliquetos y nematodos, podrían responder a esta oferta de sedimento. En este sentido, aunque se registraron poliquetos errantes, se observaron mayormente poliquetos excavadores, adheridos dentro de galerías en el sedimento acumulado sobre la túnica de *S. clava* (obs. personal). En PV la gran abundancia de estos organismos posiblemente se deba a la presencia de sedimento móvil además de la disponibilidad de nutrientes ya mencionada. Así, la túnica de *S. clava* podría acumular sedimento enriquecido con nutrientes y favorecer a ciertos organismos como los poliquetos excavadores que son principalmente consumidores no selectivos de materia orgánica depositada (Fauchald & Jumars 1979). La túnica de *S. clava* presenta irregularidades e intersticios, tal es así que el engrosamiento, el desarrollo de tubérculos y el plegamiento de su túnica es el principal mecanismo de defensa que tienen las ascidias contra depredadores (Goldberg et al. 1951; Lambert 2005b). Relaciones de este tipo han sido descriptas para las costas de Brasil, donde la ascidia colonial *Eudistoma carolinense* alberga una gran abundancia de poliquetos gracias a la acumulación de sedimento sobre su túnica (Moreno & Rocha 2006). Otro grupo que podría beneficiarse de la cantidad de sedimento retenido es el de los nematodos, aunque esta hipótesis requiere de trabajos experimentales para confirmarlo, ya que en general se trata de organismos ubicuos (Fauchald & Jumars 1979). Por su parte, los

resultados obtenidos sobre la gran abundancia de larvas de dípteros, en ambos sitios, con coincidencias en los meses en los que fueron halladas, sugieren que la asociación podría deberse a la disponibilidad de detritos acumulados sobre la túnica de *S. clava*, ya que la larva se alimenta principalmente de detritos, aunque no se descarte la posibilidad de que depreden sobre nematodos, anélidos, algas y pequeños invertebrados (Linley 1976a). Al estudiar los organismos epibiontes sobre mejillinares de *Brachidontes rodriguezii*, Salas (2018) describió una mayor abundancia de larvas de dípteros particularmente en invierno. Por último, ciertos organismos hallados en baja frecuencia (como por ejemplo los ácaros marinos, leptostracos, ostrácodos, copépodos, picnogónidos y equinodermos) podrían considerarse como hallazgos ocasionales dada su naturaleza vágil. De estos, algunos organismos podrían estar beneficiándose de los recursos que ofrece *S. clava*, producto de sus hábitos alimenticios.

El análisis de la macrofauna asociada a *S. clava* reveló que existiría un efecto de la estacionalidad y de las características intrínsecas de cada sitio en estudio. Así, variables ambientales no mediadas por los organismos basibiontes (como la temperatura o el aumento de recursos/alimento en la columna de agua) podrían afectar de manera significativa la composición de la comunidad macrofaunal.

De acuerdo a los indicadores de diversidad evaluados, los sitios de estudio fueron distintos. BSM presentó valores de riqueza, diversidad y equitatividad mayores que PV. Si bien estas observaciones se mantuvieron durante todo el período de estudio, las diferencias significativas ocurrieron sólo en algunos meses.

La disimilitud entre los sitios estudiados fue significativa y mayormente dependiente de dos taxa. Si bien en el análisis MDS se obtuvo un valor de *stress* relativamente elevado, la disimilitud entre sitios en cuanto la abundancia fue claramente visible y esta diferencia fue respaldada mediante

