

**INTERACCION ENTRE DOS ESPECIES INTRODUCIDAS EN UN
AMBIENTE ROCOSO DE LA BAHIA SAN ANTONIO (RIO NEGRO):**

LA ASCIDIA *Styela clava* Y LA MACROALGA *Undaria pinnatifida*

Autora: Arcángel, Andrea Evangelina

Director: Pereyra, Patricio Javier

Co-Directora: Narvarte Maite Andrea

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

2019



**INTERACCION ENTRE DOS ESPECIES INTRODUCIDAS EN UN
AMBIENTE ROCOSO DE LA BAHIA SAN ANTONIO (RIO NEGRO):
LA ASCIDIA *Styela clava* Y LA MACROALGA *Undaria pinnatifida***

Autora: Arcángel, Andrea Evangelina

Director: Pereyra, Patricio Javier

Co-Directora: Narvarte Maite Andrea

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

2019



AGRADECIMIENTOS

A mi mamá y mi papá, por permitirme volar alto, darme todas las herramientas para que pueda hacerlo y estar ahí cuando las cosas no salían bien.

A mi hermana, por hacer que todo fuera más fácil para mí y ser la mejor hermana mayor, ser mi ejemplo.

A mis amigos, los de acá y los de allá, por siempre estar para bancar los trapos y festejar los logros.

A Alfredo, por los mates cebados entre libros y apuntes, por estar cuando el cansancio y la distancia pesaron más, por la alegría compartida después de cada examen aprobado.

A mis directores, por guiarme en todo el proceso, dejarme tomar decisiones y permitirme aprender de ellos todo el tiempo, por estar siempre atentos a cualquier cosa que yo pudiera necesitar, tanto en el ámbito académico como personal.

A Emi Rodríguez, Luli Amione, Yan Toledo, Maca Marelló, Dr. Juan Saad y Dra. Marianella Gastaldi, por pasar frío y calor conmigo durante los muestreos y compartir mates en los días largos de laboratorio.

A la Dra. Paula de la Barra, por su gran ayuda con la estadística y la representación de los resultados.

A mi familia, por estar siempre que los necesité.

Índice

I. Agradecimientos.....	1
II. Resumen.....	5
III. Abstract.....	7
1. Introducción.....	8
2. Materiales y métodos.....	14
2.1 Área de estudio.....	14
2.2 Evaluación temporal del uso de sustratos.....	15
2.3 Evaluación de las variables morfométricas de <i>Undaria pinnatifida</i> según el tipo de sustrato.....	18
2.4 Evaluación del proceso de cobertura de <i>Undaria pinnatifida</i> sobre su basibionte.....	21
3. Resultados.....	24
3.1 Evaluación temporal del uso de sustratos.....	26
3.2 Evaluación de las variables morfométricas de <i>Undaria pinnatifida</i> según el tipo de sustrato.....	30
3.3 Evaluación del proceso de cobertura de <i>Undaria pinnatifida</i> sobre su basibionte.....	32
4. Discusión.....	34
4.1 Evaluación temporal del uso de sustratos.....	35
4.2 Evaluación de las variables morfométricas de <i>Undaria pinnatifida</i> según el tipo de sustrato.....	39
4.3 Evaluación del proceso de cobertura de <i>Undaria pinnatifida</i> sobre su basibionte.....	41
5. Conclusión.....	42

6.	Bibliografia.....	43
-----------	--------------------------	-----------

Resumen

Las relaciones interespecíficas negativas han sido tradicionalmente identificadas como las principales fuerzas interactuantes a la hora de regular las comunidades biológicas; sin embargo, es cada vez más evidente la influencia de las relaciones positivas, como la facilitación y el mutualismo, en las variables que actúan a nivel poblacional y comunitario. En la Bahía San Antonio se identificó un proceso de facilitación entre la ascidia solitaria *Styela clava* y la macroalga *Undaria pinnatifida*. En este trabajo de tesina se propuso describir la variación temporal de este proceso. Para esto, se evaluaron los cambios en la presencia de individuos de *U. pinnatifida* creciendo sobre distintos sustratos, y las diferencias morfométricas entre los individuos de *U. pinnatifida* asociadas al sustrato en el cual se desarrollaban (i.e. sustrato vivo vs. inerte), y por último se describió el proceso por el cual *U. pinnatifida* recubre a *S. clava*. Para ello, durante la bajamar y en el balneario Punta Verde se realizaron muestreos mensuales por el período de un año para evaluar el uso de sustrato por parte de *U. pinnatifida* y para describir el proceso a través del cual recubre a *S. clava*. Al mismo tiempo, se realizó un único estudio para evaluar si existen diferencias morfométricas en *U. pinnatifida* en relación al sustrato de fijación. Durante todo el ciclo esporofítico, se recolectaron y procesaron en total 2218 individuos de *U. pinnatifida*. El sustrato que presentó mayor número de individuos fue el canto rodado y el que presentó menor número de individuos fue *S. clava*. Se encontraron diferencias en cuanto a las características morfométricas de los individuos de *U. pinnatifida* dependiendo del sustrato de fijación, siendo más grandes los individuos que se desarrollan sobre roca. Se analizaron en total 270 individuos de *S. clava* colonizados por *U. pinnatifida*, los cuales en su mayoría pertenecían a la categoría de mínima cobertura. Esta tesina permite confirmar resultados previos en cuanto a que *S. clava* facilita el reclutamiento de *U. pinnatifida*, pero su principal resultado es la comprobación de que la facilitación no se mantiene durante todo el

ciclo esporofítico de la macroalga y, más aún, los individuos de *U. pinnatifida* creciendo sobre *S. clava* podrían tener una aptitud biológica menor que aquellos creciendo sobre sustrato inerte, dado que poseen estructuras reproductivas de menor tamaño. Finalmente, si bien *U. pinnatifida* es capaz de cubrir completamente al individuo de *S. clava* que le sirve de sostén, raramente le ocasiona la muerte.

Palabras claves: Facilitación -- Uso de sustratos – Diferencias morfométricas - Cobertura

Abstract

A facilitation process between solitary ascidian *Styela clava* and the macroalgae *Undaria pinnatifida* has been recently discovered in San Antonio Bay. The aim of this study was to describe the temporal variation of this process. For this, changes in *U. pinnatifida* substrate use, together the morphological differences between the individuals of *U. pinnatifida* associated to the substrate in which they developed (alive substrate vs. inert), were evaluated and finally, the process by which *U. pinnatifida* covers *S. clava* was described. Monthly surveys were performed in low tide in Punta Verde beach for the period of one year to evaluate the substrate use of *U. pinnatifida* and to describe its coverage process on *S. clava*. At the same time, for only once, was made a study to evaluate if there are morphometric differences in individuals of *U. pinnatifida* related to their attachment substrate. Throughout the sporophytic cycle, a total of 2218 individuals of *U. pinnatifida* were collected and processed. Most of the individuals were found attached to cobble while *S. clava* was the substrate with fewer individuals. Morphological characteristics of *U. pinnatifida* differed among the individuals depending on the attachment substrate, resulting that *U. pinnatifida* individuals that develop on rock are larger than those growing on *S. clava*. There were processed 270 *S. clava* individuals colonized by *U. pinnatifida* which mostly belonged to the category of minimum coverage. This study confirms previous results about that *S. clava* can facilitate the recruitment of *U. pinnatifida*, but the main result is that this facilitation process does not hold throughout the sporophytic cycle of this macroalgae and, moreover, adults' individuals of *U. pinnatifida* that develop on *S. clava*, may have a lower fitness than those who does it on inert substrate, because they have smaller reproductive structures. Finally, although *U. pinnatifida* is able to completely cover the individual of *S. clava* to which it is attached, it rarely causes death.

Key words: Facilitation — Substrate use – Morphometric differences - Coverage

1. Introducción

Tradicionalmente se ha concebido la idea de que las comunidades estaban principalmente estructuradas por el ambiente en el que habitan, debido a la gran influencia de éste tanto sobre la diversidad de organismos que ocupan un determinado sitio como en la distribución de los mismos (Bertness et al. 2014). A pesar de esta idea generalizada, con el tiempo empezaron a considerarse otros parámetros involucrados en la estructuración de las comunidades, como lo son las relaciones interespecíficas y, en cuanto a estas interacciones, en particular, las relaciones negativas -como la depredación y la competencia- han sido vastamente identificadas como las principales fuerzas interactuantes a la hora de regular las comunidades biológicas (Chase et al. 2002; Irving & Bertness 2009; Silliman & He 2018). Sin embargo, de manera más reciente, se ha evidenciado la influencia de las relaciones positivas, como la facilitación y el mutualismo, en las variables que actúan a nivel poblacional y comunitario (Bruno et al. 2003), especialmente en comunidades intermareales marinas (Bulleri 2009).

Las interacciones positivas se definen aquí como las relaciones interespecíficas que benefician a, al menos, una de las especies interactuantes y no perjudica a ninguna de ellas (Stachowicz 2001). Publicaciones recientes que estudian estas relaciones positivas, se han centrado en interacciones entre organismos del mismo nivel trófico, tanto entre algas (Bulleri & Benedetti-Cecchi 2008; Thompson & Schiel 2012) como entre distintos grupos de animales filtradores (Claar et al. 2011), siendo infrecuentes los estudios entre organismos de distinto nivel trófico. En el medio marino, han resultado más numerosos los estudios que tienen como organismo facilitador a especies que forman agregados muy densos como los mitílidos u ostras o incluso a especies más conspicuas como *Spartina* sp. (Gutiérrez et al. 2003; Miyamoto & Noda 2004; Altieri et al. 2007; Ruesink 2007). Las ascidias (Tunicata, Ascidiacea), aunque son organismos capaces de proveer refugio o recursos para otras especies (Monteiro et al. 2002;

Castilla et al. 2004; Rimondino et al. 2015), han recibido poca atención como organismos facilitadores, debido a que normalmente no se encuentran formando agregaciones (sin embargo, ver Castilla et al. 2004).

Recientemente, en la Bahía San Antonio (Provincia de Río Negro) se identificó un fenómeno de facilitación de la ascidia solitaria *Styela clava* en relación con el reclutamiento de la macroalga *Undaria pinnatifida* (Pereyra et al. 2017). Esta interacción no fue documentada previamente en otras partes del mundo, a pesar de que estas dos especies son simpátricas en su área nativa y parte de su rango de ocupación en ecosistemas co-colonizados (Sanderson 1990; Valentine et al. 2004; Báez et al. 2010; South et al. 2017). Las costas patagónicas son ambientes altamente estresantes debido al efecto de los vientos secos del suroeste que soplan sobre ellas, las bajas precipitaciones a nivel local y la baja humedad. Debido a esto, las comunidades que habitan los intermareales patagónicos se encuentran expuestas a un estrés físico elevado, generando que las especies fundacionales y las relaciones positivas tengan una importante influencia en la estructuración y organización de las comunidades (Bertness et al. 2006)

Undaria pinnatifida es una macroalga de origen surasiático que fue introducida accidentalmente en Argentina en la década del 90 (Casas et al. 2004). Desde su descubrimiento en Puerto Madryn se dispersó hacia el sur y el norte del país (Meretta et al. 2012; Dellatorre et al. 2014), habiéndose detectado su arribo a Bahía San Antonio en 2014 (Pereyra et al. 2015). Por su parte, *Styela clava* fue reportada por primera vez en el Atlántico suroccidental en 2015 (Pereyra et al. 2015). Un relevamiento llevado a cabo en los principales puertos de nuestro país (incluido el Puerto de San Antonio Este) realizado en 2005 (Schwindt et al. 2014), muestra que la especie no estaba presente en ese entonces en la región, por lo que es lógico suponer que la introducción de *S. clava* ocurrió en algún momento después de 2005. La introducción presumiblemente ocurrió como parte de los organismos del *fouling* de un buque internacional,

debido a que en el Océano Atlántico sólo estaba registrada en las costas de Europa, Estados Unidos y Canadá (Goldstein et al. 2011). Considerando que el estadio larval tiene una duración máxima de 24 a 48 h (Lambert 2005), lo más probable es que esta especie haya arribado a Bahía San Antonio en estadio adulto.

Undaria pinnatifida posee un ciclo de vida heteromórfico, con un estadio esporofítico macroscópico diploide y un estadio gametofítico microscópico haploide (Epstein & Smale 2017; South et al. 2017; **Figura 1**). El ciclo puede variar en el número de meses o número de cohortes según las localizaciones geográficas (Thornber et al. 2004; Schiel & Thompson 2012) aunque típicamente, los esporofitos comienzan a aparecer a fines de marzo y se desarrollan hasta diciembre – enero, cuando decaen y posteriormente mueren. Los individuos adultos pueden alcanzar hasta dos metros de largo y bajo condiciones favorables pueden crecer hasta 15 mm por día (Thomsen et al. 2018). Esta especie se caracteriza por tener tolerancia a un amplio rango de temperaturas, crecimiento rápido y un alto rendimiento reproductivo (Thompson & Schiel 2012). Como estructura de fijación, *U. pinnatifida* utiliza un grampón con el que se adhiere al sustrato, tanto inerte (Thomsen et al. 2018) como vivo (Pereyra et al. 2017). En particular para la bahía se ha observado que los esporofitos al principio del ciclo esporofítico (i.e. marzo) se encuentran casi exclusivamente sobre *S. clava* (Pereyra et al. 2017), sin embargo, no se conoce si esta preferencia de *U. pinnatifida* por esta ascidia se mantiene durante todo su ciclo de vida.

