



Universidad de Concepción
Dirección de Postgrado
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Programa de Doctorado en Ciencias Biológicas área Botánica

Efecto de la escala espacial sobre los factores que determinan la invasión de macroalgas exóticas en la costa del Pacífico SE.

Tesis para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas área Botánica

CRISTÓBAL ALONSO VILLASEÑOR PARADA
CONCEPCIÓN-CHILE
2017

Profesor Guía: Aníbal Pauchard Cortés
Dpto. de Conservación y Manejo de Recursos,
Facultad de Ciencias Forestales
Universidad de Concepción

Profesor Co-Guía: Erasmo Macaya Horta
Dpto. de Oceanografía,
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Universidad de Concepción

Esta tesis fue desarrollada en el Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción.

Profesor Guía

Dr. Aníbal Pauchard Cortés

Profesor Co-Guía

Dr. Erasmo Macaya Horta

Comisión Evaluadora



Dr. Lohengrin Cavieres

Dra. Paula Neill Nuñez

Director del Programa

Dr. Pablo Guerrero

Director Escuela de Postgrado

Dra. Ximena García C.

DEDICATORIA

A Álvaro y María Paz

A Jaime y Patricia

A Sebastián y Marcia

A Miriam y Alejandro

y a la más hermosa de todas las princesas: Ilda Rosa Riffo Rodríguez (Q.E. P.D.)



“Investigar es ver lo que todo el mundo ha visto, y pensar lo que nadie más ha pensado”

Albert Szent

“El amor por todas las criaturas vivientes es el más notable atributo del hombre”

Charles Darwin

“La ciencia sin religión es coja, la religión sin la ciencia es ciega”

Albert Einstein

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Beca CONICYT N°21110927 que financió tanto mis estudios de doctorado, así como también parte importante de este proyecto de investigación. Asimismo, agradezco el financiamiento parcial del Instituto de Ecología y Biodiversidad mediante los proyectos ICM P05-002 y CONICYT PFB-23, por el financiamiento para trabajos en terreno, y asistencia a cursos cortos y congresos. Agradezco también al proyecto FONDECYT N° 11110437 “Understanding the effects of the last glacial maximum on the diversity of macroalgae from central-southern Chile: taxonomy, phylogeography and genetic structure” por facilitar datos de ocurrencias de varias de las especies de macroalgas exóticas, que fueron utilizados en dos capítulos de esta Tesis.

Esta Tesis doctoral no se podría haber llevado a cabo sin la valiosa cooperación de numerosas personas que, desinteresadamente, apoyaron este trabajo, a quienes agradezco a continuación:

A Álvaro S. Villaseñor, María Paz Lagos, Alejandro Krause, Sebastián Parada, Marcia Parada, Patricia Parada, Ricardo Jeldres, Dorka Guajardo, Carolina Sandoval, Judith Castillo, Jonathan Urrutia, André Terwei, Ana Cobar y Nicol Vargas por su valiosa ayuda en terreno.

A Erasmo Macaya, María Fabiola Monzalvez, Ricardo Jeldres, Dorka Guajardo y Carolina Sandoval, por su valiosa ayuda en la identificación taxonómica de macroalgas.

A María Eliana Ramírez y Javier Pinochet, por su importante ayuda en la redacción de los capítulos 2 y 4 respectivamente; y a Paula Neill, Lohengrin Cavieres, Ángela Sierra y Ricardo Otaíza por sus valiosos comentarios y sugerencias, que ayudaron a mejorar significativamente este trabajo.

A Pilar Muñoz, Paula Neill, María Eliana Ramírez, Loreto Contreras y Erasmo Macaya, por facilitar información inédita respecto a la distribución de algunas especies de macroalgas en Chile.

A Fabiola Gaete, por su paciente y eficaz labor administrativa.

A cada uno de los integrantes del Team LIB (Rafael, Nicol F, Nicol V, Eduardo, Bárbara, Paulina, Alejandra, Jocelyn, Matías, Fabián, Valentina,...), y del Team ALGALAB (Carolina, Ricardo, Dorka, Pola, Judy, Karla, Vessna, Solange, Ariel, Boris, Aldo, Stefany, Nicol, Ninoska, Pedro, Pablo, Konny...), por sus comentarios y sugerencias en las numerosas reuniones, formales e informales, donde tuvimos la ocasión de interactuar.

De manera especial, quiero agradecer la confianza, apoyo, comprensión y paciencia de mis tutores Aníbal Pauchard y Erasmo Macaya, de quienes no sólo aprendí las bases para forjarme como científico, sino que además, su enorme respeto y compromiso con la conservación de la biodiversidad. Aunque pasen los años, y la vida nos lleve por caminos distintos, siempre tendrán toda mi admiración, y serán un pilar fundamental en mi formación como científico.

Agradezco a Dios por darme la oportunidad de cumplir mi sueño de convertirme en Doctor en Ciencias. Asimismo, agradezco el apoyo incondicional de cada uno de los miembros de mi familia, sus palabras de aliento, ánimo y consuelo, que tuvieron para mí, en los altos y bajos de mi estadía en el programa doctoral, en especial a mis padres Jaime y Patricia; mi abuelo Sebastián, a Marcia, Miriam, Alejandro y el resto de mis tíos, hermanos y primos. A mi hijo Álvaro, y a mi mujer María Paz, ya que gran parte del tiempo que debí dedicar a ellos se consumió en esta Tesis. Por último, un agradecimiento especial, por su inestimable ayuda durante todo este proceso, a Ilda Rosa Riffo Rodríguez (Q.E.P.D), a quien le hubiera gustado mucho poder acompañarme en este momento, y a quien me encantaría poder abrazar una vez más.

TABLA DE CONTENIDO

| | |
|---|----------|
| DEDICATORIA..... | iii |
| AGRADECIMIENTOS..... | iv |
| TABLA DE CONTENIDO | vi |
| RESUMEN..... | xiii |
| ABSTRACT | xv |
| INTRODUCCIÓN GENERAL..... | 1 |
| 1.- INVASIBILIDAD..... | 2 |
| i) Resistencia biótica..... | 2 |
| ii) Características ambientales | 2 |
| iii) Presión de propágulos | 3 |
| 2.- EFECTO DE LA ESCALA ESPACIAL | 3 |
| 3.- TERMINOLOGÍA UTILIZADA EN ESTA TESIS..... | 5 |
| 4.- ECOLOGÍA DE INVASIONES EN CHILE..... | 6 |
| 5.- OBJETIVOS | 7 |
| 6.- HIPÓTESIS..... | 7 |
| i) Hipótesis General | 7 |
| ii) Hipótesis Específicas..... | 7 |
| 7.- ESTRUCTURA DE ESTA TESIS..... | 8 |
| 8.- SOBRE LOS MODELOS DE ESTUDIO..... | 9 |
| i) <i>Mastocarpus latissimus</i> | 9 |
| ii) <i>Schottera nicaeensis</i> | 11 |
| iii) <i>Codium fragile</i> subp. <i>fragile</i> | 11 |
| iv) <i>Asparagopsis armata</i> | 12 |

| | |
|---|-----------|
| 9.- TABLAS Y FIGURAS | 13 |
| i) Leyenda de Tablas | 13 |
| ii) Leyenda de Figuras | 14 |
| iii) Tablas | 15 |
| iv) Figuras | 18 |
| CAP. 1: ECOLOGÍA DE INVASIONES MARINAS EN CHILE CONTIENTAL..... | 24 |
| RESUMEN | 25 |
| 1.- INTRODUCCIÓN | 25 |
| 2.- MATERIALES Y MÉTODOS | 27 |
| i) Criterios de inclusión y exclusión de artículos..... | 27 |
| ii) Clasificación de artículos y análisis de los datos | 28 |
| 3.- RESULTADOS Y DISCUSIÓN..... | 30 |
| i) Síntesis del análisis de la literatura seleccionada | 31 |
| a) Primeros reportes | 32 |
| b) Trabajos genéticos | 33 |
| c) Interacciones bióticas: Depredación | 33 |
| d) Interacciones bióticas: Facilitación..... | 34 |
| e) Interacciones bióticas: Competencia..... | 34 |
| f) Biología reproductiva | 35 |
| g) Estrategias de dispersión..... | 35 |
| h) Efectos socio-económicos..... | 36 |
| i) Modelos | 37 |
| j) Distribución en Chile..... | 37 |
| ii) Análisis cuantitativo de la literatura relacionada con ecología de invasiones marinas en Chile..... | 37 |

| | |
|---|-----------|
| a) Tendencia temporal del estudio de ecología de invasiones marinas en Chile | 37 |
| b) Distribución espacial de la información disponible..... | 38 |
| c) Escala espacial y temporal abarcada en los estudios. | 39 |
| 4.- CONCLUSIONES | 40 |
| 5.- TABLAS Y FIGURAS | 42 |
| i) Leyenda de Tablas | 42 |
| ii) Leyenda de Figuras | 42 |
| iii) Tablas | 44 |
| iv) Figuras | 45 |
| 6.- MATERIAL SUPLEMENTARIO | 47 |
| CAP. 2: MACROALGAS MARINAS EXÓTICAS EN CHILE CONTIENTAL | 56 |
| RESUMEN | 57 |
| 1.- INTRODUCCIÓN | 57 |
| 2.- MATERIALES Y MÉTODOS | 59 |
| i) Listado de especies de macroalgas exóticas..... | 59 |
| ii) Rango de distribución..... | 60 |
| iii) Patrones de MME en la costa chilena. | 61 |
| 3.- RESULTADOS | 62 |
| i) Listado de especies de macroalgas marinas exóticas | 62 |
| a) Depuración de los listados originales..... | 62 |
| b) Nuevas especies exóticas | 66 |
| c) Especies nativas de la costa chilena, que han sido introducidas fuera de su rango histórico de distribución. | 70 |
| ii) Rango de distribución..... | 70 |
| a) Amplitud del rango de distribución en Chile | 70 |

| | |
|---|-----------|
| b) Amplitud del rango de distribución mundial | 71 |
| iii) Patrones en la costa chilena..... | 71 |
| a) Patrones espaciales..... | 71 |
| b) Patrones temporales | 72 |
| c) Patrones taxonómicos | 72 |
| d) Patrones ecológicos..... | 73 |
| 4.- DISCUSIÓN | 73 |
| i) ¿Subestimación de la cantidad de MME en la costa de Chile continental? | 74 |
| ii) Especies nativas introducidas fuera de su rango natural de distribución | 76 |
| iii) ¿Pocas especies invasoras o especies en proceso de invasión?..... | 77 |
| iv) Efectos de MME sobre aspectos económicos | 78 |
| v) Patrones espaciales | 78 |
| vi) Patrones temporales..... | 79 |
| vii) Patrones taxonómicos..... | 80 |
| viii) Patrones ecológicos..... | 81 |
| 5.- CONCLUSIONES | 82 |
| 6.- TABLAS Y FIGURAS | 83 |
| i) Leyenda de Tablas..... | 83 |
| ii) Leyenda de Figuras | 83 |
| iii) Tablas | 85 |
| iv) Figuras..... | 87 |
| CAP. 3: RESISTENCIA BIÓTICA POR COMPETENCIA | 92 |
| RESUMEN..... | 93 |
| 1.- INTRODUCCIÓN | 93 |
| 2.- MATERIALES Y METODOS | 97 |

| | |
|---|------------|
| i) Sitio de estudio | 97 |
| ii) Diseño del muestreo y selección de variables | 98 |
| iii) Escalas espaciales..... | 98 |
| iv) Efecto de la estacionalidad | 99 |
| 3.- RESULTADOS | 99 |
| i) Escala local..... | 99 |
| ii) Sustrato disponible y composición comunitaria entre estaciones | 100 |
| iii) Escala regional | 100 |
| 4.- DISCUSIÓN | 101 |
| i) Efecto de la escala espacial | 101 |
| ii) Efecto de la estacionalidad sobre patrones de resistencia biótica a escala local | 102 |
| iii) Efecto de la estacionalidad sobre patrones de resistencia biótica a escala regional | 103 |
| iv) Efecto de la elección de variables en la evaluación de patrones de resistencia biótica | 103 |
| v) Rol de estudios observacionales en la evaluación de procesos a diferentes escalas espaciales..... | 105 |
| 5.- TABLAS Y FIGURAS | 106 |
| i) Leyendas de Tablas | 106 |
| ii) Leyendas de Figuras..... | 107 |
| iii) Tablas | 108 |
| iv) Figuras | 111 |
| CAP. 4: CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES Y PRESIÓN DE PROPÁGULOS ... | 115 |
| RESUMEN | 116 |
| 1.- INTRODUCCIÓN | 117 |
| 2.- MATERIALES Y MÉTODOS | 119 |
| i) Sitio de estudio | 120 |

| | |
|---|-----|
| a) Macro escala: costa del Pacífico SE (i.e. entre los 18° y 55° S)..... | 120 |
| b) Meso escala: costa de la ecorregión Araucana (i.e. entre 33 y 41°S)..... | 120 |
| ii) Modelos de estudio..... | 121 |
| a) <i>Codium fragile</i> subsp. <i>fragile</i> | 121 |
| b) <i>Asparagopsis armata</i> | 121 |
| c) <i>Schottera nicaeensis</i> | 122 |
| d) <i>Mastocarpus latissimus</i> | 122 |
| iii) Obtención de datos para variables ambientales y de presión de propágulos. | 122 |
| iv) Obtención de datos de ocurrencia de las especies..... | 123 |
| v) Algoritmo utilizado para encontrar el mejor modelo..... | 124 |
| vi) Evaluación del modelo..... | 124 |
| vii) Mapa de predicción del espacio geográfico..... | 124 |
| viii) Estimación de la importancia relativa de las variables y efecto de la escala espacial..... | 125 |
| 3.- RESULTADOS..... | 125 |
| i) Macroalgas invasoras en fase de expansión..... | 125 |
| ii) Importancia relativa de las características ambientales y la presión de propágulos. | 125 |
| iii) Efecto de la escala espacial sobre la importancia relativa de las variables..... | 126 |
| 4.- DISCUSIÓN | 127 |
| i) Expansión de macroalgas exóticas en la costa del Pacífico SE. | 127 |
| ii) Importancia relativa de presión de propágulos y características ambientales en la expansión de macroalgas exóticas..... | 128 |
| iii) Variables ambientales que determinan la expansión de macroalgas exóticas en la costa del Pacífico SE. | 130 |
| iv) Actividades antropogénicas asociadas a la invasión de macroalgas exóticas en la costa del Pacífico SE. | 131 |
| v) Efecto de la escala espacial en la importancia de las variables en el modelo | 133 |

| | |
|---|------------|
| 5.- TABLAS Y FIGURAS | 134 |
| i) Leyenda de Tablas | 134 |
| ii) Leyenda de Figuras | 135 |
| iii) Tablas | 135 |
| iv) Figuras | 139 |
| CONCLUSION Y DISCUSIÓN FINAL | 142 |
| 1.-MACROALGAS EXÓTICAS EN LA COSTA DE CHILE CONTINENTAL | 143 |
| 2.- ROL DE LA RESISTENCIA BIÓTICA, CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES Y PRESIÓN DE PROPÁGULOS EN LA INVASIÓN DE MACROALGAS EXÓTICAS. | 145 |
| 3.- EFECTO DE LA ESCALA ESPACIAL | 146 |
| 4.- TABLAS Y FIGURAS | 147 |
| i) Leyenda de Tablas | 147 |
| ii) Leyenda de Figuras | 147 |
| iii) Tablas | 149 |
| iv) Figuras | 149 |
| REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS | 154 |



RESUMEN

Invasiones biológicas son un fenómeno mundial que constituye una de las principales amenazas a la biodiversidad y conservación de sistemas naturales. Pero a pesar del creciente interés en el estudio de ecología de invasiones, Sudamérica es uno de los lugares menos estudiados a nivel mundial. Además, sistemas marinos han sido comparativamente menos estudiados que sistemas terrestres, y a pesar de su impacto, macroalgas invasoras han sido uno de los grupos menos abordados respecto a otros taxa. Por esta razón, el **primer objetivo** de esta Tesis Doctoral es compilar la información existente en sistemas costeros del Pacífico SE, respecto a la ecología de **invasiones marinas** en general, y **macroalgas marinas exóticas** en particular.

Uno de los objetivos centrales en ecología de invasiones es entender porqué algunos sistemas son más susceptibles a ser invadidos que otros. Numerosas hipótesis han sido propuestas para explicar el grado de **invasibilidad** de los sistemas, entre las cuales se encuentran la **resistencia biótica** (resistencia a la invasión provocada por la comunidad receptora mediante interacciones negativas), las **características ambientales** (relación negativa entre la invasibilidad de los sistemas y el estrés ambiental o la disponibilidad de recursos) y la **presión de propágulos** (relación positiva entre la invasibilidad de los sistemas y la distancia a la fuente de propágulos de especies exóticas). Sin embargo, tal como ocurre en ecología general, diversos patrones y procesos en ecología de invasiones, dependen de la escala espacial en la que son evaluados. Por lo tanto, el **segundo objetivo** de esta Tesis Doctoral es determinar el efecto de la **escala espacial**, en los patrones de **resistencia biótica**, **características ambientales** y **presión de propágulos**, en la invasión de macroalgas exóticas en la costa del Pacífico SE.

En cuanto al **primer objetivo**, nuestros resultados indican un creciente interés de la comunidad científica chilena por temas relacionados con **ecología de invasiones marinas**. Sin embargo, la mayoría de los trabajos son realizados en especies naturalizadas y no invasoras; además, la información disponible no muestra un patrón homogéneo a lo largo de la costa, ya que hay regiones con intenso tráfico marítimo que han sido escasamente

estudiadas, y por lo general, la mayoría de los trabajos realizados por región, se realizan sobre ciertos taxa. En cuanto a **macroalgas marinas exóticas**, regiones con alto tráfico marítimo y actividad acuícola son las que tienen más reportes de especies introducidas. La mayoría de las introducciones son recientes (*i.e.* últimos 60 años), y existe una relación positiva entre la amplitud del rango en la costa chilena y el tiempo mínimo de residencia. La mayoría de las especies presentan un rango de distribución acotado a localidades puntuales, y sólo cuatro tienden a invadir. Sin embargo, evidencia indirecta hace suponer que podrían estar en fase de expansión.

En cuanto al **segundo objetivo**, patrones de **resistencia biótica** se ven afectados por los cambios en la escala espacial, pero además por la estacionalidad y por la variable utilizada como estimadora de resistencia biótica. La macroalga exótica *Mastocarpus latissimus* es la especie dominante en sistemas intermareales medios de las localidades muestreadas en esta Tesis (*i.e.* entre los 36° y 37° S), pero debido a lo pobre que son estos sistemas en cuanto a riqueza de macroalgas nativas, cobertura fue un mejor estimador de resistencia biótica. A escala local el patrón de resistencia biótica es observado sólo en verano, mientras que a escala regional (*c.a.* 125 kilómetros de costa), si bien es observado tanto en verano como en invierno, la relación es más intensa en verano. Por otra parte, a partir de la aplicación de modelos de nicho ecológico en la macroalga exótica *Schottera nicaensis*, observamos que las variables relacionadas con la **presión de propágulos** incrementan en importancia a macro escala (*i.e.* costa de Chile continental), mientras que variables relacionadas a **características ambientales**, cobran mayor importancia en la evaluación a meso escala (*i.e.* costa de la ecorregión Araucana).

ABSTRACT

Biological invasions are a global phenomenon that constitute one of the main threats to biodiversity and conservation of natural systems. However the growing interest in the study of invasion ecology, South America is one of the least studied places in the world. In addition, marine systems have been comparatively less studied than terrestrial systems, and despite of their impact, invasive seaweed have been one of the least addressed groups with respect to other taxa. For this reason, the **first objective** of this Doctoral Thesis is compile the information existing in coastal systems of the SE Pacific, regarding the **ecology of invasions** in general, and **exotic marine seaweed** in particular.

One of the central objectives in invasion ecology is to understand why some systems are more susceptible to being invaded than others. Numerous hypotheses have been proposed to explain the degree of invasion of systems, including biotic resistance (resistance to invasion by the native community through negative interactions), environmental characteristics (negative relationship between invasibility and the environmental stress or of resource availability) and propagule pressure (positive relationship between invasibility and distance to the source of exotic species propagules). However, such as in general ecology, many patterns and processes in invasion ecology depend on the spatial scale in which they are evaluated. Therefore, the **second objective** of this Doctoral Thesis is detect the effect of **spatial scale**, in the patterns of **biotic resistance**, **environmental characteristics** and **propagules pressure**, in the invasion of exotic seaweed in the SE Pacific coast.

Respect to the **first objective**, our results indicate a growing interest of the scientific community on issues related to the **ecology of marine invasions** in the Chilean coast. However, the most of the papers is done in naturalized species, and not in invasive species. In addition, the information available does not show a homogeneous pattern along the coast, since some regions with intensive maritime traffic have been less studied, and in general, most of the papers by the region are made at some taxa. About to **exotic marine seaweed**, regions with high sea traffic and aquaculture activity have more reports of introduced species. Most of the introductions are recent (*i.e.* the last 60 years), and there is

a positive relationship between the range amplitude in the Chilean coast and the minimum residence time. Most species have a short range of distribution, and only four are invasive. However, indirect evidence suggests that it is in expansion phase.

Respect to the **second objective**, the **biotic resistance** patterns are affected by the changes in the spatial scale, but also by the seasonality and by the variable used as a biotic resistance estimator. The exotic seaweed *Mastocarpus latissimus* is the dominant species in the intermediate systems of the localities sampled in this thesis (*i.e.* between 36 ° and 37 ° S), But because these systems are poor in native species, the cover was a better biotic resistance estimator. At the local level the pattern of biotic resistance is observed only in summer, while a regional scale (*c.a.* 125 kilometers of coast), although observed in both summer and winter, the relationship is more intense in summer. On the other hand, from the application of ecological niche models in the exotic seaweed *Schottera nicaeensis*, we observed that the variables related to **propagule pressure** increase in importance at macroscale (*i.e.* continental Chilean coast), while variables related to **environmental characteristics**, are more important at the mesoscale (*i.e.* coast of the Araucana ecoregion).



INTRODUCCIÓN GENERAL

1.- INVASIBILIDAD

Las invasiones biológicas constituyen un fenómeno mundial, considerado la segunda causa más importante de pérdida de biodiversidad, y uno de los componentes más importantes del cambio global (Mack *et al.* 2000). Sin embargo, no todos los sistemas son igual de vulnerables ante la invasión de especies, ya que estos difieren en factores que influyen directamente en el éxito de la invasión, como las características de las comunidades invadidas (riqueza, composición), las condiciones ambientales y presión de propágulos asociada a actividades humanas (Lonsdale 1999, Catford *et al.* 2012). Esta vulnerabilidad de los sistemas ante la invasión de especies se conoce como invasibilidad, y puede depender (entre otros) de algunos factores como:

i) Resistencia biótica

Hace referencia a la resistencia a la invasión que presentan los sistemas mediante interacciones bióticas negativas como competencia, depredación o herbivoría (Levine *et al.* 2004, Parker & Hay 2005, Kimbro *et al.* 2013, Alofs & Jackson 2014). Alta diversidad de especies nativas implica una menor cantidad de recursos disponibles para el asentamiento y/o expansión de nuevas especies (Elton 1958, Shea & Chesson 2002, Levine *et al.* 2004), mientras que la presencia de herbívoros o depredadores generalistas pueden regular o erradicar poblaciones de especies exóticas ya establecidas (Levine *et al.* 2004, Parker & Hay 2005, Alofs & Jackson 2014). Existe una relación negativa entre la invasibilidad de los sistemas y la resistencia biótica (*i.e.* alta diversidad de especies nativas, presencia de herbívoros, depredadores, patógenos).

ii) Características ambientales

Hacen referencia al efecto de las condiciones ambientales y la disponibilidad de recursos en el establecimiento exitoso de especies exóticas (Catford *et al.* 2009). Invasibilidad se relaciona negativamente con condiciones desfavorables para especies exóticas (Gerhardt & Collinge 2007), y positivamente con la disponibilidad de recursos (Going *et al.* 2009).

iii) Presión de propágulos

Hace referencia al número de individuos de alguna especie exótica liberados en una región en particular (Lonsdale 1999, Lockwood *et al.* 2005, Johnston *et al.* 2009) y puede ser calculada como el producto entre el número de eventos de introducción y el número promedio de individuos liberados en cada evento (Lockwood *et al.* 2005, 2009, Occhipinti-Ambrogi 2007). Sin embargo, esta medición sólo puede ser aplicada en introducciones intencionales, donde ambos factores son conocidos, mientras que en las introducciones accidentales (que corresponden a la mayoría de los casos), la presión de propágulos suele asociarse a los vectores de introducción, pudiendo ser inferida de manera indirecta (*e.g.* cercanía a una carretera, distancia la puerto más cercano, número de centros de cultivo, etc.). Presión de propágulos se relaciona positivamente con la invasibilidad.

2.- EFECTO DE LA ESCALA ESPACIAL

La mayoría de los patrones observados en ecología son dependientes de la escala (tanto espacial como temporal). Esto se debe principalmente a que la heterogeneidad ambiental asociada a los cambios de escala determina el dominio de ciertos patrones sobre otros. Por lo tanto, la definición de la escala apropiada para el estudio de ciertos factores es de gran importancia (Levin 1992). Más aún, la evaluación de patrones a diferentes escalas, entrega novedosos resultados que corroboran la existencia de propiedades emergentes asociadas a la escala espacial (Shea & Chesson 2002, Pauchard *et al.* 2003, Pauchard & Shea 2006, Lopez de Casenave *et al.* 2007). Varios son los estudios que han abordado la importancia de la escala en las invasiones biológicas (Shea & Chesson 2002, Pauchard *et al.* 2003, Sax & Gaines 2003, Pauchard & Shea 2006, Grey 2009, Seipel *et al.* 2012) en donde se muestran los cambios en los patrones observados, con la variación de la escala en la que se realizan los experimentos u observaciones.

De acuerdo con la definición propuesta por (Schneider 1994), escala denota la resolución con la cual es medida una cantidad dentro de un determinado rango, la cual puede ser aplicada tanto al espacio como al tiempo. En términos espaciales, la escala correspondería a la superficie total en la cual se realizan los experimentos u observaciones (extensión), los

cuales son medidos en una determinada unidad de observación (grano) (Lopez de Casenave *et al.* 2007)

Patrones de factores vinculados a invasibilidad (*i.e.* resistencia biótica, características ambientales, presión de propágulos), son dependientes de la escala espacial. Patrones de resistencia biótica han sido ampliamente estudiados por no ser consistentes a diferentes escalas espaciales, ya que, salvo algunas pocas excepciones, la relación entre especies nativas y exóticas es negativa a escala local (producto de la competencia), pero se vuelve positiva a escalas más grandes (debido a la heterogeneidad de hábitat) (Shea & Chesson 2002, Stachowicz *et al.* 2002, Byers & Noonburg 2003, Fridley *et al.* 2004, 2007, Herben *et al.* 2004, Pauchard & Shea 2006).

En cuanto a características ambientales, diferentes factores son más importantes a ciertas escalas espaciales, por ejemplo, el clima y la topografía son importantes a grandes escalas, pero el tipo de suelo y el microclima, cobran mayor importancia a escalas más pequeñas (Milbau *et al.* 2009).

Por último, patrones relacionados con presión de propágulos también pueden variar con la escala espacial. En la Fig. I.1, muestro un ejemplo de cómo la distribución de este factor puede ser azarosa, uniforme o agrupada, dependiendo de la escala espacial a la que se realicen las observaciones. En la Fig. I.1, la presencia de complejos portuarios (simbolizado con un barco) será considerado como estimador de la presión de propágulos, ya que puertos son vectores de introducción de especies marinas mediante aguas de lastre o comunidades incrustantes en cascos de barcos, además los muelles y otras estructuras pueden ofrecer sustrato para el asentamiento o “refugio” de especies exóticas. La distribución de la presión de propágulos (*i.e.* puertos) en la costa de Chile continental (recuadro negro) es azarosa, ya que hay varios sectores (*e.g.* costa de la región de la Araucanía, Patagonia) donde no hay puertos. Sin embargo, si disminuimos la resolución de la escala espacial, restringiendo nuestras observaciones sólo a Chile centro-sur (recuadro rojo), entonces la presión de propágulos tendrá una distribución uniforme. Ahora bien, si disminuimos aún más la resolución, y nos restringimos sólo a la costa de la región del Biobío (recuadro en verde), presión de propágulos tendrá una distribución agrupada, ya que los puertos se concentran sólo en la costa central de

la región (Bahías de Concepción, San Vicente y norte del Golfo de Arauco). Si continuamos bajando la resolución, y ahora realizamos las observaciones sólo en las Bahías de Concepción y San Vicente (recuadro púrpura), la distribución de la presión de propágulos vuelve a ser uniforme, ya que en la zona los complejos portuarios son numerosos (*e.g.* Lirquén, Penco, Talcahuano, San Vicente, Huachipato) y uniformemente distribuidos. Por último, a escala local (recuadro azul) la influencia del puerto abarca todo el sector. En nuestro ejemplo, la presión de propágulos pasa de una distribución azarosa a una uniforme, después a una agrupada, y luego nuevamente a una uniforme, en donde los cambios en la distribución se deben sólo a la resolución de la escala espacial en la cual se realizan las observaciones. Por lo tanto, si evaluamos la importancia relativa de la presión de propágulos en la invasibilidad de sitios, es esperable que tenga una mayor importancia a escalas espaciales donde exista variabilidad de este factor, es decir, donde su distribución no sea uniforme (*e.g.* costa de Chile continental, costa de la región del Biobío), pero al mismo tiempo, sea menos importante en evaluaciones a escalas espaciales donde la distribución sea uniforme (*e.g.* costa de Chile centro-sur, bahía de Concepción) ya que todos los sitios están sometidos a una presión de propágulos similar.

La variabilidad de los patrones relacionados con la invasibilidad de los sistemas (*i.e.* resistencia biótica, características ambientales y presión de propágulos) con los cambios en la escala espacial, permitirá que ciertos factores dominen a ciertas escalas. Por ejemplo, a escala local las comunidades están sometidas a una misma presión de propágulos y a condiciones ambientales similares (sin considerar micro hábitats), por lo que la invasibilidad dependerá en gran medida de la resistencia biótica. Por el contrario, a escalas mayores, la variabilidad de características ambientales y presión de propágulos puede influir en que estas variables tengan una mayor importancia relativa respecto a resistencia biótica.

3.- TERMINOLOGÍA UTILIZADA EN ESTA TESIS

Numerosos términos y definiciones han sido propuestos en el marco teórico de la ecología de invasiones, por lo que diversos autores (*e.g.* Falk-Petersen *et al.* 2006, Catford *et al.* 2009) han intentado consensuar la información al respecto, resumiendo los diferentes términos propuestos, e identificando su equivalencia con el de otros autores.

En esta tesis doctoral, utilizo la terminología más frecuentemente usada por ecólogos de invasiones (Blackburn *et al.* 2011). **Especies introducidas, exóticas, no nativas, no indígenas, foráneas, adventivas y aliens** son utilizadas como sinónimos, identificando a aquellas especies que han sido importadas mediante la acción humana, ya sea accidental o intencionalmente, a una región donde históricamente no han estado presentes. Un subconjunto de estas especies introducidas, exóticas, no nativas, ..., pueden formar poblaciones estables sin intervención humana directa, denominándoseles especies **establecidas** (Moor & Bruton 1988) o **naturalizadas** (Richardson *et al.* 2000). Un subconjunto de estas especies naturalizadas pueden ser consideradas **invasoras** cuando incrementan su rango de distribución en el área invadida a través del tiempo (Shigesada & Kawasaki 1997, Richardson *et al.* 2000, Blackburn *et al.* 2011). Sólo si estas especies invasoras llegan a provocar daños de tipo económico o social, reciben la denominación de **peste**. Aquellas especies de las que no se puede demostrar si son nativas o exóticas (*i.e.* su origen es desconocido) son denominadas especies **criptogénicas** (Carlton 1996, 2009). Por último, especies introducidas que erróneamente han sido consideradas nativas o endémicas son denominadas **pseudoindígenas** (Carlton 2009).

4.- ECOLOGÍA DE INVASIONES EN CHILE

El Chile, ecología de invasiones ha mostrado un amplio desarrollo los últimos 25 años, siguiendo la tendencia mundial a incrementar con el tiempo (Quiroz *et al.* 2009). Numerosos trabajos han intentado crear catastros de especies exóticas, enfocados en diversos taxa: *e.g.* vertebrados terrestres y dulceacuícolas (Iriarte *et al.* 2005), especies marinas (Castilla *et al.* 2005, Castilla & Neill 2009), poliquetos perforadores (Moreno *et al.* 2006), moluscos dulceacuícolas (Letelier *et al.* 2007), plantas terrestres y acuáticas (Fuentes *et al.* 2013) y macroalgas marinas (Villaseñor-Parada *et al.* [Capítulo 2]).

Sin embargo, sólo recientemente, y a partir del trabajo conjunto entre diversos especialistas, se ha podido concretar un catálogo general para especies naturalizadas de Chile, mediante la “Consultoría para elaborar el catálogo de las especies exóticas asilvestradas/naturalizadas en Chile, en el marco del Proyecto GEF/MMA/PNUD EEI AJF” (LIB 2016), el cual reúne información para 12 grupos taxonómicos de sistemas terrestres,

marinos y dulceacuículas, estimando en 1133 la cantidad de especies naturalizadas para el territorio nacional, de las cuales 780 (*c.a.* 70%) corresponden a plantas terrestres y acuáticas (Fig. I.2a). Por el contrario, macro y microalgas son el grupo menos representado (*i.e.* 4 especies de microalgas y 22 especies de macroalgas, Fig. I.2b). De estas últimas, 19 están presentes en Chile continental, 4 en islas oceánicas y 1 en la Antártica chilena (Fig. I.2c), aunque dicho número podría estar subrepresentado (Frenot *et al.* 2005; Villaseñor-Parada *et al.* [Capítulo 2]).

Por esta razón, incrementar el conocimiento respecto a macroalgas exóticas en sistemas costeros del Pacífico SE, así como detectar los principales factores que determinan la invasibilidad de estos sistemas (principalmente ante aquellas especies que tienden a invadir), podría ser muy útil para generar medidas de prevención y conservación en sistemas altamente intervenidos y escasamente estudiados, como lo es la costa de Chile continental.

5.- OBJETIVOS

- i) Compilar la información existente en Chile respecto a la ecología de **invasiones marinas** en general, y **macroalgas marinas exóticas** en particular.
- ii) Determinar el efecto de la **escala espacial**, en los patrones de **resistencia biótica**, **características ambientales** y **presión de propágulos**, en la invasión de macroalgas exóticas en la costa del Pacífico SE.

6.- HIPÓTESIS

i) Hipótesis General

El efecto de la **resistencia biótica**, las **características ambientales** y la **presión de propágulos** en la invasión de macroalgas en la costa del Pacífico SE varía con la escala espacial.

ii) Hipótesis Específicas

a) La escala espacial y temporal (estacionalidad) afectan los patrones de **resistencia biótica** en comunidades invadidas por *Mastocarpus latissimus* en la costa centro-sur de Chile continental.

b) La importancia relativa de **características ambientales** y **presión de propágulos** en la invasión de macroalgas marinas exóticas en la costa del Pacífico SE varía con la escala espacial en la cual son medidas.

7.- ESTRUCTURA DE ESTA TESIS

Esta Tesis consta de cuatro capítulos (Tabla 1). Los dos primeros son introductorios al tema de invasiones en sistemas marinos del Pacífico SE (Objetivo 1) y los dos restantes evalúan el efecto de la escala espacial sobre factores que influyen en la invasibilidad de los sistemas (Objetivo 2).

En el **Capítulo 1**, analizo las tendencias y vacíos en el conocimiento que se tiene respecto a ecología de invasiones marinas. El objetivo de este capítulo fue revisar los diferentes trabajos realizados en el tema, identificando la escala espacial y temporal abarcada en cada uno de ellos, y la cantidad de información generada para cada región política de Chile.

En el **Capítulo 2**, genero un catastro actualizado de especies de macroalgas exóticas en la costa del Pacífico SE, incluyendo especies que no habían sido consideradas en catastros anteriores (basados en diferentes criterios propuestos en otros trabajos). Además, analizo los patrones espaciales, temporales, taxonómicos y ecológicos de macroalgas marinas exóticas a lo largo de la costa de Chile continental.