ANOSIM y SIMPER. Como se mencionó, las diferencias se explican en ambos sitios por los mismos grupos (*Monocorophium* sp. y Ph. Nematoda), aunque el orden de importancia relativo de cada uno de ellos varía en cada sitio. Si bien PV tiene abundante sustrato rocoso, este sitio es surcado por un canal de marea, que acarrea sedimento y nutrientes, los que se depositan en la túnica de *S. clava* y son además depositados en el fondo. Este suministro constante de sedimento en bajamares y pleamares es forzado por las corrientes de marea de ($< 0,5 \text{ m s}^{-1}$) presentes en la BSA (Aliotta et al. 2000; Saad, com. personal). Por su parte, en BSM predomina el sustrato rocoso cubierto por mejillinares, y en cuanto a las pozas de mareas presentes, están compuestas principalmente por grava, fragmentos de conchillas y arena de grano grueso característico de ambientes con alta energía de olas (Gelós et al. 1992; Isla et al. 2001). Por lo tanto, ante la ausencia de sedimento arenoso o limofangoso característicos de ambientes con baja energía (Fucks et al. 2012), en BSM no habría suficiente sustrato móvil para ser acumulado en la túnica de *S. clava*. De esta manera, poliquetos, nematodos, anfípodos y tanaidáceos, se verían favorecidos por estas matrices de sedimento blando ofrecido en PV pero no en BSM. En estudios realizados con macrofauna asociada a mejillones y ascidias, la retención de sedimento se vio correlacionada positivamente con el aumento de la diversidad de organismos (Gibbons 1988; Moreno & Rocha 2006). Esto explicaría por qué los anfípodos, nematodos y en menor medida poliquetos contribuyen a la disimilitud entre sitios, dado que son taxa con preferencia de sustratos con sedimento móvil (Boeckner et al. 2009). De acuerdo a esto, la acumulación de sedimento en sustratos biogénicos puede ser importante para el establecimiento de organismos y se plantea como una hipótesis para explorar a futuro.

En ensamblajes asociados a hábitats irregulares, con una combinación de sustratos duros y blandos similares a PV, los organismos epibentónicos sésiles tienen interacciones con los organismos infaunales móviles. La mayoría de los estudios sobre estas interacciones refieren a la presencia de

parches de bivalvos rodeados por sedimento blando (Reise 1983; Tsuchiya & Nishihara 1985, 1986; Ragnarsson & Raffaelli 1999; Salas 2018). Sin embargo, otras especies además de los bivalvos, como podrían ser las esponjas (Gastaldi 2015), o las ascidias, en particular *S. clava*, podrían comportarse como componentes relevantes en la asociación entre especies infaunales y epibentónicas (Berke 2010).

4.2 Grupos funcionales asociados a *Styela clava* en Baliza San Matías y Punta Verde.

Los organismos móviles predominaron por sobre los sésiles y semi-sésiles en los dos sitios estudiados. Se observó que en BSM la riqueza de organismos móviles fue mayor que en PV, en cambio la abundancia se comportó de manera inversa. En cuanto a organismos sésiles, BSM presentó mayor abundancia y riqueza. Estas observaciones permiten suponer que los organismos móviles podrían estar beneficiándose tanto por la provisión de refugio, alimento y mitigación del estrés ambiental, como así también por la tridimensionalidad provista por la presencia de *S. clava*. Si bien los organismos sésiles fueron los menos abundantes, en la mayor parte de las muestras colectadas cubrieron por completo la túnica de *S. clava*, como por ejemplo las ascidias tanto coloniales como solitarias (obs. personal). En comunidades someras el sustrato es el principal determinante para las comunidades bentónicas, en las cuales la alta competencia por el espacio y la ventaja de colonizar un sustrato libre de organismos es probablemente la razón dominante para el asentamiento en sustratos biogénicos (Ryland 1974, Novak 1984, Witman & Suchanek 1984, Connell & Keough 1985; Wahl 1989).