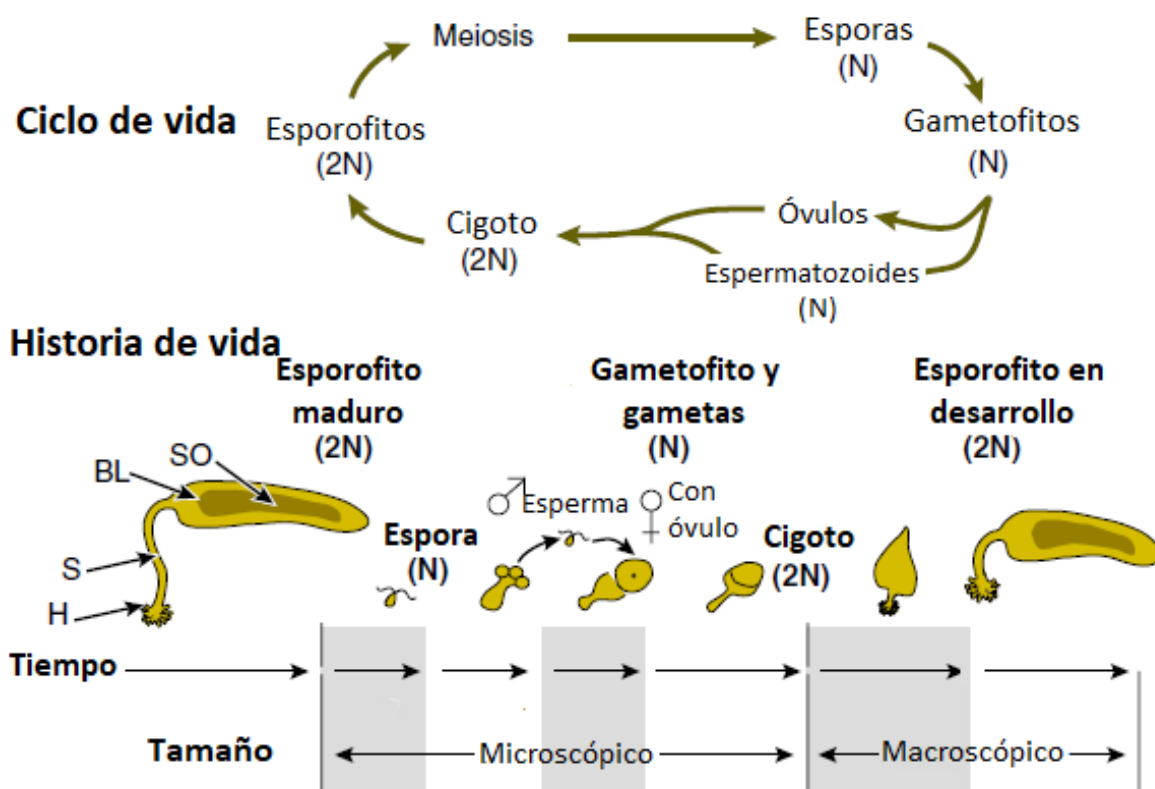


Figura 1. Ciclo e historia de vida de *Undaria pinnatifida* donde se señalan cada una de las fases del proceso con su ploidía y tamaño relativo. H: grampón. S: estipe, BL: lámina. SO: soros. Modificado de Schiel & Foster 2006

Como sucede con otras macroalgas, la competencia por la luz, los nutrientes disponibles y el espacio pueden afectar fuertemente el reclutamiento, la germinación, la supervivencia y el crecimiento de *U. pinnatifida* (Schiel & Foster 2006, 2015; De Leij et al. 2017). Por ejemplo, la disponibilidad de nutrientes puede condicionar el desarrollo de *U. pinnatifida*, debido a que esta especie tiene una baja capacidad de acumularlos (De Leij et al. 2017). En caso de existir competencia por recursos limitantes, como la luz, *U. pinnatifida* puede asignar diferencialmente los recursos para el crecimiento, favoreciendo el desarrollo foliar y limitando el crecimiento de las estructuras reproductivas (Gao et al. 2014).

Dado que existe una mayor probabilidad de encontrar *U. pinnatifida* en sitios con *S. clava* (Pereyra et al. 2017), no sólo resulta relevante comprender el proceso de facilitación de *S. clava* para con la macroalga (y sus posibles variaciones temporales) sino también si la ascidia afecta algún otro aspecto de su desarrollo, como ocurre en otras interacciones con organismos

facilitadores (Peterson et al. 1984; Stachowicz 2001; Bruno et al. 2003; Bracken 2004; Dizon & Yap 2005; Bulleri 2009). En este sentido, y también como parte fundamental entre los efectos a estudiar de la interacción, dado que existe evidencia de que el crecimiento de *U. pinnatifida* es denso-dependiente (Schiel & Foster 2006; Gao et al. 2013, 2014), y dado que se ha sugerido que la competencia por recursos limitantes como son los nutrientes y el acceso a la luz tienen un efecto directo en la aptitud de la especie (De Leij et al. 2017), podrían observarse diferencias en el crecimiento del alga sobre distintos sustratos (i.e. *S. clava* vs. sustrato inerte). Asimismo, *U. pinnatifida* podría estar causando algún efecto sobre los individuos de *S. clava* al cubrirlos totalmente con su grampón, por lo tanto, estudiar el proceso por el cual la macroalga cubre a su basibionte (i.e. organismo que constituye soporte o sustrato) resulta relevante ya que permitirá comprender la cobertura sobre *S. clava*. Por ejemplo, las funciones vitales de filtración de la ascidia podrían estar comprometidas si los sifones son cubiertos o, incluso, la ascidia podría morir cuando el grado de cobertura es máximo.

El objetivo general de esta tesina es evaluar el proceso de reclutamiento y colonización de sustratos por parte de *Undaria pinnatifida* en la Bahía San Antonio. Los objetivos particulares son: 1) evaluar los cambios en el uso de sustrato por parte de *U. pinnatifida*, 2) evaluar si los individuos de *U. pinnatifida* son morfométricamente diferentes de acuerdo al sustrato de fijación en el que crecen, 3) describir el proceso por el cual *U. pinnatifida* recubre a su basibionte *S. clava*.

A pesar de tener como objetivo principal el estudio de la interacción entre *U. pinnatifida* (de aquí en adelante *Undaria*) y *S. clava* (de aquí en adelante *Styela*), este estudio brinda información de base sobre aspectos poblacionales de *Undaria* en la Bahía San Antonio, lo que permitiría un mejor entendimiento de sus potenciales efectos desde una etapa temprana de colonización.

En función de estos objetivos, se ponen a prueba las siguientes hipótesis:

- Hipótesis 1: *Undaria* se asocia más a *Styela* como sustrato de fijación, que, al sustrato inerte, a lo largo de todo su ciclo esporofítico.
- Hipótesis 2: Los individuos de *Undaria* presentan diferencias morfométricas de acuerdo al sustrato de fijación en el que crecen ya que no todos ofrecen espacio suficiente para desarrollarse.
- Hipótesis 3: La cobertura del grampón de *Undaria* sobre *Styela* es progresiva hasta producir la muerte del basibionte.

En este contexto se predice (para H1) que el número de individuos de *Undaria* adherido a *Styela* será mayor que el adherido a otros sustratos disponibles (e.g. roca, canto rodado, arena), durante todo el año. Según la H2 se espera que los individuos de *Undaria* creciendo sobre *Styela* alcancen menor tamaño que los que crecen sobre roca. Para la H3 se predice que cuanto mayor sea el grado de cobertura de *Undaria*, mayor será la proporción de basibiontes muertos.

2. Metodología

2.1 Área de estudio

El estudio se desarrolló en la Bahía San Antonio (BSA), localizada al noroeste del Golfo San Matías (norte de la Patagonia, 40°45'/42°14'S y 63°05'/65°10'O), un ambiente protegido de unos 80 km² (**Figura 2**). La bahía es dominada por corrientes de marea (Schnack et al. 1996), con un régimen semidiurno macromareal (hasta 9 m de amplitud de marea; Aliotta et al. 2000) y poco oleaje (Isla et al. 2001). Las corrientes son débiles en la parte interna de la bahía (<0,5 m s⁻¹), mientras que la turbulencia aumenta y las corrientes alcanzan 2 m s⁻¹ en la parte externa, cerca de la boca (Aliotta et al. 2000). Sobre el canal principal de la BSA, se encuentra el balneario Punta Verde, un sector caracterizado principalmente por la presencia de canto rodado, roca y arena. El presente estudio se realizó en este sitio en particular, dado que es donde *Undaria* se encuentra sobre *Styela* y ambas especies presentan una abundancia relativamente alta (Pereyra et al. 2015).

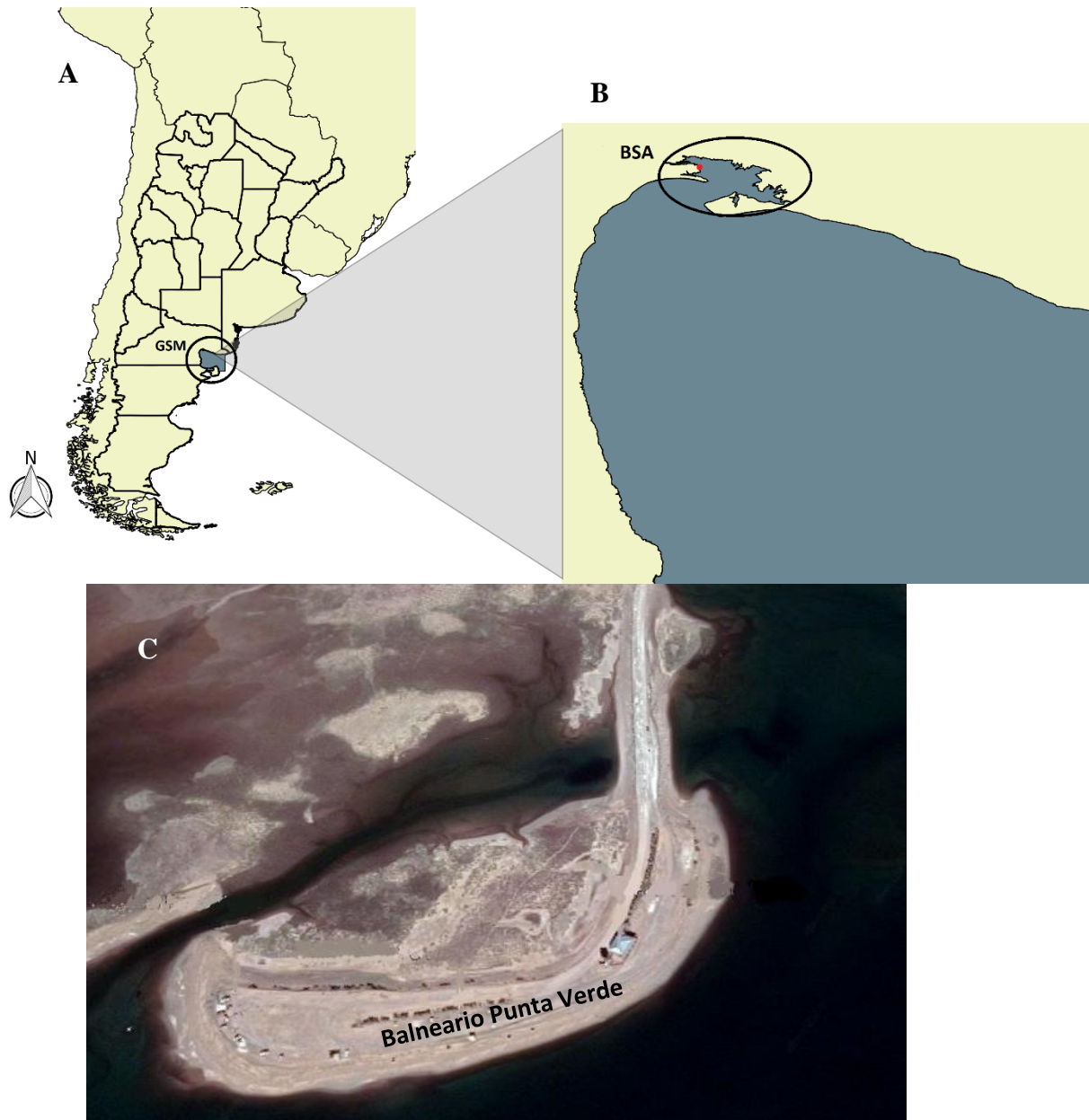


Figura 2. Mapa del sitio de estudio. A) Localización del Golfo San Matías (GSM) en Argentina. B) GSM, en donde se señala la ubicación de la Bahía San Antonio (BSA). El punto rojo señala la ubicación del balneario Punta Verde. C) Imagen satelital del balneario Punta Verde.