En el **Capítulo 3**, evaluo patrones de resistencia biótica por competencia, en dos escalas espaciales: local y regional. Además discuto como influye la estacionalidad y las variables elegidas como estimadores de resistencia biótica, en los patrones observados a ambas escalas espaciales. Este capítulo fue realizado a partir de observaciones en terreno de la relación entre la abundancia de *Mastocarpus latissimus* y la diversidad de macroalgas nativas, en seis localidades de la costa de Concepción, en invierno y verano (Hipótesis específica a).

En el **Capítulo 4**, a partir de modelos de nicho ecológico (*i.e.* modelos de distribución de especies), evaluó la importancia relativa de las características ambientales y la presión de propágulos, en la invasión de cuatro macroalgas invasoras en la costa del Pacífico SE (*Codium fragile*, *Asparagopsis armata*, *Schottera nicaeensis* y *Mastocarpus latissimus*). Además, comparo la importancia relativa de las variables mencionadas, en modelos evaluados a dos escalas espaciales: macro escala (costa del Pacífico SE) y meso escala (costa de la ecorregión Araucana) (Hipótesis específica b).

8.- SOBRE LOS MODELOS DE ESTUDIO

Cuatro son las especies de macroalgas de las que se tiene evidencia de un comportamiento invasor en la costa de Chile continental (*i.e.* incrementan su rango de distribución desde el punto de introducción): *Codium fragile* subsp. *fragile* (antes *Codium fragile* subsp. *tomentosoides*), (Neill *et al.* 2006, Madariaga *et al.* 2014), *Asparagopsis armata* (Ramírez *et al.* 2007), *Schottera nicaeensis* (Villaseñor-Parada *et al.* 2014) y *Mastocarpus latissimus* (Macaya *et al.* 2013). La Tabla 2 resume información respecto a la introducción de estas especies en la costa de Chile continental (año, lugar y vector más probable), y la Tabla 3 resume información respecto a los impactos (positivos y negativos) sobre aspectos ecológicos y actividades económicas reportadas en el Pacífico SE. Por último, la Fig. I.3 muestra la amplitud del rango de distribución en Chile continental (aunque *Asparagopsis armata* también ha sido reportada en sistemas intermareales de las isla de Pascua, islas Desventuradas, y el archipiélago de Juan Fernández).

i) *Mastocarpus latissimus*

Mastocarpus latissimus (Fig. I.4) es el modelo de estudio más utilizado en esta tesis doctoral. A pesar de ser considerada, junto a *C. fragile*, las macroalgas exóticas más conspicuas en la costa del Pacífico SE (Castilla *et al.* 2005), se reconoce una escases en cuanto al conocimiento ecológico que se tiene respecto a su invasión en estos sistemas (Castilla *et al.* 2005). *M. latissimus* es la macroalga dominante en sistemas intermareales de la costa de Concepción (Villaseñor-Parada *et al.* [Capítulo 3]), donde ha sido explotada como fuente de

carragenano de manera muy ocasional (Castilla *et al.* 2005, Castilla & Neill 2009). Esta especie fue reportada por primera vez en el Pacífico SE en la Bahía de Concepción (Caleta Cocholgüe [36°35'S]), como *Mastocarpus* sp. por Ruiz & Giampaoli (1981), a partir de observaciones realizadas en 1976. Estos autores la describen como una macroalga de amplia distribución local, habitando sustratos rocosos tanto en sectores expuestos como protegidos al oleaje, en niveles intermareales medios y bajos. Alveal & Romo (1980) la identifican como una de las macroalgas más conspicuas de los sistemas intermareales de la provincia de Concepción. Avila & Alveal (1987) basados en atributos morfológicos la identifican como *Mastocarpus papillatus*, pero Lindstrom *et al.* (2011) basados en análisis moleculares de secuencias de ITS, rbcL y COI han establecido que el material de Chile correspondería a la entidad *M. latissimus*.

En la década de 1980, la distribución de esta macroalga estaba restringida exclusivamente a la costa de la provincia de Concepción (entre la Bahía de Coliumo y el Golfo de Arauco) (Avila & Alveal 1987), pero *c.a.* de 30 años más tarde, su distribución se había extendido 300 km hacia el norte y 600 km hacia el sur (*i.e.* entre Navidad y el norte de Chiloé) (Macaya *et al.* 2013), probablemente favorecida por estrategias alternativas de dispersión, como la liberación de láminas y papilas a la deriva (Oróstica *et al.* 2012).

Descripciones de sistemas intermareales de la costa de Concepción con antelación a 1970 son escasas, lo que hace difícil dimensionar las características de estos sistemas intermareales sin la presencia *Mastocarpus latissimus*. Una de las pocas descripciones corresponde a sistemas intermareales de localidades en la Península de Tumbes (Caleta Traiguén 36°39'S y Caleta Leandro 36°38'S), entre 1963 y 1964 (post terremoto y tsunami de 1960), en donde no se reporta la presencia de *M. latissimus*, y se describe a la macroalga *Mazzaella laminarioides* como la macroalga dominante en el intermareal medio (Alvarez 1969).

En la actualidad, de acuerdo a muestreos realizados en el verano del 2015 en sistemas intermareales rocosos de la provincia de Concepción, *Mastocarpus latissimus* es significativamente más abundante que *Mazzaella laminarioides* (Fig. I.5, C. Villaseñor-Parada, resultados no publicados). Estos resultados sugieren que, desde su introducción en la década de los 70, *M. latissimus* podría haber desplazado a *M. laminarioides* como macroalga

dominante en estos sistemas. *M. laminarioides* no sólo es una macroalga de importancia ecológica, sino además, junto a *Sarcotalia crispata*, constituyen los principales recursos cosechados por algueros de la zona, para la extracción de carragenanos (Buschmann *et al.* 2001).

ii) *Schottera nicaeensis*

Schottera nicaeensis (Fig. I.6), es una macroalga roja de amplia y muy disjunta distribución mundial, que incluye el Atlántico NE, el Mediterráneo, el sur de África, la costa del sur de Australia y Tasmania (Guiry & Guiry 2016). Ha sido reconocida como introducida en Australia, donde en un principio su distribución fue muy localizada, colonizando sólo estructuras antrópicas en las cercanías de un importante complejo portuario (Lewis & Kraft 1979). En Sudáfrica, es considerada criptogénica, y una especie muy común en las comunidades algales de pozas intermareales (Mead *et al.* 2011a).

En Chile, habita en el intermareal bajo y submareal somero de numerosas localidades a lo largo de la costa (Hoffmann & Santelices 1997; Fig. I.5). Fue reportada por primera vez al sur del puerto de San Antonio (Santelices *et al.* 1989), y originalmente fue descrita sólo para la costa de Chile central entre Los Vilos y Concepción (Santelices *et al.* 1989, Hoffmann & Santelices 1997). Sin embargo, reportes recientes muestran una significativa expansión en la costa chilena, extendiendo el rango de distribución hasta Antofagasta por el norte (Vásquez *et al.* 2001) y Chiloé por el sur (Villaseñor-Parada *et al.* 2014), por lo que actualmente es, de las cuatro macroalgas invasoras, la de mayor distribución, existiendo reportes de su presencia en la costa de 24 comunas y 15 provincias en Chile continental (Fig. I.3).

A pesar de ser bastante frecuente en la costa de Chile central, su abundancia en la mayoría de las localidades invadidas es baja, por lo que se discute si este caso corresponde o no a una invasión (Villaseñor-Parada *et al.* 2014).

iii) *Codium fragile* subp. *fragile*

Es la macroalga exótica más conspicua de la costa chilena (Castilla *et al.* 2005), y la más estudiada durante los últimos 15 años (Villaseñor-Parada *et al.* [Capítulo 1]). Según (Neill 2007) esta macroalga fue introducida en la costa chilena en dos oportunidades, la primera en el estrecho de Magallanes, en el sur de Chile, en 1847; y la más reciente, en el norte chico, alrededor de 1998.

Es originaria del sudeste asiático (Provan *et al.* 2005, 2008). A nivel mundial es reconocida como especie invasora en numerosos ecosistemas marinos (Ribera & Boudouresque 1995, Trowbridge 1998, 1999, Chapman 1999, Bégin & Scheibling 2003, Mathieson *et al.* 2003, Siguan 2003, Bulleri & Airoidi 2005, Schaffelke *et al.* 2006, Williams & Smith 2007) con expansión transoceánica e interoceánica durante fines del siglo pasado y comienzos de este siglo (Trowbridge 1998, 1999, Mathieson *et al.* 2003).

En Chile, habita ambientes inter y submareales, así como estructuras artificiales, desde el norte de Chile hasta el extremo austral, con una distribución discontinua (Neill *et al.* 2006). Es reconocida como peste en los centros de cultivo de macroalgas del norte de Chile (Neill *et al.* 2006), y su proliferación afecta el turismo y cultivos de moluscos. Al igual como ocurre en otros sistemas a nivel mundial, en el norte de Chile se asocia con la macroalga exótica *Neosiphonia harveyi*, la cual es su epifito más abundante (Villaseñor-Parada & Neill 2011).

Su exitosa expansión en la costa chilena podría verse favorecida por estrategias de dispersión como liberación a la deriva de utrículos (Gonzalez *et al.* 2014) y fragmentos apicales reproductivos (Villaseñor-Parada *et al.* 2013).

En muestreos realizados durante la ejecución de esta tesis doctoral, hemos encontrado *Codium fragile* colonizando sistemas intermareales al oeste de la isla Mocha, al sur de la región del Biobío (Fig. I.7), en donde, al igual que en el submareal de Caldera, presenta una alta carga epifita. Los sectores invadidos correspondían a plataformas intermareales con baja riqueza de especies, donde coexistía con macroalgas laminares simples y corticadas.

iv) *Asparagopsis armata*

Asparagopsis armata (Fig. I.8), es una especie nativa de Australia y Nueva Zelanda (Andreakis *et al.* 2004), donde fue descrita por primera vez por Harvey en 1855 (Guiry & Guiry 2016). A nivel mundial presenta una muy amplia distribución (Guiry & Guiry 2016), siendo reconocida como invasora en numerosos ecosistemas alrededor del mundo (*e.g.* Mediterráneo, NE Atrántico, California; Ribera & Boudouresque 1995, Boudouresque & Verlaque 2002, Williams & Smith 2007). En Chile, el primer reporte de esta especie fue hecho por Santelices & Abbott (1978) como un nuevo reporte para la flora algológica local (muestra fue colectada en 1965 en Iquique). En la costa del norte de Chile, las varazones de grandes cantidades de esta macroalga en las playas de Tongoy, generan impactos negativos sobre el turismo (Ramírez *et al.* 2008a). No obstante, estudios recientes han detectado compuestos antimicrobiales en el talo de *A. armata*, que podrían ser potencialmente utilizados (Pinteus *et al.* 2015).

En el Capítulo 2 proponemos a esta y otras especies de macroalgas como introducidas en la costa chilena, basados en su discontinuidad geográfica a nivel mundial, el patrón lógico de su extensión a lo largo de la costa chilena (*i.e.* incremento gradual de norte a sur), su tendencia a polutar estacionalmente y su identidad genética con poblaciones distantes. En el capítulo 4 identificamos los principales factores asociados a su expansión en la costa chilena.

9.- TABLAS Y FIGURAS

i) Leyenda de Tablas

Tabla I.1. Factores analizados, escala espacial abarcada, y modelos de estudio utilizados en cada uno de los capítulos de esta Tesis.

Tabla I.2. Año, lugar y vector más probable, en la introducción de los cuatro modelos de estudio en la costa del Pacífico SE.

Tabla I.3. Resumen de los impactos (negativos y positivos) sobre aspectos ecológicos y económicos, reportados para los modelos de estudio en la costa del Pacífico SE. Fuente desde donde fue obtenida la información se muestra al pie de la tabla.

ii) Leyenda de Figuras

Figura I.1. Ejemplo gráfico del cambio en el tipo de distribución (uniforme, agrupada, al azar) de complejos portuarios (*i.e.* proxy de presión de propágulos) a diferentes escalas espaciales. Recuadros de diferentes colores representan diferentes escalas. Ver sección 2 (Escala Espacial).

Figura I.2. (a) Número de especies naturalizadas en Chile por grupo taxonómico, (b) número de especies de macro y microalgas marinas y dulceacuícolas naturalizadas en Chile, y (c) número de macroalgas marinas naturalizadas en Chile. Datos desde Informe Final de SCT N° 20/2015 “Consultoría para elaborar el catálogo de las especies exóticas asilvestradas/naturalizadas en Chile, en el marco del Proyecto GEF/MMA/PNUD EEI AJF” (LIB 2016).

Figura I.3. Amplitud del rango de distribución de los cuatro modelos de estudio abordados en esta Tesis, basado en unidades político-administrativas (a) número de regiones, (b) número de provincias y (c) número de comunas. Incluye sólo Chile continental.

Figura I.4. *Mastocarpus latissimus* en sistemas intermareales de la costa centro sur de Chile continental. Se observa la alta variabilidad morfológica, y los distintos tipos de hábitats que coloniza. Estas variaciones son posibles observar incluso dentro de una misma localidad. Barra indica 5 cm.

Figura I.5. Porcentaje de cobertura de las macroalgas foliosas corticadas *Mastocarpus latissimus* y *Mazzaella laminarioides* (media \pm error estándar), en sistemas intermareales medios de cuatro localidades de la costa de Concepción durante el verano. Datos fueron obtenidos desde observaciones realizadas en verano, a partir de un muestreo sistemático con 10 cuadrantes en el intermareal medio de cada localidad. Resultados del análisis de t de

Student para muestras pareadas se muestran para cada caso (C. Villaseñor-Parada, resultados no publicados).

Figura I.6. *Schottera nicaeensis* en sistemas intermareales bajos de la costa centro sur de Chile continental. En Cocholegüe, además de presentar una alta abundancia, los talos son más grandes que en las otras localidades. Barra indica 5 cm.

Figura I.7. *Codium fragile* subsp. *fragile* en isla Mocha. (a) ejemplar en terreno, (b) ejemplar en laboratorio, (c) detalle epifitos, (d) detalle utrículo. Presencia de primordios y verrugosidades en el talo son comunes. Al igual que los talos del norte de Chile, utrículos terminan en un mucrón puntiagudo, y no poseen pelos utriculares.

Figura I.8. *Asparagopsis armata* en el norte de Chile (a) fase gametofítica (b) fase tetrasporofítica (*Falkenbergia*). Fotos de EC Macaya.

iii) Tablas

Tabla I.1.

| CAPITULO | FACTORES | ESCALA ESPACIAL | MODELOS DE ESTUDIO |
|----------|---|--|---|
| 1 | Tendencias | costa del Pacífico SE (c.a. 55.000 km) | Especies marinas exóticas |
| 2 | Patrones | costa del Pacífico SE (c.a. 55.000 km) | Macroalgas marinas exóticas |
| 3 | Resistencia Biótica | local (50 m) y regional (c.a. 40.000 m) | <i>Mastocarpus latissimus</i> |
| 4 | Presión de propágulos/ Características ambientales | macro escala (Pacífico SE) y meso escala (ecorregión Araucana) | <i>Codium fragile</i> , <i>Asparagopsis armata</i> , <i>Schottera nicaeensis</i> , <i>Mastocarpus latissimus</i> |

Tabla I.2.

| MODELOS DE ESTUDIO | | PRIMER REPORTE | | VECTOR MÁS PROBABLE |
|--------------------------------|------|-------------------------|---------------------------------|---------------------|
| ESTUDIO | AÑO | LUGAR | FUENTE | |
| <i>M. latissimus</i> | 1976 | Cocholegüe | (Ruiz & Giampaoli 1981) | cascos de barcos |
| <i>S. nicaeensis</i> | 1976 | <i>c.a.</i> San Antonio | (Santelices <i>et al.</i> 1989) | tráfico marítimo |
| <i>C. fragile</i> ¹ | 1998 | Caldera | (González & Santelices 2004) | acuicultura |
| <i>A. armata</i> | 1965 | Iquique | (Santelices & Abbott 1978) | ¿? |

¹Según (Neill 2007) *C. fragile* ha tenido más de una introducción en la costa chilena, en la tabla se entregan los detalles de la última.



Tabla I.3.

| MODELOS DE ESTUDIO | ASPECTOS ECOLÓGICOS | | ASPECTOS ECONÓMICOS | |
|----------------------|---|---|---|--|
| | NEGATIVOS | POSITIVOS | NEGATIVOS | POSITIVOS |
| <i>M. latissimus</i> | Disminuye la riqueza y cobertura de macroalgas nativas a escala local. ¹ | | Compite con lugas de importancia comercial (e.g. <i>Mazzaella laminarioides</i>) por sustrato. ² | Puede ser utilizado como potencial fuente de carragenano. ³ |
| <i>S. nicaeensis</i> | Mecanismos de reproducción vegetativa le permiten persistir bajo condiciones adversas, como ventaja frente a especies nativas. ⁴ | | | |
| <i>C. fragile</i> | Disminuye riqueza y cobertura de macroalgas nativas. ⁵ Asociación con otras especies exóticas. ⁶ | Sirve como potencial sustrato secundario para el asentamiento de algas. ⁶ Aumenta la biomasa de mitilidos. ⁵ | Disminuye rendimiento en cultivos de macroalgas. ⁷ Varazones en balnearios costeros. ⁵ | |
| <i>A. armata</i> | Floraciones masivas ("mareas rojas"). ⁸ | | Varazones en balnearios costeros. ⁸ | Se han detectado compuestos antimicrobiales en su talo. ⁹ |

¹(Villaseñor-Parada *et al.* [Capítulo 3]); ²(C. Villaseñor-Parada, resultados no publicados);

³(Hoffmann & Santelices 1997); ⁴(Villaseñor-Parada *et al.* 2014), ⁵(Neill 2007); ⁶(Villaseñor-Parada & Neill 2011); ⁷(Neill *et al.* 2006); ⁸(Ramírez *et al.* 2008a); ⁹(Pinteus *et al.* 2015).

iv) Figuras

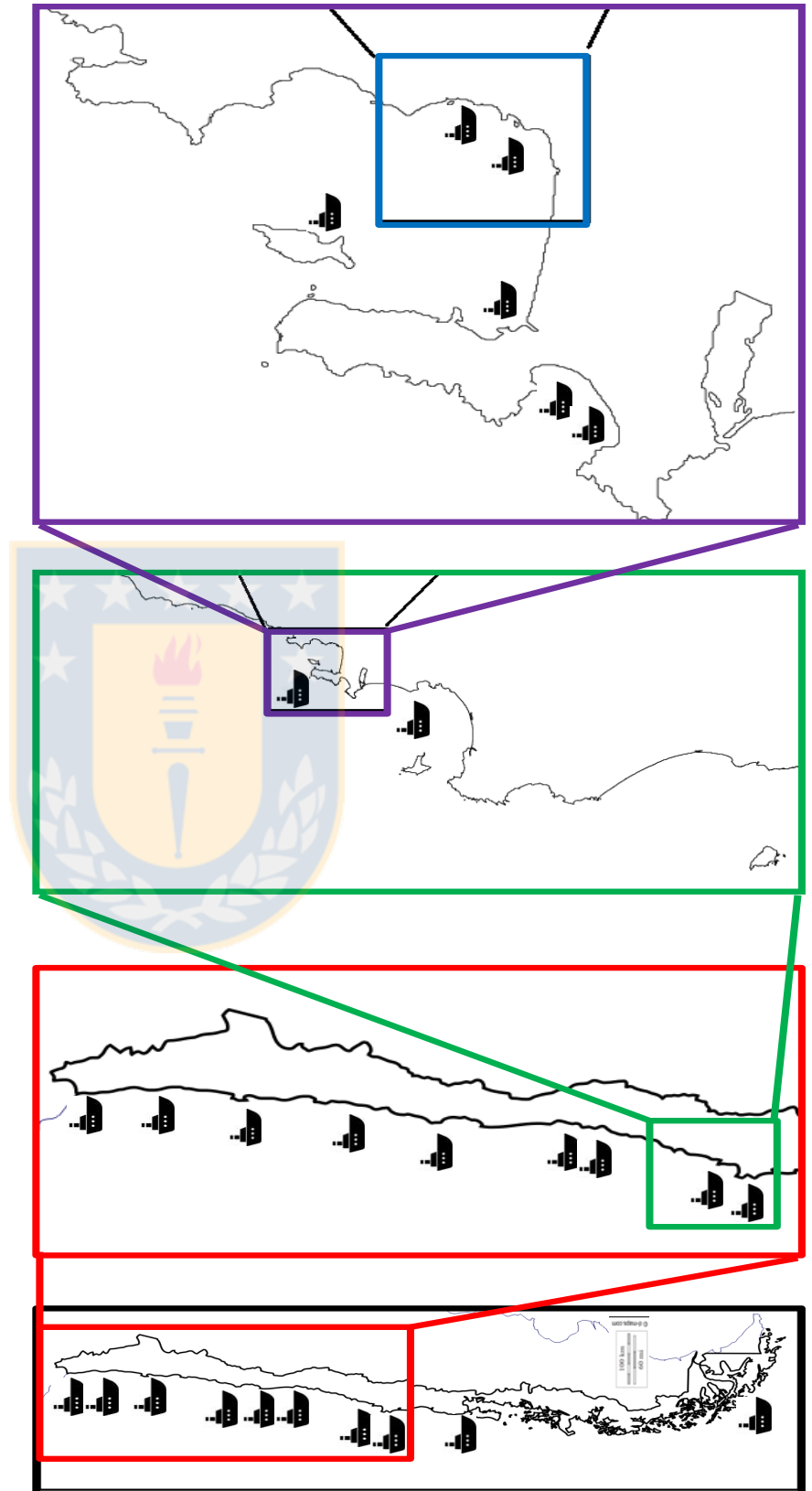


Figura I.1.

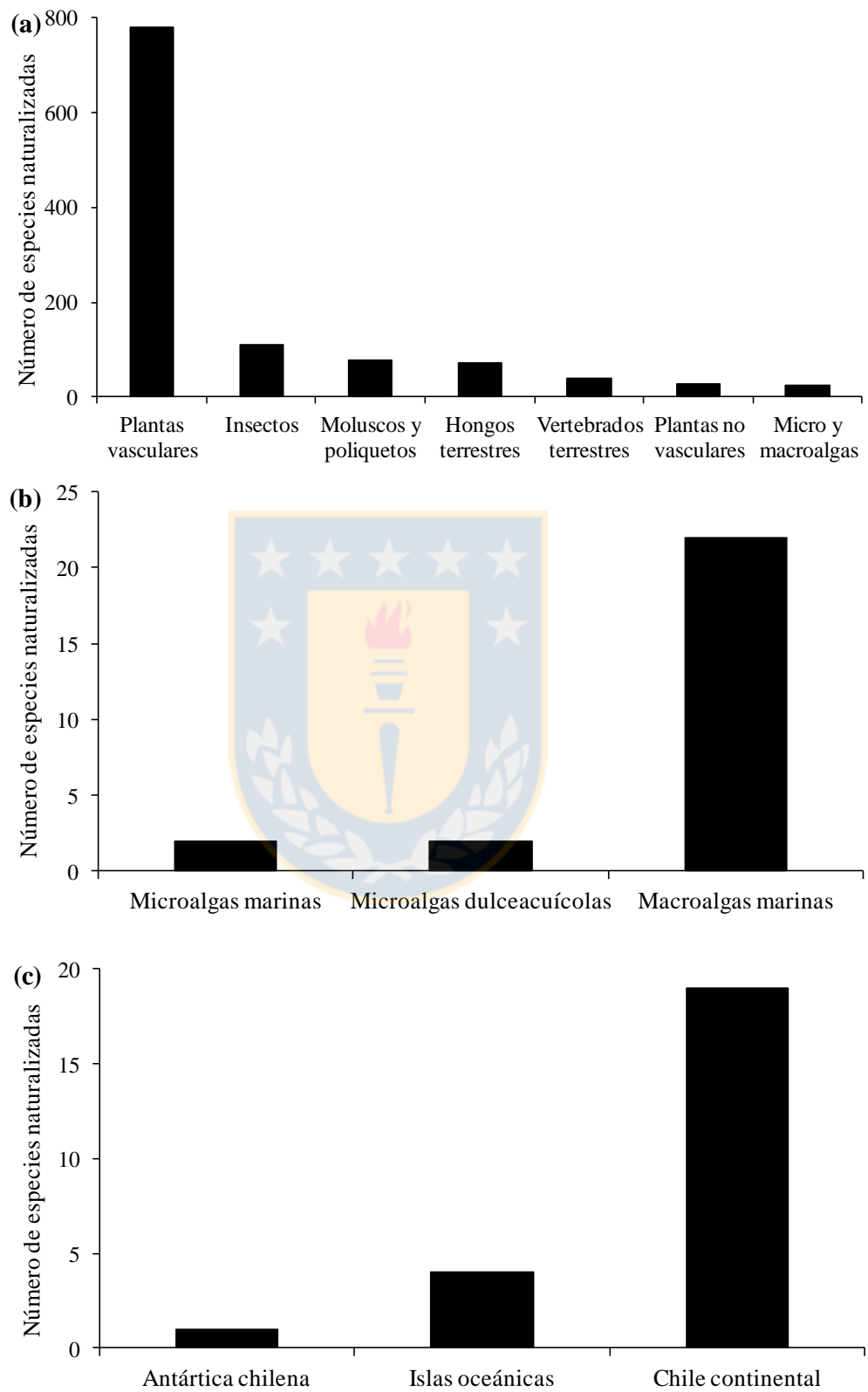


Figura I.2.

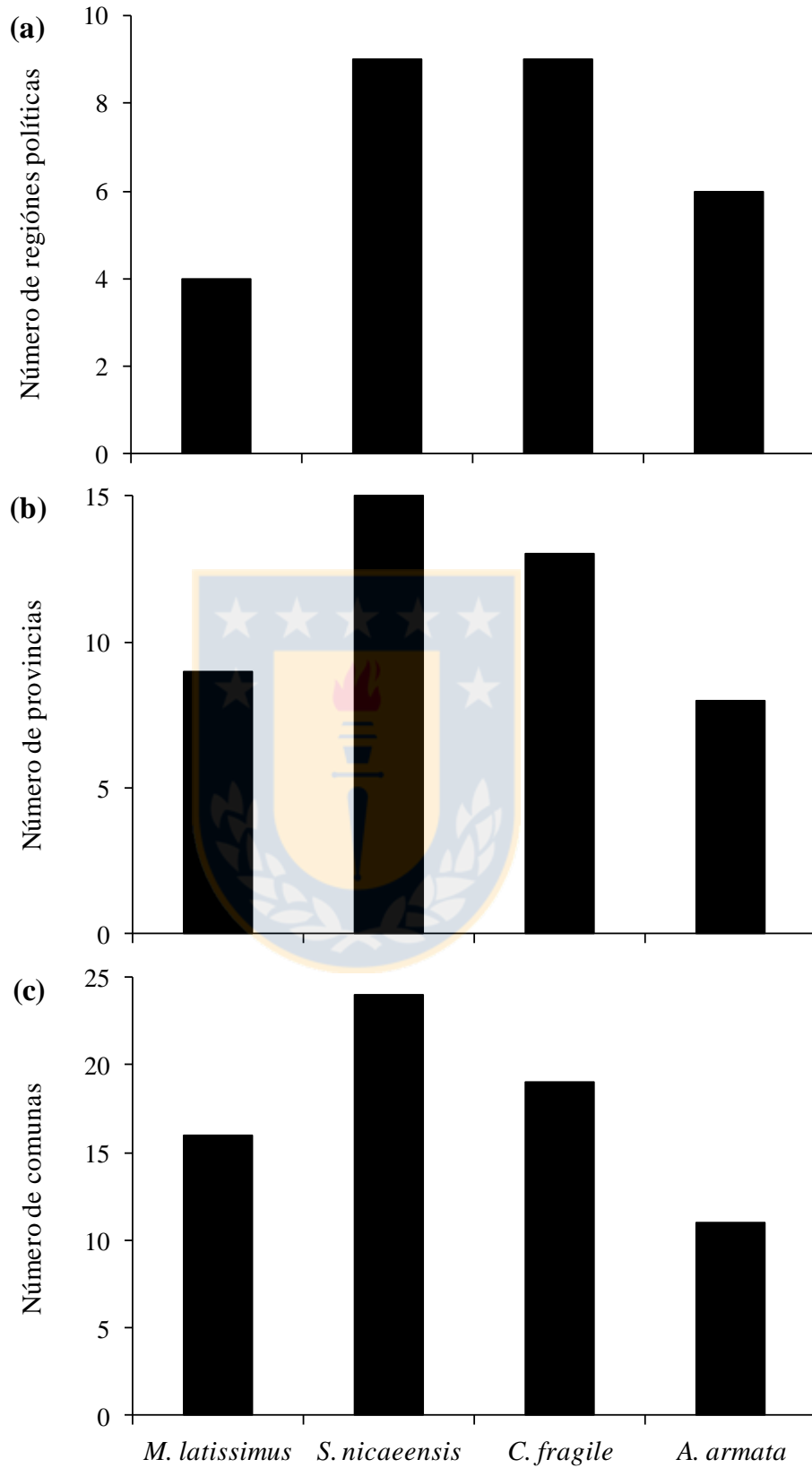


Figura I.3.

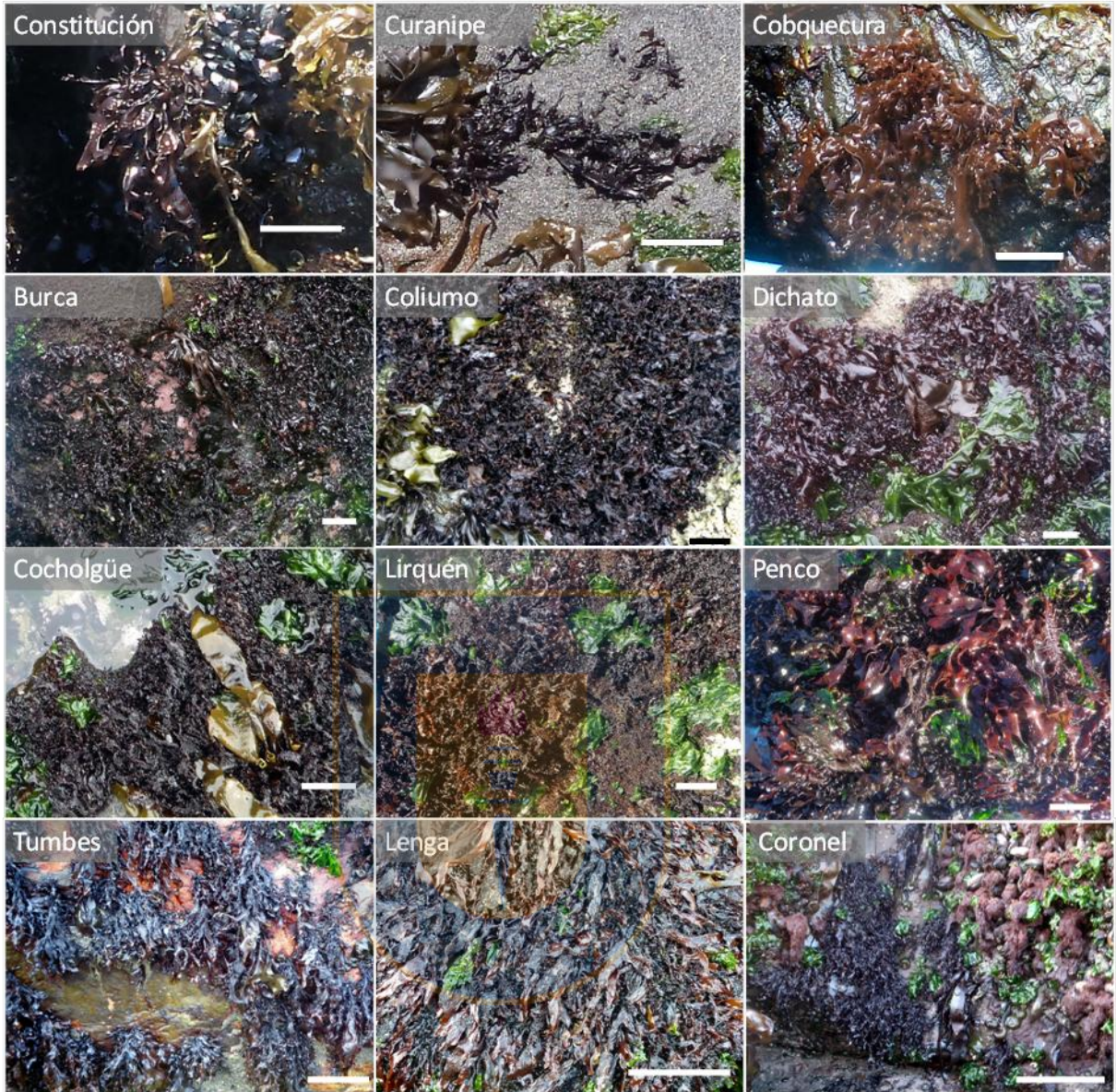


Figura I.4.

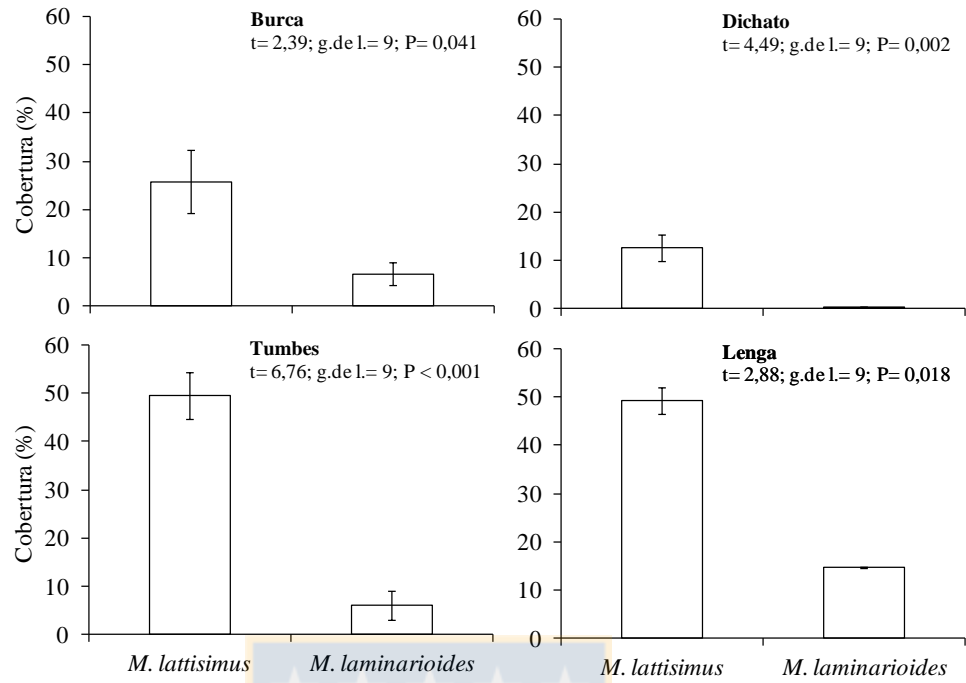


Figura I.5.



Figura I.6.