Si bien existen estudios que muestran la función como ingenieras ecosistémicas de las ascidias (Fielding 1994; Monteiro et al. 2002; Castilla et al. 2004a, b; Moreno & Rocha 2006; Rimondino et al. 2015; Voltsiadou et al. 2007), en general, las ascidias no son consideradas

ingenieras ecosistémicas. En este sentido, Berke (2010) propuso una categorización funcional de clases de ingenieros ecosistémicos en base al proceso por el cuál ejercen dicha función. Las clases propuestas fueron los ingenieros estructurales, bioturbadores, ingenieros por la luz e ingenieros químicos. Por los resultados obtenidos en esta tesina, sería acertado incluir a *S. clava* dentro de los ingenieros estructurales, ya que estaría proveyendo refugio y/o alimento (sin ser *S. clava* misma consumida) a los organismos que la utilicen como sustrato. En este trabajo de tesina, a pesar del relativo bajo número de individuos analizados, se encontró un número importante de taxa asociados a *S. clava* (n = 82) que como ya se mencionó, es bastante superior al de algunos estudios para otras especies de ascidias. Asimismo, es interesante notar que otras ascidias solitarias como *Pyura praeputialis* en Chile (Castilla et al. 2001; Castilla et al. 2004a, b), y *P. stolonifera* en Australia (Monteiro et al. 2002) y Sudáfrica (Fielding 1994), *Microcosmus sabatieri* en Grecia (Voltsiadou et al. 2007), y *Corella antarctica*, *Cnemidocarpa verrucosa* y *Molgula pedunculata* en la Antártida (Rimondino et al. 2015), han sido consideradas ingenieras ecosistémicas previamente. Es importante mencionar que no existe en el Golfo San Matías un análogo ecológico a *S. clava*, por lo que la posibilidad de que esta especie genere nuevos ambientes merece ser explorada. Otras ascidias solitarias observadas en el Golfo San Matías, como por ejemplo *Ascidella aspersa*, *Ciona* sp., *Cnemidocarpa* sp, *Molgula* sp. muestran no sólo abundancias mucho menores sino también una menor cantidad de epibiontes asociados a su túnica (Rodríguez obs. pers.). Las ascidias en general presentan una túnica con un pH ácido (Stoecker 1978, 1980) lo cual se considera una estrategia antifouling (Odate & Pawlik 2007; Koplovitz et al 2009). Este no es el caso del género *Styela* (Stoecker 1980) y dado el gran número de especies asociadas, esto podría explicar su rol como ingeniera ecosistémica. Aunque no fue el objetivo de esta tesina, ha sido notorio también el gran número de especies macroalgales asociadas a la túnica de *S. clava*. En este sentido, los organismos

hallados sobre *S. clava* podrían verse favorecidos indirectamente por la presencia de las algas que crecen sobre su túnica, y no directamente por el refugio ofrecido por *S. clava*. Finalmente, si bien no fue posible cuantificarlo, muchos de los organismos, máxime en los grupos más abundantes, fueron juveniles (por ejemplo, anfípodos, isópodos, tanaidáceos, poliquetos, equinodermos, moluscos) o hembras con huevos en su marsupio (por ejemplo, anfípodos y tanaidáceos). En consecuencia, es posible que *S. clava* funcione como proveedor de refugio para estos grupos en etapas críticas de sus ciclos de vida. Estas preguntas podrían responderse a través de trabajos experimentales o manipulativos.

5. CONCLUSIÓN

Los resultados obtenidos en este trabajo de tesina permiten concluir que *S. clava* ofrece sustrato que podría ser utilizado como refugio y alimento por diversos organismos bentónicos. Esta diversidad difiere según el sitio en donde la especie esté establecida, ya que en PV y BSM albergó relativamente los mismos taxa pero con abundancias y variaciones temporales considerablemente distintas. *S. clava* es un efectivo basibionte, que tuvo ensamblajes macrofaunales asociados en los dos sitios de estudio durante todo el año. El número de organismos asociados por individuo de *S. clava* fue variable, pero no se registró ningún individuo de la especie sin epibiosis. La información derivada de este estudio permite hipotetizar que *S. clava* es una especie ingeniera ecosistémica, lo cual debe testearse experimentalmente.