2.2 Evaluación temporal del uso de sustratos.

Para evaluar el uso de sustratos de fijación de *Undaria* se realizaron muestreos mensuales, desde marzo de 2018 (inicio del ciclo esporofítico) a enero de 2019 (final del ciclo esporofítico) durante la bajamar. Los muestreos se llevaron a cabo usando unidades muestrales cuadradas (UMC) de 30 x 30 cm ($n = 100$), dispuestos de forma estratificada al azar. Con el fin

de que el muestreo representara todos los tipos de sustratos disponibles en el sitio de estudio, se lanzaron 50 UMC en una zona en la cual la roca es predominante y otras 50 UMC en donde predominan la arena y el canto rodado. En el campo se registró el número de individuos de *Undaria* y de *Styela* presentes en cada UMC, y el sustrato de fijación usado por *Undaria*. El material recolectado, es decir los individuos de *Undaria* y de *Styela* encontrados en cada UMC, se guardó en bolsas plásticas junto con agua de mar y una etiqueta con el número de muestra. 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, todo el material recolectado fue conservado en baldes con agua de mar aireada hasta su procesamiento (de 5 a 10 h).

El procesamiento de las muestras consistió en la toma del peso húmedo de los individuos de *Undaria* (g) con ayuda de una balanza electrónica. Además, para cada organismo se registró el grado de desarrollo según Casas et al. (2008) (**Tabla 1; Figura 3**). En el caso de *Styela*, el procesamiento consistió en la limpieza minuciosa de cada individuo, con el objetivo de comprobar si existía correspondencia con lo previamente registrado en el campo en cuanto al número de individuos de *Undaria* sobre cada individuo de *Styela*.

Tabla 1. Descripción de los estadios de desarrollo utilizados para clasificar los individuos de *Undaria*. Modificado de Casas et al. 2008.

Estadio de desarrollo	Descripción
Estadio 0	Estadio más joven de esporofitos, los cuales no presentan estipe ni grampón definido.
Estadio 1	Esporofitos jóvenes con estipe claramente visible pero poco desarrollado, es decir, es una estructura de menos de 1 mm de ancho.
Estadio 2	Esporofitos presentan un estipe ensanchado, aunque todavía no se encuentra formado el esporofilo.
Estadio 3	Individuos adultos con esporofilo totalmente desarrollado que se encuentra rodeando al estipe.
Estadio 4	Esporofitos senescentes con láminas dañadas o individuos en los cuales solo se encuentra el esporofilo y/o el grampón, los cuales también pueden encontrarse dañados.

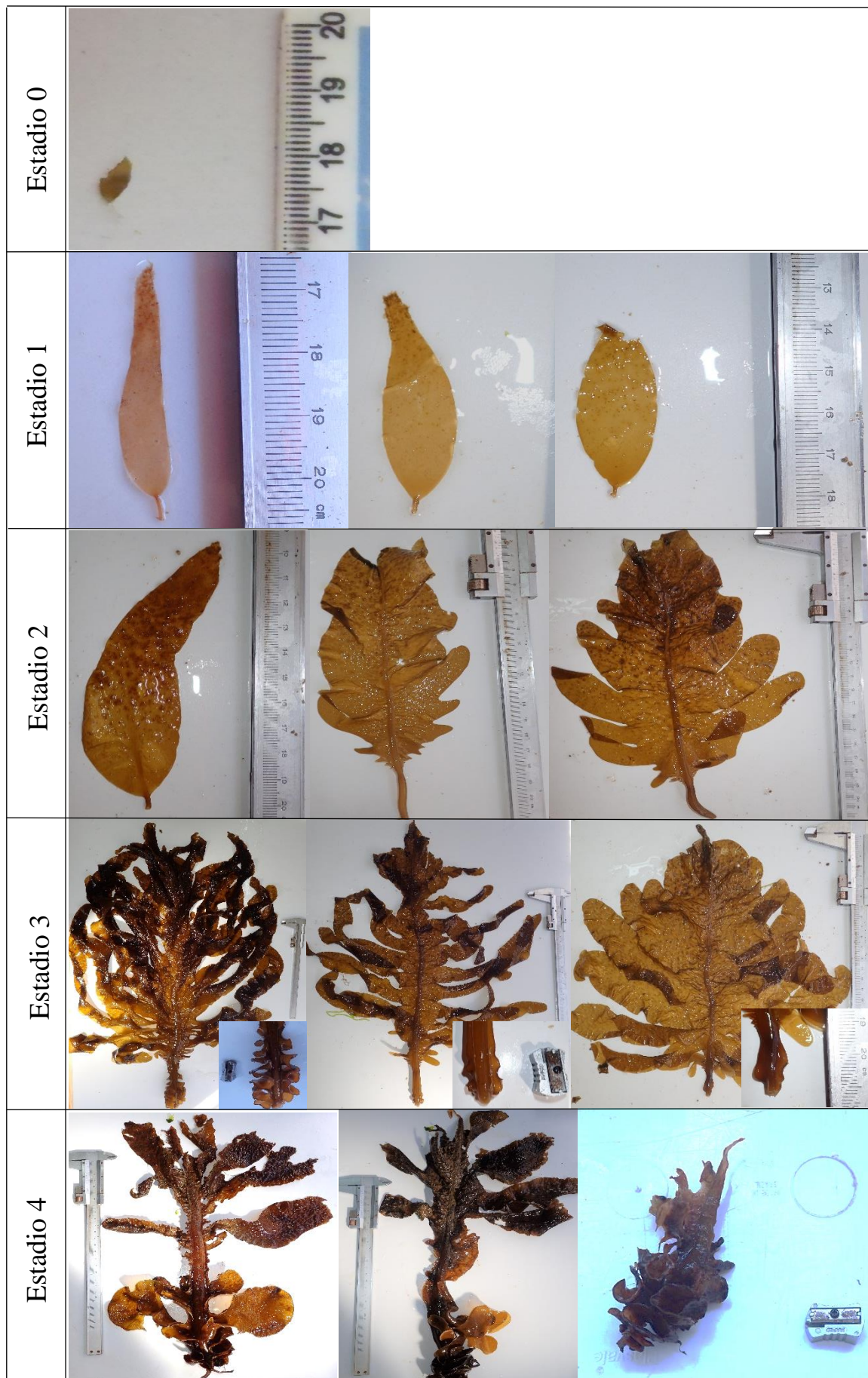


Figura 3. Estadios de desarrollo de los esporofitos de *Undaria pinnatifida*. En el recuadro de los individuos estadio 3, además del esporofito, se muestra una imagen ampliada del esporofilo.

El muestreo en relación al objetivo 1 sirvió, a su vez, para realizar una descripción general de las fluctuaciones mensuales que podría presentar la población de *Undaria* en el balneario Punta Verde en cuanto a la biomasa y densidad de individuos.

Para evaluar las variaciones temporales en el uso de sustrato de asentamiento por parte de *Undaria* se realizaron test de independencia. Se decidió utilizar tests exactos de Fisher y no test del tipo Chi cuadrado debido a que, por los datos obtenidos, al realizar las tablas de contingencia correspondientes, estas presentaron más de un 20% de categorías con frecuencias menores a 5, incumpliendo así con uno de los supuestos del test Chi cuadrado (Quinn & Keough 2002). Con estos test de Fisher se puso a prueba la independencia de la variable sustrato de la variable mes, a través de la evaluación de frecuencias de uso de sustrato por parte de *Undaria*. Para cumplir con el supuesto de independencia, se realizó un remuestreo al azar de los individuos muestreados, con el fin de llevar a cabo el análisis teniendo en cuenta un solo individuo de *Undaria* por cada UMC. Debido a que la superficie que *Styela* ofrece para el asentamiento de *Undaria* es representativamente menor al que, en una UMC, representan los otros tres tipos de sustratos evaluados (roca, canto rodado y arena), no resultó apropiado comparar la frecuencia de individuos de *Undaria* entre los cuatro sustratos evaluados. En su lugar, se comparó primero la frecuencia de individuos de *Undaria* sobre *Styela* vs. todos los otros sustratos combinados (i.e. roca, canto rodado, arena) para todos los meses y segundo, entre los distintos sustratos inertes.

2.3 Evaluación de las variables morfométricas de *Undaria pinnatifida* según el tipo de sustrato de asentamiento.

Para evaluar si existen diferencias morfométricas en los individuos de *Undaria* dependientes del tipo de sustrato de fijación, se colectaron por única vez, en julio de 2018, individuos de *Undaria* creciendo sobre *Styela* (n = 14) e individuos de *Undaria* creciendo sobre roca (n = 14). Los individuos recolectados correspondieron al estadio 3 de desarrollo. Cuando

se encontró más de un individuo de estadio 3 de *Undaria* sobre cada *Styela*, se seleccionó al azar sólo uno de dichos individuos. Se utilizó la roca como sustrato, además de *Styela* para evaluar lo propuesto en este objetivo, debido a que *Undaria* suele estar asociada a sustratos duros (Epstein & Smale 2017).

De cada esporofito recolectado, se tomaron las siguientes medidas con una cinta métrica: largo de la lámina (mm), ancho de la lámina (mm), ancho del estipe (mm), largo del estipe (mm) y ancho del esporofilo (mm) (**Figura 4**). Además, se registró el peso húmedo del esporofilo (g), el peso húmedo total (g) y el peso seco total (g). El peso seco fue obtenido luego de que cada individuo fuera colocado en una bandeja de aluminio en estufa a 60°C por 48 horas. Las medidas tomadas corresponden a medidas de crecimiento individual usadas habitualmente en estudios ecológicos y comerciales (Casas et al. 2008; Gao et al. 2014; De Leij et al. 2017).

Las diferencias morfológicas entre los individuos de *Undaria* fueron evaluadas con el uso de técnicas multivariadas, siendo los atributos morfométricos de los individuos considerados como una respuesta multivariada. Se construyeron matrices de semejanza basadas en distancias euclidianas y las diferencias estadísticas en la morfometría de *Undaria* asociada a los distintos sustratos de asentamiento se evaluó utilizando un PERMANOVA (Análisis permutacional de la varianza) con “sustrato” (2 niveles, factor fijo) como la variable independiente. Previo a la realización de este test, se puso a prueba el supuesto de homogeneidad multivariada de las dispersiones grupales (varianzas) mediante la función `permutest()` y se comprobó su cumplimiento. Al encontrarse diferencias significativas, se prosiguió con un análisis SIMPER para determinar cuál de las medidas morfométricas consideradas contribuyeron más a las diferencias encontradas. Estas últimas fueron visualizadas mediante un método de ordenación restringida denominado análisis restringido de proximidades, el cual genera un mapeo lineal y trabaja con cualquier medida de disimilitud (Oksanen 2015). Este método fue elegido por sobre

un nMDS (ordenación sin restricción) debido a que, en los métodos de ordenación sin restricción, se intenta mostrar toda la variación en los datos la cual luego intenta ser explicada a través de las variables de interés. En cambio, en los métodos de ordenación restringidos no se busca mostrar toda la variación compositiva de los datos, sino solo la variación que puede explicarse por las variables ambientales utilizadas, o restricciones, que sería en este estudio la variable sustrato (Oksanen 2015).

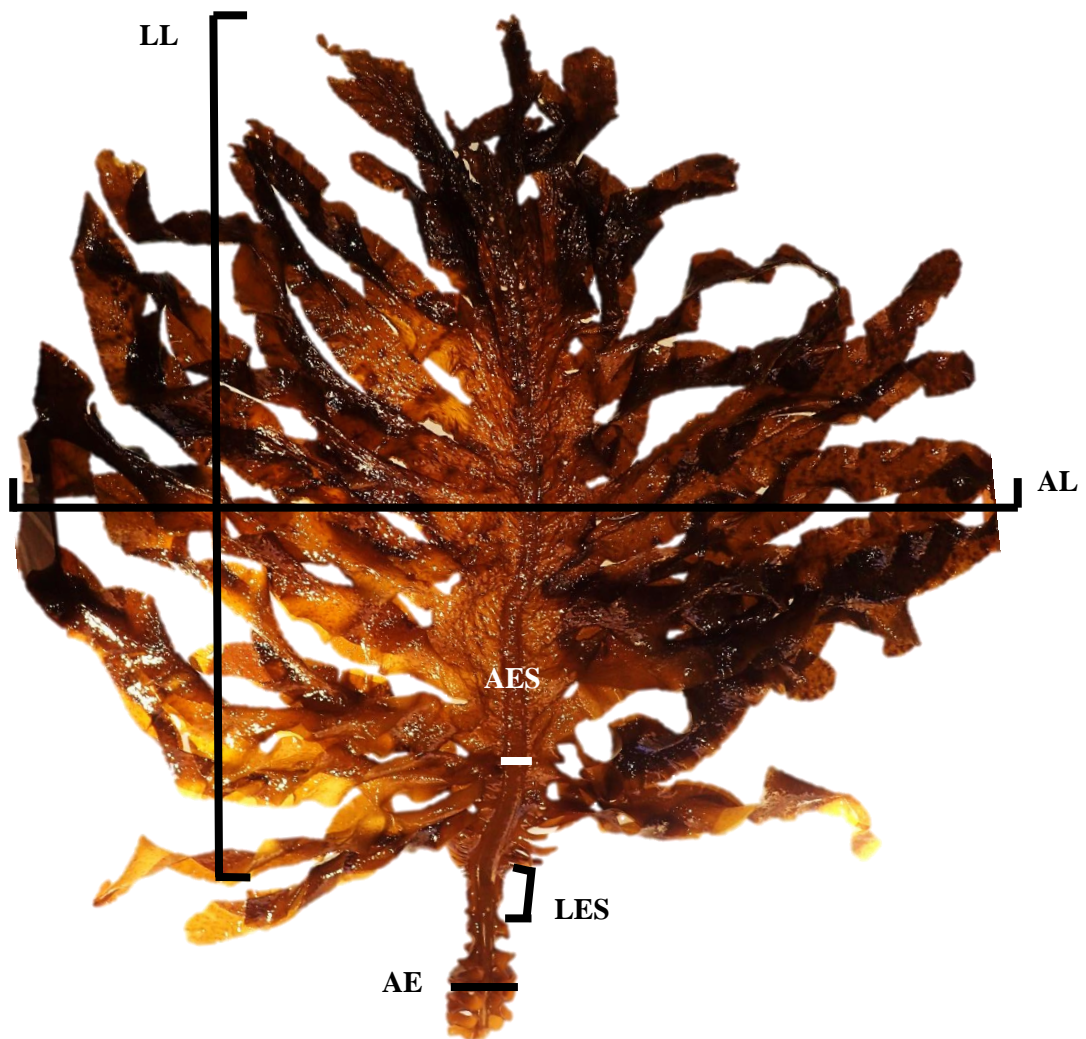


Figura 4. Medidas morfométricas tomadas a los individuos de *Undaria pinnatifida*. LL: largo de la lámina. AL: ancho de la lámina. LES: largo del estipe. AES: ancho del estipe. AE: ancho del esporofilo.