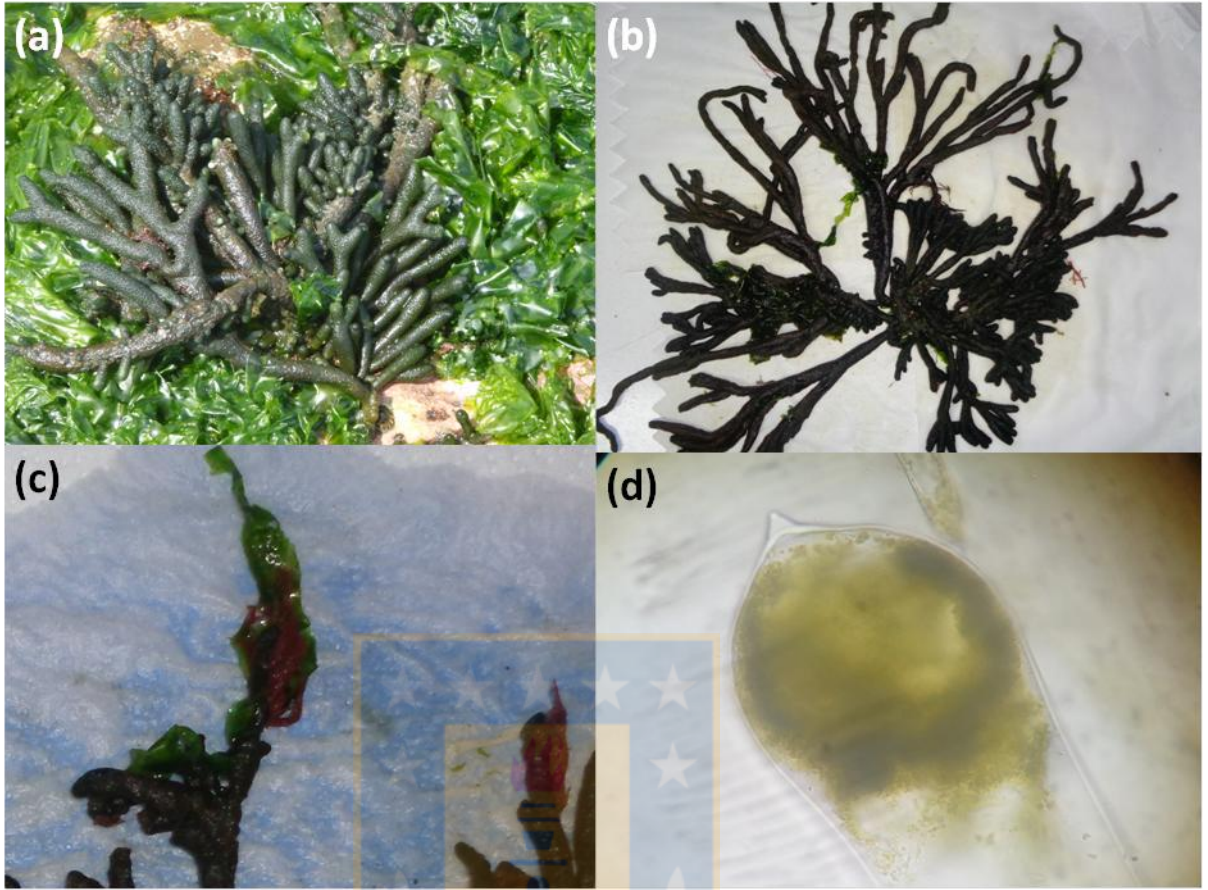


Figura I.7.

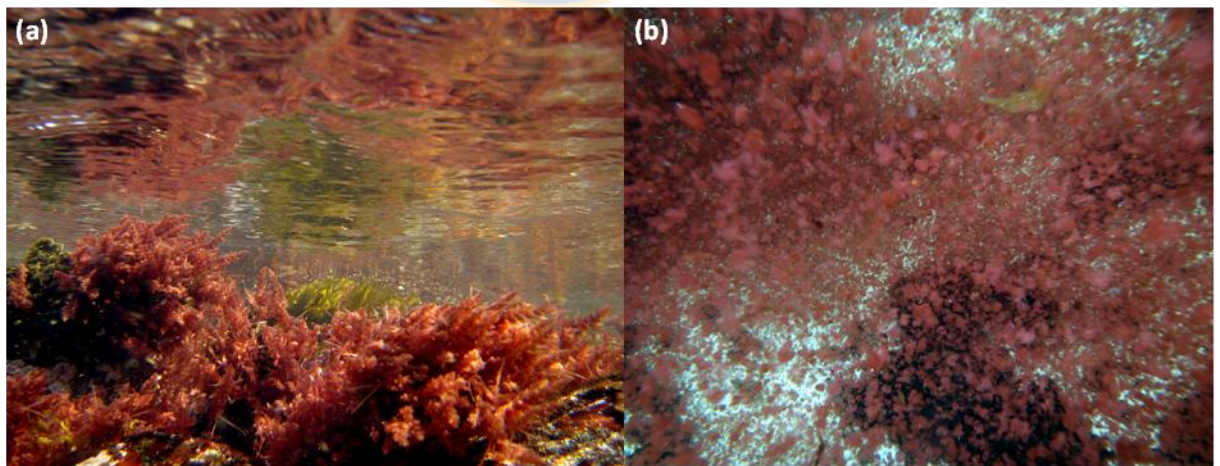


Figura I.8.

CAPITULO 1

ECOLOGÍA DE INVASIONES MARINAS EN CHILE CONTIENTAL



Basado en:

Villaseñor-Parada C, Pauchard A & EC Macaya. Ecología de invasiones marinas en Chile continental: ¿qué sabemos y que nos falta por saber?. Revista de Biología Marina y Oceanografía. Manuscrito aceptado.

RESUMEN

La costa chilena presenta menos reportes de especies introducidas respecto a otras costas a nivel mundial, lo que podría corresponder a un fenómeno natural generado por condiciones oceanográficas, o bien a un artefacto producido por falta de información disponible. Mediante el análisis de 71 trabajos indexados en ISI web of Knowledge, relacionados con ecología de invasiones marinas en la costa chilena, publicados entre 1998-2014, determinamos el estado actual de esta disciplina en Chile, e identificamos las tendencias de las investigaciones realizadas. La mayoría de las publicaciones se relacionan con especies en etapa de naturalización, y pocas con especies invasoras. El número de publicaciones por año incrementa linealmente, sugiriendo un creciente interés de la comunidad científica respecto al tema. La cantidad de información disponible (*i.e.*, número de publicaciones) no es homogénea entre las regiones administrativas, y la mayoría de los trabajos son realizados sectores puntuales dentro de cada región (usualmente cercanos a la capital regional). Regiones con alto tráfico marítimo (*e.g.*, Valparaíso, Magallanes) han sido muy poco estudiadas. A excepción de la región de Coquimbo y Los Lagos, los trabajos por región apuntan a unos pocos taxa. Muy pocos trabajos abarcan grandes escalas espaciales, aunque varios de ellos realizan experimentos a escalas de tiempo mayores (*e.g.*, mensual, anual). Nuestros resultados permiten sugerir que el número de especies reportadas como introducidas en Chile podría estar subestimado. Observaciones en terreno, actualización periódica de catastros y utilización de herramientas moleculares, son propuestas como medidas para una mayor comprensión del tema a nivel nacional.

Palabras clave: Conservación, especie naturalizada, especie invasora, escala espacial, escala temporal

1.- INTRODUCCIÓN

Durante los últimos años se ha observado a nivel mundial un creciente aumento en el número de investigaciones relacionadas con ecología de invasiones a través del tiempo (Puth

& Post 2005, Lockwood *et al.* 2007), aunque el esfuerzo de investigación está fuertemente sesgado hacia Norteamérica y Europa (Pyšek *et al.* 2008). En sistemas marinos, la investigación en ecología de invasiones también ha aumentado temporalmente (Puth & Post 2005, Davidson & Simkanin 2012), sin embargo, han sido bastante menos estudiados en comparación con sistemas terrestres y dulceacuícolas (Puth & Post 2005).

En la comunidad científica de Chile, el interés en temas relacionados con ecología de invasiones también se ha incrementado (Quiroz *et al.* 2009), pero al igual como ocurre a nivel mundial, dicho aumento se ha dado principalmente en sistemas terrestres, mientras que sistemas marinos han sido menos investigados, y sólo recientemente abordados (Báez *et al.* 1998, Castilla *et al.* 2005, Castilla & Neill 2009). A pesar de ello, la introducción de especies es considerada como una clara amenaza a la conservación de ecosistemas acuáticos chilenos (Gajardo & Laikre 2003, Camus 2005, Castilla & Neill 2009).

Según Castilla & Neill, (2009), 51 especies en la costa de Chile continental son introducidas o al menos criptogénicas (*i.e.*, especies de las que no puede demostrarse si son nativas o exóticas, sensu Carlton 1996), un número mucho menor al reportado para otras costas como Estados Unidos (n= 298; Ruiz *et al.* 2000), Costa atlántica de Francia (n= 104; Gouletquer *et al.* 2002), Italia (n= 110; Occhipinti-Ambrogi 2002), Nueva Zelanda (n= 109; Cranfield *et al.* 1998) y Australia (n= 99; Hewitt *et al.* 2004). Castilla & Neill, (2009) atribuyen este bajo número de especies introducidas a una resistencia natural de la costa chilena basado en sus características oceanográficas (*e.g.*, sistema de corrientes frías a lo largo de toda la costa; zonas de mínimo oxígeno en el norte; baja cantidad de golfos, bahías y estuarios al norte de Chiloé; baja temperatura y salinidad en la zona de canales del sur de Chile) y una resistencia biótica generada por depredadores bentónicos (*i.e.*, resistencia a la invasión provocada por la comunidad residente mediante interacciones negativas; Kimbro *et al.* 2013).

Por otra parte, el número de reportes de especies introducidas en un país también puede depender de diferentes factores metodológicos y socio-culturales, como la dificultad de acceso al muestreo de diversos hábitats, la disponibilidad de registros históricos, el esfuerzo en investigación y el nivel de desarrollo del país (Carlton 2009, McGeoch *et al.* 2010). Países en

desarrollo como Chile, tienen menor cantidad de publicaciones relacionadas con invasiones que países desarrollados (Nuñez & Pauchard 2010), y la cantidad de información disponible (*e.g.*, número de publicaciones) se relaciona positivamente con el número de especies reportadas como introducidas (McGeoch *et al.* 2010). Por esta razón, conocer la cantidad y tipo de información que se ha generado en Chile respecto a ecología de invasiones marinas podría ayudar a clarificar si el bajo número de especies introducidas reportadas para Chile es producto de una resistencia natural de la costa chilena ante la invasión (*e.g.*, características oceanográficas, resistencia biótica), o bien a un artefacto (*i.e.*, factor que perturba la correcta interpretación del resultado) producto del menor esfuerzo en investigación y/o una desigual cantidad de información disponible a lo largo de la costa (*i.e.*, sectores de la costa chilena menos estudiados que otros).

A partir de una búsqueda de la literatura relacionada con ecología de invasiones marinas en Chile, los objetivos de este trabajo son: a) conocer el estado actual respecto al tema, identificando los principales temáticas que se estudian en Chile, y b) analizar las tendencias temporales (número de publicaciones a través del tiempo), espaciales (número de publicaciones por región administrativa) y taxonómicas (principales taxa estudiados) de los trabajos vinculados a ecología de invasiones marinas, así como las escalas (espaciales y temporales) abarcadas en dichos estudios.

2.- MATERIALES Y MÉTODOS

i) Criterios de inclusión y exclusión de artículos

Como una aproximación de la cantidad de información disponible para Chile, se utilizó el conjunto de publicaciones relacionadas directamente con ecología de invasiones marinas (*e.g.*, reportes de nuevas especies, impactos ecológicos y económicos generados, distribución en la costa chilena, modelos), las cuales fueron obtenidas a partir de una exhaustiva búsqueda en ISI Web of Knowledge entre 1998 y 2014. No se consideraron trabajos anteriores a 1998 pues en ese año se comenzó a abordar el tema de invasiones marinas en Chile por entidades como la Comisión Permanente del Pacífico Sur (*e.g.*, Reunión de expertos para analizar los

efectos ecológicos de la introducción de especies exóticas en el Pacífico SE, Báez *et al.* 1998). Además los trabajos con antelación a dicho año son bastante escasos (Castilla *et al.* 2005).

En esta búsqueda se incluyeron artículos, revisiones y comentarios, publicados en revistas ISI nacionales y extranjeras, cuyos resultados estuvieran directamente relacionados con sistemas marinos de Chile continental. Fueron excluidos de este análisis trabajos relacionados netamente con la fisiología y obtención de productos naturales a partir de especies introducidas, así como también aquellos destinados a incrementar el rendimiento y mejorar las condiciones de cultivo en especies introducidas con fines comerciales como la ostra del Pacífico *Crassostrea gigas*; los abalones *Haliotis discus hannai* y *Haliotis rufescens*; o los salmónidos *Oncorhynchus mykiss*, *Oncorhynchus kisutch*, *Oncorhynchus tshawytscha* y *Salmo salar*. No fueron excluidos de este análisis trabajos relacionados con estas especies que incluyeran aspectos relacionados con la conservación, o efectos sobre componentes bióticos del sistema (*e.g.* introducción de especies no objetivo, efectos sobre su fauna asociada, interacciones bióticas con especies nativas). En el caso de especies anádromas, como las especies de salmones introducidos en el sur de Chile, sólo se incorporaron aquellos trabajos en los cuales la totalidad, o al menos parte de los experimentos y/u observaciones, fueron realizados en sistemas marinos, mientras que artículos que hacían referencia exclusivamente a sistemas dulceacuícolas no fueron incluidos. Trabajos relacionados con mamíferos introducidos asociados a sistemas marinos como el visón en el extremo sur de Chile, tampoco fueron incluidos.

ii) Clasificación de artículos y análisis de los datos

Los trabajos (a excepción de aquellos en formato de revisión y/o comentarios) fueron clasificados según la temática abordada, la especie estudiada, la etapa en la que se encuentra en el proceso de invasión, la región administrativa en la que se realizaron los experimentos u observaciones, y la duración de los experimentos y/o muestreos. Un mismo trabajo podía abarcar más de una temática, especie exótica o región administrativa.

Los trabajos analizados fueron clasificados en 10 categorías según la temática abordada:

- a) primeros reportes
- b) trabajos genéticos
- c) depredación
- d) facilitación
- e) competencia
- f) biología reproductiva
- g) estrategias de dispersión y persistencia
- h) efectos socio-económicos
- i) modelos
- j) distribución en la costa chilena.

Para determinar la etapa del proceso de invasión en la que se encuentra la especie estudiada, se siguió la clasificación propuesta por (Blackburn *et al.* 2011), en donde se considera como especies exóticas a aquellas cuya presencia en una región biogeográfica se debe a la introducción intencional o accidental como consecuencia de la actividad humana, especies naturalizadas a aquellas especies exóticas que luego de haber sido introducidas se reproducen constantemente y mantienen poblaciones estables sin la intervención directa de los seres humanos, y especies invasoras a aquellas especies naturalizadas que tras su establecimiento se propagan desde su punto de introducción ocupando hábitats naturales, y que en algunos casos pueden dominar los hábitats invadidos. En este trabajo consideramos especies exclusivamente exóticas a aquellas introducidas con fines de cultivo pero que no forman poblaciones naturales como la ostra *Crassostrea gigas* y los abalones *Haliotis* spp. En cuanto a las especies de salmones, en este trabajo las consideramos como naturalizadas, y no como invasoras, ya que la expansión y ocupación de hábitats naturales se da principalmente en cuencas de ríos y lagos.

La relación entre el número de publicaciones y el año de publicación fue evaluada mediante regresión lineal.

Los trabajos realizados en terreno fueron clasificados según las regiones políticas abarcadas en los experimentos u observaciones (en estudios cuyo objetivo era determinar la

distribución de la especie exótica en la costa chilena, se consideraron todas aquellas regiones muestreadas aun cuando la especie exótica no se encontrara en dicha región). En trabajos que fueron realizados en laboratorio se consideró la región desde la cual fueron obtenidas las muestras. Trabajos que consistían en modelos (*e.g.* de nicho, socio-económicos) fueron incluidos sólo cuando se tomaron datos en terreno para parámetros puntuales.

3.- RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los primeros trabajos que sintetizaron la información existente, y entregaron listados de especies marinas exóticas en Chile son relativamente recientes (*e.g.* Castilla *et al.* 2005, Castilla & Neill 2009), y producto de la sinergia entre taxónomos y ecólogos. Estos trabajos (y sus correspondientes listados) constituyen la base para trabajos subsiguientes relacionados con invasiones en sistemas marinos chilenos.

En el catastro de (Castilla & Neill 2009) se identifican 47 especies exóticas y criptogénicas (15 de ellas deliberadamente introducidas para acuicultura), mientras que en el catastro de (Castilla & Neill 2009) el número se eleva a 51. Desde entonces, algunas revisiones realizadas para taxa particulares han efectuado nuevos reportes de especies exóticas no incluidas en los catastros anteriores (*e.g.*, 6 especies de poliquetos perforadores, Moreno *et al.* 2006; 2 especies de ascidias, Turon *et al.* 2016; 8 especies de macroalgas marinas, Villaseñor-Parada *et al.* [Capítulo 2]). Por otra parte, algunos trabajos han clarificado el estatus para especies que se creían exóticas, pero en realidad correspondían a especies nativas (*e.g.*, el poliqueto *Polydora biocipitalis*, Riascos *et al.* 2009; 6 especies de macroalgas, Villaseñor-Parada *et al.* [Capítulo 2]). La revisión más reciente referente a especies introducidas en Chile, ha identificado para sistemas marinos y dulceacuícolas un total de 21 especies de macro y microalgas, y 79 especies de moluscos, poliquetos y peces, de origen exótico (LIB 2016).

En nuestra búsqueda bibliográfica, se seleccionaron un total de 71 publicaciones ISI relacionadas directamente con ecología de invasiones en sistemas marinos de la costa de Chile continental publicados entre 1998 y 2014, en las cuales sólo se estudiaron 27 de estas especies (Tabla 1).

La ascidia *Pyura praeputialis* es la especie que ha recibido mayor atención en cuanto al número de trabajos publicados, siendo modelo de estudio para todas las temáticas analizadas (Tabla 1). Sin embargo, la distribución de esta especie en Chile se encuentra restringida a la Bahía de Antofagasta, lo que dificulta la extrapolación de dichos resultados al resto de la costa chilena. La macroalga *Codium fragile* subsp. *fragile* y el bivalvo *Mytilus galloprovincialis* son otras dos especies con alto número de trabajos, pero sólo *C. fragile* ha sido modelo de estudio para una amplia variedad de temáticas (Tabla 1).

La mayoría de los artículos analizados (60%) evalúan especies en etapa de naturalización (Fig. 1.1a), es decir que forman poblaciones estables sin intervención humana directa, pero no hay evidencia de una tendencia a invadir. Por otra parte, sólo un 24% de los artículos evalúan especies invasoras, lo que marca una clara diferencia con lo observado en sistemas terrestres en donde más del 50% de las publicaciones tanto en plantas como animales tienen como objetivo a especies invasoras (Quiroz *et al.* 2009).

Según Castilla & Neill, (2009), la mayoría de las especies introducidas en la costa de Chile mantienen rangos acotados de distribución, y las únicas especies que se comportan como invasoras (*i.e.* expanden su rango de distribución en el área introducida) corresponden a la anémona criptogénica *Anemonia alicemartinae* y la macroalga asiática *Codium fragile*, por lo que es esperable que la cantidad de publicaciones relacionadas con especies invasoras sea menor que las relacionadas con especies naturalizadas. No obstante, durante los últimos años se ha observado un incremento significativo en el rango de distribución de algunas especies exóticas que hasta ese entonces no se consideraban invasoras, como la ascidia *Ciona robusta* (antes *Ciona intestinalis*) (Madariaga *et al.* 2014), y las macroalgas *Mastocarpus latissimus* (Macaya *et al.* 2013), *Schottera nicaeensis* (Villaseñor-Parada *et al.* 2014) y *Asparagopsis armata* (Ramírez *et al.* 2007). Por esta razón, una re-evaluación de las categorías asignadas a cada especie introducida (*i.e.*, naturalizada, invasora) se hace necesaria, de acuerdo a los nuevos antecedentes que se puedan conocer respecto al comportamiento de estas especies en sistemas costeros chilenos.

i) Síntesis del análisis de la literatura seleccionada

Los 71 trabajos seleccionados, 6 correspondían a revisiones y comentarios cuya finalidad era sintetizar información respecto a un amplio espectro de especies exóticas en sistemas marinos (Camus 2005, Castilla *et al.* 2005), o bien, en algunas taxa particulares (*e.g.*, abalones, Flores-Aguilar *et al.* 2007; poliquetos perforadores, Moreno *et al.* 2006; salmones, Gajardo & Laikre 2003; De Leaniz *et al.* 2010). El resto de los trabajos fueron agrupados en 6 categorías, respecto a los tópicos abordados (en donde un mismo trabajo podía abordar más de un tópico) (Fig. 1.1b, Tabla 1.1).

a) Primeros reportes

La mayoría de los trabajos analizados correspondieron a reportes puntuales de la ocurrencia de una nueva especie, en algún lugar particular de la costa chilena. Estos reportes eran acompañados de una descripción morfológica, y en algunos casos estaban respaldados con análisis moleculares, que permitieron inferir el lugar de origen de dicha introducción.

La costa del Pacífico NO (*i.e.* sudeste asiático) ha sido identificada como el lugar de origen de varias especies exóticas en la costa chilena, como las macroalgas *Polysiphonia morrowii* (Kim *et al.* 2004), *Scytosiphon tenellus* (Camus *et al.* 2005) y *Codium fragile* (Provan *et al.* 2005). El Atlántico NE en cambio, ha sido identificado como el lugar de origen de la medusa *Aurelia aurita* (Häussermann *et al.* 2009).

La identificación de vectores de introducción, en cambio, ha sido menos evaluada, y sólo argumentada a partir de observaciones indirectas. Por ejemplo, la ocurrencia de los poliquetos perforadores exóticos *Polydora uncinata*, *Terebrasabella heterouncinata*, *Polydora rickettsi* y *Dipolydora giardi* en conchas de abalones y ostras japonesas de sistemas de cultivos, ha permitido inferir una introducción de estas especies mediante acuicultura (Radashevsky & Olivares 2005, Vargas *et al.* 2005, Moreno *et al.* 2006), mientras que, basado en la dinámica del tráfico marítimo en la Patagonia, se ha deducido una introducción de *Aurelia aurita* desde el Atlántico NE mediante aguas de lastre (Häussermann *et al.* 2009).

b) Trabajos genéticos

Una buena parte de los trabajos analizados incorporaban análisis genéticos. Algunos de estos trabajos reportaban por primera vez la especie en Chile y mediante la comparación de secuencias, identificaban el lugar desde donde fueron introducidas (ver ejemplos en la sección primeros reportes).

Estudios genéticos también han permitido aclarar la real identidad taxonómica de especies crípticas, por ejemplo, Tarifeno *et al.* (2012) a partir del uso de Polimorfismos de Longitud de Fragmentos de Restricción (RFLP) identificaron la presencia de la especie introducida *Mytilus galloprovincialis* en la costa de Concepción, la cual había sido erróneamente identificada como la especie nativa *Mytilus chilensis*.

Otros estudios genéticos han sido utilizados para caracterizar genética y/o fenotípicamente las poblaciones introducidas (*e.g.* Astorga *et al.* 2002), y detectar procesos de hibridación con especies nativas (*e.g.* Westfall & Gardner 2013).

c) Interacciones bióticas: Depredación

Especies exóticas sirven como alimento para aves marinas, por ejemplo *Pyura praeputialis* en el norte de Chile (Pacheco & Castilla 2000, 2001) y salmones en la costa sur (Jiménez *et al.* 2013).

En algunos casos, depredadores nativos pueden generar una importante resistencia biótica sirviendo como control biológico para evitar el crecimiento de especies exóticas dañinas, sobre implementos utilizados en el cultivo de moluscos (Dumont *et al.* 2009, Dumont, Gaymer, *et al.* 2011, Dumont, Harris, *et al.* 2011). Esta resistencia biótica generada por depredadores bentónicos, junto a las características oceanográficas particulares de la costa chilena, han sido propuestas como factores que generan una barrera natural ante la invasión de nuevas especies (Castilla & Neill 2009).

La evaluación de potenciales efectos que especies introducidas, aún no naturalizadas, podrían generar ante un eventual escape (*i.e.*, supervivencia en sistemas naturales de un organismo mantenido en cautiverio; Falk-Petersen *et al.* 2006) ha sido evaluada sólo para el abalón *Haliotis discus hannai* (Stotz *et al.* 2006). Esta especie es capaz de consumir hasta el 5% de su peso corporal desde una variada oferta de macroalgas, lo que constituye un importante riesgo para las comunidades de macroalgas nativas (Camus 2005, Stotz *et al.* 2006).

d) Interacciones bióticas: Facilitación

Interacciones positivas han sido observadas entre especies nativas y exóticas, por ejemplo, *Pyura praeputialis* genera una matriz que es utilizada como sustrato secundario para el asentamiento de numerosas especies bentónicas, lo que incrementa significativamente la diversidad local (Cerdeña & Castilla 2001, Castilla *et al.* 2004b, Castilla *et al.* 2014). Además, moluscos exóticos en sistemas de cultivo son infectados por poliquetos perforadores de conchas que utilizan a estas especies como nuevos sustratos de asentamiento (Vargas *et al.* 2005, Avilés *et al.* 2007a, Avilés *et al.* 2007b, Rozbaczylo *et al.* 2007) Sin embargo, la facilitación no sólo puede ocurrir entre especies nativas y exóticas, sino además entre especies exóticas, por ejemplo, en el norte de Chile, la macroalga de origen asiático *Neosiphonia harveyi*, es el epifito más conspicuo en la macroalga invasora *Codium fragile*, la que además de proporcionarle un sustrato secundario para su asentamiento, podría servirle como un potencial vector de dispersión secundaria (Villaseñor-Parada & Neill 2011).

e) Interacciones bióticas: Competencia

Competencia es la interacción biótica que ha sido menos evaluada en ecología de invasiones marinas en Chile (Fig. 1.1b). Ocurrencia de competencia entre especies exóticas y nativas ha sido reportada entre salmones y la fauna íctica nativa (Soto *et al.* 2001), entre la ascidia exótica *Pyura praeputialis* y el mitílido nativo *Perumytilus purpuratus* (Castilla *et al.* 2004a, Caro *et al.* 2011), y entre el briozoo *Bugula neritina* y especies incrustantes en sistemas artificiales (Cifuentes *et al.* 2010).

Potencial competencia entre el abalón *Haliotis discus hannai* y herbívoros nativos ha sido evaluada en laboratorio, ante un eventual escenario de escape desde centros de cultivo (Stotz *et al.* 2006).

f) Biología reproductiva

Varios trabajos describen aspectos reproductivos y de biología del desarrollo de especies exóticas marinas, algunos en comparaciones con especies nativas (*e.g.* Toro *et al.* 2012, Gonzalez *et al.* 2014, Oyarzún *et al.* 2014), y otros han sido utilizados para explicar estrategias de dispersión (mencionadas en la siguiente sub sección).

g) Estrategias de dispersión

Diferentes métodos de dispersión han sido identificados para especies exóticas entre los que se incluyen la adhesión a estructuras antrópicas y mecanismos alternativos de reproducción (usualmente de tipo asexual).

La anémona *Anemonia alicemartinae*, si bien es una especie dioica, no se han encontrado machos maduros, por lo que, al parecer, su reproducción es exclusivamente asexual mediante fisión binaria (Häussermann & Försterra 2001). López *et al.* (2013) proponen como mecanismo de dispersión una estrategia de “desprendimiento y re-adhesión” basada en el desprendimiento desde el sustrato de individuos que, luego de quedar a la deriva, se re-adhieren en localidades cercanas, permitiéndoles colonizar paulatinamente nuevos sitios.

Para la macroalga *Codium fragile*, se han descrito 2 estrategias de dispersión: a) fragmentación y liberación de talos a la deriva que le permitiría a las zonas más reproductivas del talo (*i.e.*, sección apical) llegar a nuevos sitios y liberar gametos que, mediante partenogénesis, podrían dar origen a nuevos individuos (Villaseñor-Parada *et al.* 2013); y b) liberación de utrículos aislados, los que, mediante reproducción vegetativa, podrían dar origen a nuevos individuos, aún más rápido que su congénere nativa *Codium bernabei* (Gonzalez *et al.* 2014).

La macroalga roja *Mastocarpus latissimus*, también ha mostrado un incremento significativo en su rango de distribución a través del tiempo (Macaya *et al.* 2013), lo que podría verse favorecido por el desprendimiento de talos reproductivos y liberación de papilas (estructuras que contienen cistocarpos) a la deriva (Oróstica *et al.* 2012).

En el norte de Chile se ha observado el importante rol de boyas a la deriva, como mecanismo efectivo de dispersión a larga distancia para algunos invertebrados introducidos como *Ciona robusta* o *Bugula neritina* (Astudillo *et al.* 2009). En el sur de Chile, Manríquez *et al.* (2014) han estudiado las comunidades incrustantes en pilotes de muelles en sectores con alto tráfico marítimo, y aunque si bien no encontraron presencia de especies introducidas, dicho trabajo entrega resultados novedosos y muy útiles para ayudar a dilucidar el rol potencial de estructuras antrópicas como lugar de refugio para estas especies, a la espera de condiciones óptimas para el establecimiento en sistemas naturales.

Por último, en el norte de Chile se ha observado cómo el asentamiento de individuos juveniles de la ascidia *Pyura praeputialis* ocurre generalmente en las periferias de colonias pre existentes, lo que podría constituir un mecanismo de auto facilitación intraespecífica (Alvarado *et al.* 2001).

h) Efectos socio-económicos

Algunos trabajos han evaluado el efecto directo de especies exóticas sobre actividades económicas, como por ejemplo, la disminución del rendimiento en el cultivo de *Gracilaria* spp. en el norte de Chile con el incremento en la abundancia de *Codium fragile* que provoca el enlentecimiento en el proceso de extracción al invertir tiempo en desprender ambas macroalgas (Neill *et al.* 2006).

Otros trabajos en cambio, han evaluado la efectividad de mecanismos para contrarrestar los efectos negativos de las especies invasoras, principalmente de aquellas que son parte de las comunidades incrustantes que sobrecrecen en sistemas de cultivo, como *Ciona robusta* o *Pyura praeputialis*. Algunos de estos mecanismos incluyen la aplicación de sustancias antifouling derivadas de cultivos de bacterias (Zapata *et al.* 2007) y el uso de depredadores

bentónicos como controladores biológicos (Dumont, Gaymer, *et al.* 2011, Dumont, Harris, *et al.* 2011).

i) Modelos

Algunos trabajos han aplicado modelos de nicho ecológico para identificar hábitats más susceptibles a ser invadidos, ante una eventual expansión de especies con alto potencial invasor a nivel mundial, como *Crassostrea gigas*, *Ciona robusta* y *Codium fragile* (Carrasco & Barón 2010, Madariaga *et al.* 2014). Estos trabajos muestran la alta vulnerabilidad de gran parte de la costa chilena, ante la invasión de dichas especies.

Otros trabajos evalúan la sustentabilidad de los cultivos de abalones mediante la aplicación de modelos eco-sociales (Ortiz & Stotz 2007), y el “auto-raleo” en mantos del tunicado *Pyura praeputialis* mediante modelos morfométricos (Guiñez & Castilla 2001).

j) Distribución en Chile

La distribución a lo largo de de la costa chilena ha sido descrita sólo para cuatro especies exóticas: *Anemonia alicemartinae* (Häussermann & Försterra 2001), *Mytilus galloprovincialis* (Toro *et al.* 2005), *Codium fragile* (Neill *et al.* 2006), y *Mastocarpus latissimus* (Macaya *et al.* 2013).

ii) Análisis cuantitativo de la literatura relacionada con ecología de invasiones marinas en Chile

a) Tendencia temporal del estudio de ecología de invasiones marinas en Chile

El número de artículos por año incrementa significativamente con el tiempo (Fig. 1.2), sugiriendo un creciente interés en investigación relacionada con invasiones marinas. Sin embargo, este incremento pareciera ser más bien lineal y no exponencial como se ha observado en sistemas terrestres de Chile (Quiroz *et al.* 2009), sistemas marinos a nivel mundial (Davidson & Simkanin 2012), o sistemas terrestres y dulceacuícolas a nivel mundial

(Puth & Post 2005); quizás porque el desarrollo de la ecología de invasiones marinas en Chile es incipiente comparado con los otros casos.

b) Distribución espacial de la información disponible.

La cantidad de investigaciones realizadas no es homogénea a lo largo de Chile (Fig. 1.3a). Un alto número de investigaciones han sido realizadas en localidades de las regiones de Antofagasta y Los Lagos (19 y 15 trabajos respectivamente), mientras que otras regiones como Arica y Tarapacá han sido escasamente estudiadas.

Muy pocas investigaciones se han realizado en las regiones de Valparaíso y Magallanes, las que se caracterizan por un alto tráfico marítimo en sus costas (el que suele asociarse a una alta intensidad en la presión de propágulos, Hewitt *et al.* 2009).

Además, si consideramos los grupos taxonómicos sobre los cuales se han realizado los trabajos, existe una tendencia a investigar el mismo grupo taxonómico (y usualmente la misma especie) por región (Fig. 1.3b). Por ejemplo, a pesar de ser Antofagasta la región más estudiada, los trabajos están sesgados hacia un grupo en particular (*i.e.*, ascidias, Fig. 1.3b) y a pesar que se han estudiado cuatro de estas especies, casi la totalidad de dichos trabajos han sido realizados en sólo una: *Pyura praeputialis*. De la misma manera, en la región del Biobío, la tercera con más publicaciones a nivel nacional, el 60% se ellas corresponden a estudios sobre *Mytilus galloprovincialis* (Fig. 1.3b). Esta misma tendencia es observada en casi todo el país, a excepción de las regiones de Coquimbo y Los Lagos, en donde no sólo se estudia equitativamente una amplia variedad de grupos taxonómicos, sino que además, son las regiones en las que se estudia la mayor cantidad de especies introducidas (7 especies en Coquimbo y 14 especies en Los Lagos, Fig. 1.3b).

Por último, una tendencia observada en casi todas las regiones fue el fuerte “centralismo” en las investigaciones. A excepción de trabajos que buscaban identificar la distribución de especies exóticas a lo largo de la costa chilena, la mayoría de las investigaciones eran realizadas en los mismos sectores, usualmente cercanos a la capital regional o a sedes universitarias (*e.g.*, Bahía de Antofagasta en Antofagasta, Bahía Calderilla en Copiapó, Bahía

La Herradura en Coquimbo, Bahía de Concepción en el Biobío, Mar interior de Chiloé y Seno de Reloncaví en Los Lagos, Estrecho de Magallanes en Magallanes).

Basado en los avances en cuanto a taxonomía y sistemática, la problemática de acceso y muestreo a una mayor variedad de hábitats marinos, y la disponibilidad de registros históricos, (Carlton 2009) considera que la cantidad de especies exóticas reportadas para la costa chilena por Castilla *et al.* (2005) y Castilla & Neill (2009) se encuentra subestimada, siendo entre cinco y diez veces más. En nuestro trabajo, la desigual cantidad de información a lo largo del país, el sesgo hacia una especie o grupo taxonómico particular, y el “centralismo” dentro de las regiones administrativas, constituyen evidencia de falta de información respecto a las especies exóticas en la costa de Chile continental. Considerando que la cantidad de información disponible se relaciona directamente con la cantidad de reportes de especies exóticas (McGeoch *et al.* 2010), nuestro trabajo entrega evidencia que apoya la hipótesis de que la baja cantidad de reportes de especies exóticas en sistemas marinos chilenos se debe más bien a un artefacto (producto de la heterogeneidad de cantidad de información disponible) que a una resistencia natural de la costa chilena ante la invasión.

c) Escala espacial y temporal abarcada en los estudios.

En ecología de invasiones, al igual que en el resto de las subdisciplinas de la ecología, la escala (tanto espacial como temporal) en la cual se desarrollan las investigaciones, cobra gran importancia en la interpretación y extrapolación de los resultados obtenidos (Davis *et al.* 2000, Pauchard & Shea 2006, Stachowicz & Byrnes 2006).

Los cambios en la escala espacial, se asocian a un aumento en la heterogeneidad ambiental, afectando diversos procesos (*e.g.*, dispersión, relación diversidad exótica v/s diversidad nativa, control, impacto) que son claves para entender el fenómeno de la invasión (Pauchard & Shea 2006). Respecto a la escala espacial abarcada en las investigaciones realizadas en la costa de Chile continental, la gran mayoría de los trabajos fueron realizados en una sola región (Fig. 1.4a), en uno o más sitios (usualmente cercanos). En general, las investigaciones abarcaban ciertos sectores de la costa (cercanos a la capital regional o a centros universitarios) tal como se describe en la sección anterior. 4 trabajos abarcaron 2

regiones (usualmente contiguas) y solo los trabajos cuyo objetivo fue evaluar la distribución de especies exóticas a lo largo de Chile, abarcaron escalas espaciales más grandes (>2 regiones).

Por otra parte, el incremento en la escala temporal permite evaluar el comportamiento de la especie con los cambios en la disponibilidad de recursos y la dinámica de las poblaciones nativas, que por lo general no son constantes en el tiempo (Davis *et al.* 2000, Stachowicz & Byrnes 2006). En cuanto a la escala temporal abarcada en los trabajos analizados, los resultados son más homogéneos, ya que, si bien la mayoría de las investigaciones duraron menos de un mes, un buen número de ellas abarcaban estudios estacionales, anuales e interanuales (Fig. 1.4b).