6. BIBLIOGRAFÍA

- Abbott DP & Johnson JV (1972)** The ascidians *Styela barnharti*, *S. plicata*, *S. clava*, and *S. montereyensis* in Californian waters. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 71:95-105.
- Aliotta S, Schnack EJ, Isla FI, Lizasoain GO (2000)** Desarrollo secuencial de formas de fondo en un régimen macromareal. *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis* 7:95–107.
- Angelini C, Altieri AH, Silliman BR, Bertness MD (2011)** Interactions among foundation species and their consequences for community organization, biodiversity, and conservation. *Bioscience* 61:782–789.
- Barnes DK (1994)** Communities of epibiota on two erect species of Antarctic Bryozoa. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 74:863-872.
- Berke SK (2010)** Functional groups of ecosystem engineers: a proposed classification with comments on current issues. *Integrative and Comparative Biology*, 50(2), 147-157.
- Bertness MD, Bruno JF, Silliman BR, Stachowicz J (Eds.) (2014)** Marine community ecology and conservation. Sinauer Associates, Incorporated.
- Blackburn TM, Pyšek P, Bacher S, Carlton JT, Duncan RP, Vojtěch J, Wilson JRU, Richardson DM (2011)** A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 26:333–339.
- Boeckner MJ, Sharma J, Proctor HC (2009)** Revisiting the meiofauna paradox: Dispersal and colonization of nematodes and other meiofaunal organisms in low and high energy environments. *Hydrobiologia* 624:91–10.
- Britayev TA & Zamishliak EA (1996)** Association of the commensal scaleworm *Gastrolepidia clavigera* (Polychaeta: Polynoidae) with holothurians near the coast of south Vietnam. *Ophelia* 45:175–190.
- Bulleri F (2005)** Experimental evaluation of early patterns of colonisation of space on rocky shores and seawalls. *Marine Environmental Research* 60:355–374.
- Byers JE (2000)** Competition between two estuarine snails: Implications for invasions of exotic species. *Ecology* 81:1225–1239.
- Carbone ME, Perillo GME, Piccolo MC (2007)** Dinámica morfológica de los ambientes costeros de Bahía San Antonio Oeste, Provincia de Río Negro. *Asociación Argentina de Geofísicos y Geodestas* 32:83-91.

- Caro AU, Guíñez R, Ortiz V, Castilla JC (2011)** Competition between a native mussel and a non-indigenous invader for primary space on intertidal rocky shores in Chile. *Marine Ecology Progress Series*, 428:177–185.
- Castilla JC, Guíñez R, Caro AU, Ortiz V (2004a)** Invasion of a rocky intertidal shore by the tunicate *Pyura praeputialis* in the Bay of Antofagasta, Chile. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101:8517–8524.
- Castilla JC, Lagos NA, Cerda M (2004b)** Marine ecosystem engineering by the alien ascidian *Pyura praeputialis* on a mid-intertidal rocky shore. *Marine Ecology Progress Series* 268:119–130.
- Cerda M & Castilla JC (2001)** Diversidad y biomasa de macro-invertebrados en matrices intermareales del tunicado *Pyura praeputialis* (Heller, 1878) en la Bahía de Antofagasta, Chile. *Revista chilena de historia natural*, 74:841-853.
- Cinar ME & Ergen Z (1998)** Polychaetes associated with the sponge *Sarcotragus muscarum* (Schmidt, 1864) from the Turkish Aegean coast. *Ophelia* 48:167–183.
- Clarke K & Gorley RN (2006)** Program Primer. Primer-E, version, 6.
- Clarke C, Gartner H, Gregr EJ, Chan K, Pakhomov E, Therriault TW (2014)** Spatial distribution of marine invasive species: Environmental, demographic and vector drivers. *Diversity and Distributions* 20:824–836.
- Clarke C & Therriault TW (2007)** Biological synopsis of the invasive tunicate *Styela clava* (Herdman 1881). *Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences* 2807:1–23.
- Colautti RI & MacIsaac HI (2004)** A neutral terminology to define “invasive” species. *Diversity and Distributions* 10:135–141.
- Connell JH & Keough MJ (1985)** Disturbance and patch dynamics of subtidal marine animals on hard substrata. *Natural Disturbance and Patch Dynamics* pp.125–151.
- Davis AR, Walls K, Jeffs A (2018)** Biotic consequences of a shift in invertebrate ecosystem engineers: Invasion of New Zealand rocky shores by a zone-forming ascidian. *Marine Ecology* 39:e12502.
- Dubois S, Retière C, Olivier F (2002)** Biodiversity associated with *Sabellaria alveolata* (Polychaeta: Sabellariidae) reefs: Effects of human disturbances. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 82:817–826.
- Escofet AM, Orensanz JM, Olivier SR, Scarabino V (1977)** Biocenología bentónica del Golfo San Matías (Río Negro, Argentina): Metodologías, experiencias y resultados del estudio ecológico de un gran espacio geográfico en América Latina. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 5:59-82.