2.4 Evaluación del proceso de cobertura de *Undaria pinnatifida* sobre su basibionte

Para los objetivos de esta tesina, se definió cobertura como el desarrollo del grampón de *Undaria* sobre *Styela*. Para evaluar cómo *Undaria* cubre progresivamente a *Styela* a medida que crece, se realizaron muestreos mensuales, durante la bajamar, a lo largo del ciclo esporofítico desde marzo 2018 a enero de 2019. Los individuos colonizados fueron colectados en una zona del submareal somero distinta a aquella en la cual se realizó el muestreo para la evaluación temporal del uso de sustrato, con el objetivo de no generar disturbio en el área de muestreo. Se buscó coleccionar en cada muestreo al menos 30 individuos colonizados. De cada ejemplar de *Styela* se tomaron fotografías (**Figura 5**) y se realizó una clasificación *ad hoc* en función de la cobertura del grampón de *Undaria* sobre *Styela* (**Tabla 2**). Asimismo, se evaluó el estado (i.e. individuos muertos vs. individuos vivos) de los individuos de *Styela* cubiertos por *Undaria* a través de la respuesta de los individuos ante un estímulo físico, es decir la apertura y cierre de los sifones o expulsión de agua a través de los sifones ante la punción o al ejercer presión sobre los individuos de *Styela*. La evaluación del proceso de cobertura progresiva de *Undaria* sobre *Styela* fue realizada a través de métodos gráficos.

Todos los análisis estadísticos y gráficos que se llevaron a cabo para poner a prueba las hipótesis propuestas en este trabajo de tesina, fueron realizados con RStudio (RStudio Team, 2015).



Figura 5. Individuos representantes de cada una de las categorías de cobertura establecidas. Las letras de A a E hacen referencia a las categorías de cobertura de I a V respectivamente. En A, la flecha azul señala al recluta de *Undaria pinnatifida*. En E, la flecha negra señala la parte superior del cuerpo de *Styela clava* cubierta totalmente por el grampón de *U. pinnatifida* y la flecha roja señala la porción basal del pedúnculo de *S. clava* apenas visible.

Tabla 2. Descripción de las categorías utilizadas para analizar la cobertura progresiva del grampón de *Undaria pinnatifida*.

Categoría	Porcentaje de cobertura	Descripción	Foto
I	0 a 25	Individuos de <i>Undaria</i> pequeños, en los primeros estadios de desarrollo; grampón ausente.	Figura 5A
II	25 a 50	Presencia del grampón de <i>Undaria</i> , cubriendo aproximadamente hasta la mitad de la superficie de <i>Styela</i> . Individuos de <i>Undaria</i> de estadios 0, 1 o 2, nunca estadio 3.	Figura 5B
III	50 a 75	Grampón de <i>Undaria</i> cubriendo más de la mitad de la superficie de <i>Styela</i> , pero nunca el pedúnculo o los sifones. Los individuos de <i>Undaria</i> varían en número y estadio, pero la mayor parte de la cobertura de <i>Styela</i> se debe al grampón de un único individuo de <i>Undaria</i> .	Figura 5C
IV	75 a 100	Grampón de <i>Undaria</i> cubriendo toda la parte superior de <i>Styela</i> . Sólo el pedúnculo se encuentra libre de grampón.	Figura 5D
V	100	<i>Styela</i> totalmente cubierta por el grampón de <i>Undaria</i> .	Figura 5E

3. Resultados

Durante todo el ciclo esporofítico, se recolectaron y procesaron en total 2218 individuos de *Undaria*. El mayor número de individuos se encontró en el mes de septiembre ($n = 609$), seguido por los meses de agosto y octubre ($n = 451$ y $n = 293$, respectivamente).

Los valores medios de la densidad (expresados por m^2) y la biomasa de individuos de *Undaria* (considerando todos los sustratos de asentamiento) variaron ampliamente a lo largo del ciclo esporofítico, alcanzando ambas variables de abundancia su mayor valor medio en septiembre. El valor máximo de densidad fue hallado en septiembre, encontrándose 67,6 individuos por m^2 (\pm SE 17,02), mientras que el mínimo se dio en el mes de marzo (4,2 individuos por $m^2 \pm 4,1$). En cuanto a la biomasa, sus valores medios fueron bajos durante los tres primeros meses del ciclo esporofítico y luego comenzaron a crecer hasta alcanzar su pico en septiembre (**Figura 6b**). En los meses de octubre y noviembre la biomasa media mantuvo valores altos a pesar de haber decrecido la densidad media. En los meses de diciembre y enero no pudo ser registrada la biomasa debido a que los individuos, todos clasificados en el campo como correspondientes al estadio 4, no fueron recolectados para su procesamiento en el laboratorio debido a su avanzado estado de deterioro (por senescencia), alguno incluso con presencia del grampón y sólo restos degradados de las demás partes (**Figura 6b**).

Se observó que la población de *Undaria* se encuentra presente durante todo el año (**Figura 6a**), encontrándose reclutas y adultos conviviendo en el mismo ambiente durante la mayor parte del ciclo esporofítico (**Figura 7**). Los reclutas (estadios 0 y 1) estuvieron presentes en el campo durante gran parte del año, encontrándose individuos de estadio 0 de marzo a octubre, mientras que no se hallaron individuos correspondientes al estadio 1 únicamente en noviembre. Los reclutas fueron encontrados en gran proporción de marzo a septiembre, representando a más del 40% de los individuos analizados en cada uno de esos meses. Con

excepción del mes de marzo en que estuvieron ausentes, los individuos de estadio 2 fueron encontrados en mayor proporción en mayo y octubre (47% y 45%, respectivamente). Los individuos adultos, es decir que presentaron un estadio de desarrollo 3 (con estructura reproductiva desarrollada), se encontraron desde junio hasta enero, con un pico de abundancia en noviembre (55%). Los individuos senescentes (estadio 4) comenzaron a observarse en septiembre, y su mayor abundancia/proporción se registró en diciembre (81%) y enero (74%) (Figura 7).

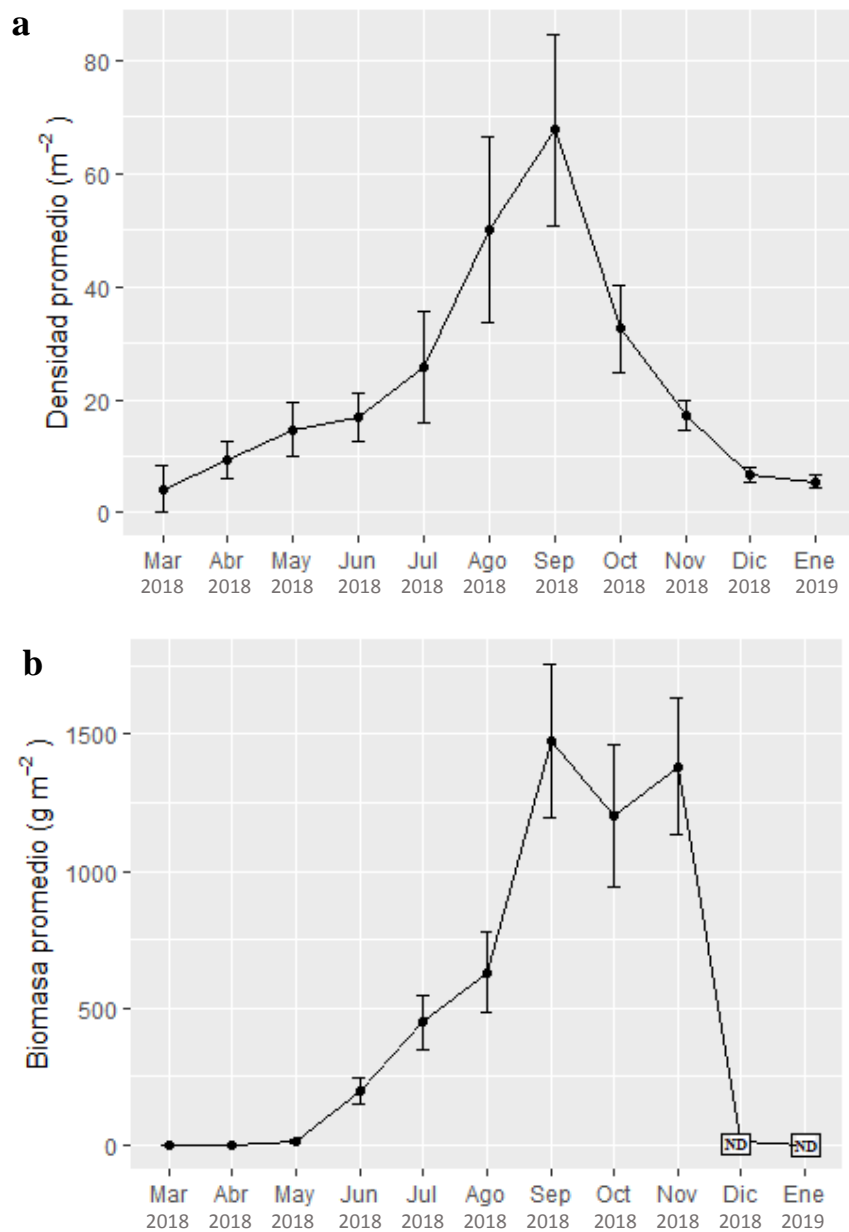


Figura 6. a) Densidad promedio (indiv. m⁻²) y b) Biomasa promedio (g. m⁻²) de *Undaria pinnatifida* estimadas para cada muestreo a lo largo del ciclo esporofítico (+SE). ND: no hay datos (ver en el texto).

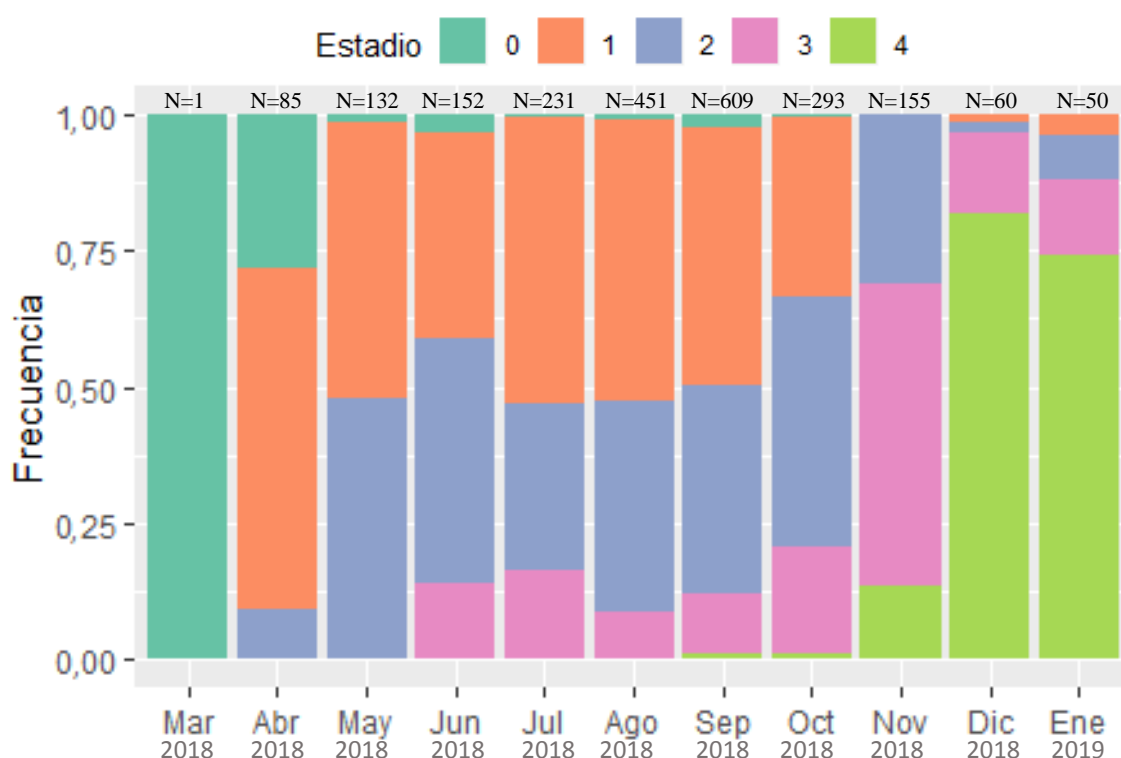


Figura 7. Frecuencia relativa de individuos de *Undaria pinnatifida*, en los diferentes estadios de desarrollo, a lo largo de su ciclo esporofítico. Los números sobre las barras indican la cantidad de individuos recolectados cada mes.