Por último, trabajos que evalúen fenómenos a múltiples escalas entregan resultados novedosos que permiten descubrir propiedades emergentes asociadas a estos cambios de escala (Pauchard & Shea 2006). Sin embargo, ninguno de los trabajos analizados evaluó patrones a diferentes escalas.

4.- CONCLUSIONES

Uno de las principales tendencias observadas en esta revisión, es el creciente número de reportes de especies exóticas en la costa de Chile continental. El uso de herramientas moleculares en la identificación de estas especies (*e.g.*, DNA barcoding) ha permitido grandes avances, incluso en la identificación del origen de la introducción, y su potencial vector. El uso de estos análisis ha permitido corroborar la identidad taxonómica de especies exóticas, por ejemplo Collantes & Muñoz-Muga (2009) reportaron la introducción de la macroalga roja *Grateloupia intestinalis* (Harvey) Setchell ex P. G. Parkinson en un sector muy puntual de la Bahía de Valparaíso, pero análisis moleculares han determinado que corresponde a otro taxón aún no identificado (ME Ramírez, comunicación personal). Los avances en estas materias son muy importantes en la actualización de catastros de especies exóticas ya existentes.

En cuanto a la distribución de las especies exóticas a lo largo de la costa chilena, aún no es del todo clara, no sólo por la falta de trabajos dedicados a determinar su distribución,

sino además, por el difícil acceso a ciertos sectores (*e.g.*, zona de los canales y fiordos en el extremo sur). Esto ha llevado a que los catastros de especies exóticas, incluso los más actualizados (*e.g.*, LIB 2016) infieran la distribución de estas especies en base a revisiones de artículos publicados o bien muestras conservadas en herbarios y/o museos. Si bien las colecciones de museos han sido reconocidas como herramientas eficaces para el estudio de la biodiversidad en general (Ramírez 2001) e invasiones biológicas en particular (Fuentes *et al.* 2013), el uso exclusivo de este tipo de información puede sesgar la información hacia zonas más estudiadas, lo que presenta una desventaja frente a muestreos *in situ*. Observaciones periódicas en terreno, sobre todo en zonas muy intervenidas como los alrededores de centros portuarios y/o acuícolas, podrían entregar información útil que permitiría actualizar la información de catastros previos. Por ejemplo, algunas especies exóticas como la ascidia *Asterocarpa humilis* y el briozoo *Bugula flabellata*, cuya distribución se creía restringida a la costa norte del país (Clarke & Castilla 2000, Astudillo *et al.* 2009) han sido encontradas varios kilómetros más al sur, adheridas a barcos y sustratos artificiales, en el sector portuario de la Bahía de Concepción (Cancino & Gallardo 2004, Pinochet 2016).

La falta de información respecto a la distribución de las especies exóticas, y su tasa de expansión en la costa chilena, influye también en la categorización de las especies introducidas (*e.g.*, naturalizada, invasora). Tradicionalmente sólo dos especies, *Codium fragile* y *Anemonia alicemartinae*, eran consideradas invasoras por expandir su rango de distribución tras su introducción en la costa chilena (Castilla *et al.* 2005, Castilla & Neill 2009). Sin embargo, trabajos más recientes han detectado un aumento en el rango de distribución de varias especies exóticas cuya distribución se creía acotada a ciertos sectores de la costa (*e.g.*, *Asparagopsis armata*, Ramírez *et al.* 2007, *Mastocarpus latissimus*, Macaya *et al.* 2013; *Schottera nicaeensis*, Villaseñor-Parada *et al.* 2014, *Ciona robusta* Madariaga *et al.* 2014), lo que indica un comportamiento invasor en estas especies. Observaciones periódicas en la costa chilena podrían detectar otras especies con un comportamiento similar.

Por último, la cantidad de información, desigual a nivel nacional y sectorial a nivel regional, y con sesgos hacia ciertos grupos taxonómicos, constituye un fuerte argumento para apoyar la idea de una subestimación del número de especies exóticas en la costa de Chile continental. Estudios basados en cuidadosos trabajos taxonómicos y sistemáticos, exhaustivos

recopilaciones de datos históricos y acuciosas observaciones en terreno, permitieron cuadruplicar el número de especies exóticas en la costa de Sudáfrica, la cual se creía una de las más prístinas a nivel mundial (Mead *et al.* 2011b). Un análisis de este tipo en las costas chilenas podría entregar interesante información al respecto.

5.- TABLAS Y FIGURAS

i) Leyenda de Tablas

Tabla 1.1. N° de trabajos por cada una de las especies exóticas en la costa chilena que han sido objetos de estudio en los artículos analizados, con información respecto a su estatus, las regiones administrativas donde se han realizado experimentos o búsquedas para cada una de ellas (simbología descrita en leyenda de la Fig. 1.3) y las temáticas abordadas en dichos trabajos (categorías son simbolizadas con letras descritas en Materiales y Métodos).

ii) Leyenda de Figuras

Figura 1.1. (a) Porcentaje de trabajos relacionados con ecología de invasiones marinas en Chile clasificados según estatus de la especie introducida y (b) Número de trabajos según temática abordada. En interacciones bióticas: blanco representa depredación, gris facilitación y negro competencia.

Figura 1.2. Número de publicaciones relacionadas con ecología de invasiones marinas en Chile a través del tiempo (1998-2014). Se muestra además el resultado del análisis de regresión lineal.

Figura 1.3. (a) Número de trabajos realizados por región político-administrativa y (b) porcentaje de trabajos por taxa realizado en cada región. En (b) Números arábigos sobre las barras indican el número de especies exóticas estudiadas para cada taxa en cada región. Un mismo trabajo podía abarcar más de una región administrativa y más de un taxa. XV= Región de Arica y Parinacota, I= Región de Tarapacá, II= Región de Antofagasta, III= Región de Atacama, IV= Región de Coquimbo, V= Región de Valparaíso, VI= Región de O'Higgins,

VII= Región del Maule, VIII= Región del Biobío, IX= Región de la Araucanía, XIV= Región de Los Ríos, X= Región de Los Lagos, XI= Región de Aysén y XII= Región de Magallanes.

Figura 1.4. (a) Número de regiones administrativas abarcadas, y (b) Duración de los experimentos u observaciones, en los trabajos analizados.



iii) Tablas

Tabla 1.1

| PHYLUM / CLASE | ESPECIE | ESTATUS | Nº DE TRABAJOS | TEMÁTICAS ABORDADAS |
|----------------|--------------------------------------|-----------------------|----------------|---------------------|
| Chlorophyta | <i>Codium fragile</i> | Invasora | 10 | a,b,d,f,g,h,i,j |
| Ochrophyta | <i>Scytosiphon tenellus</i> | Naturalizada | 1 | a,b |
| Rhodophyta | <i>Neosiphonia harveyi</i> | Naturalizada | 1 | d |
| | <i>Polysiphonia morrowii</i> | Naturalizada | 1 | a,b |
| | <i>Mastocarpus latissimus</i> | Invasora ¹ | 3 | g,j |
| | <i>Grateloupia intestinalis</i> | Naturalizada | 1 | a |
| Ascidacea | <i>Pyura praeputialis</i> | Naturalizada | 18 | a,b,c,d,e,f,g,h,i |
| | <i>Ciona robusta</i> | Invasora ² | 8 | a,c,e,f,g,h,i |
| | <i>Asterocarpa humilis</i> | Naturalizada | 2 | a |
| | <i>Molgula ficus</i> | Naturalizada | 2 | a |
| Cnidaria | <i>Anemonia alicemartinae</i> | Invasora | 3 | a,f,g,j |
| | <i>Aurelia aurita</i> | Naturalizada | 1 | a |
| Bivalvia | <i>Mytilus galloprovincialis</i> | Naturalizada | 10 | a,b,f,j |
| | <i>Crassostrea gigas</i> | Exótica | 3 | i,j |
| Gastropoda | <i>Haliotis rufescens</i> | Exótica | 8 | a,d |
| | <i>Haliotis discus hannai</i> | Exótica | 8 | a,c,e,i |
| Osteichties | <i>Oncorhynchus mykiss</i> | Naturalizada | 7 | b,c,e,f,h |
| | <i>Oncorhynchus kisutch</i> | Naturalizada | 5 | c,e,h |
| | <i>Oncorhynchus tshawytscha</i> | Naturalizada | 1 | h |
| | <i>Salmo salar</i> | Naturalizada | 6 | c,e,f,h |
| Polychaeta | <i>Polydora uncinata</i> | Naturalizada | 2 | a |
| | <i>Polydora rickettsi</i> | Naturalizada | 2 | d |
| | <i>Polydora biocpipitalis</i> | Nativa ³ | 2 | a |
| | <i>Dipolydora giardi</i> | Naturalizada | 1 | a |
| | <i>Terebrasabella heterouncinata</i> | Naturalizada | 2 | a |
| Bryozoa | <i>Bugula neritina</i> | Naturalizada | 5 | c,e,g |
| | <i>Bugula flabellata</i> | Naturalizada | 2 | g |

¹ sensu Macaya *et al.* (2013); ² sensu Madariaga *et al.* (2014); ³ Especie considerada exótica por Moreno *et al.* (2006), pero reconocida como nativa por Riascos *et al.* (2009) basado en análisis del registro fósil.

iv) Figuras

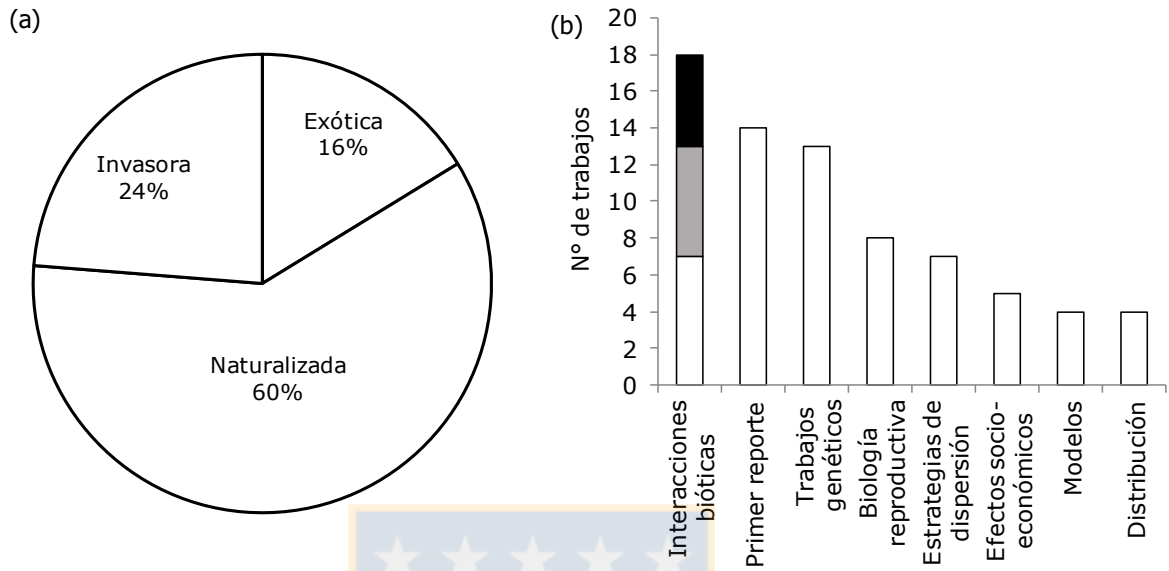


Figura 1.1.

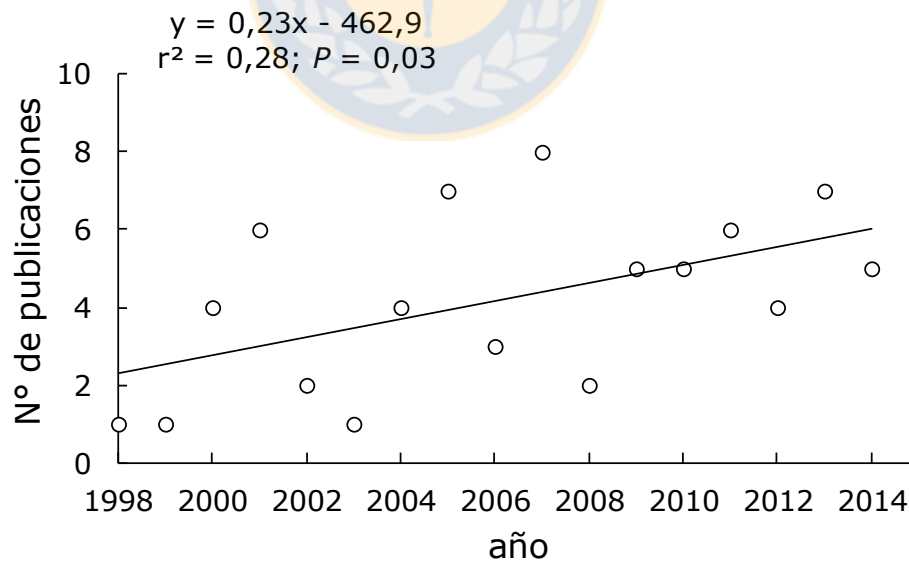


Figura 1.2.

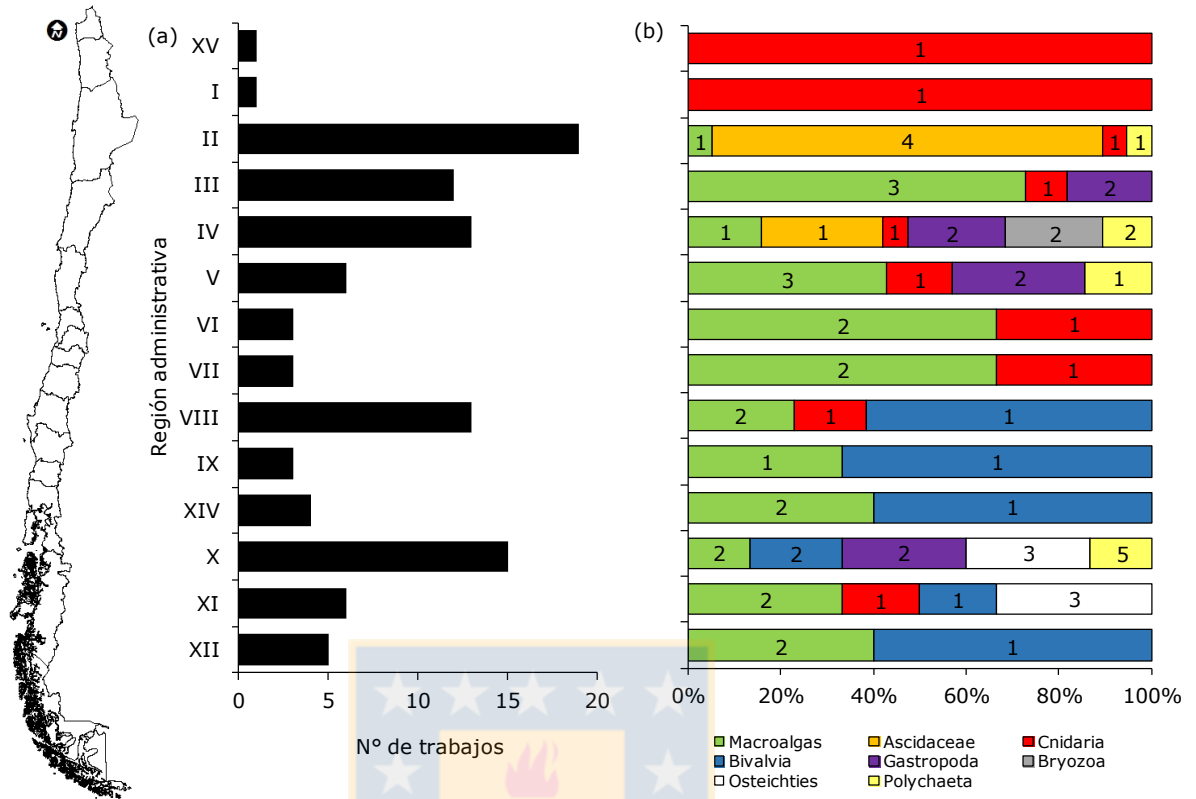


Figura 1.3.

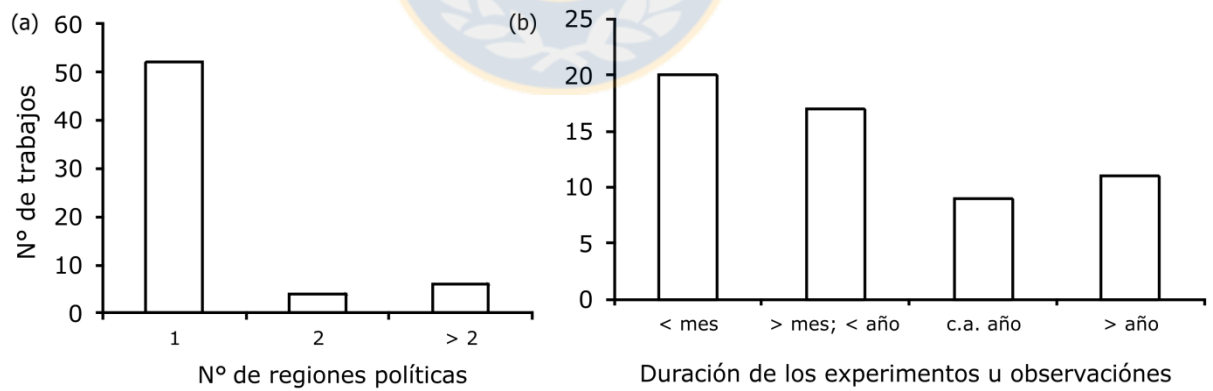


Figura 1.4.

6.- MATERIAL SUPLEMENTARIO

S. 1.1. Listado de los 71 trabajos indexados en Web of Sciece publicados entre 1998 y 2014, utilizados en este capítulo para el análisis de la literatura relacionada con ecología de invasiones marinas en Chile continental.

1. Alvarado, J.L., R. Pinto, P. Marquet, C. Pacheco, R. Guíñez & J.C. Castilla. 2001. Patch recolonization by the tunicate *Pyura praeputialis* in the rocky intertidal of the Bay of Antofagasta, Chile: evidence for self-facilitation mechanisms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 224: 93–101.
2. Astorga, M., R. Guíñez, J.C. Ortiz & J.C. Castilla. 2002. Variación fenotípica y genética en el tunicado *Pyura praeputialis* (Heller, 1878) en el área norte de la Bahía de Antofagasta, Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 75: 515–526.
3. Astudillo, J.C., M. Bravo, C.P. Dumont & M. Thiel. 2009. Detached aquaculture buoys in the SE Pacific: potential dispersal vehicles for associated organisms. *Aquat. Biol.* 5: 219–231.
4. Avilés, F., N. Rozbaczylo, M. Godoy & G. Muñoz. 2007a. The first report of *Phoronis* sp. (Phoronida) in red abalone (*Haliotis rufescens*) in Chile. *J. Shellfish Res.* 26: 859–861.
5. Avilés, F., N. Rozbaczylo, M. Herve & M. Godoy. 2007b. First report of polychaetes from the genus *Oriopsis* (Polychaeta: Sabelidae) associated with the japanese abalone *Haliotis discus hannai* and other native molluscs. *J. Shellfish Res.* 26: 863–867.
6. Borsa, P., V. Rolland & C. Daguin-Thiébaud. 2012. Genetics and taxonomy of Chilean smooth-shelled mussels, *Mytilus* spp. (Bivalvia: Mytilidae). *Comptes Rendus Biologies* 335: 51–61.
7. Camus, P.A. 2005. Introducción de especies en ambientes marinos chilenos: no solo

exóticas, no siempre evidentes. Rev. Chil. Hist. Nat. 78: 155–159.

8. Camus, C., A.P. Meynard, S. Faugeron, K. Kogame & J.A. Correa. 2005. Differential life history phase expression in two coexisting species of *Scytosiphon* (Phaeophyceae) in Northern Chile. J. Phycol. 41: 931–941.
9. Caro, A.U., R. Guíñez, V. Ortiz & J.C. Castilla. 2011. Competition between a native mussel and a non-indigenous invader for primary space on intertidal rocky shores in Chile. Mar. Ecol. Prog. Ser. 428: 177–185.
10. Carrasco, M.F. & P.J. Barón. 2010. Analysis of the potential geographic range of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) based on surface seawater temperature satellite data and climate charts: The coast of South America as a study case. Biol. Invasions 12: 2597–2607.
11. Castilla, J.C. & R. Guíñez. 2000. Disjoint geographical distribution of intertidal and nearshore benthic invertebrates in the Southern Hemisphere. Rev. Chil. Hist. Nat. 73: 585–603.
12. Castilla, J.C., A.G. Collins, C.P. Meyer, R. Guíñez & D.R. Lindberg. 2002. Recent introduction of the dominant tunicate, *Pyura praeputialis* (Urochordata, Pyuridae) to Antofagasta, Chile. Mol. Ecol. 11: 1579–1584.
13. Castilla, J.C., N.A. Lagos & M. Cerda. 2004. Marine ecosystem engineering by the alien ascidian *Pyura praeputialis* on a mid-intertidal rocky shore. Mar. Ecol. Prog. Ser. 268: 119–130.
14. Castilla, J.C., R. Guíñez, A.U. Caro & V. Ortiz. 2004. Invasion of a rocky intertidal shore by the tunicate *Pyura praeputialis* in the Bay of Antofagasta, Chile. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 101: 8517–8524.
15. Castilla, J.C., M. Uribe, N. Bahamonde, M. Clarke, R. Desqueyroux-Faúndez, I. Kong,

- H. Moyano, N. Rozbaczylo, B. Santelices, C. Valdovinos & P. Zavala. 2005. Down under the southeastern Pacific: marine non-indigenous species in Chile. *Biol. Invasions* 7: 213–232.
16. Castilla, J.C., P.H. Manríquez, A.P. Delgado, L. Gargallo, A. Leiva, & D. Radic. 2007. Bio-foam enhances larval retention in a free-spawning marine tunicate. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 104: 18120–18122.
17. Castilla, J.C., P.H. Manríquez, A.P. Delgado, V. Ortiz, M.E. Jara & M. Varas. 2014. Rocky intertidal zonation pattern in Antofagasta, Chile : invasive species and shellfish gathering. *PLoS One* 9: 1–10.
18. Cerda, M. & J.C. Castilla. 2001. Diversidad y biomasa de macroinvertebrados en matrices intermareales del tunicado *Pyura praeputialis* (Heller, 1878) en la Bahía de Antofagasta, Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 74: 841–853.
19. Cifuentes, M., I. Krueger, C.P. Dumont, M. Lenz & M. Thiel. 2010. Does primary colonization or community structure determine the succession of fouling communities? *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 395: 10–20.
20. Clarke, M. & J.C. Castilla. 2000. Dos nuevos registros de ascidias (Tunicata: Ascidae) para la costa continental de Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 73: 503–510.
21. Clarke, M., V. Ortiz & J.C. Castilla. 1999. Does early development of the Chilean tunicate *Pyura praeputialis* (Heller, 1878) explain the restricted distribution of the species? *Bull. Mar. Scien.* 65: 745–754.
22. Collantes, G. & P. Muñoz-Muga. 2009. Proliferación masiva de *Grateloupia intestinalis* (Hooker fil. et Harvey) Setchell ex Parkinson (Rhodophyta, Halymeniaceae), especie no-nativa en la bahía de Valparaíso, Chile central. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 44: 527–532.

23. Consuegra, S., N. Phillips, G. Gajardo & C.G. De Leaniz. 2011. Winning the invasion roulette: Escapes from fish farms increase admixture and facilitate establishment of non-native rainbow trout. *Evol. App.* 4: 660–671.
24. Dumont, C.P., C.F. Gaymer & M. Thiel. 2011. Predation contributes to invasion resistance of benthic communities against the non-indigenous tunicate *Ciona intestinalis*. *Biol. Invasions* 13: 2023–2034.
25. Dumont, C.P., L.G. Harris & C.F. Gaymer. 2011. Anthropogenic structures as a spatial refuge from predation for the invasive bryozoan *Bugula neritina*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 427: 95–103.
26. Dumont, C.P., J.D. Urriago, A. Abarca, C.F. Gaymer & M. Thiel. 2009. The native rock shrimp *Rhynchocinetes typus* as a biological control of fouling in suspended scallop cultures. *Aquaculture* 292: 74–79.
27. Enríquez, R. & R. Villagrán. 2008. Chile's experience with developing abalone (*Haliotis* spp.) farming: opportunities and challenges. *Rev. scient. techn. (International Office of Epizootics)* 27(1): 103-112.
28. Flores-Aguilar, R.A., A. Gutierrez, A. Ellwanger & R. Searcy-Bernal. 2007. Development and current status of abalone aquaculture in Chile. *J. Shellfish Res.* 26(3): 705-711.
29. Gajardo, G. & L. Laikre. 2003. Chilean Aquaculture Boom Is Based on Exotic Salmon Resources: A Conservation Paradox. *Conserv. Biol.* 17: 1173–1174.
30. García de Leaniz, C., G. Gajardo & S. Consuegra. 2010. From Best to Pest: changing perspectives on the impact of exotic salmonids in the southern hemisphere. *Systematics and Biodiversity* 8(4): 447-459.

31. Godoy, C. & G. Jerez. 1998. The introduction of abalone in Chile: ten years later. *J. Shellfish Res.* 17(3): 603-605.
32. González, A. & B. Santelices. 2004. A dichotomus species of *Codium* (Bryopsydals) is colonizing northern Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 77: 293–304.
33. Gonzalez, A. V., J. Beltran & B. Santelices. 2014. Colonisation and growth strategies in two *Codium* species (Bryopsidales, Chlorophyta) with different thallus forms. *Phycologia* 53: 353–358.
34. Guiñez, R. & J.C. Castilla. 2001. An allometric tridimensional model of self-thinning for a gregarious tunicate. *Ecology* 82: 2331–2341.
35. Häussermann, V., M.N. Dawson & G. Försterra. 2009. First record of the moon jellyfish, *Aurelia* for Chile. *Spixiana* 32: 3–7.
36. Häussermann, V. & G. Försterra. 2001. A new species of sea anemone from Chile, *Anemonia alicemartinae* n. sp. (Cnidaria: Anthozoa). An invader or an indicator for environmental change in shallow water? *Org. Divers. Evol.* 1: 211–224.
37. Hilbish, T.J., A. Mullinax, S.I. Dolven, A. Meyer, R.K. Koehn & P.D. Rawson. 2000. Origin of the antitropical distribution pattern in marine mussels (*Mytilus* spp.): routes and timing of transequatorial migration. *Marine Biology* 136: 69–77.
38. Jiménez, J.E., A.M. Arriagada, F.E. Fontúrbel, P.A. Camus & M.I. Ávila-Thieme. 2013. Effects of exotic fish farms on bird communities in lake and marine ecosystems. *Naturwissenschaften* 100: 779–787.
39. Kim, M.S., C.Y. Eun, A. Mansilla & M.B. Sung. 2004. Recent introduction of *Polysiphonia morrowii* (Ceramicales, Rhodophyta) to Punta Arenas, Chile. *Bot. Mar.* 47: 389–394.

40. Lopez, D.A., B.A. Lopez & M.L. Gonzalez. 2008. Shellfish culture in Chile. *International J. Envirom. Pollut.* 33: 401–431.
41. López, D.N., P.A. Arancibia & P.E. Neill. 2013. Potential dispersal mechanisms of the cryptogenic anemone, *Anemonia alicemartinae*. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 86: 369–372.
42. Macaya, E., S. Pacheco, A. Cáceres & S. Musleh. 2013. Range extension of the non-indigenous alga *Mastocarpus* sp. along the Southeastern Pacific coast. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 48: 661–665.
43. Madariaga, D.J., M.M. Rivadeneira, F. Tala & M. Thiel. 2014. Environmental tolerance of the two invasive species *Ciona intestinalis* and *Codium fragile*: their invasion potential along a temperate coast. *Biol. Invasions* 16: 2507–2527.
44. Manríquez, P.H. & J.C. Castilla. 2010. Fertilization efficiency and gamete viability in the ascidian *Pyura praeputialis* in Chile. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 409: 107-119.
45. Manríquez, P.H., E. Fica, V. Ortiz & J.C. Castilla. 2014. Bio-incrustantes marinos en el canal de Chacao, Chile: Un estudio sobre potenciales interacciones con estructuras manufacturadas por el hombre. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 49: 243–265.
46. Moreno, R.A., P.E. Neill & N. Rozbaczylo. 2006. Native and non-indigenous boring polychaetes in Chile: a threat to native and commercial mollusc species. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 79: 263–278.
47. Neill, P.E., O. Alcalde, S. Faugeron, S.A. Navarrete & J.A. Correa. 2006. Invasion of *Codium fragile* ssp. *tomentosoides* in northern Chile: A new threat for *Gracilaria* farming. *Aquaculture* 259: 202–210.
48. Oróstica, M.H., R.D. Otaíza & P.E. Neill. 2012. Blades and papillae as likely dispersing propagules in Chilean populations of *Mastocarpus* sp. (Rhodophyta, Gigartinales). *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 47: 109–119.

49. Ortiz, M. & W. Stotz. 2007. Ecological and eco-social models for the introduction of the abalone *Haliotis discus hannai* into benthic systems of north-central Chile: sustainability assessment. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 17: 89–105.
50. Oyarzún, P.A., J.E. Toro & J.M. Navarro. 2013. Comparison of the physiological energetics between *Mytilus chilensis*, *Mytilus galloprovincialis* and their hybrids, under laboratory conditions. *Aquac. Research* 44: 1805–1814.
51. Oyarzún, P. A, J.E. Toro, O. Garrido, C. Briones & R. Guiñez. 2014. Diferencias en la ultraestructura espermática entre *Mytilus chilensis* y *Mytilus galloprovincialis* (Bivalvia , Mytilidae): ¿Se puede utilizar como un carácter taxonómico ? *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 42: 172–179.
52. Pacheco, C.J. & J.C. Castilla. 2000. Ecología trófica de los ostreros *Haematopus palliatus pitanay* (Murphy 1925) y *Haematopus ater* (Vieillot et Oudart 1825) en mantos del tunicado *Pyura praeputialis* (Heller 1878) en la Bahía de Antofagasta, Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 73: 533–541.
53. Pacheco, C.J. & J.C. Castilla. 2001. Foraging behavior of the American oystercatcher *Haematopus palliatus pitanay* (Murphy 1925) on the intertidal ascidian *Pyura praeputialis* (Heller 1878) in the Bay of Antofagasta, Chile. *J. Ethol.* 19: 23–26.
54. Provan, J., D. Booth, N.P. Todd, G.E. Beatty & C.A. Maggs. 2008. Tracking biological invasions in space and time: elucidating the invasive history of the green alga *Codium fragile* using old DNA. *Divers. Distrib.* 14: 343–354.
55. Provan, J., S. Murphy & C.A. Maggs. 2005. Tracking the invasive history of the green alga *Codium fragile* ssp. *tomentosoides*. *Mol. Ecol.* 14: 189–194.
56. Radashevsky, V.I. & C. Olivares. 2005. *Polydora uncinata* (Polychaeta: Spionidae) in Chile: an accidental transportation across the Pacific. *Biol. Invasions* 7: 489–496.

57. Riascos, J.M., N. Guzmán, J. Laudien, M.E. Oliva, O. Heilmayer & L. Ortlieb. 2009. Long-term parasitic association between the boring polychaete *Polydora biocipitalis* and *Mesodesma donacium*. *Dis. Aquat. Organ.* 85: 209–215.
58. Rozbaczylo, N., F. Avilés, M. Herve & M. Godoy. 2007. First report of *Dodecaceria* sp. (Polychaeta: Cirratulidae), in red abalone in Chile. *J. Shellfish Res.* 26: 885–857.
59. Schröder, V. & C.G. De Leaniz. 2011. Discrimination between farmed and free-living invasive salmonids in Chilean Patagonia using stable isotope analysis. *Biol. Invasions* 13(1): 203-213.
60. Sepúlveda, M., I. Arismendi, D. Soto, F. Jara & F. Farias. 2013. Escaped farmed salmon and trout in Chile: Incidence, impacts, and the need for an ecosystem view. *Aquacult. Environ. Interact.* 4: 273–283.
61. Soto, D., F. Jara & C. Moreno. 2001. Escaped salmon in the inner seas, Southern Chile: facing ecological and social conflicts. *Ecol. Appl.* 11: 1750–1762.
62. Stotz, W.B., L. Caillaux & J. Aburto. 2006. Interactions between the Japanese abalone *Haliotis discus hannai* (Ino 1953) and Chilean species: Consumption, competition, and predation. *Aquaculture* 255: 447–455.
63. Tarifeno, E., R. Galleguillos, A. Llanos-Rivera, D. Arriagada, S. Ferrada, C.B. Canales-Aguirre & M. Seguel. 2012. Erroneous identification of the mussel, *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck 1819) as the specie, *Mytilus chilensis* (Hupe 1854) in the Bay of Concepcion, Chile. *Gayana* 76: 167–172.
64. Toro, J.E., J.A. Ojeda, A.M. Vergara, C.G. Castro & A.C. Alcapan. 2005. Molecular characterization of the Chilean blue mussel (*Mytilus chilensis* Hupe 1854) demonstrates evidence for the occurrence of *Mytilus galloprovincialis* in southern Chile. *J. Shellfish Res.* 24(4): 1117-1121.

65. Toro, J.E., P. A. Oyarzun, C. Penaloza, A. Alcapan, V. Videla, J. Tilleria, M. Astorga & V. Martinez. 2012. Production and performance of larvae and spat of pure and hybrid species of *Mytilus chilensis* and *M. galloprovincialis* from laboratory crosses. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 40: 243–247.
66. Vargas, L., P. Quijón & C. Bertrán. 2005. Polychaete infestation in cultured abalone (*Haliotis rufescens* Swainson) in Southern Chile. *Aquac. Res.* 36: 721–724.
67. Villaseñor-Parada, C., E.C. Macaya, L.M. Jara-Rojas & P.E. Neill. 2013. Variación espacial y temporal en la producción de gametangios en la macroalga exótica *Codium fragile* subsp. *tomentosoides* (Chlorophyta: Bryopsidales) en el submareal de Caldera, Chile. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 48: 213–218.
68. Villaseñor-Parada, C. & P.E. Neill. 2011. Distribución espacial de epifitos en el talo de la macroalga introducida *Codium fragile* subsp. *tomentosoides* en el submareal de Caldera. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 46: 257–262.
69. Westfall, K.M. & J.P.A. Gardner. 2010. Genetic diversity of Southern hemisphere blue mussels (Bivalvia: Mytilidae) and the identification of non-indigenous taxa. *Biol. J. Linnean. Soc.* 101: 898–909.
70. Westfall, K.M. & J.P.A. Gardner. 2013. Interlineage *Mytilus galloprovincialis* Lmk. 1819 hybridization yields inconsistent genetic outcomes in the Southern hemisphere. *Biol. Invasions* 15: 1493–1506.
71. Zapata, M., F. Silva, Y. Luza, M. Wilkens & C. Riquelme. 2007. The inhibitory effect of biofilms produced by wild bacterial isolates to the larval settlement of the fouling ascidia *Ciona intestinalis* and *Pyura praeputialis*. *Electron. J. Biotechnol.* 10: 149–159.

CAPITULO 2



MACROALGAS MARINAS EXÓTICAS EN CHILE CONTIENTAL

Basado en:

Villaseñor-Parada C, Pauchard, A Ramírez ME & EC Macaya. Macroalgas exóticas en la costa de Chile continental: patrones espaciales, temporales, taxonómicos y ecológicos. Latin American Journal of Aquatic Research. En revisión.

RESUMEN

En este trabajo proponemos una lista de 16 especies de macroalgas exóticas en la costa de Chile continental, además de otras 3 especies que, siendo nativas a la costa chilena, han sido introducidas en sectores fuera de su rango natural de distribución. Este listado fue realizado depurando catastros publicados con antelación, e incorporando nuevos reportes. La distribución de macroalgas exóticas no es homogénea a lo largo de la costa chilena, sino que se concentra en sectores cercanos a puertos y centros de cultivos. La mayoría de las especies muestran una distribución bastante acotada, y sólo cuatro tienden a invadir (*i.e.* incrementan su rango de distribución a través del tiempo). Sin embargo, considerando que la mayoría de las introducciones son recientes (*i.e.* últimos 60 años), y la amplitud del rango de distribución se relaciona positivamente con el tiempo de residencia de las especies en la costa chilena, sugerimos que algunas de estas especies podrían estar en una etapa de expansión, lo que explicaría su localizada distribución. Respecto a patrones observados a nivel mundial, existe una sobrerrepresentación de macroalgas rojas y subrepresentación de macroalgas pardas. Entre las estrategias de dispersión secundaria se encuentran: la liberación de secciones del talo a la deriva y adhesión a objetos flotantes. Este trabajo no sólo actualiza la información relacionada con macroalgas exóticas en la costa chilena, sino que además permite entender el proceso de invasión de estos organismos, a través del análisis de los patrones descritos en estos sistemas.