- Fauchald K, Jumars PA (1979)** The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 17: 193-284.
- Fielding PJ, Weerts KA, Forbes AT (1994)** Macroinvertebrate communities associated with intertidal and subtidal beds of *Pyura stolonifera* (Heller) (Tunicata: Ascidiacea) on the Natal coast. *African Zoology* 29(1): 46-53.
- Fredriksen S, Christie H, Sæthre BA (2005)** Species richness in macroalgae and macrofauna assemblages on *Fucus serratus* L. (Phaeophyceae) and *Zostera marina* L. (Angiospermae) in Skagerrak, Norway. *Marine Biology Research* 1(1): 2-19.
- Früh D, Stoll S, Haase P (2012)** Physico-chemical variables determining the invasion risk of freshwater habitats by alien mollusks and crustaceans. *Ecology and Evolution* 2(11):2843–2853.
- Fucks E, Schnack EJ, Charó M (2012)** Aspectos geológicos y geomorfológicos del sector N del golfo San Matías, Río Negro, Argentina. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 25:95-105.
- Gagliardini DA & Rivas AL (2004)** Environmental characteristics of San Matías gulf obtained from LANDSAT-TM AND ETM+. *Gayana* 68(2):186-193.
- Gelós EM, Spagnuolo J, Schillizzi RA (1992)** Las unidades morfológicas de la costa Oeste del Golfo San Matías y su evolución. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 47(3):315-326.
- Gibbons MJ (1988)** The impact of sediment accumulations, relative habitat complexity and elevation on rocky shore meiofauna. *Journal Experimental of Marine Biology and Ecology* 122:225–241.
- Goldberg ED, McBlair W, Taylor KM (1951)** The uptake of vanadium by tunicates. *The Biological Bulletin* 101:84-94.
- Grosberg RK (1981)** Competitive ability influences habitat choice in marine invertebrates. *Nature* 290:700–702.
- Harder T (2008)** Marine Epibiosis: concepts, ecological consequences and host defence. *Marine and Industrial Biofouling* 219–231.
- Hernández CE, Muñoz, G, Rozbaczylo N (2001)** Poliquetos asociados con *Austromegabalanus psittacus* (Molina, 1782)(Crustacea: Cirripedia) en Península Gualpén, Chile central: biodiversidad y efecto del tamaño del sustrato biológico. *Revista de biología marina y oceanografía* 36(1): 99-108.
- Hoberg MK, McGee SG, Feder HM (1982)** Polychaetes and amphipods as commensals with pagurids from the alaska shelf. *Ophelia* 21:167–179.