3.1 Evaluación temporal del uso de sustratos.

Se encontraron diferencias significativas, entre *Styela* y los otros sustratos, en su uso como sustrato de asentamiento por parte de *Undaria* ($p < 0,05$). *Styela* fue el sustrato menos utilizado durante todo el ciclo esporofítico de *Undaria*, presentando sólo 314 individuos de la macroalga creciendo en este sustrato (**Tabla 3**). El uso de *Styela* como sustrato de fijación de *Undaria* predominó sólo durante los tres primeros meses del ciclo esporofítico (marzo, abril, mayo), aunque en el mes de abril *Undaria* ya se encuentra colonizando otro tipo de sustratos (roca, canto rodado, arena).

También se encontraron diferencias significativas entre los distintos sustratos inertes de asentamiento ($p < 0,05$) evaluados en cuanto al uso de sustrato de *Undaria*. El sustrato que presentó mayor número de individuos a lo largo del ciclo esporofítico fue el canto rodado ($n =$

892; **Tabla 3**), seguido por la arena la cual presentó un total de 513 individuos de *Undaria* a lo largo del ciclo esporofítico y finalmente la roca, sustrato en el cual se registraron 500 individuos de *Undaria* en total (**Figura 8; Tabla 3**).

En los meses de abril y mayo, el sustrato más utilizado por *Undaria* fue *Styela*, registrándose 68 y 84 individuos de *Undaria* en este sustrato vivo en cada mes, de un total de 85 y 132 individuos recolectados, respectivamente. En junio predominó la roca como sustrato de fijación de *Undaria*, encontrándose 69 individuos adheridos a este sustrato, de un total de 152. Lo mismo sucedió en los meses de diciembre y enero (n=60 y n=50, respectivamente), en los cuales se encontraron 44 y 23 individuos en sustrato rocoso respectivamente. En los meses de julio, septiembre y octubre, predominó el uso de canto rodado como sustrato de fijación de *Undaria*, encontrándose 109, 331 y 169 individuos de *Undaria* en este sustrato de un total de 231, 609 y 293 individuos registrados, respectivamente. En el mes de agosto, predominaron la arena y el canto rodado como sustratos de fijación de *Undaria*, presentando 181 y 173 individuos respectivamente, de un total de 451. En noviembre, se registraron más individuos de *Undaria* en canto rodado y roca, presentando 56 y 63 individuos de esta macroalga, respectivamente, de un total de 155 de individuos muestreados (**Tabla 3, Figura 8**).

Tabla 3. Resumen del total de individuos de *Undaria pinnatifida* recolectados durante el muestreo. Para cada mes, se muestran el total de individuos, número de individuos pertenecientes a cada estadio de desarrollo y número de individuos por cada sustrato de asentamiento. Estadios de desarrollo según Casas et al. (2008).

Mes	Total de individuos	Estadios de <i>Undaria pinnatifida</i>					Sustratos de asentamiento			
		0	1	2	3	4	Styela	Arena	Canto rodado	Roca
Marzo	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0
Abril	85	24	53	8	0	0	68	8	6	3
Mayo	132	2	67	63	0	0	84	17	3	28
Junio	152	6	57	68	21	0	29	31	23	69
Julio	231	2	121	70	38	0	30	26	109	66
Agosto	451	5	233	173	39	1	57	181	173	40
Septiembre	609	15	288	231	67	8	18	169	331	91
Octubre	293	2	96	134	57	4	15	36	169	73
Noviembre	155	0	0	48	86	21	5	31	56	63
Diciembre	60	0	1	1	9	49	2	3	11	44
Enero	50	0	2	4	7	37	5	11	11	23

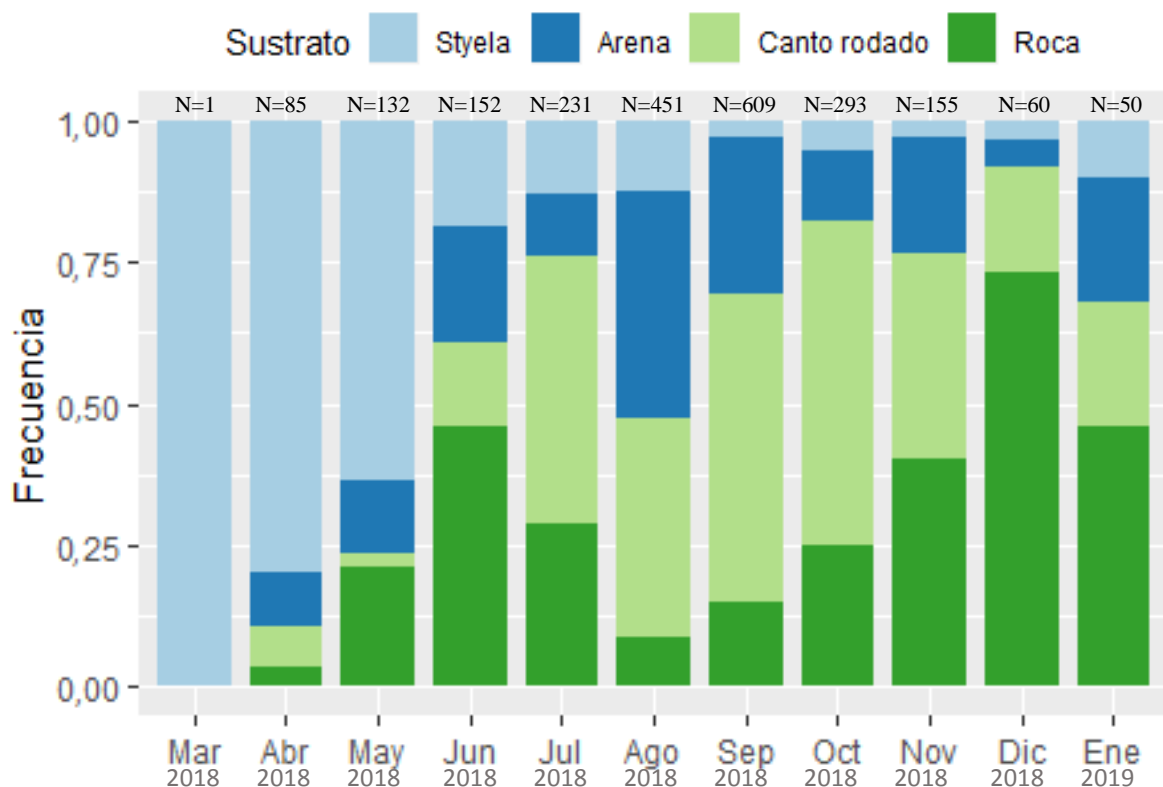


Figura 8. Frecuencia de individuos de *Undaria pinnatifida* asentados en los cuatro tipos de sustratos evaluados a lo largo del ciclo esporofítico. Los números sobre las barras indican cantidad de individuos recolectados cada mes.

A lo largo del ciclo esporofítico, los individuos de *Undaria* encontrados creciendo sobre *Styela* fueron principalmente reclutas (estadios 0 y 1) e individuos de estadio 2, siendo relativamente bajo el número de adultos e individuos senescentes hallados en este sustrato. Algo similar se encontró en el canto rodado y la arena, aunque en estos dos sustratos predominaron los individuos de estadios 1 y 2. La roca fue el sustrato predominante en cuanto a la presencia de los individuos adultos (estadio 3) de *Undaria* (**Figura 9**).

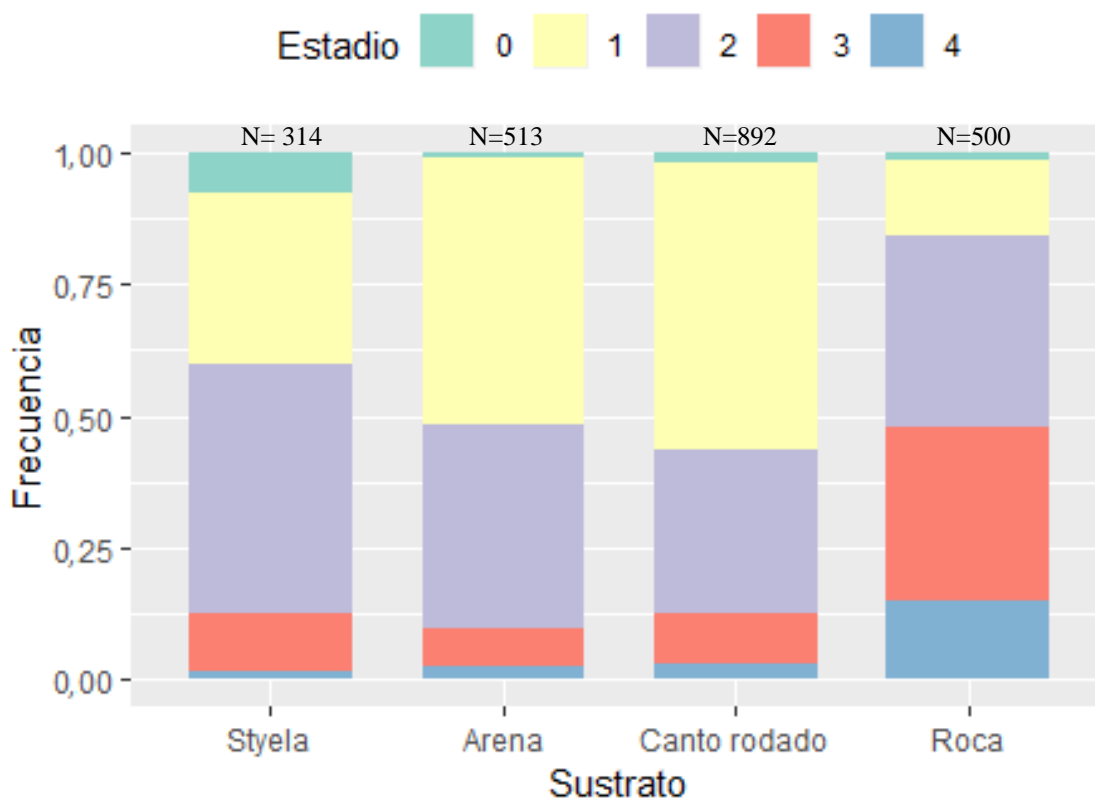


Figura 9. Frecuencia relativa de individuos de diferentes estadios de desarrollo de *Undaria pinnatifida* encontrados en los distintos sustratos a lo largo del ciclo esporofítico. Los números sobre las barras indican la cantidad de individuos recolectados que estaban adheridos a cada uno de los sustratos representados.

3.2 Evaluación de las variables morfométricas de *Undaria pinnatifida* según el tipo de sustrato de asentamiento.

El PERMANOVA mostró diferencias significativas en las características morfométricas de los individuos de *Undaria* entre los distintos tipos de sustrato en los que crecen ($p < 0,05$) (**Tabla 4; Figura 10**). El análisis SIMPER permitió identificar que todas las variables morfométricas analizadas contribuyen a las diferencias entre los dos grupos de individuos (los que crecen sobre *Styela* y sobre roca) (**Tabla 5**). Los individuos de *Undaria* que se desarrollan en *Styela* son más pequeños (en términos de todas las variables de lámina, estipe, esporofilo y peso) que los individuos que se desarrollan sobre roca.

Tabla 4 Resultados del PERMANOVA aplicado para comparar las características morfométricas (en todas las variables juntas de lámina, estipe, esporofilo y peso) de los individuos de *Undaria pinnatifida* entre los sustratos analizados (roca vs. *Styela*).