Palabras clave: invasión, distribución, vectores, dispersión secundaria, tiempo mínimo de residencia.

1.- INTRODUCCIÓN

Las invasiones en ecosistemas marinos han sido fuertemente estudiadas desde la década de 1980 (Puth & Post 2005, Davidson & Simkanin 2012) pero en Chile aún se sabe poco sobre este proceso (Camus 2005; Castilla *et al.* 2005; Castilla and Neill 2009, Villaseñor-Parada *et al.*[Capítulo 1]). De todas maneras, se reconoce a la introducción de especies como una clara amenaza a la conservación de ecosistemas acuáticos chilenos (Gajardo & Laikre 2003, Camus 2005, Castilla & Neill 2009).

El proceso de invasión se inicia con la introducción (accidental o intencional) de especies exóticas (también llamadas no indígenas o introducidas) fuera de su rango histórico de distribución, de las cuales un subconjunto menor puede incrementar su distribución en la región introducida con el transcurso del tiempo, las que son llamadas especies invasoras (Shigesada & Kawasaki 1997, Richardson *et al.* 2000, Blackburn *et al.* 2011).

Aunque la costa de Chile continental tiene menos reportes de especies exóticas respecto a otras regiones a nivel mundial como Nueva Zelanda, Australia, Estados Unidos, Italia, Francia y Hawái (ver datos de Schaffelke *et al.* 2006), más del 40% de las especies marinas que han sido reportadas como exóticas para Chile corresponden a macroalgas (ver listados de Castilla *et al.* 2005 y Castilla & Neill 2009). Pese a ello, macroalgas marinas exóticas (MME) han sido poco estudiadas, y la cantidad de investigación no es homogénea a lo largo de la costa de chilena, concentrándose en la costa centro-norte y el extremo austral (Villaseñor-Parada *et al.* [Capítulo 1]).

Este trabajo busca hacer una revisión del estado actual del conocimiento respecto a las MME de la costa de Chile continental, la que permita identificar patrones (espaciales, temporales, taxonómicos, ecológicos) que presentan estas especies, así como vacíos en el conocimiento que permitan identificar temas prioritarios para direccionar las futuras investigaciones. Además, considerando las nuevas especies reportadas para la costa de Chile continental, así como el rápido incremento en el uso de nuevas técnicas moleculares (*e.g.* DNA Barcoding) que han ayudado a clarificar la identidad taxonómica de diversas especies de flora marina en la costa del Pacífico sudeste (*e.g.* Boedeker *et al.* 2010; Lindstrom *et al.* 2011; Geoffroy *et al.* 2012; Fraser *et al.* 2013; Boo *et al.* 2014; Lindstrom *et al.* 2015; Yang *et al.* 2015), creemos necesaria una revisión actualizada respecto a que especies de macroalgas deberían ser consideradas como exóticas a la costa chilena.

Por lo tanto, los objetivos del presente trabajo son: 1) generar una lista actualizada de especies de MME para Chile continental; 2) determinar (mediante bibliografía publicada y comunicaciones personales de expertos) la distribución actual de estas especies; e 3) identificar patrones espaciales, temporales, taxonómicos y ecológicos de MME en la costa chilena.

2.- MATERIALES Y MÉTODOS

i) Listado de especies de macroalgas exóticas

A partir de los listados de especies introducidas en sistemas costeros chilenos publicados con antelación (*i.e.* Castilla *et al.* 2005, Castilla & Neill 2009) se procedió a depurar la lista de especies de MME. Se excluyó de dichos listados, los reportes de los cuales se tiene evidencia que las especies fueron mal identificadas, ya sea mediante herramientas moleculares, o bien, una re-identificación taxonómica.

En el listado se incorporaron nuevas especies introducidas basándonos en 13 criterios propuestos con anterioridad por diferentes autores para identificar especies introducidas en sistemas marinos a nivel mundial (Chapman & Carlton 1991, Cranfield *et al.* 1998), el cono sur de América (Orensanz *et al.* 2002, Castilla *et al.* 2005, Moreno *et al.* 2006, Castilla & Neill 2009), y MME a nivel mundial (Ribera & Boudouresque 1995, Boudouresque & Verlaque 2002). Estos criterios fueron:

- a) nuevo reporte en un área,
- b) discontinuidad geográfica en su distribución mundial,
- c) expansión de su rango de distribución en el área invadida desde su punto de introducción siguiendo un patrón lógico (*e.g.* decrecimiento gradual en abundancia desde su punto de introducción, colonización de nuevos sitios siguiendo un patrón espacio-temporal),
- d) distribución muy localizada en la región introducida, restringida al compararla con especies nativas similares,
- e) cercanía a la fuente probable de introducción (*e.g.* puertos, centros de cultivo),
- f) asociación (o dependencia) con otras especies introducidas,
- g) asociación (o dependencia) con actividades antrópicas (*e.g.* coloniza muelles u otros substratos artificiales),
- h) origen evolutivo exótico (*e.g.* ausencia de congéneres en el rango introducido),
- i) tendencia a polutar (al menos estacionalmente),

- j) especies identificadas como exóticas o invasoras en otras partes del mundo,
- k) historias de vida que infieran un alto poder invasor,
- l) variabilidad genética incompleta (producto de efecto fundador) y
- m) Identidad genética entre poblaciones distantes.

ii) Rango de distribución.

Para cada una de las especies de MME se georeferenció cada uno de los reportes obtenidos en la costa de Chile continental. Dichos reportes fueron recopilados a partir de una exhaustiva búsqueda en la literatura publicada (ISI y no ISI), reportes publicados en sitios de internet de alto prestigio y confiabilidad (*e.g.* GBIF, ALGAEBASE), y comunicaciones personales por parte de expertos en cada especie (Tabla 2.1).

La amplitud del rango de distribución en la costa chilena fue estimado para cada especie como el número de unidades administrativas (*i.e.* regiones y provincias políticas) en las que se tienen reportes de su presencia, medida que ha sido utilizada en trabajos anteriores (Arim *et al.* 2006, Pauchard & Shea 2006, Dawson *et al.* 2013, Fuentes *et al.* 2013). Sin embargo, la probabilidad de encontrar una especie exótica incrementa con el tamaño de la región (*e.g.* longitud de costa efectiva, superficie). Para evitar este potencial sesgo, y considerando que la costa de Chile continental (al menos entre Arica y Puerto Montt) es virtualmente una línea recta que abarca 38° de extensión latitudinal (desde los 18° a los 56° de latitud sur) (Camus 2001), dividimos la costa en 37 intervalos de 1° de latitud, y estimamos la amplitud del rango como número de intervalos (*i.e.* entre paralelos) en los que se tiene reportes de las especies de MME. Por último, usamos también el número de ecorregiones biogeográficas marinas identificadas para la costa chilena por Spalding *et al.* (2007) (*i.e.* Humboldtiana, Chile central, Araucana, Chiloense, y Canales y Fiordos). De esta manera, la amplitud del rango de distribución para cada especie fue estimada como: a) número de regiones políticas, b) número de provincias políticas, c) número de intervalos, y d) número de ecorregiones biogeográficas, en los que se tengan previamente reportes de la especie.

Por otra parte, para cada especie se determinó además la amplitud de su rango de distribución a nivel mundial. Para ello se contabilizó el número de unidades biogeográficas

donde se encuentra presente, de acuerdo a los reinos y provincias biogeográficas marinas de Spalding *et al.* (2007). La información de distribución global fue obtenida de ALGAEBASE (Guiry & Guiry 2016).

Por último, para evaluar si las especies con amplia distribución en la costa chilena, corresponden a aquellas con amplia distribución a nivel mundial, se relacionó, mediante análisis de correlación de Spearman, la amplitud de la distribución a nivel regional con la amplitud de la distribución a nivel mundial.

iii) Patrones de MME en la costa chilena.

Para identificar patrones espaciales, se contabilizó el número de MME reportadas por regiones políticas, intervalos y ecorregiones biogeográficas para determinar la distribución de MME en Chile; y la cantidad de estas especies presentes en los reinos y provincias biogeográficas a nivel mundial.

En cuanto a los patrones temporales, se estimó el año de introducción de cada especie basándose en la fecha del primer reporte que hay para cada una de ellas. En la mayoría de los casos se contó con dicha información, pues estos reportes están respaldados con muestras en herbarios, pero en 4 casos se debió asumir el año de introducción como el año de publicación del artículo. El año más probable de introducción y la fuente bibliográfica desde la cual fue obtenida la información se muestra para cada especie en la Tabla 2.1. Mediante correlación de Spearman se relacionó la amplitud del rango en Chile (*i.e.* número de regiones políticas, número de provincias políticas, número de intervalos, número de ecorregiones biogeográficas) y el tiempo mínimo de residencia (*i.e.* cantidad de años desde su introducción).

Para identificar patrones taxonómicos, las especies de MME fueron agrupadas por División y Familia. Nomenclatura taxonómica utilizada fue la propuesta por ALGAEBASE (Guiry & Guiry 2016). Para evaluar si en términos de División, en Chile se observa la misma tendencia que a nivel mundial, se comparó con la información proporcionada en los trabajos de Siguan, (2003) y Williams & Smith (2007).

Para determinar si las familias con más representantes exóticos corresponden a aquellas con más representantes en Chile (*i.e.* el número de especies exóticas es un subconjunto del total de especies en una región), se relacionó mediante correlación de lineal de Pearson el número de especies introducidas con el número de especies nativas a nivel de familia. Los datos de número total de especies por familia en Chile fueron obtenidos desde (Ramírez & Santelices 1991) y ALGAEBASE (Guiry & Guiry 2016). Por último, calculamos el índice de naturalización por familia (F), propuesto por (Rejmánek *et al.* 1991), que estima la proporción de especies introducidas respecto al total de especies de dicha familia en la región ($F = \text{número de especies introducidas en Chile} / \text{total de especies en Chile}$), y que permite identificar familias con alto poder invasor (*i.e.* F tiende a 1) y bajo poder invasor (F tiende a 0).

Finalmente, para identificar patrones ecológicos, las MME en la costa chilena fueron clasificadas en los diferentes grupos funcionales (Crustosas, sifonosas, kelpos, foliosas, filamentosas, y macrófitos corticados) y se comparó con la tendencia a nivel mundial a partir de los datos proporcionados por Williams & Smith (2007). Mecanismos de dispersión en la costa chilena fueron revisados para las especies de las que se tiene información publicada.

3.- RESULTADOS

i) Listado de especies de macroalgas marinas exóticas

a) Depuración de los listados originales

Al revisar los primeros listados de macroalgas exóticas de la costa chilena (Castilla *et al.* 2005, Castilla & Neill 2009), hemos excluido tres especies reportadas para la costa de Antofagasta por (Ramírez 1982). Dos de ellas: *Ahnfeltia gigartinoides* y *Rhodoglossum affine*, fueron propuestas por Castilla *et al.* (2005) y Castilla and Neill (2009) como posibles MME asociadas a eventos de El Niño Southern Oscillation ENSO (*i.e.* “stepping stone”), pero en el caso de *A. gigartinoides* su reporte es dudoso y probablemente mal identificado (ME Ramírez, com. pers.), mientras que *R. affine* en realidad corresponde a una especie del género *Mazzaella*, molecularmente muy cercana a la especie nativa *M. membranacea*, pero muy

distinta de *M. affinis*, especie del hemisferio norte con la que se confundió (M.E. Ramírez, com. pers.).

La especie *Pugetia mexicana*, también fue eliminada, ya que según Clarkston & Saunders (2012) es conocida sólo por su espécimen tipo, pudiendo incluso ser conespecífica con *Pugetia chilensis*, por lo que se hace necesario un análisis más exhaustivo utilizando datos moleculares para aclarar su verdadero estatus taxonómico.

Debido a la reestructuración taxonómica que ha sufrido este último tiempo el orden Bangiales (Sutherland *et al.* 2011), hemos excluido además tres especies del género *Porphyra*: *P. linearis*, *P. pseudolinearis* y *P. torta*, que han sido descritas para el intermareal rocoso de algunas localidades puntuales de la costa de Valparaíso (González 1998, González & Santelices 2003, Muñoz-Muga 2012), ya que una revisión de este género en Chile basada en evidencia molecular ha reorganizado los especímenes de Chile en nuevos géneros y/o especies (Guillemin *et al.* 2016).

Por último, la especie *Schizymenia pacifica* (descrita para la localidad de Navidad al sur del puerto de San Antonio) se diferencia de *S. bandera* (descrita para la costa de Valparaíso) sólo por unos pocos caracteres de morfología interna, por lo que (Hoffmann & Santelices 1997) cuestionan que ambas correspondan a especies diferentes. Según (Ramírez *et al.* 2012) *S. binderi* es conespecífica con *S. dubyi*, una especie recientemente introducida en la costa de Mar del Plata, Argentina, y probablemente introducida también en Chile, por lo que en este trabajo se hará mención a esta especie como *S. binderi*.

Por lo tanto, las especies de macroalgas exóticas en la costa chilena serían:

Codium fragile subsp. *fragile* (Chlorophyta, Codiaceae), macroalga verde originaria del sudeste asiático (Provan *et al.* 2005, 2008). A nivel mundial es reconocida como especie invasora en numerosos ecosistemas marinos (Ribera & Boudouresque 1995, Chapman 1999, Trowbridge 1999, Bégin & Scheibling 2003, Bulleri & Airoidi 2005, Schaffelke *et al.* 2006, Williams & Smith 2007) con expansión transoceánica e interoceánica durante fines del siglo pasado y comienzos de este siglo (Trowbridge 1998, 1999, Mathieson *et al.* 2003). En Chile,

habita ambientes inter y submareales, así como estructuras artificiales, desde el norte de Chile hasta el extremo austral, con una distribución discontinua (Neill *et al.* 2006). Se la ha reconocido como la principal macroalga invasora en sistemas marinos chilenos (Castilla *et al.* 2005), aunque la subespecie *fragile* ha sido confirmada sólo para el norte de Chile, mediante atributos morfológicos (González & Santelices 2004) y moleculares (Provan *et al.* 2005, 2008).

Mastocarpus latissimus (Rhodophyta, Phylloporaceae), macroalga reportada por primera vez, para la costa de Concepción como *Mastocarpus papillatus* (Alveal & Romo 1980, Avila & Alveal 1987). Estudios posteriores basados en análisis moleculares de secuencias de ITS, rbcL y COI han establecido que el material de Chile correspondería a la entidad *M. latissimus* (Lindstrom *et al.* 2011). A nivel mundial esta especie es conocida sólo en el Pacífico de Norteamérica, donde coexiste con otras especies del género (Lindstrom 2008, Lindstrom *et al.* 2011), por lo que su hallazgo en la costa de Chile, en el Pacífico sudeste, constituye el único reporte para el hemisferio sur. Su rango de distribución original en Chile se restringía a alrededor de 98 km de línea de costa, entre la Bahía de Coliumo y el Golfo de Arauco (Avila & Alveal 1987), actualmente se tienen registros de su presencia en varias localidades del centro-sur de Chile, incrementando su rango de distribución aproximadamente 300 km hacia el norte y 600 km hacia el sur (Macaya *et al.* 2013). Se cree que su introducción ocurrió durante de la década de 1970 mediante barcos carboníferos (Castilla *et al.* 2005).

Schottera nicaeensis (Rhodophyta, Phylloporaceae), macroalga de amplia y muy disjunta distribución mundial que incluye el Atlántico noreste, el Mediterráneo, el sur de África, la costa del sur de Australia y Tasmania (Guiry & Guiry 2016). En Chile habita en el intermareal bajo y submareal somero de numerosas localidades a lo largo de la costa (Hoffmann & Santelices 1997). Fue reportada por primera vez al sur del puerto de San Antonio (Santelices *et al.* 1989), y originalmente fue descrita sólo para la costa de Chile central entre Los Vilos y Concepción (Santelices *et al.* 1989, Hoffman & Santelices, 1997). Sin embargo, reportes recientes muestran una significativa expansión en la costa chilena, extendiendo el rango de distribución hasta Antofagasta por el norte (Vásquez *et al.* 2001) y Chiloé por el sur (Villaseñor-Parada *et al.* 2014).

Prionitis lyalli forma *gladiata* (Rhodophyta, Halymeniaceae), es una especie nativa de la costa del Pacífico Noreste (*i.e.* British Columbia, California, Sonora), de la cual se han reconocido siete variedades, las que Gabrielson, (2008), basado en evidencia molecular, ha asignado como sinónimos de la especie *P. sternbergii*. En Chile, sólo se había reportado la presencia de *P. lyalli* forma *gladiata* en el submareal somero y expuesto de algunas localidades de la costa centro-sur, pero según Calderón & Ramírez, (2009) podría corresponder a una unidad taxonómica diferente, basado en atributos morfológicos característicos de la forma *gladiata*, tanto en su rango de origen (*i.e.* California) como introducido (*i.e.* Chile). En este trabajo como *P. lyalli* se hará referencia a *P. lyalli* forma *gladiata*.

Polysiphonia morrowii (Rhodophyta, Rhodomelaceae) es una especie nativa de Corea (Kim *et al.* 1994) introducida en el extremo sur de Chile (Kim *et al.* 2004), y que en los últimos años ha sido introducida además en localidades del Mediterráneo (Curiel *et al.* 2002, Erduğan *et al.* 2009), Atlántico Norte (Geoffroy *et al.* 2012), Nueva Zelanda (D'Archino *et al.* 2013) y recientemente en la costa centro-sur de Argentina (Raffo *et al.* 2014), lo que evidencia una creciente expansión a nivel mundial en un tiempo relativamente corto. En Chile, esta especie ha sido reportada sólo para Punta Arenas (Kim *et al.* 2004).

Schimmelmannia plumosa (Rhodophyta, Acrosymphytaceae), macroalga roja que se encuentra en el intermareal bajo adherida a rocas y en pozas profundas, en unas pocas localidades de Chile central (Santelices & Abbott 1978, Ramírez & Santelices 1991, Hoffmann & Santelices 1997), aunque también hay reportes de esta especie en otras localidades de la costa centro-sur (EC Macaya, com. pers.), por lo que en Chile presenta una distribución altamente disjunta. A nivel mundial, se encuentra en varias localidades del Pacífico Norte (*e.g.* Japón, Corea, Oregon y California), siendo Chile el único lugar en el que está presente en el hemisferio sur (Guiry & Guiry 2016).

Schizymenia dubyi (Rhodophyta, Schizymeniaceae) es una especie nativa de la costa del Pacífico Norte, que en Chile muestra una distribución altamente disjunta, siendo reportada para Valparaíso, Navidad y Punta Arenas (Ramírez & Rojas 1988, Ramírez & Santelices 1991, Hoffmann & Santelices 1997). Habita en pozas intermareales poco profundas en

sectores muy expuestos al oleaje (Ramírez & Rojas 1988), y a nivel mundial ha sido recientemente introducida a Argentina (Ramírez *et al.* 2012).

Scytosiphon tenellus (Ochrophyta, Scytosiphonaceae) macroalga café, originaria de Japón. En Chile se encuentra reportada sólo para tres localidades de la costa de Chañaral (Camus *et al.* 2005, Medina *et al.* 2005, Contreras *et al.* 2007), las que se caracterizan por tener baja riqueza de especies producto de la contaminación por relaves mineros que provocan altas concentraciones de cobre (Medina *et al.* 2005), las que esta especie es capaz de tolerar (Camus *et al.* 2005, Contreras *et al.* 2007), permitiéndole alcanzar una alta cobertura (entre 25 y 53%), convirtiéndose en la especie dominante de los sistemas intermareales medio y bajo (Medina *et al.* 2005).

b) Nuevas especies exóticas

Basados en 15 criterios para identificar especies introducidas en sistemas marinos (ver. Sección Materiales y Métodos), propuestos por diferentes autores (Chapman & Carlton 1991, Ribera & Boudouresque 1995, Cranfield *et al.* 1998, Boudouresque & Verlaque 2002, Orensanz *et al.* 2002, Castilla *et al.* 2005, Moreno *et al.* 2006, Castilla & Neill 2009) proponemos otras ocho especies de macroalgas para ser consideradas como introducidas en la costa chilena, y estas son:

Asparagopsis armata (Rhodophyta Bonnemaisoniaceae), especie nativa de Australia y Nueva Zelanda (Andreakis *et al.* 2004), donde fue descrita por primera vez por Harvey en 1855 (Guiry & Guiry 2016). En Chile, el primer reporte de esta especie fue hecho por Santelices & Abbott (1978) como un nuevo reporte para la flora algológica local (muestra fue colectada en 1965 en Iquique). Además, se ha observado una creciente expansión en su rango de distribución, que originalmente estaba descrito sólo para algunas localidades del norte de Chile (*i.e.* Iquique, Antofagasta y Coquimbo; Ramírez & Santelices 1981, Santelices 1989), siendo reportada años más tarde en la Isla de San Ambrosio (Ramírez *et al.* 1993), y posteriormente en Caldera y la costa de Valparaíso (Ramírez *et al.* 2007), lo que evidencia una expansión hacia el sur. En los lugares donde habita presenta una gran abundancia, y en el norte de Chile, su fase alternativa (tetraesporofítica) *Falkenbergia hildenbrandii* puede generar

proliferaciones masivas que son confundidas con “mareas rojas” (Ramírez *et al.* 2008a). Esta especie ha sido introducida en diferentes lugares del mundo (Ribera & Boudouresque 1995; Siguan 2003, Ní Chualáin *et al.* 2004; Andreakis *et al.* 2007; Schaffelke & Hewitt 2007; Williams & Smith 2007), siendo reconocida como peste en el Mediterráneo (Kraan & Barrington 2005), donde prolifera masivamente en invierno (100% de cobertura), pero está virtualmente ausente el resto del año (Ribera & Boudouresque 1995). En Chile, el único impacto económico reportado es sobre el turismo, a raíz de las varazones tras floraciones masivas en las playas de Tongoy (Ramírez *et al.* 2008a). Estudios recientes han detectado compuestos antimicrobiales en el talo de *A. armata*, que podrían ser potencialmente utilizados (Pinteus *et al.* 2015).

Hypnea spicifera (Rhodophyta, Cystocloniaceae), macroalga roja, reportada por primera vez para el Pacífico sudeste por Ramírez, (1982) en Antofagasta, basado en muestras colectadas en 1980. Si bien, no hay datos moleculares que respalden la identidad taxonómica del material colectado en Chile, análisis morfológicos sustentan el reporte. En Antofagasta se ha observado como el sistema rizoidal postrado le permite propagarse rápidamente cubriendo gran parte del substrato rocoso, llegando a ser una de las especies dominantes de la zona intermareal baja (Ramírez 1982). Se ha observado también hacia el norte, en las costas de Arica e Iquique hasta el Perú (M.E. Ramírez, com. pers.), y hacia el sur, en el submareal de Huasco (Vásquez *et al.* 2001) e intermareal de Chañaral de Aceituno y Punta Choros (E.C. Macaya com. pers.), donde, a diferencia de lo que se observa en Antofagasta, presenta baja cobertura y abundancia. A nivel mundial, su distribución es amplia y muy disjunta (Ramírez & Santelices 1981, Ramírez 1982, Guiry & Guiry 2016), siendo reconocida como invasora en el Mediterráneo (Siguan 2003, Williams & Smith 2007).

Neosiphonia harveyi (Rhodophyta, Rhodomelaceae), macroalga de origen asiático y amplia distribución a nivel mundial (McIvor *et al.* 2001, Mathieson *et al.* 2008), reportada por primera vez para Chile por Ramírez & Rojas, (1988) como *Polysiphonia mollis* en Coquimbo. Posteriormente Leonardi *et al.* (2006) la reportan como epífita sobre *Gracilaria chilensis* en centros de cultivo de Caldera, y Villaseñor-Parada & Neill (2011) como epífita sobre *Codium fragile* subsp. *fragile*, en la misma localidad, pudiendo ser observada también colonizando directamente sustratos rocosos (Neill 2007). En *C. fragile* es el epifito más conspicuo

(Villaseñor-Parada & Neill 2011), tal como ocurre en otras localidades donde ambas especies han sido introducidas (*e.g.* Trowbridge 1998, 1999, Bégin & Scheibling 2003, Mathieson *et al.* 2003, 2008, Jones & Thornber 2010). *N. harveyi* es considerada una especie invasora en numerosos ecosistemas alrededor del mundo, incluyendo el Mediterráneo, y la costa noreste y noroeste del Atlántico (Ribera & Boudouresque 1995, Siguan 2003, Schaffelke & Hewitt 2007, Williams & Smith 2007), y aunque en Chile no hay trabajos respecto a su fenología, al menos en el hemisferio norte se han reportado proliferaciones masivas ocasionales, en ciertos periodos del año (Maggs & Stegenga 1999, Harris & Tyrrell 2001).

Polysiphonia brodiaei (Rhodophyta, Rhodomelaceae), reportada por primera vez para el Pacífico sudeste por Bustamante & Ramírez, (2009) en las cercanías de Puerto Montt, en lugares con intenso tráfico marítimo tanto de embarcaciones comerciales como turísticas. Se han encontrado ejemplares masculinos, cistocárpicos y tetraspóricos (Bustamante & Ramírez 2009). A nivel mundial es de amplia y disjunta distribución mundial (Guiry & Guiry 2016), y es reconocida como invasora en diversos lugares como Australia, Nueva Zelanda, Pacífico Noreste, Atlántico noreste y Japón (Siguan 2003, Williams & Smith 2007).

Polysiphonia isogona (Rhodophyta, Rhodomelaceae), reportada por primera vez para el Pacífico sudeste en Puerto Montt y Chiloé, por Bustamante & Ramírez, (2009), en lugares cercanos a intenso tráfico marítimo, así como también sobre estructuras utilizadas en el cultivo de moluscos exóticos. A nivel mundial es de disjunta distribución (Guiry & Guiry 2016).

Scytosiphon gracilis (Ochrophyta, Scytosiphonaceae), macroalga café presente en el Pacífico norte (Sudeste asiático, Baja California), y que en Chile se encuentra presente en algunas localidades de la costa centro-sur. Fue reportada por primera vez en el Pacífico Sudeste por Contreras *et al.* (2007) como una especie críptica comúnmente confundida con *S. lomentaria*, especie morfológicamente muy similar, que a diferencia de *S. gracilis*, se encuentra presente en casi toda la costa chilena. Análisis moleculares (ITS1 e ITS2) sustentan una introducción desde Corea debido a la alta similitud en las secuencias (Contreras *et al.* 2007). Análisis en laboratorio han demostrado la capacidad de esta especie para tolerar altas concentraciones de cobre, al igual que su congénere *S. tenellus*, sin embargo no se encuentra presente en la costa norte de Chile (donde las comunidades son muy pobres en especies

producto de la contaminación cuprífera), lo que Contreras *et al.* (2007) atribuyen más bien a efectos históricos que a restricciones ambientales.

Ulva australis (Chlorophyta, Ulvaceae), macroalga verde de amplia y disjunta distribución mundial (Guiry & Guiry 2016), reportada recientemente para el Pacífico sudeste por (Melton *et al.* 2014) a partir de análisis moleculares basados en secuencias de los marcadores *rbcL* y *tufA*, que muestran una alta similitud con ejemplares del Pacífico templado noreste. Aunque su reporte es reciente, lo más probable es que lleve mucho más tiempo en nuestras costas sin haber sido detectada antes. En Chile se encuentra, al menos, en la costa de Antofagasta y Concepción (Melton *et al.* 2014), aunque una búsqueda más exhaustiva podría clarificar mejor su rango de distribución. Ocasionalmente se reportan durante el verano importantes varazones de *Ulva* spp. en balnearios de la costa de Concepción (*e.g.* Dichato), afectando significativamente la actividad turística (Ohno *et al.* 2003). A pesar del impacto local que generan estas proliferaciones masivas, se desconoce la identidad específica de las especies involucradas, por lo que no se descarta que *U. australis* constituya una parte importante de dichas varazones. A nivel mundial, se han reportado múltiples introducciones de esta especie en la península ibérica (Couceiro *et al.* 2011).

Porphyra mumfordii (Rhodophyta, Bangiaceae), macroalga conocida sólo para la costa del Pacífico noreste, hasta que Muñoz-Muga *et al.* (2015) y Guillemín *et al.* (2016) la reportaron para la costa centro-sur de Chile continental. Guillemín *et al.* (2016) sugieren una reciente introducción, basado en la identidad genética entre poblaciones de la costa chilena y la costa del Pacífico noreste; y la ausencia en el hemisferio sur, de especies estrechamente relacionadas (especies hermanas) como *P. umbilicalis* y *P. linearis*, presentes en el Atlántico Norte (Mols-Mortensen *et al.* 2012). En Chile, ha sido reportada en Montemar (Muñoz-Muga *et al.* 2015), y en localidades entre el sur de la región de la Araucanía y el norte de Chiloé (Guillemín *et al.* 2016). En Montemar se encuentra presente en los tres niveles del intermareal, con una alta variación morfológica (Muñoz-Muga *et al.* 2015). Si bien su ocurrencia en las costas del Pacífico sudeste ha sido reportada recientemente, el real tiempo de residencia en estos sistemas se desconoce, considerando lo difícil que es identificar especies del complejo *Porphyra-Pyropia* basándose en atributos exclusivamente morfológicos.

c) Especies nativas de la costa chilena, que han sido introducidas fuera de su rango histórico de distribución.

En nuestra revisión hemos encontrado 3 especies de macroalgas que siendo nativas de Chile ahora han ampliado su distribución costera, probablemente por el transporte humano. *Gracilaria chilensis* (Rhodophyta, Gigartinales) es una especie que ha sido transferida de una región a otra para propósitos de acuicultura in situ, los que han sido emprendidos a gran escala, alterando significativamente el rango de distribución original de esta especie en la costa chilena (Santelices 1989, Bellorín & Oliveira 2001, Guillemín *et al.* 2008, 2014, Castilla & Neill 2009). Por otra parte, la macroalga *Ceramium stichidiosum* (Rhodophyta, Ceramiales), que históricamente había sido reportada para la costa centro-sur de Chile, ha sido dada a conocer como epífita en algunas “lugas” en el estrecho de Magallanes (extremo sur de Chile) mostrando una alta discontinuidad geográfica (Mansilla *et al.* 2006). Por último, la macroalga *Antithamnionella ternifolia* (Rhodophyta, Ceramiales), cuya distribución en Chile se limitaba al estrecho de Magallanes (Ramírez & Santelices 1991), ha sido encontrada más recientemente en Concepción (E.C. Macaya com. pers.), Quintay (Ramírez *et al.* 2008b), y las localidades de Coquimbo, Huasco y Antofagasta (Vásquez *et al.* 2001).

A pesar que estas especies también constituyen casos de introducciones biológicas, para los análisis del rango de distribución y la identificación de patrones (espaciales, temporales, taxonómicos, ecológicos) que hacemos a continuación, no han sido consideradas, ya que su doble estatus (*i.e.* nativa y exótica) en la costa chilena podría provocar sesgos en la interpretación de los resultados.

ii) Rango de distribución

a) Amplitud del rango de distribución en Chile

No todas las especies de MME en Chile, presentan la misma amplitud de su rango de distribución (Fig. 2.1). La mayoría de ellas (75%) presentan un rango muy acotado (*i.e.* ≥ 5 intervalos; Fig. 2.1c), en algunos casos restringido a unas pocas localidades puntuales y cercanas (*e.g.* *S. tenellus*, *S. gracilis*, *P. morrowii*, *P. brodiaei*, *P. isógona*), o bien presentan

una distribución muy disjunta, siendo reportada en varias regiones políticas, pero en pocos intervalos (e.g. *H. spicifera*, *N. harveyi*, *S. dubyi*, *P. mumfordii*). Sólo *C. fragile* subsp. *tomentosoides*, *S. nicaeensis*, *A. armata* y *M. latissimus* muestran rangos de distribución más amplios (Fig. 2.1).

b) Amplitud del rango de distribución mundial

A nivel mundial, *A. armata* es la macroalga más ampliamente distribuida, siendo reportada en 10 de los 12 reinos biogeográficos identificados por (Spalding *et al.* 2007). Por el contrario, el 40% de las especies (e.g. *M. latissimus*, *P. mumfordii*, *P. lyalli*, *S. plumosa*, *S. gracilis* y *S. tenellus*) poseen una distribución mundial más acotada, restringida al Pacífico Norte Templado, además de la costa chilena. Ninguna de las correlaciones entre el rango de distribución a nivel mundial (número de reinos y provincias biogeográficas) y el rango de distribución en Chile (número de regiones políticas, número de intervalos, número de ecorregiones biogeográficas) resultaron ser significativas, por lo que especies con amplia distribución a nivel mundial no necesariamente tienen una amplia distribución en Chile (Fig. 2.2).

iii) Patrones en la costa chilena

a) Patrones espaciales

La distribución de MME no es homogénea a lo largo de la costa chilena, siendo las regiones con alta actividad acuícola (e.g. X Región del Los Lagos) o portuaria (e.g. V Región de Valparaíso y VIII Región del Biobío) las que presentan mayor cantidad de MME reportadas (Fig. 2.3a). De hecho, la mayoría de los reportes se concentran en zonas con intensa actividad de cultivos de moluscos exóticos (e.g. *Crassostrea gigas*), como Chiloé y Puerto Montt (entre 41° y 43°), o con importantes complejos portuarios como Valparaíso, San Antonio y Ventanas (entre los 32° y 34°), o Talcahuano, San Vicente, Lirquén y Coronel (entre los 36° y 38°) (Fig. 2.3b). La mayoría de los reportes de MME han sido en las ecorregiones Chile central, Araucana y Chiloense, mientras la ecorregión de los Canales y Fiordos es donde menos especies de macroalgas exóticas han sido reportadas (Fig. 2.3c).

Muy pocas de las MME de Chile se encuentran en regiones biogeográficas tropicales o frías, la mayoría se encuentra mas bien en regiones templadas. Trece de las dieciséis especies de MME en Chile se encuentran presentes en el Pacífico norte templado (Fig. 2.4a), particularmente en las provincias biogeográficas Pacífico noroeste templado frío y Pacífico noreste templado frío (Fig. 2.4b). Varias especies se encuentran presentes también en el Atlántico norte templado y en Australasia Templada (Fig. 2.4a).

b) Patrones temporales

La gran mayoría de las introducciones son relativamente recientes (*i.e.* últimos 60 años) (Fig. 2.5), y sólo dos especies han sido introducidas previo a 1900 (Tabla 2.1). Nuestros resultados muestran una correlación positiva entre el tiempo mínimo de residencia (*i.e.* cantidad de años desde la introducción) y la amplitud del rango de distribución (número de regiones políticas, número de intervalos entre paralelos, número de ecorregiones biogeográficas) (Fig. 2.5), es decir, MME con mayor rango de distribución son las que tienen un mayor tiempo de residencia en la costa chilena.

c) Patrones taxonómicos

Respecto a las tendencias observadas a nivel mundial (Siguan 2003, Williams & Smith 2007), en Chile, existe una sobrerrepresentación de macroalgas rojas y una subrepresentación de macroalgas pardas (Fig. 2.6a).