- Isla FI, Bértola GR, Schnak EJ (2001)** Morfodinámica de playas meso y macromareales de Buenos Aires, Río Negro y Chubut *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis*, 8:51-60
- Johnson P, Frost NJ, Mosley MWJ, Roberts MF, Hawkins SJ (2003)** The area-independent effects of habitat complexity on biodiversity vary between regions. *Ecology Letters* 6:126–132.
- Jones LA & Ricciardi A (2005)** Influence of physicochemical factors on the distribution and biomass of invasive mussels (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*) in the St. Lawrence River. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62:1953–1962.
- Koplovitz G, McClintock JB, Amsler C, Baker BJ (2009)** Palatability and chemical anti-predatory defenses in common ascidians from the Antarctic Peninsula. *Aquatic Biology* 7:81–92.
- Lambert G (2005b)** Ecology and natural history of the protochordates. *Canadian Journal of Zoology* 83:34–50.
- Lambert G (2001)** A global overview of ascidian introductions and their possible impact on endemic fauna. *The Biology of Ascidians* pp. 249–257.
- Lambert C & Lambert G (2003)** Persistence and differential distribution of nonindigenous ascidians in harbors of the Southern California Bight. *Marine Ecology Progress Series* 259:145–161.
- Lambert C & Lambert G (1998)** Non-indigenous ascidians in southern California harbors and marinas. *Marine Biology* 130:675–688.
- Linley JR (1976)** Biting midges of mangrove swamps and saltmarshes (Diptera: Ceratopogonidae). *Marine insects* 335-376.
- Lucas AJ, Guerrero RA, Mianzán HW, Acha EM, Lasta CA (2005)** Coastal oceanographic regimes of the northern Argentine continental shelf (34–43°S). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 65:405–420.
- Lützen J (1998)** *Styela clava* Herdman (Urochordata, Ascidiacea), a successful immigrant to North West Europe: Ecology, propagation and chronology of spread. *Helgoland Marine Research* 52:383–391.
- Magurran AE & McGill BJ (Eds.) (2011)** *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press.
- Martinetto P, Teichberg M, Valiela I, Montemayor D, Iribarne O (2011)** Top-down and bottom-up controls in a high nutrient-high herbivory coastal environment. *Marine Ecological Progress Series* 69-82.

- Martinetto P, Daleo P, Escapa M, Alberti J, Isacch JP, Fanjul E, Botto F, Piriz ML, Ponce G, Casas G & Iribarne O (2010)** High abundance and diversity of consumers associated with eutrophic areas in a semi-desert macrotidal coastal ecosystem in Patagonia, Argentina. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 88:357–364.
- McClintock JB, Amsler MO, Amsler CD, Southworth KJ, Petrie C, Baker BJ (2004)** Biochemical composition, energy content and chemical antifeedant and antifouling defenses of the colonial Antarctic ascidian *Distaplia cylindrica*. *Marine Biology*, 145:885-894.
- Monteiro SM, Chapman MG, Underwood AJ (2002)** Patches of the ascidian *Pyura stolonifera* (Heller, 1878): Structure of habitat and associated intertidal assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 270:171–189.
- Moreno TR & Rocha RM (2006)** Associated Fauna with *Eudistoma carolinense* (Tunicata, Ascidiacea) compared with other biological substrates with different architectures. *Journal of Coastal Research* 1695–1699.
- Nandakumar K, Tanaka M, Kikuchi T (1993)** Interspecific competition among fouling organisms in Tomioka Bay, Japan. *Marine Ecology Progress Series* 94:43–50.
- NIMPIS. 2002.** *Styela clava* species summary. National Introduced Marine Pest Information System, from <http://crimp.marine.csiro.au/nimpis>.
- Novak R (1984)** A study in ultra-ecology: microorganisms on the seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *Marine Ecology*, 5:143-190.
- Nylund GM & Pavia H (2005)** Chemical versus mechanical inhibition of fouling in the red alga *Dilsea carnosa*. *Marine Ecology Progress Series* 299:111–121.
- Odate S & Pawlik JR (2007)** The role of vanadium in the chemical defense of the solitary tunicate, *Phallusia nigra*. *Journal of Chemical Ecology* 33:643–654.
- O’Loughlin LS, Gooden B, Barney JN, Lindenmayer DB (2019)** Surrogacy in invasion research and management: inferring “impact” from “invasiveness.” *Frontiers in Ecology and Environment* 17(8):474-473.
- Osman RW, Whitlatch RB (1995a)** The influence of resident adults on recruitment: a comparison to settlement. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 190:169–198.
- Pacheco AS, Andrade DG (2020)** Decline of a non-native ecosystem engineer and its replacement with a native on rocky shores: effects on the diversity and structure of benthic communities. *Marine Biodiversity* 50:2.
- Parker IM, Simberloff D, Lonsdale WM, Goodell K, Wonham M, Kareiva PM, Williamson MH, Von Holle B, Moyle PB, Byers JE, Goldwasser L (1999)** Impact: Toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions* 1:3–19.