	Df	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F. Model	R2	Pr (>F)
Sustrato	1	244368	244368	9,9531	0,26935	0,004**
Residuales	27	662900	24552		0,73065	
Total	28	907269				1

Codigos signif. : 0 '***' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05 ',' 0,1 ' ' 1

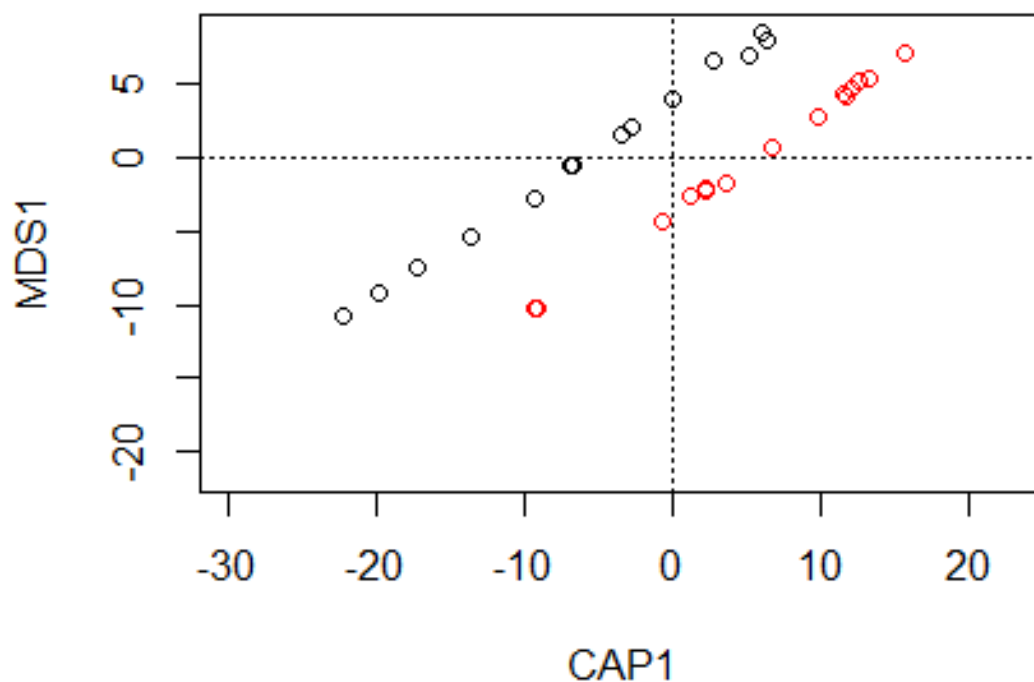


Figura 10. Análisis restringido de proximidades en el cual se observan en rojo los individuos de *Undaria pinnatifida* que crecían en *Styela clava* y en negro los que lo hacían sobre roca. Puede observarse que los individuos se distribuyen formando dos grupos en base a la variable “sustratos” analizada.

Tabla 5. Análisis SIMPER para determinar qué variables morfológicas contribuyen más a las diferencias morfométricas de cada individuo de *Undaria pinnatifida* creciendo sobre cada tipo de sustrato (*Styela* y roca). Todas las variables morfológicas evaluadas contribuyeron a la disimilitud entre los individuos de *Undaria* que se desarrollan en ambos tipos de sustrato ($p < 0,05$). En la tabla: ava y avb (abundancia promedio por grupo), cumsum (contribución acumulativa ordenada).

	Promedio	Desvío estandar	Proporción	ava	avb	cumsum	<i>p</i>
AnchoLámina	0,083985	0,0539114	1558	562571	407733	0,477	0,013 *
LargoLámina	0,047872	0,030058	1593	509643	424067	0,7489	0,003 **
PesoHúmedoTotal	0,022195	0,0156093	1422	109793	65041	0,8749	0,001 ***
LargoEstipe	0,008634	0,0063496	1360	65450	50253	0,9239	0,008 **
AnchoEsporofilo	0,007201	0,0050032	1439	45450	32773	0,9648	0,025 *
PesoHúmedoEsporofilo	0,002558	0,0018592	1376	9351	4583	0,9794	0,012 *
PesoSecoTotal	0,002489	0,0016127	1543	10812	5727	0,9935	0,001 ***
AnchoEstipe	0,001145	0,0007306	1567	11386	9140	10000	0,005 **

Códigos signif.: 0 ‘***’ 0,001 ‘**’ 0,01 ‘*’ 0,05 ‘.’ 0,1 ‘ ’ 1

Permutación: libre

Número de permutaciones: 999

3.3 Evaluación del proceso de cobertura de *Undaria pinnatifida* sobre su basibionte

Se analizaron en total 270 individuos de *Styela* colonizados por *Undaria*, de los cuales 156 fueron clasificados con la categoría I de cobertura, 31 con la categoría II, 24 con la categoría III, 39 con la IV y 29 con el grado máximo de cobertura (categoría V). Fue posible recolectar los 30 individuos previstos en seis meses, mientras que en los meses de abril, junio, julio, noviembre y diciembre no se alcanzó este número debido a las condiciones de muestreo (n=16, n=24, n=29, n=16, n=5, respectivamente).

Se encontraron individuos con baja cobertura (categorías I a III) durante todo el ciclo esporofítico, siendo mayor el porcentaje de individuos con baja cobertura coincidentes con los meses con mayor proporción de reclutas, mientras que los individuos con alta cobertura (categoría IV y V) se encontraron durante seis de los 11 meses. Los individuos de *Styela* con categoría I de cobertura fueron encontrados durante todo el ciclo esporofítico, siendo agosto el mes en el cual se encontraron en menor proporción. Los individuos que presentaron cobertura de categoría IV y V se observaron a partir de junio hasta el mes de noviembre inclusive. Las categorías de cobertura II y III estuvieron presentes de mayo a noviembre, siendo la categoría II encontrada entre los meses de abril y diciembre (**Figura 11**).

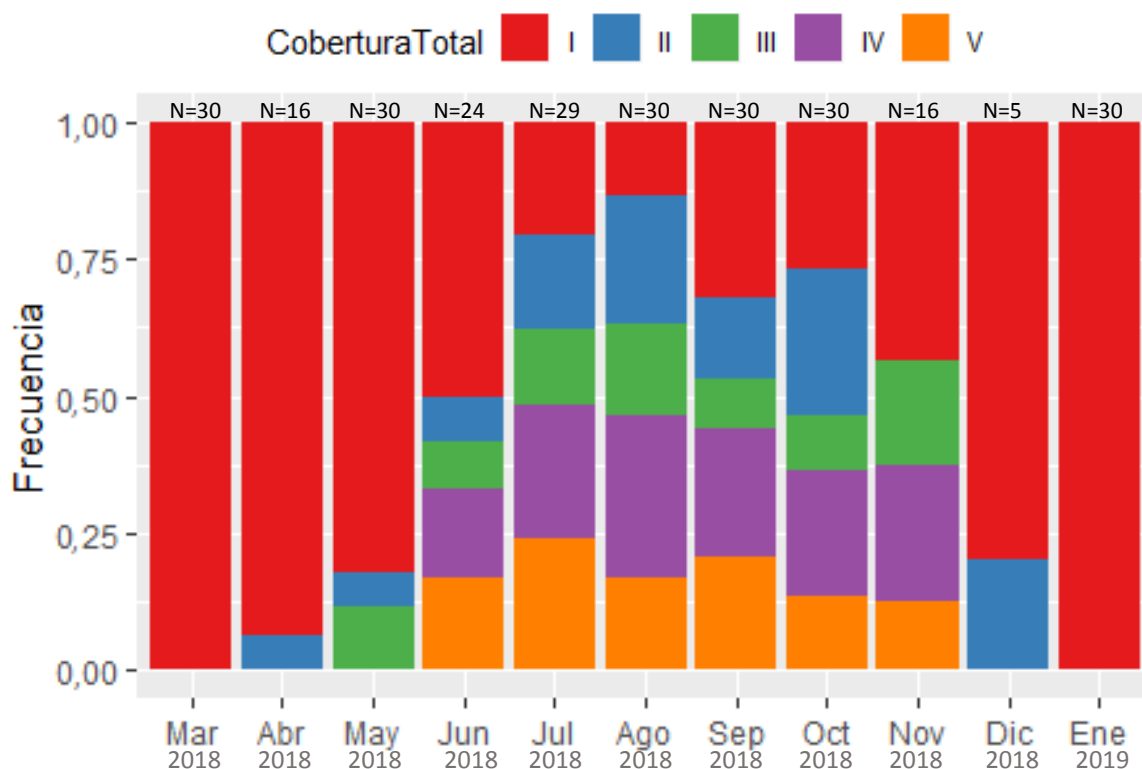


Figura 11. Frecuencia relativa de individuos de *Styela clava* colonizados por *Undaria pinnatifida* correspondientes a las diferentes categorías de cobertura. Los N sobre cada barra indican el número de individuos recolectados cada mes.

En cuanto a la supervivencia de los individuos de *Styela* cubiertos por el grampón de *Undaria*, se observó que del total de individuos colonizados analizados sólo 12 estuvieron muertos, de los cuales tres fueron clasificados con baja cobertura (categorías I, II y III), cinco con cobertura de categoría IV y los cuatro restantes como categoría V.

4. Discusión

Este trabajo de tesina mostró que *Styela* no es el sustrato de asentamiento favorito para *Undaria* durante la totalidad de su ciclo de vida, sino que la facilitación efectivamente sólo se da para el reclutamiento. Asimismo, el estudio de las variables morfométricas permitió determinar que los individuos de *Undaria* que crecen sobre *Styela* alcanzan un tamaño menor, tanto en largo, ancho y peso, que los individuos que crecen sobre sustrato rocoso. Por último, se describió el proceso por el cual *Undaria* cubre a *Styela* y si bien se observó una gran cobertura de *Undaria*, tanto en extensión como en duración, la proporción de individuos de *Styela* muertos por dicha colonización fue realmente bajo.

Cada uno de estos resultados se analiza y discute en detalle a continuación.

En su área nativa, *Undaria* tiene un ciclo de vida anual. Los reclutas aparecen al final del otoño, crecen durante el invierno y la primavera, se reproducen y posteriormente alcanzan un estado de senescencia a mediados del verano (Koh & Shin 1990; Schiel & Thompson 2012). Sin embargo, la mayoría de las poblaciones introducidas de *Undaria* presentan reclutamientos sucesivos, pudiéndose encontrar esporofitos juveniles pequeños y adultos de gran tamaño, simultáneamente (Casas et al. 2008). Este patrón de reclutamiento constante se da asimismo en el balneario Punta Verde, lo cual confirmaría las claras diferencias, en cuanto a ese aspecto de la dinámica poblacional, con las poblaciones nativas.

La abundancia de esporofitos de *Undaria* varía a lo largo del ciclo de vida y, además, las abundancias máxima y mínima no se dan en el mismo momento del ciclo en todas las poblaciones del mundo. En Australia y Nueva Zelanda, los valores máximos de abundancia se observan en octubre-noviembre, dándose el decaimiento de la población en febrero-marzo (Primo et al. 2010). En la BSA, la mayor abundancia se registró en el mes de septiembre, mientras que la menor abundancia fue encontrada en marzo. Estos resultados evidencian un

contraste respecto de lo hallado en el Golfo Nuevo por Casas et al. (2008), donde la abundancia máxima se encontró en junio-agosto y la mínima en el mes de febrero.

La densidad promedio máxima encontrada en este trabajo de tesina se dio durante la primavera, en el mes de septiembre. Esto no resulta coincidente con lo encontrado por Casas et al. (2008), debido a que este estudio, los autores encontraron los valores máximos de densidad promedio durante el invierno, en los meses de agosto y junio (durante el primer y segundo año de muestreo, respectivamente). Además de no coincidir en el tiempo en el cual se dan estos valores máximos, en el presente trabajo, también fueron encontrados valores menores de densidad promedio que los que se hallaron en Casas et al. (2008). Esto podría deberse a que el tiempo de invasión de *Undaria* en la BSA (2015-2019) es menor que el del frente de Puerto Madryn estudiado por Casas et al. (2008), por lo que tal vez, la población aquí estudiada podría alcanzar valores de densidad más altos con el paso del tiempo (Strayer et al. 2006).

En términos de biomasa, los valores promedio más elevados estimados para la población de Punta Verde se registraron durante la primavera, al igual que lo encontrado por Casas et al. (2008). Esto puede deberse a que ese momento del año se corresponde con el momento del ciclo esporofítico en el cual se encontró la mayor proporción de individuos adultos (estadio 3) así como también de individuos de estadio 2, en conjunto con una baja proporción de individuos senescentes.

4.1 Evaluación temporal del uso de sustratos.

Aunque al comienzo del ciclo esporofítico (marzo-abril), los reclutas se encuentran asentados principalmente sobre *Styela*, éste no resultó el sustrato más utilizado por *Undaria* para su asentamiento durante toda la duración del mismo. A partir del mes de junio, otros

sustratos, como la roca, el canto rodado y la arena, comenzaron a hacerse predominantes como sustratos de asentamiento de *Undaria*.

Durante esta tesina, sólo fueron evaluados los esporofitos de *Undaria*, pero resulta relevante resaltar determinadas características de los gametofitos, para así tratar de explicar el beneficio que *Styela* podría ofrecerle a *Undaria*. Los gametofitos se desarrollan preferentemente en ambientes que presentan una estructura física compleja, debido a que estos presentan una mayor superficie que logra retener a las esporas, mantener la humedad y, posteriormente, proteger a los gametofitos del pastoreo (Ceccherelli et al. 2002; Bulleri & Benedetti-Cecchi 2008; Bulleri et al. 2010). En cuanto a la luz, durante este estadio de vida microscópico, los requerimientos son relativamente menores, debido a que la fotosíntesis y el crecimiento vegetativo del gametofito ocurren incluso cuando la radiación solar es extremadamente baja (Lüning & Neushul 1978). La etapa crucial en el desarrollo de los gametofitos es, tal vez, la gametogénesis, proceso durante el cual se necesitan condiciones umbral específicas que se dispare, como una temperatura mayor a 10°C y el alcance de rayos de luz azul (Lüning & Neushul 1978; Morita et al. 2003; Schiel & Foster 2015).