Especies de MME pertenecen a once familias taxonómicas, la mayoría de ellas (ocho de once) tienen sólo un representante exótico, siendo la familia Rhodomelaceae la que concentra la mayor cantidad de especies de macroalgas introducidas ($n= 4$ spp.; Fig. 2.6b). Existe una correlación positiva entre el número de especies de MME y el número total de especies reportadas para Chile, a nivel de familia (Fig. 2.6c), sugiriendo que las familias con más especies de MME (*e.g.* Rhodomelaceae, Phylloporaceae, Scytosiphonaceae) corresponden a las más representadas en la costa chilena, y no a familias con alto poder invasor. De hecho, al analizar los valores del índice de naturalización por familia (F) (*i.e.*

proporción de especies exóticas respecto al total de especies de la región, Rejmánek *et al.* 1991), observamos que para la familia Rhodomelaceae el F es cercano a 0 (Fig. 2.6d), ya que, si bien es la que más representantes exóticos tiene en la costa chilena, también es una de las más representadas en la flora marina local (*c.a.* de 40 especies; Fig. 2.6b). Por otra parte, el F de las familias Schizymeniaceae y Acrosymphytaceae es 1 (Fig. 2.6d), ya que las únicas especies de dichas familias que han sido reportadas para Chile (*i.e.* *Schizymenia dubyi* y *Schimmelmannia plumosa* respectivamente) corresponden a especies exóticas.

d) Patrones ecológicos

Respecto a las formas de vida, a diferencia de lo observado a nivel mundial (en donde la mayoría de las MME corresponden a macrófitos corticados; Williams & Smith 2007), en Chile la morfología laminar es la dominante (Fig. 2.7), y sólo *A. armata* es un macrófito corticado en su fase haploide. No hay reportes de hueros invasores, y las formas de vida filamentosas son las únicas que mantienen la proporción observada a nivel mundial (Fig. 2.7).

Por otra parte, de acuerdo a la información disponible para Chile, hemos identificado dos tipos de mecanismos de dispersión secundaria (*i.e.* posterior a la introducción) que utilizan las especies de macroalgas exóticas para su propagación en la costa chilena, y corresponden a la liberación de material reproductivo a la deriva, y la adhesión a objetos flotantes (“rafting”).

En el primer caso, diferentes tipos de material reproductivo pueden ser utilizados como unidades dispersantes, como por ejemplo: utrículos y fragmentos altamente reproductivos del talo de *C. fragile* (Villaseñor-Parada & Neill 2011, Gonzalez *et al.* 2014), láminas y papilas en *M. latissimus* (Oróstica *et al.* 2012) y ramas especializadas en *A. armata* (Ramírez *et al.* 2007).

Respecto al “rafting” como mecanismo de dispersión, trabajos realizados en Chile, reportan la presencia de varias especies exóticas (*e.g.* *A. ternifolia*, *A. armata*, *C. fragile*, *M. latissimus*, *P. morrowii*, *S. plumosa*, *S. nicaeensis*), adheridas a plásticos (Astudillo *et al.* 2009) o macroalgas a la deriva (Macaya *et al.* 2016).

4.- DISCUSIÓN

Los resultados de este trabajo entregan una lista actualizada de las especies de MME en la costa de Chile continental, así como una descripción de los patrones espaciales, temporales, taxonómicos y ecológicos que presentan en estos sistemas.

i) ¿Subestimación de la cantidad de MME en la costa de Chile continental?

En el primer catastro de especies exóticas realizado por Castilla *et al.* (2005) se reportaron 12 especies de MME, posteriormente Castilla & Neill, (2009) elevan ese número a 15. En nuestro trabajo, tras la depuración varios reportes mal identificados, y la incorporación de nuevos casos, identificamos 19 MME, cantidad similar a la reportada en otras costas a nivel mundial (*e.g.* Francia = 21 spp., Italia = 32 spp., Mar del Norte = 20 spp., Hawái = 21 spp., Nueva Zelanda = 19 spp., Estados Unidos = 24 spp.; datos obtenidos desde Schaffelke *et al.* 2006).

Sin embargo, si consideramos la extensión de la costa de Chile continental y el gradiente latitudinal a lo largo de esta (Camus 2001), el número de MME en Chile, estandarizado por la cantidad de costa efectiva, es menor a la reportada en otras regiones a nivel mundial. Castilla & Neill, (2009) sugieren que las condiciones oceanográficas de la costa chilena (*e.g.* sistema de corrientes de Humboldt, surgencias, zonas de mínimo oxígeno, etc.) generan una barrera natural para la introducción de especies exóticas (MME inclusive), permitiendo que sea más prístina al compararla con otras costas a nivel mundial.

No obstante, algunos trabajos (*e.g.* Costello & Solow 2003, McGeoch *et al.* 2010) sugieren que la cantidad de especies exóticas reportadas por país no depende sólo de factores naturales, sino que además se encuentra positivamente relacionada con la cantidad de información disponible y el desarrollo del país. En nuestro caso, en sectores de la costa de Chile continental donde no hay reportes de MME, como parte de la costa del norte grande y la Patagonia (Fig. 2.3), la cantidad de información relacionada con especies marinas exóticas (macroalgas inclusive) es virtualmente inexistente (Villaseñor-Parada *et al.* [Capítulo 1]). Por lo tanto, la cantidad de MME reportadas para la costa de Chile continental podría estar

subestimada, y la menor cantidad de reportes comparada con otras costas podría corresponder a un artefacto y no a un fenómeno natural.

Por ejemplo, hay una macroalga de la familia Halymeniaceae que a pesar de haber sido introducida en la costa chilena, no la hemos incluido en nuestro listado, debido a que aún no conocemos su identidad taxonómica. Esta macroalga ha sido introducida en un lugar muy puntual de la costa de Valparaíso, y en un principio, basado en atributos morfológicos, fue identificada como *Grateloupia intestinalis* por Collantes & Muñoz-Muga, (2009), pero análisis moleculares recientes indican que es un taxón diferente, aún no identificado (M Calderón, com. pers.).

Además, el uso de nuevas herramientas moleculares como el DNA Barcoding ha permitido, entre otras cosas, identificar el real estatus taxonómico de numerosos taxa que habían sido mal identificados (Pečnikar & Buzan 2014), y en el caso de la costa chilena, la re identificación de varias especies de macroalgas ha permitido encontrar una alta similitud en las secuencias genéticas con especies de la costa neozelandesa y australiana. Por ejemplo, *Gracilaria chilensis* es una macroalga que hasta hace poco se consideraba endémica de la costa chilena, sin embargo trabajos moleculares han determinado que esta macroalga es originaria de Nueva Zelanda, desde donde colonizó la costa chilena vía rafting, hacia fines del último periodo glacial (Guillemin *et al.* 2014).

Similitud genética entre poblaciones de Chile y Oceanía ha sido encontrada también en otros casos como *Wittrockiella lyallii* (Boedeker *et al.* 2010), *Bostrychia intricata* (Fraser *et al.* 2013) y *Capreolia implexa* (Boo *et al.* 2014). Todos estos casos sugieren una dispersión de las especies desde Oceanía hacia Chile, pero basados en las características biológicas de las especies en cuestión, y la falta de asociación entre dichas especies y vectores antrópicos (*e.g.* adhesión a cascos de barcos), diferentes autores (Boedeker *et al.* 2010, Fraser *et al.* 2013, Boo *et al.* 2014, Guillemin *et al.* 2014, Macaya *et al.* 2016) sugieren mecanismos de dispersión a larga distancia relacionados con la adhesión a objetos flotantes (*i.e.* “rafting”) como el mecanismo más probable de dispersión. Aunque no hemos incluido estos casos en nuestro listado, consideramos que deberían ser evaluados para determinar si su arribo a las costas

chilenas corresponde realmente a procesos de “dispersión natural”, o bien corresponden a una introducción favorecida por vectores antrópicos.

ii) Especies nativas introducidas fuera de su rango natural de distribución

De las 19 especies que identificamos como exóticas, 3 corresponden a introducciones de especies nativas a la costa chilena, pero fuera de su rango natural de distribución. Usualmente los rangos naturales de distribución de las especies no coinciden con los límites políticos, por lo que en países como Chile, cuya costa se extiende por más de 38 grados de latitud (Camus 2001), es posible encontrar una gran variedad de unidades biogeográficas (Camus 2001, Spalding *et al.* 2007). Por esta razón, especies nativas a cierta región, pueden ser introducidas (intencional o accidentalmente) en regiones donde no se distribuyen naturalmente, lo que corresponde a un tipo especial de introducción (Bellorín & Oliveira 2001, Siguan 2003, Camus 2005, Castilla & Neill 2009). En sistemas terrestres, esto puede ser más evidente, como la introducción de ciertas plantas nativas a Chile continental en islas oceánicas de ultramar (*e.g.* *Aristotelia chilensis* y *Ugni molinae* en el archipiélago de Juan Fernández, Greimler *et al.* 2002).

De los tres casos que exponemos en este trabajo, destacamos la introducción de la macroalga *Antithamnionella ternifolia*, cuya primera descripción fue realizada desde el Cabo de Hornos en el extremo sur de Chile (Lyle 1922), y cuya distribución se encontraba restringida al extremo austral (Ramírez & Santelices 1991). Con el tiempo se reportó la introducción de esta macroalga en otras regiones a nivel mundial como el Atlántico europeo (Maggs & Hommersand 1993), el Mediterráneo (Ribera & Boudouresque 1995, Boudouresque & Verlaque 2002), y Australia y Nueva Zelanda (Nelson & Maggs 1996, Cranfield *et al.* 1998). En Chile, Ramírez *et al.* (2008b) la reportan en Quintay, y Vásquez *et al.* (2001) en sistemas submareales del norte de Chile (Husco, Coquimbo y Antofagasta), por lo que junto con invadir sistemas costeros de otros países, ha invadido también sectores de la costa chilena.

En algunos casos, la introducción no es fortuita sino intencional, como *Gracilaria chilensis* en la costa norte de Chile, cuyo rango de distribución ha sido altamente intervenido producto de la masificación de su cultivo en praderas naturales (Castilla & Neill 2009). El

escape de ejemplares de esta especie desde centros de cultivos, sumado a su capacidad de propagación vegetativa, ha favorecido la formación de poblaciones naturales sin intervención humana directa (Guillemin *et al.* 2008, 2014, Castilla & Neill 2009).

iii) ¿Pocas especies invasoras o especies en proceso de invasión?

La mayoría de las MME presentan una distribución acotada, o muy disjunta. Sólo cuatro de ellas (*C. fragile*, *A. armata*, *M. latissimus* y *S. nicaeensis*) muestran rangos de distribución más amplios. (Castilla & Neill 2009) consideran que, de todas las especies marinas exóticas en la costa chilena, sólo la anémona *Anemonia alicemartinae* se comporta como invasora (*i.e.* existe evidencia de un incremento en su distribución en el rango invadido a través del tiempo, sensu Shigesada & Kawasaki 1997, Richardson *et al.* 2000, Blackburn *et al.* 2011). Sin embargo, en nuestra revisión hemos encontrado evidencia del incremento en el rango de distribución a través del tiempo en las cuatro MME mencionadas (*e.g.* *C. fragile tomentosoides*, Neill *et al.* 2006; Madariaga *et al.* 2014; *Asparagopsis armata*; Ramírez *et al.* 2007; *Mastocarpus latissimus*, Macaya *et al.* 2013 y *Schottera nicaeensis* Villaseñor-Parada *et al.* 2014. No obstante, proliferación y/o monopolización del sustrato no ocurre en todo el rango de distribución, sino más bien en sectores muy particulares (*e.g.* *C. fragile* en el norte chico, Neill *et al.* 2006; *A. armata* en el norte grande, Ramírez *et al.* 2008a; *M. latissimus* en la costa de Concepción, Macaya *et al.* 2013), y en el caso de *S. nicaeensis*, si bien es bastante frecuente a lo largo de la costa chilena, no es muy abundante en los sitios donde está presente, constituyendo un caso especial de invasión (Villaseñor-Parada *et al.* 2014).

De acuerdo a la Fig. 2, especies de MME con amplia distribución mundial (que podría ser indicador de un amplio rango de tolerancia ambiental), no necesariamente tienen una amplia distribución en la costa chilena. Nosotros creemos que la ausencia de correlación se debe a efectos históricos, considerando que, la mayoría de las introducciones son recientes (*i.e.* últimos 60 años; Tabla 2.1, Fig. 2.5), y además, especies con mayor tiempo de residencia en la costa chilena son las que presentan una mayor amplitud en el rango de distribución (Fig. 2.5). Por lo tanto, muchas de las especies de MME podrían encontrarse en proceso de expansión. En la costa de Chile, la existencia de sitios idóneos para el establecimiento de

MME, aún no colonizados por estas, apoyan esta hipótesis (Villaseñor-Parada *et al.* [Capítulo 4]).

iv) Efectos de MME sobre aspectos económicos

Efectos negativos de MME sobre actividades económicas han sido reportados sólo para algunas especies. Por ejemplo, en el norte de Chile, *C. fragile* afecta negativamente el rendimiento en la extracción de macroalgas desde centros de cultivo (Neill *et al.* 2006) y es componente importante del “fouling” en estructuras utilizadas en cultivos de moluscos (Astudillo *et al.* 2009). Floraciones masivas de la fase alterna de *A. armata* afecta el turismo al ensuciar balnearios en el norte de Chile (Ramírez *et al.* 2008a), mientras que en la costa central, efectos similares generan floraciones masivas de *Ulva* sp. (Ohno *et al.* 2003), y aunque se desconoce la identidad específica, no se descarta que especies exóticas como *U. australis* sean componentes importantes en dichas varaciones. Evaluación experimental de potenciales efectos que podrían provocar el resto de las especies sería de gran importancia, considerando que usualmente los impactos de macroalgas invasoras no son inmediatos, sino que aparecen después de un tiempo (Siguan 2003), y el costo económico de la introducción de este tipo de organismos usualmente es precedido por un costo social y ecológico (Williams & Smith 2007).

Sin embargo, algunas especies como *H. spicifera* y *M. latissimus* podrían ser utilizadas como potencial fuente de carragenano (Ramírez 1982, Buschmann *et al.* 2001), mientras que *P. mumfordii*, debido a su alta concentración de aminoácidos, podría ser extraída como “nori” para el consumo humano (Kusumo 1993), o bien, la presencia de compuestos antimicrobiales en el talo de *A. armata*, podrían ser potencialmente utilizados (Pinteus *et al.* 2015). A pesar del positivo impacto que estas especies de MME podrían tener en actividades económicas, no ha habido un interés en la explotación de estos recursos, ni de estudiar el posible uso de otras especies de MME.

v) Patrones espaciales

El número de macroalgas reportadas por región no es homogéneo a lo largo de Chile, ya que regiones que concentran alta actividad portuaria (*e.g.* Valparaíso, Biobío) y acuícola (*e.g.* Los Lagos) reportan mayor cantidad de macroalgas exóticas (Fig. 2.3). Si bien en Chile no existen trabajos que infieran vectores de introducción, a nivel mundial se ha observado que el transporte mediante la incrustación en cascos de barcos y actividades asociadas al cultivo de moluscos exóticos, son los principales medios de introducción para MME (Williams & Smith 2007, Hewitt *et al.* 2008), y nuestros resultados apoyan, de manera indirecta, esta idea. De hecho, muchas de las macroalgas exóticas a Chile, se encuentran en regiones biogeográficas con las cuales Chile mantiene relaciones comerciales mediante intenso tráfico marítimo (*e.g.* China y Japón, en el Pacífico templado noroeste; California, en el Pacífico templado noreste). De acuerdo con (Williams & Smith 2007), la mayoría de las especies de macroalgas introducidas a nivel mundial tienen su rango nativo en el Pacífico Noroeste (*e.g.* Japón, Corea), y de las especies exóticas en Chile, basado en evidencia molecular, se sabe que *P. morrowii*, *S. tenellus* y *S. gracilis* fueron introducidas desde esa región (Kim *et al.* 2004, Camus *et al.* 2005, Contreras *et al.* 2007), y probablemente también *N. harveyi* y *C. fragile*, nativas de dicha región (McIvor *et al.* 2001, Provan *et al.* 2005, 2008). Pero el Pacífico Noroeste no sólo es una importante área donante de especies, sino que también receptora, ya que recientemente, basado en evidencia molecular, se ha encontrado que la especie *Chondracanthus chamissoi*, que se creía endémica de la costa de Chile y Perú (Ramírez & Santelices 1991), ha sido reportada también en el sudeste asiático (Yang *et al.* 2015). Respecto al Pacífico Noreste, la especie *M. latissimus*, debió ser introducida desde la costa de Alaska o California (Lindstrom *et al.* 2011), y *P. lyalli* desde British Columbia o California (Calderón & Ramírez 2009).

vi) Patrones temporales

En Chile, si bien se tienen catastros de macroalgas desde fines del siglo XVIII, esta información corresponde a expediciones científicas que no tenían como fin investigación ficológica propiamente tal (Etcheverry 1958, Ramírez 2010), y fue sólo hasta mediados del siglo XIX cuando comenzaron a realizarse los primeros estudios serios relacionados con la flora marina chilena (*e.g.* Expedición de La Coquille 1822-1825; Viaje de Alcide D'Orbigny 1825-1834; ver Etcheverry, 1958). A pesar de ello, el registro más antiguo de macroalgas

exóticas en Chile corresponde a *Codium fragile* (no se sabe que subespecie) al sur de Tierra del Fuego por William Jackson Hooker en 1847 y Carl Skottsberg en 1919 (Ramírez & Santelices 1991), por lo que la mayoría de las introducciones de macroalgas son relativamente recientes (*i.e.* últimos 60 años; Fig. 2.5, Tabla 2.1). Este es un punto muy importante a considerar, ya que usualmente las consecuencias de las invasiones de macroalgas acuáticas aparecen luego de largos periodos tras su introducción inicial, y a veces como resultados de cambios en factores biológicos y ambientales (Siguan 2003), por lo que muchas de las especies de macroalgas introducidas podrían generar un impacto que aún no ha sido percibido y su propagación podría generar sinergismos con eventos a gran escala (*e.g.* ENSO, calentamiento global).

Especies exóticas no necesariamente han sido introducidas en sólo una oportunidad, en el caso de *Codium fragile* subsp. *tomentosoides*, (Neill 2007) propone dos introducciones en la costa chilena, la primera, en el extremo austral, a mediados del siglo XIX; y otra mucho más reciente, en el norte de Chile, a fines del siglo XX (*c.a.* 1998).

Macroalgas con mayor tiempo de residencia en la costa chilena, son las que presentan un mayor rango de distribución, patrón que se repite en la introducción de otros taxa a nivel mundial (*e.g.* Wu *et al.* 2003, Pyšek *et al.* 2004, Becker *et al.* 2005). La acotada distribución de la mayoría de las macroalgas exóticas en la costa de Chile continental podría ser explicada por el poco tiempo de residencia en estos sistemas.

Incremento en la escala temporal en el monitoreo y evaluación de potenciales efectos de macroalgas exóticas es de suma importancia (Valentine *et al.* 2007), y en el caso de la costa chilena, cuyo número de macroalgas ha incrementado significativamente los últimos años, se hace algo necesario.

vii) Patrones taxonómicos

La mayoría de las familias taxonómicas tienen sólo un representante exótico, siendo la familia Rhodomelaceae, donde se concentra la mayor cantidad de especies de macroalgas introducidas. A nivel mundial, tanto el Orden Ceramiales como la Familia Rhodomelaceae

muestran una alta cantidad de especies introducidas, más de lo esperado por azar (Schaffelke *et al.* 2006, Williams & Smith 2007), y la Familia Rhodomelaceae en particular, ha sido indicada como una de las que tiene mayor poder invasor (Williams & Smith 2007). Sin embargo, al analizar los valores del índice de naturalización por familia (F) propuesto por Rejmánek *et al.* (1991), que indica la proporción de especies exóticas respecto al total de especies de la región, observamos que para la familia Rhodomelaceae el F es cercano a 0, ya que, si bien es la que más representantes exóticos tiene en la costa chilena, también es una de las más representadas en la flora marina local (*c.a.* de 40 spp., sensu Ramírez & Santelices 1991), por lo que sugerimos que, en este caso, la mayor representatividad de macroalgas exóticas es producto de la mayor representatividad a nivel nacional, y no a que la familia Rhodomelaceae tenga un alto poder invasor en estos ecosistemas.

Sólo en dos casos (familias Schizymeniaceae y Acrosymphytaceae) el F fue igual a 1, es decir, especies exóticas son las únicas representantes de esa familia en la costa chilena. La llamada “hipótesis de naturalización de Darwin”, reformulada por Daehler, (2001) a partir de las ideas de Charles Darwin, establece que la invasión de especies filogenéticamente cercanas es poco probable debido a que experimentarán una intensa competencia con taxa nativos de la comunidad. Aunque para plantas exóticas terrestres dicha hipótesis no concuerda con los patrones observados en Chile central (*e.g.* Escobedo *et al.* 2011), en sistemas marinos, la introducción de *Schizymenia dubyi* y *Schimmelmannia plumosa* podría haber sido facilitada por la ausencia de otros miembros de sus familias en la costa chilena.

viii) Patrones ecológicos

En la costa chilena, la mayoría de las macroalgas exóticas (*c.a.* 60%) corresponden a especies foliosas en su fase dominante (Fig. 2.11), aun cuando algunas de ellas tienen fases crustosas en su ciclo de vida (*e.g.* fase *Petrocelis* en *M. latissimus*). A nivel mundial, la mayoría de las macroalgas exóticas corresponden a macrófitos corticados y filamentos (Williams & Smith 2007), lo que difiere al patrón observado en Chile, en donde, si bien *c.a.* de un 20% de las macroalgas son filamentos, sólo *A. armata* es macrófito corticado (en su fase haploide). *C. fragile* es la única especie sifonosa, y de acuerdo a (Williams & Smith 2007), esta forma de vida permite que las especies exóticas puedan colonizar un amplio rango de

hábitats, lo que explicaría el amplio rango de distribución a lo largo de la costa chilena. En la costa de Chile continental no se han reportado huiros invasores (*e.g. Undaria, Sargassum, Fucus*) aún cuando los niveles bajos del intermareal y el submareal somero se encuentran colonizados por especies nativas similares, como *Lessonia spicata, Lessonia berteroana, Lessonia trabeculata, Durvillaea antarctica* y *Macrocystis pyrifera*.

Respecto a los mecanismos de propagación en la costa chilena, liberación de propágulos (*e.g. ramas especializadas, Ramírez et al. 2007, láminas y papilas, Oróstica et al. 2012, fragmentos reproductivos, Villaseñor-Parada et al. 2013, utrículos, Gonzalez et al. 2014*) y adhesión a objetos flotantes (*e.g. plásticos, Astudillo et al. 2009, macroalgas, Macaya et al. 2016*) son indicados como potenciales medios de dispersión secundaria (en la costa chilena). Por lo tanto, la presión de propágulos generada por las poblaciones ya establecidas de macroalgas exóticas cumplen un importante rol en el proceso de expansión de estas especies.

5.- CONCLUSIONES

En este trabajo proponemos 19 especies de macroalgas exóticas en la costa de Chile continental, 3 de ellas son nativas a la costa chilena, pero han sido introducidas de manera intencional (*e.g. Gracilaria* para fines de cultivo) o accidental (*Ceramium stichidiosum, Antithamnionella ternifolia*) fuera de su rango natural de distribución.

Sólo 4 especies de macroalgas introducidas se comportan como invasoras (*i.e.* incrementan su rango de distribución en el área invadida), mientras que la mayoría se restringe a ciertas zonas puntuales de la costa chilena. La mayoría de las introducciones son recientes (*i.e.* últimos 60 años), y especies con distribución más amplia son las que tienen mayor tiempo de residencia en la costa chilena, por lo que varias de las MME podrían encontrarse en una fase de expansión.

La distribución espacial en la costa chilena no es homogénea, existiendo mayor reporte de macroalgas introducidas en sectores con alto tráfico marítimo y alta actividad acuícola. Gran parte de las macroalgas introducidas en la costa chilena se encuentran presentes también en regiones biogeográficas con la cuales Chile mantiene un importante tráfico marítimo, como

la costa del Pacífico templado noroeste (*e.g.* China, Japón, Corea) y la costa del Pacífico noreste (*e.g.* costa de California). Macroalgas con amplia distribución en la costa chilena no necesariamente corresponden a las macroalgas con amplia distribución a nivel mundial.

En comparación con patrones observados a nivel mundial, existe una sobrerrepresentación de algas rojas y subrepresentación de algas pardas. Familias con más especies, tienen más representantes exóticos y viceversa, en particular, la familia Rhodomelaceae es la que presenta mayor cantidad de especies introducidas, pero a su vez es una de las que más representadas en la costa chilena.

La forma de vida de la fase dominante de macroalgas introducidas más común en la costa chilena es la forma foliosa, mientras que a nivel mundial, micrófitos corticados es la forma de vida más común. Dispersión secundaria en la costa chilena puede ser facilitada por dos tipos de mecanismos: liberación de fragmentos a la deriva y adhesión a objetos flotantes.

6.- TABLAS Y FIGURAS

i) Leyenda de Tablas

Tabla 2.1. Especies de macroalgas introducidas en la costa chilena. Se muestra el año y el lugar donde ocurrió el primer reporte en Chile (citas al pie de la tabla), y las fuentes consultadas para obtener la información de su distribución en Chile. Para cada especie se indican los criterios (a - m) que cumplen para ser consideradas como exóticas (ver sección Materiales y Métodos). Los taxa se encuentran ordenados por año del primer reporte. No se incluyen macroalgas nativas a la costa chilena, pero introducidos fuera de su rango histórico de distribución. (*) Indica especies propuestas en este trabajo como exóticas, que no habían sido consideradas anteriormente en otros catálogos de especies exóticas para Chile (*i.e.* Castilla *et al.* 2006; Castilla & Neill, 2009).

ii) Leyenda de Figuras

Figura 2.1. Rango de distribución de las especies de macroalgas exóticas en la costa chilena basado en el (a) número de regiones políticas, (b) número de provincias políticas, (c) número

de intervalos (entre paralelos), y (d) número de ecorregiones biogeográficas, en los que se tienen reportes de su presencia.

Figura 2.2. Relación entre la amplitud del rango de distribución en Chile (número de regiones políticas, número de intervalos entre paralelos, número de ecorregiones biogeográficas) y el rango de distribución a nivel mundial (número de reinos y provincias biogeográficas). Resultados de análisis de correlación de Spearman se muestran para cada caso.

Figura 2.3. Patrones de distribución espacial de macroalgas exóticas en la costa chilena: (a) número de especies por región política, (b) número de especies por intervalo (entre paralelos) y (c) número de especies por ecorregión biogeográfica. XV= Región de Arica y Parinacota, I= Región de Tarapacá, II= Región de Antofagasta, III= Región de Atacama, IV= Región de Coquimbo, V= Región de Valparaíso, VI= Región de O'Higgins, VII= Región del Maule, VIII= Región del Biobío, IX= Región de la Araucanía, XIV= Región de Los Ríos, X= Región de Los Lagos, XI= Región de Aysén y XII= Región de Magallanes.

Figura 2.4. (a) N° de especies de macroalgas exóticas en Chile presentes en los diferentes reinos biogeográficos alrededor del mundo. (*) En el caso de Sudamérica Templada no se incluyen las especies que se encuentran sólo en la costa chilena. (b) Número de especies exóticas presentes en provincias biogeográficas del reino Pacífico Norte Templado. (c) Número de especies exóticas presentes en provincias biogeográficas del reino Atlántico Norte Templado.

Figura 2.5. Relación entre el tiempo mínimo de residencia (cantidad de años desde la fecha más probable de introducción), y el rango de distribución de macroalgas exóticas, estimado como: (a) número de regiones políticas, (b) número de intervalos y (c) número de ecorregiones biogeográficas. Resultados de las correlaciones de Spearman se muestran para cada caso.

Figura 2.6. Patrones taxonómicos de macroalgas exóticas en la costa chilena: (a) porcentaje de especies de cada Phylum en Chile y a nivel mundial (sensu Siguan, 2003 y Williams & Smith, 2007), Rhodophyta en negro, Ochrophyta en blanco y Chlorophyta en gris. (b) Número de especies por familia, especies nativas (en blanco) y especies exóticas (en negro). (c)

Relación entre el número de especies nativas y el número de especies exóticas, y resultados del análisis de correlación. (d) Índice de naturalización (F) propuesto por Rejmánek *et al.* (1991), para cada familia.

Figura 2.7. Porcentaje de especies de macroalgas exóticas en Chile y el mundo por forma de vida. Datos a nivel mundial fueron extraídos desde Williams & Smith, (2007).

iii) Tablas

Tabla 2.1.

| ESPECIE | AÑO Y LUGAR DEL PRIMER REPORTE | FUENTES DE REPORTES EN CHILE | CRITERIOS |
|---|--|--|-------------------------------|
| <i>Codium fragile</i> subsp. <i>fragile</i> | 1847 en el extremo sur; 1998 en Caldera ¹ | (González & Santelices, 2004; Neill <i>et al.</i> 2006; Neill, 2007; Villaseñor-Parada & Neill, 2011; Villaseñor-Parada <i>et al.</i> 2013; Madariaga <i>et al.</i> 2014; P Neill, com. pers.) | a; b, c, e, f, g, i, j, k, m. |
| * <i>Schizymenia dubyi</i> | 1849 en Valparaíso (como <i>Iridaea binderi</i>) ² | (Ramírez & Rojas 1988, Ramírez & Santelices 1991, Hoffmann & Santelices 1997) | b, c, d, h, j. |
| <i>Prionitis lyalli</i> forma <i>gladiata</i> | 1929 en el norte de Chiloé ³ | (Ramírez & Santelices, 1991; Calderón & Ramírez, 2009; E Macaya, com. pers.). | b, c, d, h. |
| * <i>Asparagopsis armata</i> | 1965 en Iquique ⁴ | (Ramírez & Santelices 1981, 1991, Hoffmann & Santelices 1997, Ramírez <i>et al.</i> 2007, Ramírez <i>et al.</i> 2008a). | a, b, c, h, i, j, k, m. |
| <i>Schimmelmannia plumosa</i> | 1966 en Valparaíso (Montemar) ⁴ | (Ramírez & Santelices, 1991; Hoffmann & Santelices, 1997, E Macaya, com. pers.). | a, b, c, d e, h. |

| | | | |
|--------------------------------|---|---|----------------------------|
| <i>Schottera nicaeensis</i> | 1976 cerca de San Antonio ⁵ | (Santelices <i>et al.</i> 1989, Ramírez & Santelices 1991, Hoffmann & Santelices 1997, Vásquez <i>et al.</i> 2001, Villaseñor-Parada <i>et al.</i> 2014). | a, b, c, e, h, j, k. |
| <i>Mastocarpus latissimus</i> | 1976 en la costa de Concepción (como <i>Mastocarpus</i> sp.) ⁶ | (Avila & Alveal 1987, Ramírez & Santelices 1991, Hoffmann & Santelices 1997, Macaya <i>et al.</i> 2013). | a, b, c, e, g, h, k, m. |
| * <i>Hypnea spicifera</i> | 1980 en Antofagasta ⁷ | (Ramírez, 1982; Vásquez <i>et al.</i> 2001; ME Ramírez, com. pers.) | a, b, c, h, j, k. |
| * <i>Neosiphonia harveyi</i> | 1983 en Coquimbo (como <i>Polysiphonia mollis</i>) ⁸ | (Ramírez & Rojas, 1988; Leonardi <i>et al.</i> 2006; Villaseñor-Parada 2008, Bustamante & Ramírez, 2009; Villaseñor-Parada & Neill, 2010). | a, b, d, e, f, g, h, j, k. |
| * <i>Polysiphonia isogona</i> | 1990 en centros de cultivo en Chiloé ⁹ | (Bustamante & Ramírez, 2009). | a, b, d, e, g. |
| <i>Polysiphonia morrowii</i> | 2004 en el Estrecho de Magallanes ¹⁰ | (Kim <i>et al.</i> 2004). | a, b, d, e, j, m. |
| <i>Scytosiphon tenellus</i> | 2005 en Chañaral ¹¹ | (Camus <i>et al.</i> 2005). | a, b, d, g, k, m. |
| * <i>Scytosiphon gracilis</i> | 2007 en el litoral central ¹² | (Contreras <i>et al.</i> 2007; Ramírez <i>et al.</i> 2008a; L Contreras, com. pers.; E Macaya, com. pers.). | a, b, d, k, m. |
| * <i>Polysiphonia brodiaei</i> | 2009 en las cercanías de Puerto Montt ⁹ | (Bustamante & Ramírez, 2009). | a, b, d, e, j. |
| * <i>Ulva australis</i> | 2013 en Antofagasta y Concepción. ¹³ | (Melton <i>et al.</i> 2013). | a, b, e, i, j, m. |
| * <i>Porphyra mumfordii</i> | 2015 en Montemar ¹⁴ | (Muñoz-Muga <i>et al.</i> 2015); Guillemin <i>et al.</i> 2016). | b, d, h, m. |

¹Neill, (2007); ²Ramírez & Santelices, (1991); ³Calderón & Ramírez, (2009); ⁴Santelices & Abbott, (1978); ⁵Santelices *et al.* (1989); ⁶Ruiz & Giampaoli, (1981); ⁷Ramírez, (1982); ⁸Ramírez & Rojas, (1988); ⁹Bustamante & Ramírez, (2009); ¹⁰Kim *et al.* (2004); ¹¹Camus *et al.* (2005); ¹²Contreras *et al.* (2007); ¹³Melton *et al.* (2013); ¹⁴Muñoz-Muga *et al.* (2015).

iv) Figuras.

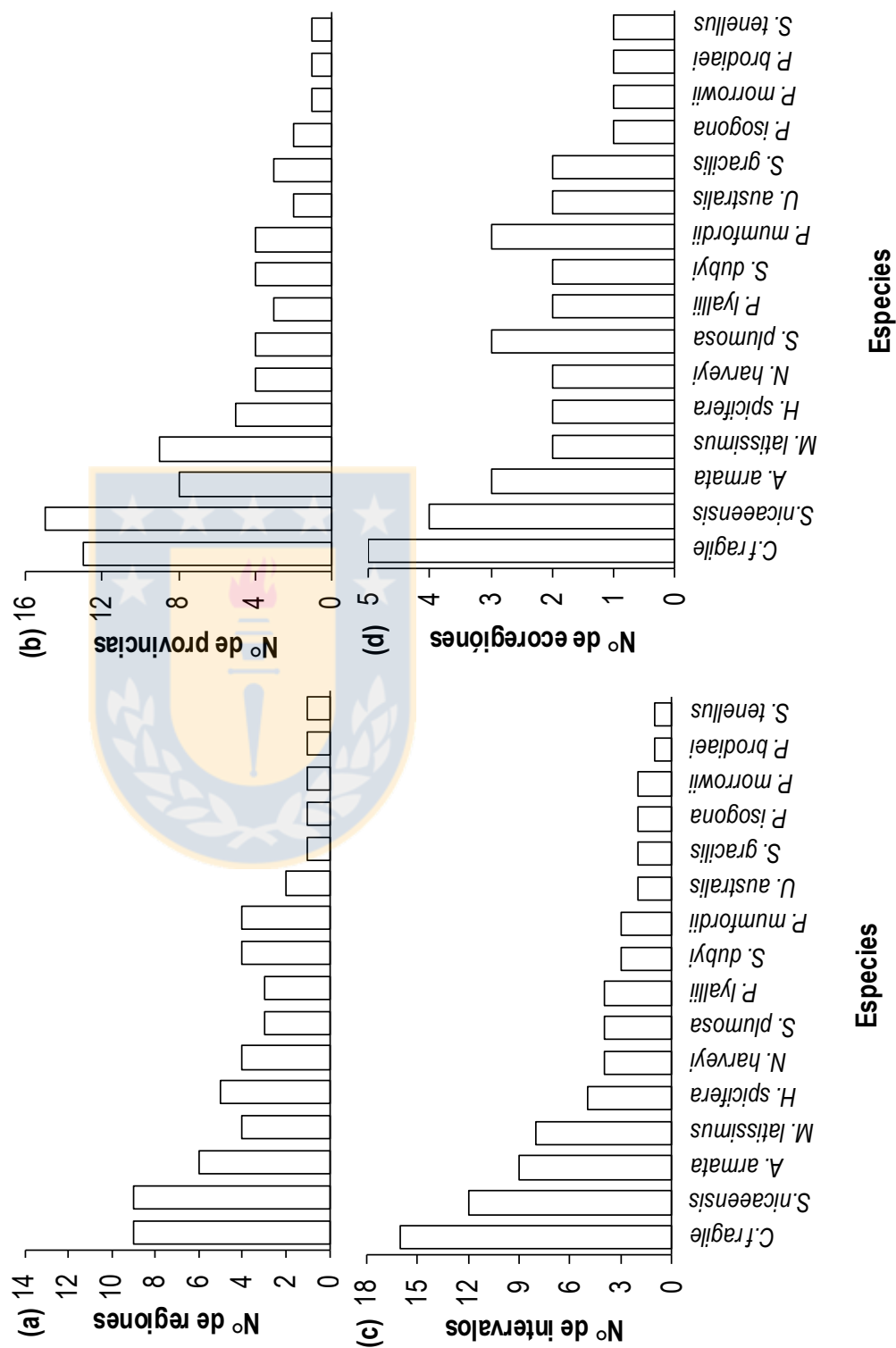


Figura 2.1.