- Pereyra PJ & Ocampo Reinaldo M (2018)** When introduced equals invasive: normative use of “invasive” with ascidians. *Biodiversity and Conservation* 27:3621–3636.
- Pereyra PJ, de la Barra P, Gastaldi M, Saad JF, Firstater FN, Narvarte MA (2017)** When the tiny help the mighty: facilitation between two introduced species, a solitary ascidian and a macroalga in northern Patagonia, Argentina. *Marine Biology* 164-185.
- Pereyra PJ, Narvarte M, Tatián M, González R (2015)** The simultaneous introduction of the tunicate *Styela clava* (Herdman, 1881) and the macroalga *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar, 1873, in northern Patagonia. *BioInvasions Records* 4:179–184.
- Piola AR & Scasso LM (1988)** Circulación en el Golfo San Matías. *Geoacta* 15:33-51.
- Ragnarsson SA & Raffaelli D (1999)** Effects of the mussel *Mytilus edulis* L. on the invertebrate fauna of sediments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 241:31 – 43.
- Reise K (1983)** Biotic enrichment of intertidal sediments by experimental aggregates of the deposit-feeding bivalve *Macoma balthica*. *Marine Ecology Progress Series* 12:229 – 236.
- Richardson DM & Pyšek P (2012)** Naturalization of introduced plants: Ecological drivers of biogeographical patterns. *New Phytologist* 196:383–396.
- Rimondino C, Torre L, Sahade R, Tatián M (2015)** Sessile macro-epibiotic community of solitary ascidians, ecosystem engineers in soft substrates of Potter Cove, Antarctica. *Polar Research* 34:24338.
- Rivas AL & Beier EJ (1990)** Temperature and salinity fields in the north patagonic gulfs. *Oceanológica Acta* 13:3-24.
- Rocha RM & Moreno TR (2000)** Ascidians associated with *Eudistoma carolinense* Van Name, 1945. With description of a new species of *Polycarpa*. *Ophelia* 52:9–16.
- Romero GQ, Gonçalves-Souza T, Vieira C, Koricheva J (2015)** Ecosystem engineering effects on species diversity across ecosystems: a meta-analysis. *Biological Reviews*, 90:877–890.
- Ryland JS (1974)** Observations on some epibionts of gulf weed, *Sargassum natans* (L.) Meyen *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 14:17–25.
- Salas MC (2018)** Evaluación del mejillín *Brachidontes rodriguezii* como modificador del hábitat en ambientes intermareales de sustrato móvil y efectos sobre la estructura comunitaria asociada. <https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/83052>
- Sánchez-Moyano JE & García-Asencio I (2009)** Distribution and trophic structure of annelid assemblages in a *Caulerpa prolifera* bed from southern Spain. *Marine Biology Research* 5:122–132.