Se ha registrado que *Undaria* recluta en el *turf* (ensamble denso de algas filamentosas, multiespecífico de menos de 1 cm de altura, *sensu* Vermeij et al. 2010) mejor que en la roca desnuda, debido a que el *turf* genera el ambiente adecuado/favorable para los gametofitos (Ceccherelli et al. 2002; Bulleri & Benedetti-Cecchi 2008; Thompson & Schiel 2012). El *turf*, si bien podría beneficiar al desarrollo de los gametofitos y al posterior reclutamiento, no genera el mismo efecto en los esporofitos de *Undaria*, debido a que en la fase macroscópica del ciclo de vida de esta macroalga los requerimientos en cuanto a la luz varían (Schiel & Foster 2015) y los esporofitos comienzan a competir por el acceso a la luz con el *turf* (Thompson & Schiel 2012). En el balneario Punta Verde, no se ha observado que *Undaria* reclute en el *turf*

(observación personal) pero sí sobre *Styela*. Esto podría deberse a que *Styela* ofrece un refugio, un microhábitat óptimo que beneficia el desarrollo de los gametofitos y que, posteriormente, no genera un obstáculo para el desarrollo y crecimiento de los esporofitos (Pereyra et al. Enviado).

Los nutrientes resultan un recurso limitante para el crecimiento de *Undaria* (de Leij et al. 2017) por lo cual se podría pensar que *Styela* beneficia a *Undaria* aumentando los nutrientes disponibles, a través de su capacidad de aumentar el depósito de materia orgánica (biodepositación), característica que se ha comprobado en los tunicados solitarios (Jiang et al. 2008; Tatián et al. 2008; Qi et al. 2015), o debido a su relativamente alta capacidad de filtración (Randløv & Riisgård 1979; Petersen & Riisgard 1992; Lesser et al. 1992). Los nutrientes disponibles, también podrían ser la causa de la elevada densidad de individuos de *Undaria* encontrados sobre *Styela* debido a que las esporas liberadas por la macroalga son quimiotácticamente positivas a los nutrientes, y por lo tanto serían estimuladas a asentarse en los sitios en los que la concentración de nutrientes es mayor (Schiel & Foster 2006, 2015).

La presencia de *Undaria* sobre *Styela* disminuye a mediados y fines del ciclo esporofítico. Como en otras especies de *quelpos*, probablemente sea común la mortalidad alta en los reclutas, es decir cuando los individuos son pequeños, más aún si las densidades iniciales son altas (Schiel & Foster 2006). Además, en este grupo de algas, la fecundidad y el reclutamiento son considerablemente altos, pero la supervivencia de los reclutas es extremadamente baja (Primo et al. 2010), por lo que es plausible que la gran mayoría de los reclutas que se desarrollan en *Styela*, mueran mucho antes de completar su ciclo de vida. En este sentido, la fuerza de los beneficios de las relaciones positivas sería importante mientras el estrés ambiental es alto (Stachowicz 2001), lo cual se daría para *Undaria* en el balneario Punta Verde en los meses de marzo y abril, y cuando el estrés disminuye, los beneficios derivados de

la interacción disminuirían dando como resultado una inversión del signo de la interacción o incluso una relación neutral (Stachowicz 2001).

Los gametofitos pueden permanecer viables durante mucho tiempo en el ambiente, en períodos largos de oscuridad (Schiel & Foster 2006) y amplio rango de temperaturas (Bollen et al. 2016) y retrasar el posterior desarrollo de los esporofitos hasta que las condiciones del medio sean óptimas (Schiel & Foster 2006). Esto explicaría por qué los esporofitos comienzan a aparecer creciendo en sustratos inertes a fines del otoño/principios del invierno, debido a que allí es cuando las condiciones ambientales alcanzan valores umbrales adecuados y los esporofitos emergen.

Es importante resaltar que en esta tesina se registró a *Undaria* reclutando de forma consistente en sustrato blando no consolidado, como lo es la arena. *Undaria* es una macroalga que ha sido estudiada en numerosas partes del mundo y siempre se la ha encontrado asociada a sustratos duros. Distintos estudios han comprobado la presencia de *Undaria* desarrollándose en roca, canto rodado, valvas, así también como en superficies artificiales como boyas de plástico, cascos de barcos de metal, estructuras de hormigón de los muelles, cables de acero, cuerdas de amarre y de cultivos comerciales de mejillón, madera, vidrio y goma (Hay 1990; Brown & Lamarre 1994; Campbell & Burridge 1998; Sliwa et al. 2004; Wotton et al. 2004; Forrest & Blakemore 2006). También se ha registrado a esta macroalga creciendo sobre otros organismos como por ejemplo coralina, pastos marinos e incluso sobre tubos de poliquetos (Hewitt et al. 2005; Miller & Engle 2009; Thompson & Schiel 2012). Más aún, la arena ha sido descrito como un sustrato inadecuado para el crecimiento de *Undaria* (Casas et al. 2008; Dellatorre et al. 2014) e incluso se ha eliminado como sustrato a evaluar en estudios de distribución poblacional de esta especie por ser considerado no apto para el reclutamiento y desarrollo de la misma (e.g. Kaplains et al. 2016). Al respecto, esta tesina hace pensar que tal vez, si no existiera *Styela* en

el ambiente para facilitar el reclutamiento de *Undaria*, la macroalga podría no estar presente durante todos los meses del año. Además, sugiere que la arena no debería despreciarse al momento de evaluar los sustratos de asentamiento de *Undaria*, debido a que, si bien no fue el sustrato que presentó el mayor número de individuos a lo largo del ciclo esporofítico, se encontró en segundo lugar superando a la roca y a *Styela*.

4.2 Evaluación de las variables morfométricas de *Undaria pinnatifida* según el tipo de sustrato de asentamiento.

En este trabajo de tesina, se encontraron diferencias morfométricas entre los individuos de *Undaria* asociadas al tipo de sustrato en el cual crecen. Estas no resultan llamativas debido a la gran plasticidad morfológica que poseen las especies de *quelpos* (Fowler-Walker et al. 2005; Wernberg & Thomsen 2005), aunque el hecho de que los individuos de *Undaria* que se desarrollan sobre *Styela* alcancen un tamaño menor que los que lo hacen en roca, podría estar indicando que la facilitación dada durante el estadio de recluta luego genera consecuencias negativas a nivel individual.

En la población de *Undaria* del balneario Punta Verde los primeros esporofitos que germinan (reclutas) son los que se encuentran sobre *Styela*, lo cual puede deberse, como se mencionó anteriormente, a que la ascidia podría crear un microambiente apto para que los esporofitos emerjan. Alternativamente, las diferencias en la morfometría de los individuos de *Undaria* también podrían estar asociadas a un desfase en cuanto al tiempo de germinación de los individuos que se desarrollan en *Styela* y los que se desarrollan en roca, debido a que la morfología de *Undaria* depende también del tiempo de germinación de los individuos (Shibneva et al. 2013).

Durante el trabajo de campo se observaron numerosos individuos de *Styela* con gran cantidad de reclutas de *Undaria* desarrollándose en ellos, llegándose a encontrar hasta 37

esporofitos en un único individuo de *Styela*. Esta alta densidad de individuos de *Undaria* es beneficiosa para los primeros estadios de vida, pero en los adultos (estadio 3), impiden el crecimiento de los individuos, tanto en largo como en ancho de esporofilo, esporofito y estipe, debido a la falta de espacio (Schiel & Foster 2006; Gao et al. 2014). De hecho, se ha demostrado que la alta densidad tiene una fuerte correlación negativa con la tasa de crecimiento en general (Gao et al. 2013). Esta alta densidad, como se dijo anteriormente, perjudica a los individuos de *Undaria*; sin embargo, podría ser beneficiosa a nivel poblacional, ya que durante la fertilización concentraría un mayor número de esporas, alcanzándose una mayor tasa de reclutamiento (Schiel & Foster 2006).

En el caso particular de *Undaria*, el crecimiento y desarrollo son afectados por distintas condiciones ambientales como la luz, la salinidad, los nutrientes y la temperatura (De Leij et al. 2017; Epstein & Smale 2017). Como fue descrito por De Leij et al. (2017), la competencia por el espacio en *Undaria* podría repercutir no sólo en el crecimiento de los individuos, sino también en su éxito reproductivo. Si bien en este trabajo de tesina esto no fue evaluado directamente, podría inferirse que los individuos de *Undaria* que se desarrollan sobre *Styela* tienen una aptitud biológica menor que los individuos que se desarrollan sobre otros sustratos, debido a que poseen un esporofilo (estructura reproductiva) de menor tamaño.

Como se mencionó anteriormente, los nutrientes pueden limitar el crecimiento de *Undaria* (De Leij et al. 2017; Epstein & Smale 2017). Los individuos que crecen en *Styela*, posiblemente comiencen a desarrollarse en condiciones ambientales distintas a las que existen cuando aparecen los reclutas en roca, por lo cual, el estar expuestos en los primeros momentos de desarrollo del esporofilo a condiciones distintas en cuanto a, por ejemplo, los nutrientes, podría estar generando las diferencias morfométricas observadas en este trabajo de tesina.

4.3 Evaluación del proceso de cobertura de *Undaria pinnatifida* sobre su basibionte

En esta tesina se obtuvieron resultados, en cuanto al efecto que *Undaria* podría generar sobre *Styela*, que se contraponen con lo publicado en Pereyra et al. 2017, debido a que, en este trabajo, los autores sugieren que *Undaria* mata a *Styela* al alcanzar un grado máximo de cobertura sobre ella. Sin embargo, en este trabajo de tesina, del total de 270 individuos de *Styela* analizados bajo este objetivo sólo 12 estaban muertos, de los cuales, tres presentaron un grado bajo de cobertura, por lo cual es posible inferir que *Undaria* no fue la causa de la muerte de esos individuos. Para otras especies de ascidias, se ha registrado que éstas pueden sobrevivir a la epibiosis, siempre y cuando los epibiontes no obstruyan sus sifones (Claar et al. 2011), pero en el caso de *Styela*, se han observado individuos totalmente cubiertos por *Undaria*, incluyendo los sifones, y aun así permanecían con vida. A pesar de los resultados expuestos aquí, la mortalidad de *Styela* por efecto de *Undaria*, requiere ser evaluada experimentalmente.

5. Conclusión

Los resultados obtenidos en este trabajo de tesina en cuanto al número de individuos de *Undaria* en *Styela* no se corresponden con la predicción propuesta, es decir, *Styela* no sólo no resultó ser el sustrato preferencial para el asentamiento de *Undaria*, sino que considerando todo el ciclo esporofítico, fue el sustrato que presentó menor cantidad de individuos de esta especie de macroalga. Sin embargo, se corroboró, que un gran número de reclutas e individuos de estadio 2 se desarrollan casi exclusivamente sobre *Styela* al principio del ciclo esporofítico. Estos estadios probablemente no estarían presentes en el medio en esa época del año y con tal abundancia si no fuera por la presencia de *Styela*. Si bien el número de adultos (estadio 3) e individuos senescentes de *Undaria* adheridos a *Styela* es bajo comparado con el número de estos en los otros tres sustratos evaluados, esto también resulta parte del proceso de facilitación, es decir que, como se mencionó anteriormente, los beneficios de la interacción interespecífica disminuyen cuando el estrés ambiental también lo hace.

Podría concluirse entonces, que efectivamente *Styela* facilita a *Undaria* en su reclutamiento, debido a que le permite a esta macroalga estar presente durante todo el año. Pero una vez desarrollados sobre *Undaria*, los adultos se verían perjudicados en su performance de crecimiento, alcanzando tallas efectivamente más pequeñas que los que se asientan en el sustrato inerte. Esta disminución del tamaño de los individuos sobre *Undaria* respecto de los que se desarrollan sobre roca si bien podría significar una disminución del éxito reproductivo individual, podría no tener ningún efecto en este sentido a nivel poblacional o incluso podría generar un efecto positivo en el éxito reproductivo poblacional, por lo que al analizar todo en conjunto, la disminución de tamaño de *Undaria* al desarrollarse sobre *Styela* sería poco importante si eso aumenta el *fitness* de la especie.