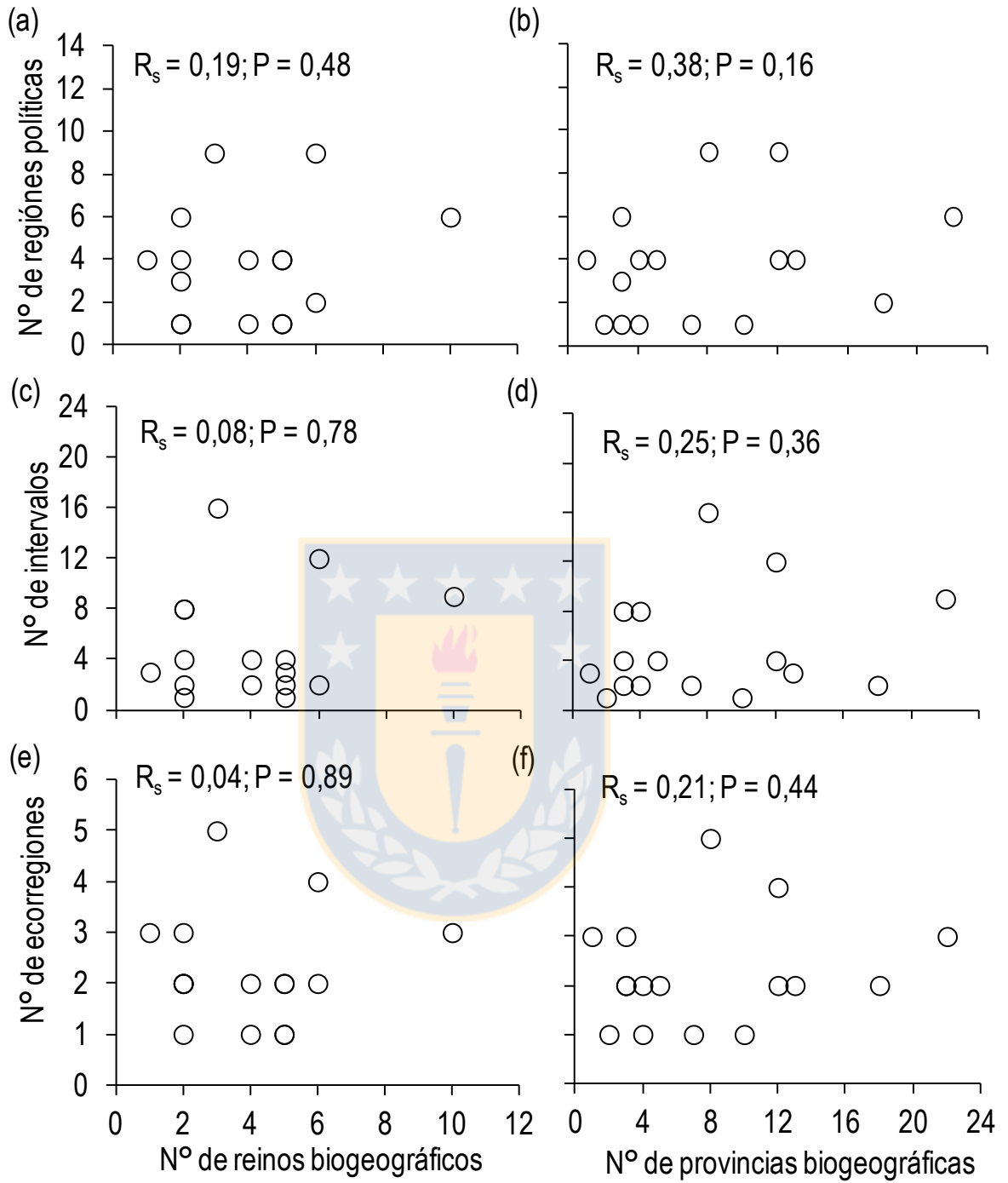


Figura 2.2.

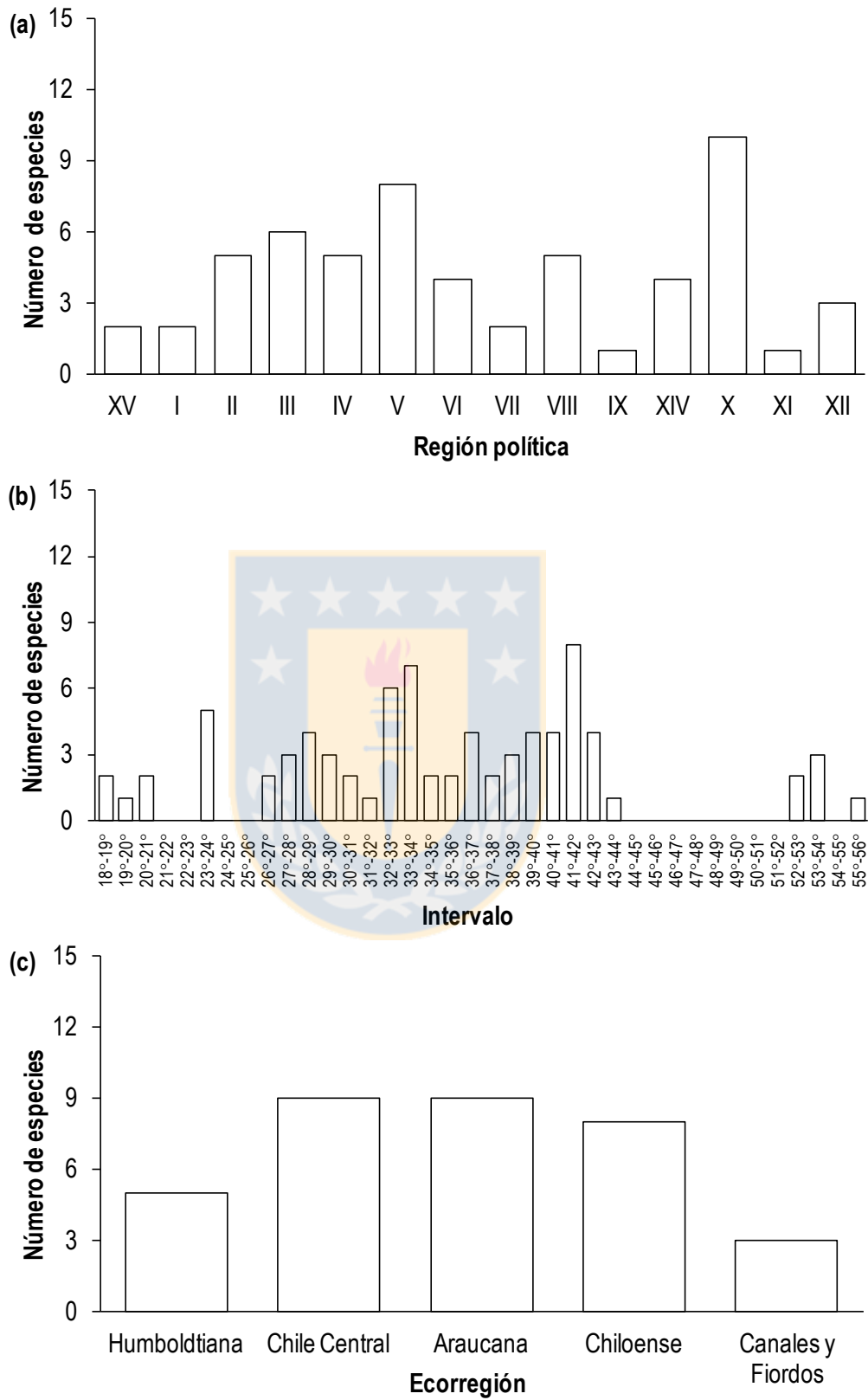


Figura 2.3.

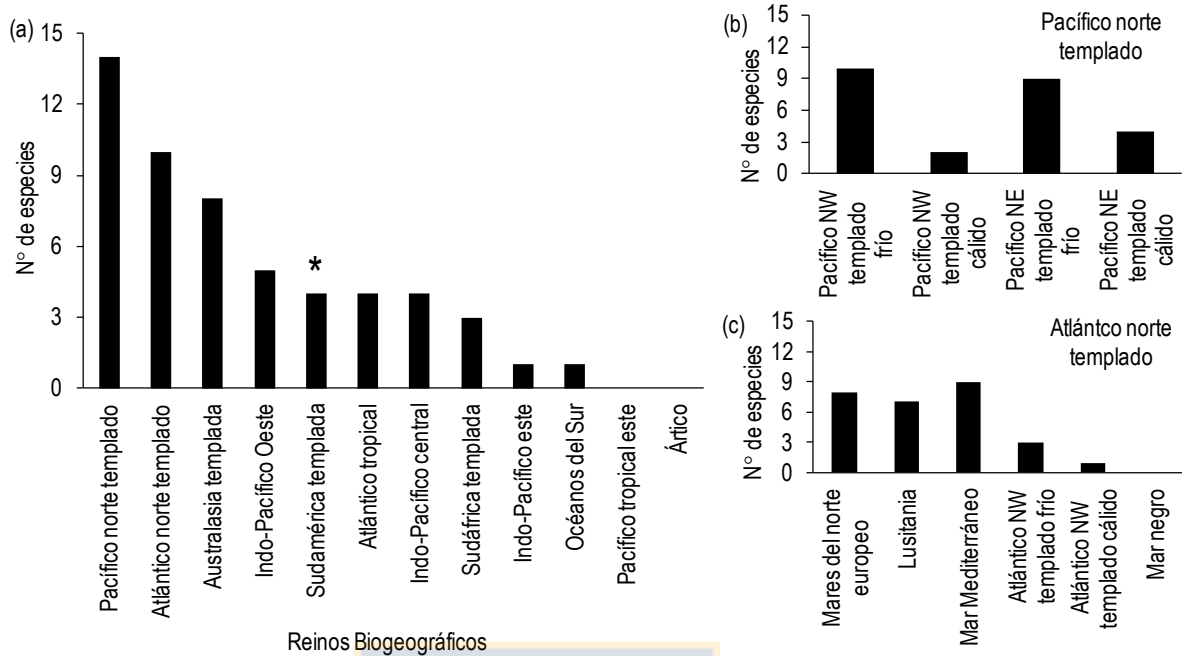


Figura 2.4.

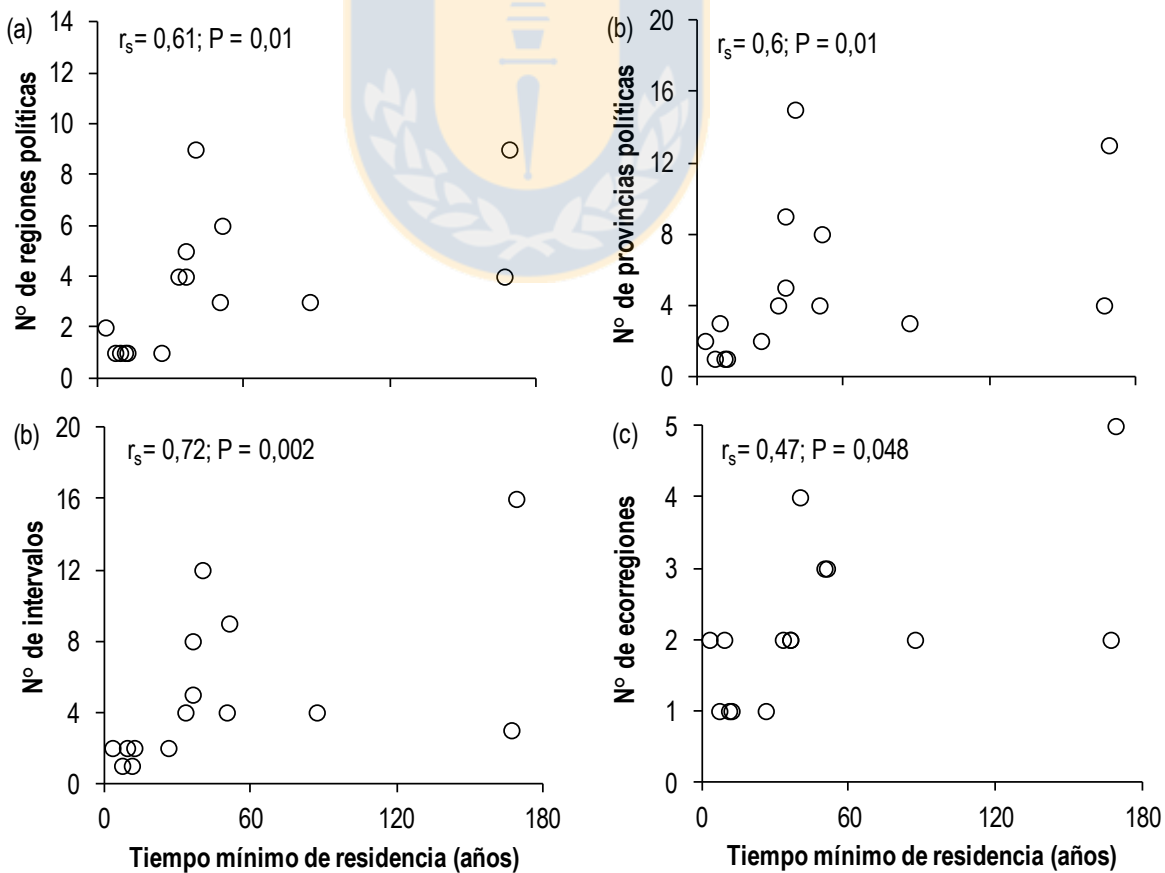


Figura 2.5.

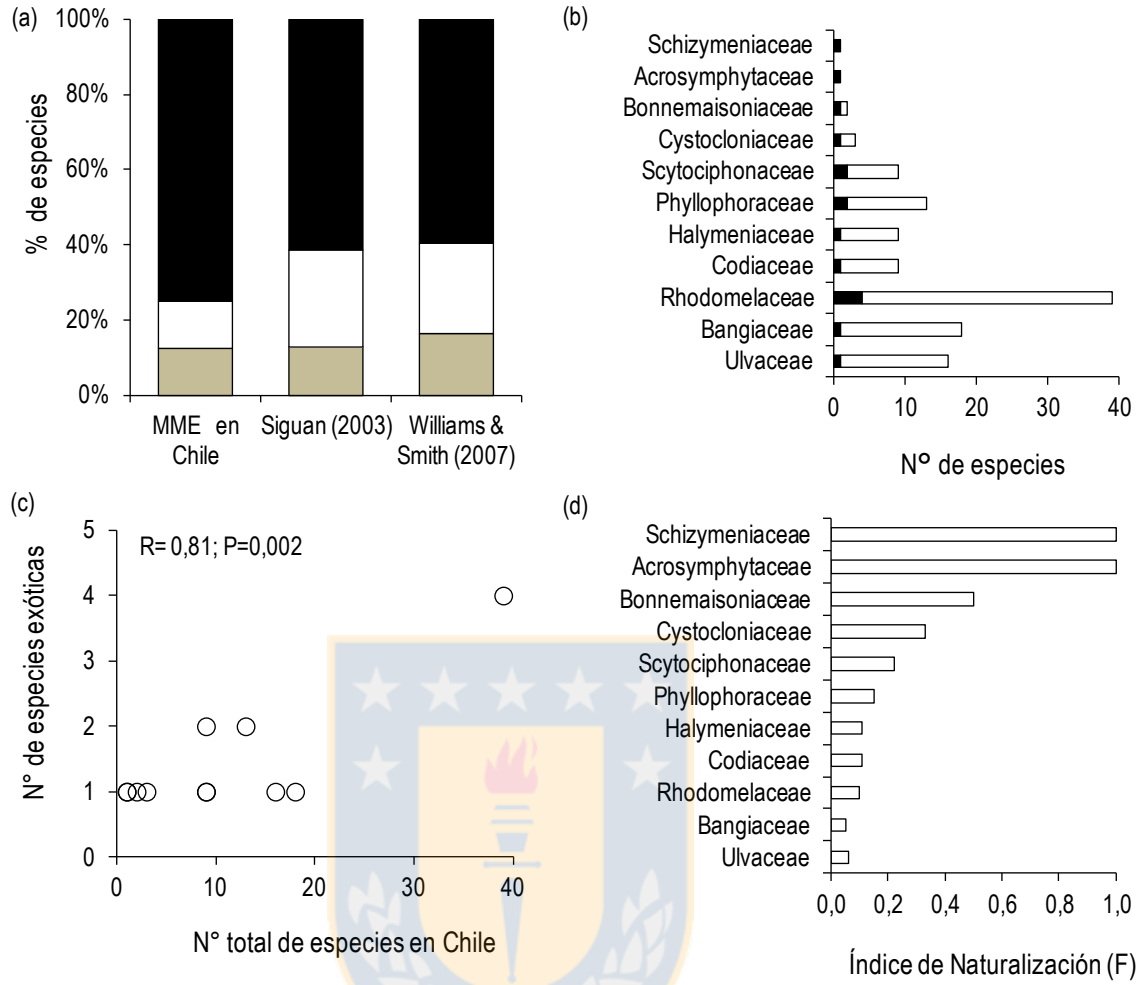


Figura 2.6.

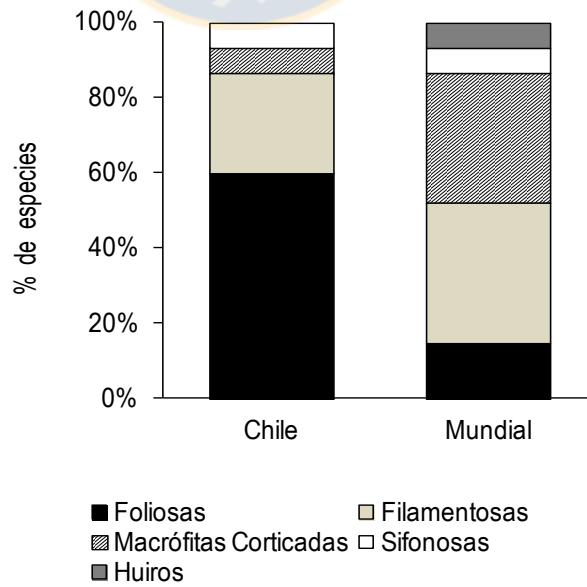


Figura 2.7.

CAPITULO 3

RESISTENCIA BIÓTICA POR COMPETENCIA



Basado en:

Villaseñor-Parada C, A Pauchard & EC Macaya. Biotic resistance for competition in red seaweed at different spatial scales: the effects of seasonality and the variables measured. En preparación.

RESUMEN

La resistencia biótica mediante competencia es evaluada frecuentemente como una relación negativa entre la diversidad de especies nativas y exóticas. En este trabajo, evaluamos el efecto de la estacionalidad y la variable estimadora de resistencia biótica, sobre la relación entre especies nativas y exóticas a diferentes escalas espaciales (*i.e.* local y regional). Para ello, utilizamos como modelo de estudio la relación entre diversidad de macroalgas nativas (*i.e.* riqueza, número de grupos funcionales, cobertura) y la cobertura de la macroalga exótica *Mastocarpus latissimus* (Rhodophyta), en sistemas costeros del Pacífico sudeste, a partir de observaciones realizadas en el intermareal medio de 6 localidades en Chile central, durante el invierno del 2014 y el verano del 2015. A escala local, el patrón de resistencia biótica fue observado sólo en verano. Menor cantidad de sustrato disponible en verano (*i.e.* recurso) y diferencias en composición comunitaria entre estaciones podrían explicar la ausencia del patrón en invierno, pero los resultados no son concluyentes para todos los sitios. Nosotros proponemos evaluar en futuros trabajos el rol de los eventos de surgencias y la intensidad de la herbivoría, sobre la ocurrencia de estos patrones de resistencia biótica. A escala regional, la resistencia biótica es observada en ambas estaciones, pero es más intensa en verano. Las comunidades donde realizamos nuestras observaciones son pobres en especies y grupos funcionales, lo que dificultó la evaluación de resistencia biótica mediante métodos tradicionales (*e.g.* regresión lineal), por lo que cobertura de macroalgas nativas resultó ser una variable más útil. Discutimos las ventajas de utilizar abundancia de especies nativas en la evaluación de patrones de resistencia biótica, y el rol de los estudios observacionales y correlativos en la evaluación de patrones a múltiples escalas.

Palabras Clave: cobertura, *Mastocarpus latissimus*, estudios observacionales, Chile central.

1.- INTRODUCCIÓN

Numerosas hipótesis han sido propuestas para explicar el éxito en la introducción de una especie exótica en una nueva comunidad (Catford *et al.* 2009). Una de las principales se refiere a la “resistencia biótica”, que propone una reducción en el éxito de la invasión causado por la comunidad residente, mediante diferentes tipos de interacciones como competencia,

herbivoría o depredación (Levine *et al.* 2004, Parker & Hay 2005, Kimbro *et al.* 2013, Alofs & Jackson 2014), aunque su efecto ocurre más bien posterior a la introducción, regulando la abundancia de poblaciones exóticas ya establecidas (Levine *et al.* 2004).

En lo que respecta a competencia, la resistencia biótica ha sido tradicionalmente interpretada como una relación negativa entre la riqueza de especies nativas y la riqueza de especies exóticas (Elton 1958, Kennedy *et al.* 2002, Shea & Chesson 2002, Herben *et al.* 2004, Fridley *et al.* 2007, Grey 2009), aunque algunos trabajos han utilizado la diversidad funcional (*e.g.* Tilman *et al.* 1997; Arenas *et al.* 2006; Maron & Marler, 2007; Vaz-Pinto *et al.* 2012; Byun *et al.* 2013), o la cobertura total de especies nativas (*e.g.* Bruno *et al.* 2004, Knight & Reich 2005) en lugar de riqueza per se.

Estos patrones de resistencia biótica han sido ampliamente estudiados por no ser consistentes a diferentes escalas espaciales, ya que, salvo algunas pocas excepciones (*e.g.* Dunstan & Johnson, 2004), la relación es negativa a escala local (*i.e.* competencia entre nativas y exóticas), pero se vuelve positiva a escalas más grandes, producto de factores como heterogeneidad de hábitat, variación espacial en las tasas de inmigración, tasas de perturbación, disponibilidad de recursos, entre otros (Shea & Chesson 2002, Stachowicz *et al.* 2002, Byers & Noonburg 2003, Fridley *et al.* 2004, 2007, Herben *et al.* 2004, Pauchard & Shea 2006).

Diferentes patrones de resistencia biótica pueden ser observados en una misma comunidad dependiendo de las variables utilizadas (*e.g.* riqueza, densidad, biomasa, cobertura) (Guo 2015, Guo *et al.* 2015). En algunos casos, patrones de resistencia biótica no han sido detectados al utilizar como variable la riqueza de especies, pero sí utilizando estimaciones de abundancia, tanto en observaciones realizadas a escala local (Guo 2015), como regional (Bruno *et al.* 2004). Además, en la evaluación de patrones de resistencia biótica a múltiples escalas, variables como riqueza son más susceptibles a factores extrínsecos (*e.g.* heterogeneidad de recursos) lo que provoca cambios en la pendiente de las relaciones con el cambio de escala espacial (*i.e.* negativa a escala local, positiva a escala regional), lo que no ocurre al utilizar estimaciones de abundancia (Knight & Reich 2005). Por otra parte, algunos autores (Tilman *et al.* 1997, Arenas *et al.* 2006) recomiendan el uso de la diversidad funcional

en lugar de la riqueza específica, ya que la amplitud de diferencias funcionales entre las especies de un ensamble es un mejor determinante de los procesos ecosistémicos que la riqueza específica.

Por otra parte, existe consenso respecto a la invasibilidad de los sistemas como un atributo no estático, sino más bien dinámico estacionalmente, debido a la variación temporal de factores como la disponibilidad de recursos (Davis *et al.* 2000, Sánchez & Fernández 2006) y la dinámica de reclutamiento de las especies nativas (Stachowicz & Byrnes 2006), lo que, a su vez, podría generar cambios estacionales en los patrones de resistencia biótica. Además, la identidad de las especies (composición) ha mostrado tanta importancia como el número de especies (riqueza), en el rol de controlar las invasiones (Naeem *et al.* 2000, Stachowicz *et al.* 2002), por lo que una potencial variación estacional en la composición comunitaria, podría también determinar la susceptibilidad a la invasión entre estaciones.

El efecto de la diversidad como resistencia a la invasión ha sido evaluado en sistemas terrestres (Levine *et al.* 2004), dulceacuícolas (Parker & Hay 2005) y marinos (Kimbro *et al.* 2013), pero en este último caso pareciera ser más débil, y depende de factores como latitud, tipo de hábitat y taxón del invasor (Kimbro *et al.* 2013). A pesar que, a nivel mundial, la mayoría de las macroalgas invasoras corresponden a especies de la División Rhodophyta (Siguan 2003, Schaffelke *et al.* 2006, Williams & Smith 2007), muy pocos trabajos han evaluado el efecto de la resistencia biótica en la introducción de macroalgas de este taxón (*e.g.* Vermeij *et al.* 2009, Cebrian *et al.* 2011), y todos ellos evalúan el rol de la herbivoría y no de la competencia como mecanismo de resistencia. Por lo tanto, los objetivos de este trabajo son: (i) evaluar patrones de resistencia biótica por competencia, en comunidades invadidas por macroalgas rojas; y (ii) evaluar el efecto de la escala espacial, la estacionalidad y las variables utilizadas, en dichos patrones.

Para ello utilizaremos como modelo de estudio la introducción de *Mastocarpus latissimus* (Rhodophyta: Phylloporaceae) en la costa del Pacífico sudeste. *M. latissimus* es una macroalga nativa de la costa pacífica de Norteamérica, donde coexiste con varios congéneres (Lindstrom 2008, Lindstrom *et al.* 2011), y que de acuerdo a los primeros reportes de esta especie en el hemisferio sur, habría sido introducida a mediados de la década de 1970

en un sector muy restringido de la costa de Chile central (Alveal & Romo 1980, Ruiz & Giampaoli 1981, Avila & Alveal 1987), desde donde se ha propagado aproximadamente 300 kilómetros hacia el norte y 600 kilómetros hacia el sur de su rango original de distribución (Macaya *et al.* 2013), probablemente favorecida por estrategias alternativas de dispersión reportadas para estas costas (*e.g.* liberación de láminas y papilas a la deriva; Oróstica *et al.* 2012). Castilla *et al.* (2005) consideran a esta especie como una de las dos macroalgas exóticas más conspicuas en la costa de Chile continental, haciendo alusión a la carencia de estudios ecológicos locales realizados en *M. latissimus*.

En la costa del Pacífico SE, *Mastocarpus latissimus* habita sustratos rocosos y presenta un ciclo de vida haplodiplóntico con alternancia de generaciones, en donde el gametofito es de morfología laminar con una base crustosa y habita principalmente sistemas intermareales medios (Fig. 3.1); mientras que el esporofito es de morfología crustosa, conocido como “fase *Petrocelis*”, y ha sido descrito para el submareal somero (Hoffmann & Santelices 1997).

A pesar de ser una introducción relativamente temprana (*c.a.* 50 años), *M. latissimus* es dominante en la zona intermareal de un importante sistema de Bahías de la costa centro-sur del Pacífico SE, que incluye la Bahía de Concepción, Bahía Coliumo, Bahía San Vicente y Golfo de Arauco (*i.e.* entre 36 y 38° S, Fig. 3.2), las que corresponden al rango inicial de distribución de esta especie en la costa chilena (Alveal & Romo 1980, Avila & Alveal 1987, Macaya *et al.* 2013). Este sector está influenciado por la presencia de una surgencia estacional, que genera una importante variación en las condiciones oceanográficas, permitiendo diferenciar un periodo de surgencia (primavera, verano y otoño temprano) caracterizado por un incremento en la cantidad de nutrientes y productividad; y un periodo estuarino (invierno) caracterizado por un aumento en la concentración de oxígeno (Ahumada & Chuecas 1979).

Comunidades costeras del Pacífico SE están fuertemente influenciadas por eventos oceanográficos de mediana y gran escala como El Niño Oscilación del Sur (ENSO) y las surgencias costeras (Thiel *et al.* 2007, Camus 2008). Surgencias costeras influyen directamente en la estructura de comunidades intermareales, aumentando la riqueza y diversidad de ensamblajes sésiles (Broitman *et al.* 2001, Camus 2008), acelerando la tasa de crecimiento de macroalgas corticadas (Nielsen & Navarrete 2004), y promoviendo

interacciones bióticas positivas (facilitación) entre macroalgas e invertebrados sésiles (Wieters 2005). El aumento en la abundancia de macroalgas corticadas (dominantes en el intermareal medio de estos sistemas), promovida por eventos de surgencias durante el periodo estival, podría disminuir la cantidad de sustrato disponible (principal recurso por el que las especies compiten en sistemas intermareales), lo que intensificaría los patrones de resistencia biótica respecto a la estación invernal.

2.- MATERIALES Y METODOS

i) Sitio de estudio

Los muestreos se realizaron en el intermareal medio de seis localidades ubicadas en un sistema de Bahías de la costa centro-sur de Chile, dentro del rango inicial de distribución de esta especie en el hemisferio sur (Avila & Alveal 1987, Ramírez & Santelices 1991), abarcando cerca de 124 kilómetros de línea de costa (Fig. 3.2). Estos sistemas se caracterizan por la alta probabilidad de eventos de surgencia durante el verano, lo que conlleva a un aumento en la concentración de nutrientes, aumento en la productividad, bajas concentraciones de oxígeno, y disminución de la temperatura superficial del mar (Ahumada & Chuecas 1979).

Las localidades muestreadas fueron Burca (36° 28' S; 72° 54' O) en una pequeña bahía del mismo nombre; Necochea (36° 31' S; 72° 57' O) y Dichato (36° 32' S, 72° 56' O) en la Bahía de Coliumo; Cocholgüe (36°36' S; 72° 58') y Lirquén (36° 42' S, 72° 58' O) en la Bahía de Concepción; y Lenga (36° 45' S, 73° 10' O) en la Bahía de San Vicente (Fig. 3.2).

Los muestreos fueron realizados en el intermareal medio de cada localidad, en donde *Mastocarpus latissimus* ha sido la única macroalga exótica reportada (aunque en estas localidades se ha reportado también la presencia de la especie exótica *Schottera nicaensis*, pero esta habita sólo en el intermareal bajo). El intermareal medio de los sitios estudiados se caracteriza por una baja riqueza de especies, y una alta dominancia de macroalgas corticadas como *Mastocarpus latissimus*, *Mazzaella laminarioides* y *Gelidium pseudointricatum*, y de macroalgas foliosas simples como *Ulva* spp.

Los muestreos fueron realizados durante las mareas de sicigia del invierno del año 2014 (entre fines de julio y principios de septiembre) y del verano del año 2015 (mediados de febrero y principios de marzo).

ii) Diseño del muestreo y selección de variables

En el intermareal medio de cada localidad se realizó un muestreo sistemático que consistió en una transecta de 50 metros, paralela a la línea de costa, a lo largo de la cual se fueron alternando cada cinco metros, cuadrantes de 0,25m² a cada lado de esta (*i.e.* un total de 10 cuadrantes por sitio). En cada cuadrante se identificó a las especies de macroalgas presentes hasta el nivel taxonómico más bajo posible, y se estimó su abundancia mediante cobertura (*i.e.* % del cuadrante ocupado por esa especie).

Resistencia comunitaria fue estimada no sólo como riqueza de especies nativas, sino que también como número de grupos funcionales y cobertura total de macroalgas. Las diferentes especies fueron clasificadas en grupos funcionales siguiendo las propuestas de Littler & Littler, (1984), Steneck & Dethier, (1994) y Santelices *et al.* (2009), reconociéndose siete grupos funcionales (Tabla 3.1): Foliosas simples (*e.g.* *Ulva* spp.), Foliosas corticadas (*e.g.* *Mazzaella laminarioides*), Formas cilíndricas (*e.g.* *Ahnfeltiopsis durvillei*), Crustosas (*e.g.* *Ralfsia* sp.), Calcáreas articuladas (*e.g.* *Coralina officinalis* var. *chilensis*), Filamentos corticados (*e.g.* *Centroceras clavulatum*) y Cojines (*e.g.* *Codium bernabei*).

Considerando que *Mastocarpus latissimus* fue la única especie exótica encontrada en los sistemas intermareales estudiados, en lugar de considerar riqueza total de especies exóticas, se utilizó la cobertura de *M. latissimus* como variable dependiente.

iii) Escalas espaciales

Se consideró como escala local, a la unidad espacial en la cual toda la comunidad está sometida a las mismas condiciones ambientales (*i.e.* transecta de 50 metros en cada sitio), y escala regional, como la unidad espacial que alberga varias comunidades sometidas a

diferentes condiciones ambientales (*i.e.* todos los sitios, en un rango de 124 kilómetros de costa aproximadamente).

Para evaluar patrones de resistencia biótica a escala local, se aplicaron modelos de regresión lineal entre las variables estimadoras de resistencia biótica: riqueza, número de grupos funcionales y cobertura total de macroalgas nativas; y la cobertura de *M. latissimus* en cada sitio. Para evaluar patrones de resistencia biótica a escala regional, se aplicaron modelos de regresión lineal para el pool de datos de todos los sitios.

iv) Efecto de la estacionalidad

Para explicar, a escala local, la presencia o ausencia de patrones de resistencia biótica entre estaciones (*i.e.* efecto de la estacionalidad) se comparó la cantidad de sustrato disponible (recurso) entre invierno y verano, mediante el análisis no paramétrico de Mann-Whitney, ya que los datos no cumplieron el supuesto de homogeneidad de varianzas. Además se comparó la composición comunitaria (variación en el componente biótico) entre invierno y verano, mediante la prueba de ANOSIM de una vía, y la determinación de los taxa que más influyeron en dichas diferencias se realizó mediante la prueba de SIMPER.

Para evaluar el efecto de la estacionalidad a escala regional, se compararon las regresiones lineales (*i.e.* pendiente e intercepto) entre ambas estaciones mediante una prueba de comparación de rectas. Todos los análisis estadísticos fueron realizados en el programa PAST 3.1 (Hammer *et al.* 2001), y se consideró como nivel de significancia un $\alpha=0.05$.

3.- RESULTADOS

i) Escala local

A escala local, se observó una relación negativa entre la diversidad de macroalgas nativas y la cobertura de *Mastocarpus latissimus* sólo en verano (Fig. 3.3; Tabla 3.2). Además dicha relación se da principalmente considerando cobertura de macroalgas nativas, la que fue observada en todos los sitios, con altos valores de coeficiente de determinación en todos los

casos (Tabla 3.2). Sin embargo, riqueza y número de grupos funcionales se relacionaron negativamente sólo en Burca, Necochea y Coliumo (Tabla 3.2). En el caso de Dichato, Lirquén y Lengua, las relaciones no fueron significativas (Tabla 3.2), y además, el rango de variación (*i.e.* diferencia entre el valor máximo y mínimo), tanto de riqueza como del número de grupos funcionales, fue bastante estrecho (Tabla 3.3). A diferencia de lo que ocurre en verano, en invierno, no se observó un patrón de resistencia biótica, salvo dos casos bastante puntuales (Tabla 3.2).

ii) Sustrato disponible y composición comunitaria entre estaciones

La diferencia en la cantidad de sustrato disponible entre invierno y verano, fue significativa sólo en tres sitios (Dichato, Cocholegüe y Lirquén), en donde la disponibilidad de sustrato fue mayor en invierno, mientras que en el resto de los sitios no hubo diferencias significativas (Fig. 3.4).

Composición comunitaria fue significativamente diferente en la mayoría de los sitios, a excepción de Necochea y Lirquén (Tabla 3.4). La mayor cobertura de las macroalgas *Mazzaella laminarioides* (foliosa corticada) y *Ulva* spp. (foliosa simple) durante el invierno, fue lo que más influyó en las diferencias en composición (Tabla 3.4).

iii) Escala regional

A escala regional, el patrón de resistencia biótica por competencia es observado no sólo en verano, como ocurre a escala local, sino también en invierno, y es consistente al utilizar como variable la riqueza de especies, el número de grupos funcionales y la cobertura total de macroalgas nativas (Fig. 3.3). Sin embargo, al comparar las rectas de dichas relaciones entre invierno y verano, se encuentran diferentes resultados dependiendo de la variable utilizada como estimadora de resistencia biótica. La relación entre riqueza de macroalgas nativas y cobertura de *Mastocarpus latissimus* no muestran diferencias ni en pendiente ni en intercepto, mientras que cuando se considera al número de grupos funcionales, sólo el intercepto resulta ser mayor en verano (Tabla 3.5). Por último, en la relación entre cobertura

de macroalgas nativas y cobertura de *M. latissimus*, tanto la pendiente como el intercepto de la recta resultan ser significativamente mayores en verano (Tabla 3.5).