- Schwindt E, López Gappa J, Raffo MP, Tatián M, Bortolus A, Orensanz JM, Alonso G, Diez ME, Doti B, Genzano G, Lagger C, Lovrich G, Piriz ML, Méndez MM, Savoya V, Sueiro MC (2014)** Marine fouling invasions in ports of Patagonia (Argentina) with implications for legislation and monitoring programs. *Marine Environmental Research* 99:60–68.
- Sebens KP (1991)** Habitat structure and community dynamics in marine benthic systems. *Habitat Structure* 211–234.
- Seebens H, Blackburn TM, Dyer EE, et al (2018)** Global rise in emerging alien species results from increased accessibility of new source pools. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 115(10):2264–2273.
- Seebens H, Blackburn TM, Dyer EE et al. (2017)** No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications* 8(1):1–9.
- Sepúlveda RD, Rozbaczylo N, Ibáñez CM, Flores M, Cancino JM (2015)**. Ascidian-associated polychaetes: ecological implications of aggregation size and tube-building chaetopterids on assemblage structure in the Southeastern Pacific Ocean. *Marine Biodiversity* 45(4):733–741.
- Simkanin C, Davidson IC, Dower JF, Jamieson G, Therriault TW (2012)** Anthropogenic structures and the infiltration of natural benthos by invasive ascidians. *Marine Ecology*, 33:499-511.
- Stoecker D (1978)** Resistance of a tunicate to fouling. *The Biological Bulletin* 155:615–626.
- Stoecker D (1980)** Relationships between chemical defense and ecology in benthic ascidians. *Marine Ecology Progress Series* 3:257-265.
- Strayer DL, Eviner VT, Jeschke JM, Pace ML (2006)** Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 21:645–651.
- Team R (2015)** RStudio: integrated development for R. RStudio, Inc., Boston, MA URL <http://www.rstudio.com>, 42, 14.
- Thiel M & Ullrich N (2002)** Hard rock versus soft bottom: The fauna associated with intertidal mussel beds on hard bottoms along the coast of Chile, and considerations on the functional role of mussel beds. *Helgoland Marine Research* 56:21-30.
- Thomsen MS, Hildebrand T, South PM, Foster T, Siciliano A, Oldach E, Schiel DR (2016a)** A sixth-level habitat cascade increases biodiversity in an intertidal estuary. *Ecology and Evolution* 6:8291–8303.

- Tokeshi M & Arakaki S (2012)** Habitat complexity in aquatic systems: Fractals and beyond. *Hydrobiologia* 685:27–47.
- Tsuchiya M & Nishihara M (1986)** Islands of *Mytilus* as a habitat for small intertidal animals: effect of *Mytilus* age structure on the age structure and species composition of the associated fauna and community organisation. *Marine Ecology Progress Series* 31:171–178.
- Tsuchiya M & Nishihara M (1985)** Islands of *Mytilus* as a habitat for small intertidal animals: effect of island size on community structure. *Marine Ecology Progress Series* 25:71–81.
- Vasconcelos P, Curdia J, Castro M, Gaspar MB (2007)** The shell of *Hexaplex* (*Trunculariopsis*) *trunculus* (Gastropoda: Muricidae) as a mobile hard substratum for epibiotic polychaetes (Annelida: Polychaeta) in the Ria Formosa (Algarve coast-southern Portugal). *Hydrobiology* 575:161–172.
- Voultsiadou E, Pyrounaki MM, Chintiroglou C (2007)** The habitat engineering tunicate *Microcosmus sabatieri* Roule, 1885 and its associated peracarid epifauna. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 74:197–204.
- Wasson K, Zabin CJ, Bedinger L, Diaz, MC, Pearse JS (2001)** Biological invasions of estuaries without international shipping: The importance of intraregional transport. *Biological Conservation* 102:143–153.
- Wahl M (1989)** Marine epibiosis. Fouling and antifouling: some basic aspects. *Marine Ecology Progress Series* 58:175–189.
- Wahl M (2009)** Epibiosis Marine Hard Bottom Communities 61–72.
- Ward MA & Thorpe JP (1991)** Distribution of encrusting bryozoans and other epifauna on the subtidal bivalve *Chlamys opercularis*. *Marine Biology* 110:253–259.
- Witman JD, Suchanek TH (1984)** Mussels in flow: drag and dislodgement by epizoans. *Marine Ecology Progress Series* 16:259–268.
- Yakovis E, Artemieva A, Fokin M, Varfolomeeva MA, Shunatova NN (2007)** Effect of habitat architecture on mobile benthic macrofauna associated with patches of barnacles and ascidians. *Marine Ecology Progress Series* 348:117–124.
- Zhan A, Briski E, Bock DG, Ghabooli S, MacIsaac HJ. (2015)** Ascidians as models for studying invasion success. *Marine Biology* 162:2449–2470.