6. Bibliografía

- 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.
- Altieri AH, Silliman BR, Bertness MD (2007) Hierarchical Organization via a Facilitation Cascade in Intertidal Cordgrass Bed Communities. *The American Naturalist* 169:195–206.
- Báez JC, Olivero J, Peteiro C, Ferri-Yáñez F, Garcia-Soto C, Real R (2010) Macro-environmental modelling of the current distribution of *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Ochrophyta) in northern Iberia. *Biological Invasions* 12:2131–2139.
- Bertness MD, Crain CM, Silliman BR, Bazterrica MC, Reyna MV, Hildago F, Farina JK (2006) The community structure of Western Atlantic Patagonian rocky shores. *Ecological Monographs* 76:439–460.
- Bertness MD, Bruno JF, Silliman BR, Stachowicz JJ (2014) (Eds.). *Marine community ecology and conservation*. Sinauer Associates, Incorporated.
- Bollen M, Pilditch CA, Battershill CN, Bischof K (2016) Salinity and temperature tolerance of the invasive alga *Undaria pinnatifida* and native New Zealand kelps: Implications for competition. *Marine Biology* 163:194.
- Bracken, MES (2004) Invertebrate-mediated nutrient loading increases growth of an intertidal macroalga. *Journal of Phycology* 40:1032–1041.
- Brown MT, Lamarre MD (1994) The distribution of *Undaria pinnatifida* within Timaru harbour, New Zealand. *Japanese Journal of Phycology* 42: 63-70.
- Bruno JF, Stachowicz JJ, Bertness MD (2003) Inclusion of facilitation into ecological theory. *TRENDS in Ecology and Evolution* 18 (3): 119-125.
- Bulleri F (2009) Facilitation research in marine systems: state of the art, emerging patterns and insights for future developments. *Journal of Ecology* 97:1121–1130.
- Bulleri F, Balata D, Bertocci I, Tamburello L, Benedetti-Cecchi L (2010) The seaweed *Caulerpa racemosa* on Mediterranean rocky reefs: from passenger to driver of ecological change. *Ecology* 91:2205–2212.
- Bulleri F, Benedetti-Cecchi L (2008) Facilitation of the introduced green alga *Caulerpa racemosa* by resident algal turfs: Experimental evaluation of underlying mechanisms. *Marine Ecology Progress Series* 364:77–86.
- Campbell SJ, Burrige TR (1998) Occurrence of *Undaria pinnatifida* (Phaeophyta: Laminariales) in Port Phillip Bay, Victoria, Australia. *Mar Freshwater Res* 49:379–381.
- Casas GN, Piriz ML, Parodi ER (2008) Population features of the invasive kelp *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae: Laminariales) in Nuevo Gulf (Patagonia, Argentina). *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* 88(1):21–28.
- Casas G, Scrosati R, Piriz ML (2004) The invasive kelp *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) reduces native seaweed diversity in Nuevo Gulf (Patagonia, Argentina). *Biological Invasions* 6:411–416.

- Castilla JC, Lagos NA, Cerda M (2004) Marine ecosystem engineering by the alien ascidian *Pyura praeputialis* on a mid-intertidal rocky shore. *Marine Ecology Progress Series* 268:119–130.
- Ceccherelli G, Piazzini L, Balata D (2002) Spread of introduced *Caulerpa* species in macroalgal habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 280:1–11.
- Chase JM, Abrams PA, Grover JP, Diehl S, Chesson P, Holt RD, Richards SA, Nisbet RM, Case TJ (2002) The interaction between predation and competition: a review and synthesis. *Ecology Letters* 5:302–315.
- Claar DC, Edwards KF, Stachowicz JJ (2011) Positive and negative effects of a dominant competitor on the settlement, growth, and survival of competing species in an epibenthic community. *Journal of Marine Biology and Ecology* 399:130–134.
- De Leij R, Epstein G, Brown MP, Smale DA (2017) The influence of native macroalgal canopies on the distribution and abundance of the non- native kelp *Undaria pinnatifida* in natural reef habitats. *Marine Biology* 164:156.
- Dellatorre FG, Amoroso R, Orensanz JM (2014) Rapid expansion and potential range of the invasive kelp *Undaria pinnatifida* in the Southwest Atlantic. *Aquatic Invasions* 9:467–478.
- Dizon RM, Yap HT (2005) Coral responses in single- and mixed-species plots to nutrient disturbance. *Marine Ecology Progress Series* 296:165–172.
- Epstein G, Smale DA (2017) *Undaria pinnatifida*: A case study to highlight challenges in marine invasion ecology and management. *Ecology and Evolution* 7:8624–8642.
- Forrest BM, Blakemore KA (2006) Evaluation of treatments to reduce the spread of a marine plant pest with aquaculture transfers. *Aquaculture* 257:333–345.
- Fowler-Walker MJ, Werneberg T, Connell SD (2005) Differences in kelp morphology between wave sheltered and exposed localities: morphologically plastic or fixed traits? *Marine Biology* 148:755–767.
- Gao X, Endo H, Taniguchi K, Agatsuma Y (2013) Combined effects of seawater temperature and nutrient condition on growth and survival of juvenile sporophytes of the kelp *Undaria pinnatifida* (Laminariales; Phaeophyta) cultivated in northern Honshu, Japan. *Journal of Applied Phycology* 25:269–275.
- Gao X, Endo H, Taniguchi K, Agatsuma Y (2014) Effects of experimental thinning on the growth and maturation of brown alga *Undaria pinnatifida* (Laminariales; Phaeophyta) cultivated in Matsushima Bay, northern Japan. *Journal of Applied Phycology* 26:529–535.
- Goldstein SJ, Dupont L, Viard F, Hallas PJ, Nishikawa T, Schiel DR, Gemmell NJ, Bishop JDD (2011) Global Phylogeography of the Widely Introduced North West Pacific Ascidian *Styela clava*. *PLoS One* 6(2): e16755.
- Gutiérrez JL, Jones CG, Strayer DL, Iribarne OO (2003) Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats. *Oikos* 101:79–90.
- Hay CH (1990) The dispersal of sporophytes of *Undaria pinnatifida* by coastal shipping in New Zealand, and implications for further dispersal of *Undaria* in France. *British Phycological Journal* 25:301–313.

- Hewitt CL, Campbell ML, McEnnulty F, Moore KM, Murfet NB, Robertson B, Schaffelke B (2005) Efficacy of physical removal of a marine pest: the introduced kelp *Undaria pinnatifida* in a Tasmanian Marine Reserve. *Biological Invasions* 7:251–263.
- Irving AD, Bertness MD (2009) Trait-dependent modification of facilitation on cobble beaches. *Ecology* 90(11):3042–3050.
- Isla FI, Bértola GR, Schnack EJ (2001) Morfodinámica de playas meso y macromareas de Buenos Aires, Río Negro y Chubut. *Revista Asociacion Argentina Sedimentologia* 8:51–60.
- Jiang A, Lin J, Wang C (2008) Physiological energetics of the ascidian *Styela clava* in relation to body size and temperature. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 149:129–136.
- Kaplains NJ, Harris JL, Smith JE (2016) Distribution patterns of the non-native seaweeds *Sargassum horneri* (Turner) C. Agardh and *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar on the San Diego and Pacific coast of North America. *Aquatic Invasions* 11:111–124.
- Koh CH, Shin HC (1990) Growth and size distribution of some large brown algae in Otori, east coast of Korea. *Hydrobiologia* 204/205:225–231.
- Lambert G (2005) Ecology and natural history of the protochordates 1. *Canadian Journal of Zoology* 83:34–50.
- Lesser MP, Shumway SE, Cucci T, Smith J (1992) Impact of fouling organisms on mussel rope culture: interspecific competition for food among suspension-feeding invertebrates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 165:91–102.
- Lüning K., Neushul M. (1978) Light and Temperature Demands for Growth and Reproduction of Laminarian Gametophytes in Southern and Central California. *Marine Biology* 45:297–309.
- Meretta PE, Matula CV, Casas G (2012) Occurrence of the alien kelp *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Phaeophyceae) in Mar del Plata, Argentina. *BioInvasions Records* 1:59–63.
- Miller KA, Engle JM (2009) The natural history of *Undaria pinnatifida* and *Sargassum filicinum* at the California Channel Islands: non-native seaweeds with different invasion styles. *Proceedings of 131 the 7th California Islands Symposium* 131–140.
- Miyamoto Y, Noda T (2004) Effects of mussels on competitively inferior species: competitive exclusion to facilitation. *Marine Ecology Progress Series* 276:293–298.
- 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.
- Morita T, Kurashima A, Maegawa M (2003) Temperature requirements for the growth and maturation of the gametophytes of *Undaria pinnatifida* and *U. undarioides* (Laminariales, Phaeophyceae). *Phycological Research* 51:154–160.
- Oksanen J (2015) *Multivariate Analysis of Ecological Communities in R: vegan tutorial*. University of Oulu, Oulu.

- 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, 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.
- Petersen J, Riisgard H (1992) Filtration capacity of the ascidian *Ciona intestinalis* and its grazing impact in a shallow fjord. *Marine Ecology Progress Series* 88:9–17.
- Peterson CH, Summerson HC, Duncan PB (1984) The influence of seagrass cover on population structure and individual growth rate of a suspension-feeding bivalve, *Mercenaria mercenaria*. *Journal of Marine Research* 42:123–138.
- Primo C, Hewitt CL, Campbell ML (2010) Reproductive phenology of the introduced kelp *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) in Port Phillip Bay (Victoria, Australia). *Biological Invasions* 12:3081–3092.
- Qi Z, Han T, Zhang J, Huang H, Mao Y, Jiang Z, Fang J (2015) First report on in situ biodeposition rates of ascidians (*Ciona intestinalis* and *Styela clava*) during summer in Sanggou Bay, northern China. *Aquaculture Environment Interactions* 6:233–239.
- Quinn GP, Keough MJ (2002) *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge university press.
- Randløv A, Riisgård H (1979) Efficiency of Particle Retention and Filtration Rate in Four Species of Ascidians. *Marine Ecology Progress Series* 1:55–59.
- 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(1): 24338
- Team, R. RStudio: Integrated Development for R. RStudio Inc.: Boston, MA, USA, 2015.
- Ruesink J (2007) Biotic resistance and facilitation of a non-native oyster on rocky shores. *Marine Ecology Progress Series* 331:1–9.
- Sanderson JC (1990) A Preliminary Survey of the Distribution of the Introduced Macroalga, *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringer on the East Coast of Tasmania, Australia. *Botanica Marina* 33:153–157.
- Schiel DR, Foster MS (2006) The Population Biology of Large Brown Seaweeds: Ecological Consequences of Multiphase Life Histories in Dynamic Coastal Environments 37:343–372.
- Schiel DR, Foster MS (2015) The Abiotic Environment. In: *The biology and ecology of giant kelp forest*. University of California Press, pp 41–69
- Schiel DR, Thompson GA (2012) Demography and population biology of the invasive kelp *Undaria pinnatifida* on shallow reefs in southern New Zealand. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 434–435:25–33.
- Schnack E, Aliotta S, Isla FI, Lizasoain GO (1996) Formas de fondo asociadas a un delta de reflujo macromareal, San Antonio Oeste, Provincia de Rio Negro, Argentina. *Thalassas* 12:121–135.

- Schwindt E, Lopez Gappa J, Raffo MP, Tatián M, Bortolus A, Orensanz JM, Alonso G, Diez ME, Doti B, Genzano G, Lagger C, Lovrich G, Piriz ML, Mendez 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.
- Shibneva SY, Skriptsova AV, Shan TF, Pang SJ (2013) The different morphs of *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) in Peter the Great Bay (Sea of Japan) are phenotypic variants: direct evidence. *Journal of Applied Phycology* 25:1909–1916.
- Silliman BR, He Q (2018) Physical Stress, Consumer Control, and New Theory in Ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 33:492–503.
- Sliwa C, Johnson CR, Hewitt CL (2004) Mesoscale dispersal of the introduced kelp *Undaria pinnatifida* attached to unstable substrata. *Botanica Marina* 49:396–405.
- South PM, Floerl O, Forrest BM, Thomsen MS (2017) A review of three decades of research on the invasive kelp *Undaria pinnatifida* in Australia: An assessment of its success, impacts and status as one of the world’s worst invaders. *Marine Environmental Research* 1–15.
- Stachowicz JJ (2001) Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *BioScience* 51:235–246.
- Strayer DL, Eviner VT, Jeschke JM, Pace ML (2006) Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends in ecology & evolution*, 21(11): 645-651.
- Tatián M, Sahade R, Mercuri G, Fuentes VL, Antacli JC, Stellfeldt A, Esnal GB (2008) Feeding ecology of benthic filter-feeders at Potter Cove, an Antarctic coastal ecosystem. *Polar Biology* 31:509–517.
- Thompson GA, Schiel DR (2012) Resistance and facilitation by native algal communities in the invasion success of *Undaria pinnatifida*. *Marine Ecology Progress Series* 468:95–105.
- Thomsen MS, Alestra T, Brockerhoff D, Lilley SA, South PM, Schiel DR (2018) Modified kelp seasonality and invertebrate diversity where an invasive kelp co-occurs with native mussels. *Marine Biology* 165:173.
- Thornber C, Kinlan B, Graham M, Stachowicz J (2004) Population ecology of the invasive kelp *Undaria pinnatifida* in California: environmental and biological controls on demography. *Marine Ecology Progress Series* 268:69–80.
- Valentine JP, Johnson CR (2004) Establishment of the introduced kelp *Undaria pinnatifida* following dieback of the native macroalga *Phylospora comosa* in Tasmania, Australia. *Marine and Freshwater Research* 55:223–230.
- Vermeij MJA, Moorselaar I van, Engelhard S, Hörnlein C, Vonk SM, Visser PM (2010) The Effects of Nutrient Enrichment and Herbivore Abundance on the Ability of Turf Algae to Overgrow Coral in the Caribbean.
- Wernberg T, Thomsen MS (2005) The effect of wave exposure on the morphology of *Ecklonia radiata*. *Aquatic Botany* 83:61–70.
- Wotton DM, O’Brien C, Stuart MD, Fergus DJ (2004) Eradication success down under: heat treatment of a sunken trawler to kill the invasive seaweed *Undaria pinnatifida*. *Marine Pollution Bulletin* 49:844–849.