4.- DISCUSIÓN

Nuestros resultados entregan evidencia empírica del rol de la diversidad como barrera a la invasión y/o expansión de especies exóticas, en un grupo taxonómico escasamente estudiado en este ámbito (Kimbrow *et al.* 2013), y en sistemas marinos que también han sido poco estudiados en lo que respecta a ecología de invasiones (Castilla & Neill 2009; Villaseñor-Parada *et al.* [Capítulo 1]).

i) Efecto de la escala espacial

A escalas espaciales pequeñas (*i.e.* < 10 kms) interacciones bióticas son factores que cobran gran importancia (Catford *et al.* 2009, Milbau *et al.* 2009), y una relación negativa entre diversidad de especies nativas y diversidad de especies exóticas a escala local suele atribuirse al resultado de la competencia. En sistemas marinos, la mayoría de los trabajos apoyan esta idea (*e.g.* Stachowicz *et al.* 2002, Stachowicz & Byrnes 2006, Grey 2009), salvo algunas excepciones (*e.g.* Dunstan & Johnson 2004).

Aunque en sus orígenes la hipótesis de resistencia biótica fue concebida como un mecanismo que limitaba la entrada de nuevas especies en una comunidad (Elton 1958), en la actualidad hay consenso en que más bien actúa limitando la abundancia de poblaciones exóticas ya establecidas (Levine *et al.* 2004). Nuestros resultados sugieren que la abundancia de macroalgas nativas regula las poblaciones de *M. latissimus* ya establecidas, lo que cobraría gran importancia si consideramos que es la especie dominante en los sistemas intermareales de los sectores estudiados, y existe evidencia de un creciente incremento en su rango de distribución (Macaya *et al.* 2013).

Nuestras observaciones indican que la relación entre la diversidad de macroalgas nativas y la cobertura de *Mastocarpus latissimus* es consistente tanto a escala local como regional, pero que en realidad son factores como la estacionalidad y la variable utilizada en la

estimación de la resistencia biótica, las que influyen de manera directa en los patrones observados.

ii) Efecto de la estacionalidad sobre patrones de resistencia biótica a escala local

Variación en la disponibilidad de recursos ha sido indicado como uno de los factores determinantes en la dinámica temporal de invasibilidad (Davis *et al.* 2000, Sánchez & Fernández 2006, Stachowicz & Byrnes 2006). En el caso de las macroalgas, sustrato y nutrientes han sido identificados como los principales recursos limitantes para sistemas templados (Chapman & Craigie 1997, Sánchez & Fernández 2006). A escala local, el patrón de resistencia biótica es observado sólo en verano (Tabla 3.2), cuando hay menor cantidad de sustrato disponible (Fig. 3.4), sin embargo, estos resultados no son uniformes para todos los sitios muestreados.

Por esta razón, nosotros sugerimos analizar en futuros trabajos, el efecto de otras variables que podrían explicar la ocurrencia de estos patrones de resistencia biótica. Entre ellos podemos mencionar:

- a) el incremento en la concentración de nutrientes, provocado por las surgencias durante el verano (Ahumada & Chuecas 1979, Thiel *et al.* 2007) que podría favorecer el rendimiento de *Mastocarpus latissimus*, propiciando una relación negativa entre la abundancia de esta especie y el conjunto de macroalgas nativas.
- b) un aumento en la cantidad de herbívoros generalistas durante el invierno (*e.g.* moluscos, anfípodos, isópodos) que podrían generar una resistencia biótica por consumo (Kimbrow *et al.* 2013), que debilitaría la resistencia biótica por competencia.
- c) la extracción de *Mazzaella laminarioides*, una de las macroalgas más conspicuas en estos sistemas, y que en la zona, constituye un importante recurso para algueros y pescadores artesanales, quienes la cosechan durante parte importante del verano (*i.e.* entre febrero y abril, SERNAPESCA 2016).

iii) Efecto de la estacionalidad sobre patrones de resistencia biótica a escala regional

A escala regional, el patrón de resistencia biótica por competencia fue observado no sólo en verano, sino también en invierno, lo que, para el caso de riqueza, no concuerda con lo esperado para escalas espaciales mayores (Shea & Chesson 2002, Stachowicz *et al.* 2002, Byers & Noonburg 2003, Fridley *et al.* 2004, 2007, Herben *et al.* 2004). Sin embargo, un fenómeno similar se ha observado en comunidades incrustantes en pilotes de muelles, en donde la relación entre especies nativas y exóticas es negativa tanto a escala local como regional (Grey 2009). En dicho caso, el patrón detectado a escala local es atribuido a competencia, mientras que el patrón a escala regional es atribuido al gradiente termal, en donde la riqueza de especies exóticas es más alta en ambientes cálidos y riqueza de especies nativas más alta en ambientes fríos (Grey 2009).

Sin embargo, aunque el patrón de resistencia biótica es observado a escala regional en ambas estaciones, en lo que respecta a la relación entre cobertura de *M. latissimus* y cobertura de macroalgas nativas, la relación resulta ser más intensa (*i.e.* mayor pendiente e intercepto) en verano. En macroalgas exóticas, la disponibilidad de recursos ha sido indicado como un factor que favorece la introducción de nuevas especies (Sánchez & Fernández 2006), mientras que la escases de recursos, incrementa el rol de la resistencia biótica como barrera ante la invasión (Stachowicz & Byrnes 2006). La menor cantidad de sustrato disponible en verano, podría ser uno de los factores que favorece la intensidad de la resistencia biótica en verano.

Nuestras comparaciones tanto a escala local como regional de la relación entre diversidad de especies nativas y cobertura de *M. latissimus* entre estaciones, apoyan la idea respecto a que la invasibilidad de los ecosistemas no es un atributo estático, sino que una condición que varía con el tiempo (Davis *et al.* 2000, Stachowicz & Byrnes 2006, Grey 2009), ya que a escala local, el patrón que está ausente en invierno, aparece en verano; y a escala regional, a pesar de estar presente en ambas estaciones, es más intenso en verano.

iv) Efecto de la elección de variables en la evaluación de patrones de resistencia biótica

Nuestro trabajo deja en evidencia también como las variables utilizadas para estimar resistencia biótica pueden afectar los patrones observados. El efecto de la elección de variables sobre los patrones observados, ha sido discutido por varios autores, tanto en lo que respecta a patrones ecológicos en general (Canning-Clode *et al.* 2010), como en lo referente a patrones de resistencia biótica en particular (Bruno *et al.* 2004, Knight & Reich 2005, Guo 2015, Guo *et al.* 2015).

Históricamente, riqueza de especies ha sido la variable utilizada para evaluar la resistencia biótica de la comunidad invadida (*e.g.* Elton 1958, Kennedy *et al.* 2002, Shea & Chesson 2002), basado en que diferentes especies pueden ocupar diferentes porciones del nicho ecológico, y un mayor número de especies restringiría la cantidad de nichos disponibles. Más recientemente, se ha propuesto a la diversidad funcional, o número de grupos funcionales, como una variable más relevante para evaluar resistencia biótica, ya que tiene un mayor impacto sobre procesos ecosistémicos que la riqueza per se (Tilman *et al.* 1997). Sin embargo, en nuestras observaciones realizadas a escala local (durante el verano), riqueza y número de grupos funcionales no mostraron un patrón de resistencia biótica en todos los casos, pero hay que considerar que los sistemas estudiados presentan una baja cantidad, y un estrecho rango, tanto de especies, como de grupos funcionales. En la Tabla 3.3 puede observarse que en ninguno de los sitios estudiados se encontraron más de 5 especies de macroalgas nativas, o más de 5 números de grupos funcionales por cuadrante, y el rango de cada variable (*i.e.* diferencia entre el valor máximo y mínimo) en cada localidad resulta ser tan estrecho, que hace muy difícil detectar estadísticamente un patrón de resistencia biótica, sobre todo con los métodos utilizados en este trabajo (*i.e.* regresiones lineales). De hecho, las localidades que en verano mostraron un patrón de resistencia biótica considerando riqueza y número de grupos funcionales fueron justamente las que presentaron un mayor rango de dichas variables (Tabla 3.3).

Cobertura de especies nativas, en cambio, ha sido menos utilizada en la literatura como medida de resistencia biótica (Bruno *et al.* 2004, Knight & Reich 2005, Guo 2015, Guo *et al.* 2015), y aunque no refleja disponibilidad de nichos vacíos ni procesos ecosistémicos (como lo hacen riqueza de especies y número de grupos funcionales respectivamente), puede ser un mejor predictor de resistencia biótica en comunidades pobres de especies (como en nuestro

caso). Además, estimadores de abundancia (*i.e.* densidad, biomasa, frecuencia, cobertura) son mejores indicadores de captación de recursos que la riqueza específica, y no se ven afectados por factores extrínsecos (*e.g.* heterogeneidad de hábitat) con el cambio de escala espacial (Bruno *et al.* 2004, Knight & Reich 2005, Guo 2015). Algunos autores (Guo *et al.* 2015) recomiendan el uso de estimadores de abundancia relativa (*e.g.* cobertura), en lugar de estimaciones absolutas (*e.g.* densidad), ya que, como los sistemas difieren en sus capacidades de carga, estimaciones de cobertura permiten comparaciones sin estos sesgos. Por último, si bien la competencia entre especies nativas y exóticas ocurre frecuentemente, rara vez limita la inmigración o lleva a la extinción local, sino que más bien afecta a la abundancia relativa de las especies competidoras (Gurevitch & Padilla 2004, Levine *et al.* 2004, Bruno *et al.* 2005).

Por estas razones, una relación negativa entre la abundancia de especies nativas y exóticas podría constituir un mecanismo subyacente de resistencia biótica que no necesariamente podría ser observado al utilizar riqueza de especies o diversidad funcional.

En lo que respecta a patrones observados a escala regional, resistencia biótica, medida como riqueza y diversidad funcional, fue observada en ambas estaciones, pero sin diferencias en la pendiente de la relación (*i.e.* misma magnitud de la relación en invierno y verano). Sin embargo, cuando analizamos el patrón de resistencia biótica considerando cobertura de macroalgas nativas, si bien se da una relación negativa en ambas estaciones, en verano la relación resulta ser mucho más intensa (*i.e.* mayor pendiente e intercepto) que en invierno, lo que no se observa si sólo hubiésemos considerado riqueza o diversidad funcional como variables.

Metodológicamente riqueza de especies y número de grupos funcionales son más fáciles de estimar en terreno, que abundancia o cobertura, pero en comunidades pobres de especies, la estimación de cobertura podría ser más importante. Además, riqueza de especies es sólo un componente de la estructura comunitaria, por lo que una estimación más certera de invasibilidad debería incluir tanto riqueza como abundancia de especies (Guo *et al.* 2015).

v) Rol de estudios observacionales en la evaluación de procesos a diferentes escalas espaciales.

Mucho se ha discutido respecto a cómo la forma en la que se evalúa resistencia biótica (*i.e.* estudios observacionales v/s experimentales), influye en la relación entre diversidad de especies nativas y exóticas. Stachowicz & Byrnes, (2006) diferencian estudios experimentales y observacionales de acuerdo a las preguntas que abordan, ya que los primeros permiten evaluar que tan susceptible es una comunidad a ser invadida con la pérdida de una especie, mientras que estudios observacionales permiten determinar si localidades ricas en especies poseen características ambientales que promueven la riqueza de especies exóticas. En general, es más frecuente encontrar una relación negativa en estudios experimentales que en estudios observacionales, y como generalmente (por logística) estudios experimentales se llevan a cabo sólo a escalas espaciales pequeñas, la relación negativa entre nativas y exóticas es más frecuente a escala local (Stachowicz & Byrnes, 2006, Fridley *et al.* 2007).

Sin embargo, nuestro estudio es netamente observacional, y el tipo de relación entre nativas y exóticas dependió más bien de la variable utilizada para evaluar resistencia biótica, que del tipo de estudio. Estudios observacionales han sido subestimados en ecología, y sólo recientemente han re-emergido después de un largo periodo en el que estudios experimentales eran preferidos (Sagarin & Pauchard 2010), y es que, a pesar de sus limitaciones, estudios observacionales reflejan situaciones más realistas y permiten evaluar patrones a múltiples escalas (Pauchard & Shea 2006, Davies *et al.* 2007, Sagarin & Pauchard 2010). En estudios correlativos, como el nuestro, la identificación de los mecanismos y factores que influyen en los patrones observados se hace muy difícil, pero desde el punto de vista logístico, estudios observacionales permiten la evaluación simultánea de patrones de resistencia biótica a diferentes escalas espaciales, ya que a escala regional la ejecución de experimentos resulta más compleja.

5.- TABLAS Y FIGURAS

i) Leyendas de Tablas

Tabla 3.1. Lista de especies de macroalgas nativas (y su forma de vida) encontradas en los muestreos realizados en los sistemas intermareales estudiados.

Tabla 3.2. Resultados de las regresiones lineales (pendiente, coeficiente de determinación, probabilidad) entre la cobertura de *Mastocarpus latissimus* y la diversidad de macroalgas nativas (riqueza, número de grupos funcionales y cobertura total) para cada uno de los seis sitios en invierno y verano.

Tabla 3.3. Valores mínimos, máximos y rango (en paréntesis) para cada una de las variables utilizadas en la evaluación de resistencia biótica por sitio.

Tabla 3.4. Resultados de la prueba ANOSIM de una vía para comparar la composición comunitaria entre estaciones, y de SIMPER para determinar los taxa que más influyen en las diferencias entre estaciones. M. LAM = *Mazzaella laminarioides*, G. PSE = *Gelidium pseudointricatum*, ULV = *Ulva* spp., PYR = *Pyropia* spp.

Tabla 3.5. Resultados de la prueba de comparación de rectas (intercepto y pendiente) en la relación entre diversidad comunitaria (riqueza, diversidad funcional y cobertura total) y cobertura de *Mastocarpus latissimus* entre estaciones.

ii) Leyendas de Figuras

Figura 3.1. Gametofito de *Mastocarpus latissimus* en un gradiente de diversidad en la zona intermareal media. Abundancia de la macroalga exótica disminuye con el incremento en la diversidad.

Figura 3.2. Mapa del área de estudio, en un sector de la costa sudeste del Pacífico, indicando los seis sitios donde se realizaron las observaciones.

Figura 3.3. Relación entre la riqueza, número de grupos funcionales y cobertura de macroalgas nativas, con la cobertura de *Mastocarpus latissimus*, en invierno (a, c y e) y verano (b, d y f), en Burca (círculos verdes), Necochea (círculos azules), Dichato (círculos amarillos), Cocholgüe (círculos púrpura), Lirquén (círculos café) y Lengua (círculos rojos). Resultados del análisis de regresión a escala regional se muestran en cada caso, resultados del análisis de

comparación de pendientes se muestran en Tabla 3.5, resultados de regresiones lineales para cada sitio se muestran en la Tabla 3.2.

Figura 3.4. Porcentaje de sustrato disponible (media \pm error estándar), por cada sitio, entre invierno y verano. Resultados de la Prueba de Mann-Whitney se muestran en cada caso.

iii) Tablas

Tabla 3.1.

| DIVISIÓN | ESPECIE | FORMA DE VIDA |
|------------------------|--|---------------------|
| Rhodophyta | <i>Mazzaella laminarioides</i> | Laminar corticada |
| | <i>Gelidium pseudointricatum</i> | Laminar corticada |
| | <i>Chondracanthus chamissoi</i> | Laminar corticada |
| | <i>Sarcothalia crispata</i> | Laminar corticada |
| | <i>Gelidium lingulatum</i> | Laminar corticada |
| | <i>Halymeniaceae</i> sp. | Laminar corticada |
| | <i>Nothogenia</i> Taxón A | Laminar corticada |
| | <i>Pyropia/Porphyra</i> | Laminar simple |
| | <i>Ahnfeltiopsis furcellata</i> | Formas cilíndricas |
| | <i>Ahnfeltiopsis durvillei</i> | Formas cilíndricas |
| | <i>Chondria californica</i> | Formas cilíndricas |
| | <i>Centroceras clavulatum</i> | Filamento corticado |
| | <i>Ceramium rubrum</i> | Filamento corticado |
| | <i>Corallina officinalis</i> var. <i>chilensis</i> | Calcárea articulada |
| | Chlorophyta | <i>Ulva</i> spp. |
| <i>Codium bernabei</i> | | Cojín |
| Ochrophyta | <i>Ralfsia</i> sp. | Costrosa |

Tabla 3.2.

| VARIABLE | SITIO | INVIERNO | | | VERANO | | |
|------------------------------|------------|-----------|----------------|-------|-----------|----------------|-------|
| | | PENDIENTE | r ² | P | PENDIENTE | r ² | P |
| Riqueza de macroalgas | Burca | -2,12 | 0,02 | 0,664 | -15,63 | 0,52 | 0,019 |
| | Necochea | -0,83 | 0,001 | 0,909 | -23,06 | 0,44 | 0,035 |
| | Dichato | 8,8 | 0,07 | 0,449 | -1,89 | 0,03 | 0,649 |
| | Cocholgiüe | -1,7 | 0,22 | 0,17 | -9,3 | 0,58 | 0,011 |
| | Lirquén | -0,17 | 0,001 | 0,966 | 5,88 | 0,04 | 0,584 |
| | Lenga | -16,75 | 0,29 | 0,103 | -19,57 | 0,15 | 0,263 |
| Numero de grupos funcionales | Burca | -1,34 | 0,01 | 0,792 | -15,75 | 0,42 | 0,044 |
| | Necochea | 6 | 0,03 | 0,636 | -17,7 | 0,44 | 0,036 |
| | Dichato | 17,23 | 0,24 | 0,154 | 0,94 | 0,01 | 0,847 |
| | Cocholgiüe | -3,25 | 0,13 | 0,311 | -11,5 | 0,59 | 0,009 |
| | Lirquén | 2,27 | 0,03 | 0,646 | 9,94 | 0,04 | 0,606 |
| | Lenga | -19,1 | 0,23 | 0,163 | -19,57 | 0,15 | 0,263 |
| Cobertura de macroalgas | Burca | -0,57 | 0,38 | 0,063 | -0,86 | 0,69 | 0,003 |
| | Necochea | -0,46 | 0,1 | 0,384 | -0,94 | 0,63 | 0,006 |
| | Dichato | -0,62 | 0,55 | 0,014 | -0,48 | 0,44 | 0,036 |
| | Cocholgiüe | -0,06 | 0,26 | 0,13 | -0,56 | 0,69 | 0,003 |
| | Lirquén | -0,23 | 0,28 | 0,125 | -0,6 | 0,48 | 0,027 |
| | Lenga | -0,8 | 0,53 | 0,016 | -1,29 | 0,68 | 0,003 |

Tabla 3.3.

| SITIO | RIQUEZA DE MACROALGAS NATIVAS | | NUMERO DE GRUPOS FUNCIONALES | | COBERTURA DE MACROALGAS NATIVAS | |
|------------|-------------------------------------|-----------|------------------------------------|-----------|---------------------------------------|--------------|
| | Invierno | Verano | Invierno | Verano | Invierno | Verano |
| | Burca | 2 - 5 (3) | 1 - 4 (3) | 2 - 5 (3) | 1 - 4 (3) | 6 - 56 (50) |
| Necochea | 1 - 4 (3) | 1 - 5 (4) | 1 - 3 (2) | 1 - 4 (3) | 6 - 42 (36) | 3 - 81 (78) |
| Dichato | 2 - 3 (1) | 2 - 4 (2) | 2 - 3 (1) | 2 - 4 (2) | 7 - 65 (58) | 11 - 44 (33) |
| Cocholgiüe | 2 - 5 (3) | 1 - 4 (4) | 2 - 3 (1) | 1 - 4 (4) | 8 - 91 (83) | 25 - 80 (55) |
| Lirquén | 2 - 4 (2) | 2 - 4 (2) | 2 - 4 (2) | 2 - 3 (1) | 4 - 55 (51) | 23 - 79 (56) |
| Lenga | 0 - 3 (3) | 1 - 2 (1) | 0 - 2 (2) | 1 - 2 (1) | 0 - 65 (65) | 0 - 91 (91) |
| Todos | 0 - 5 (5) | 1 - 5 (4) | 0 - 5 (5) | 1 - 4 (4) | 0 - 91 (91) | 0 - 91 (91) |

Tabla 3.4

| SITIO | ANOSIM UNA VIA | | SIMPER |
|------------|---------------------|-------|--|
| | R _{ANOSIM} | P | |
| Burca | 0,22 | 0,01 | M. LAM. = Inv > Ver; PYR = Inv < Ver |
| Necochea | 0,02 | 0,279 | M. LAM = Inv < Ver; ULV = Inv < Ver |
| Dichato | 0,16 | 0,039 | ULV = Inv > Ver; PYR = Inv > Ver |
| Cocholgiüe | 0,36 | 0,002 | M. LAM = Inv < Ver; G. PSE = Inv < Ver |
| Lirquén | 0,06 | 0,152 | G. PSE = Inv < Ver; ULV = Inv < Ver |
| Lenga | 0,11 | 0,049 | M. LAM = Inv > Ver; ULV = Inv > Ver |

Tabla 3.5.

| VARIABLE | COEFICIENTES | INVIERNO | VERANO | F | P |
|------------------------------|--------------|----------|--------|-------|-------|
| Riqueza de macroalgas | Intercepto | 38,3 | 59,8 | 3,44 | 0,066 |
| | Pendiente | -7,3 | -13,0 | 2,82 | 0,096 |
| Numero de grupos funcionales | Intercepto | 39,3 | 62,8 | 5,53 | 0,020 |
| | Pendiente | -8,6 | -14,8 | 2,32 | 0,130 |
| Cobertura de macroalgas | Intercepto | 31,8 | 52,4 | 11,31 | 0,001 |
| | Pendiente | -0,5 | -0,8 | 5,17 | 0,025 |

iv) Figuras

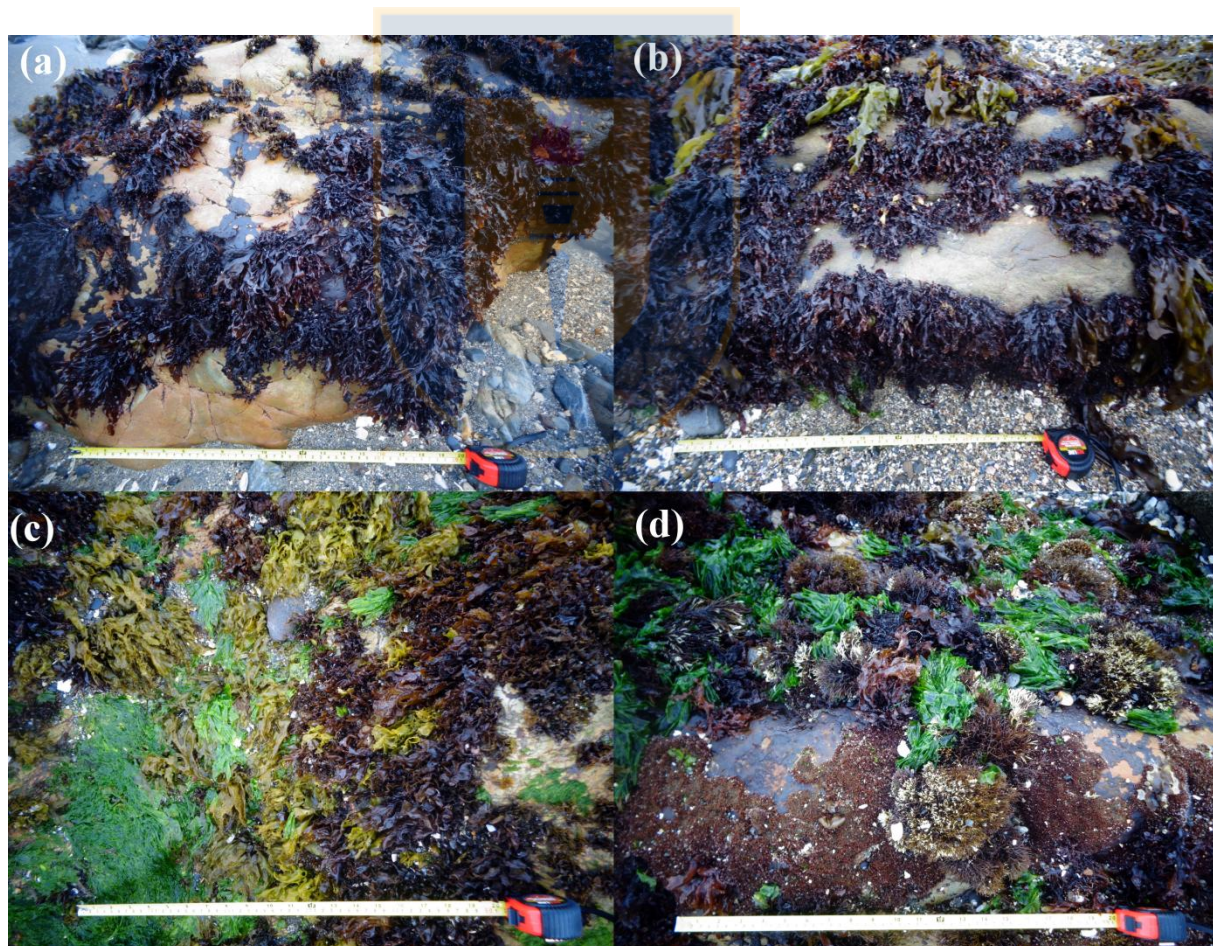


Figura 3.1.

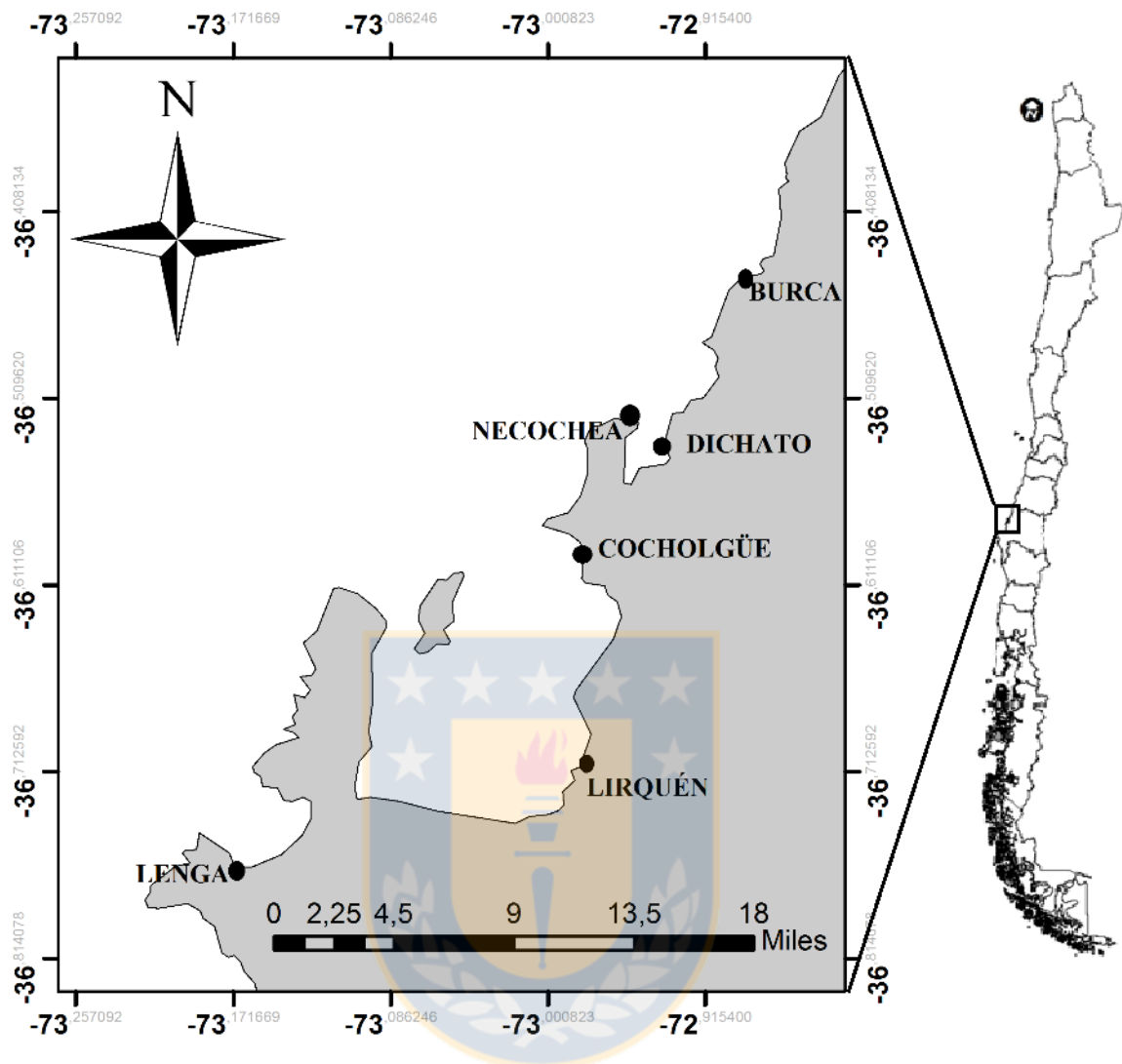


Figura 3.2.

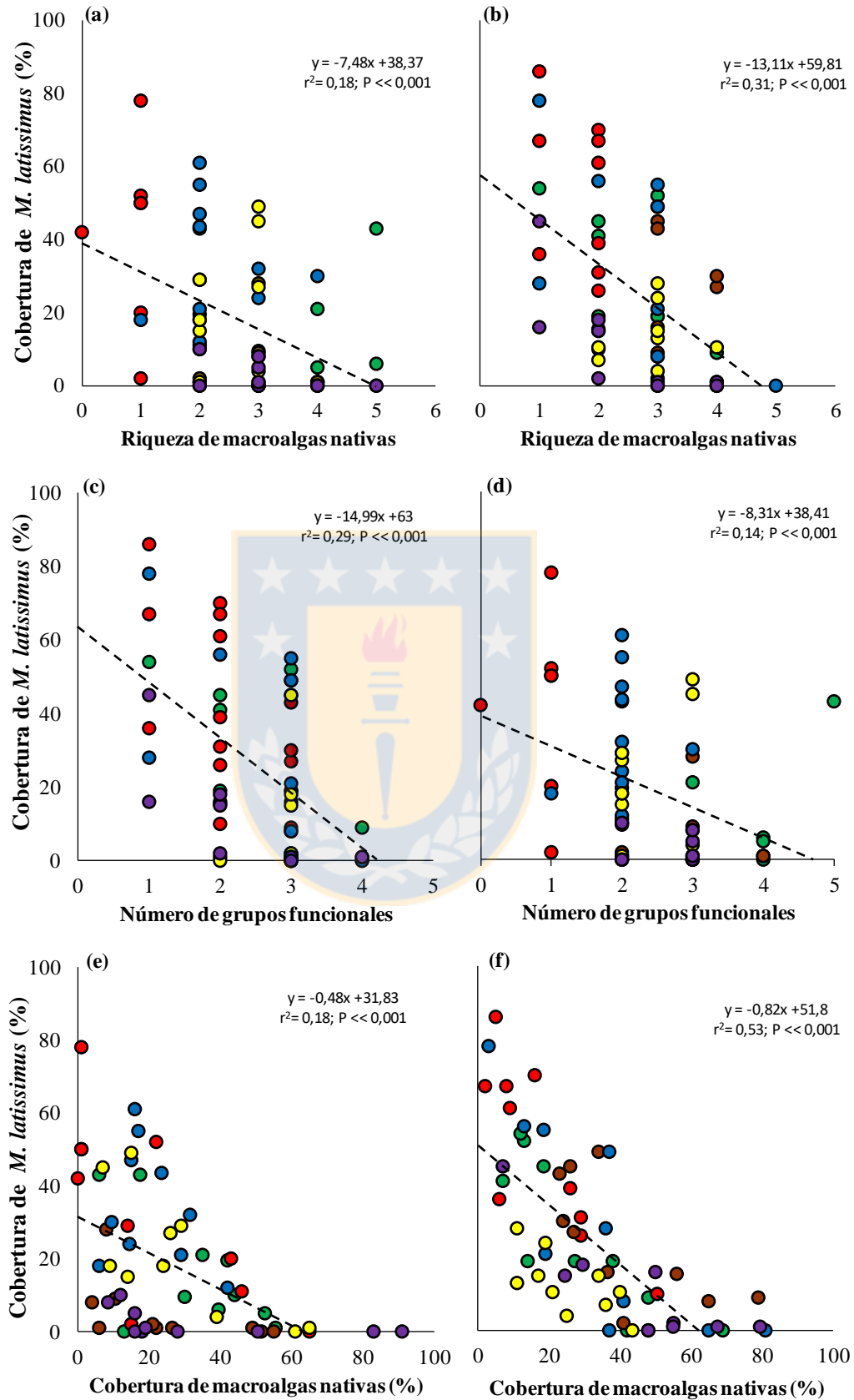


Figura 3.3.

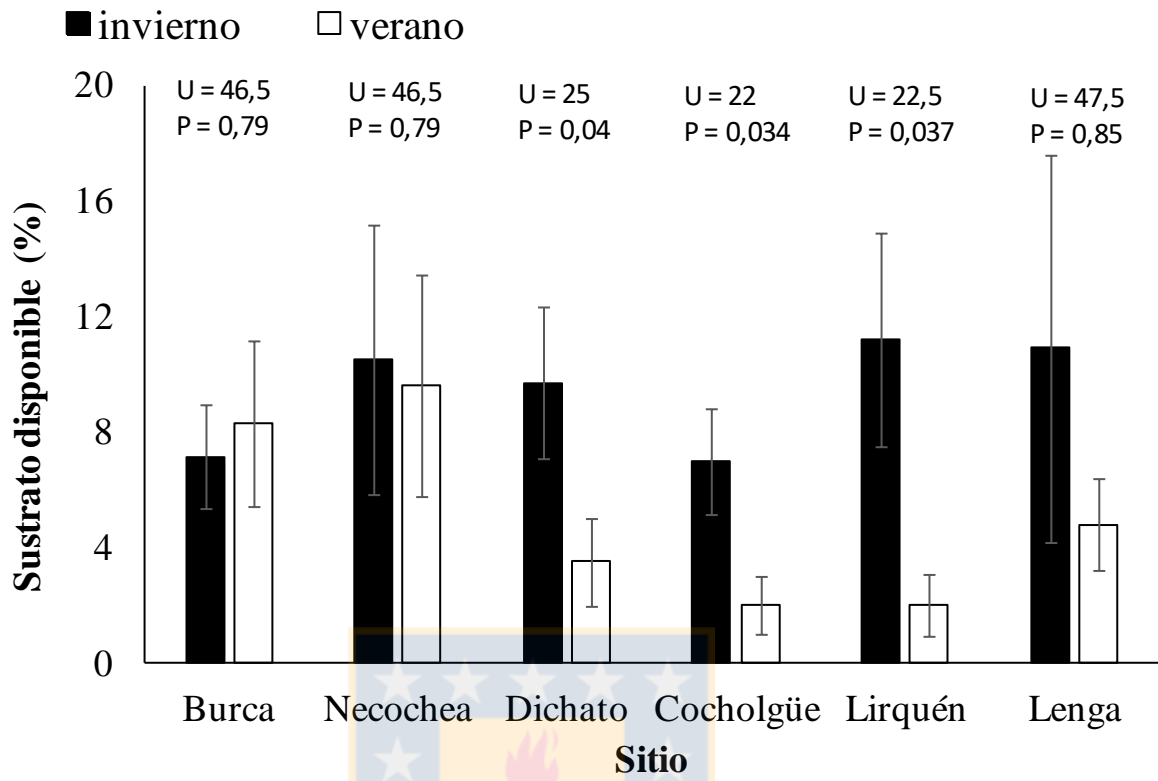


Figura 3.4.

CAPITULO 4

CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES Y PRESIÓN DE PROPÁGULOS



Basado en:

Villaseñor-Parada C, Pauchard, A Pinochet J & EC Macaya: Uso de modelos de nicho ecológico para predecir la expansión de macroalgas invasoras en la costa del Pacífico SE. En preparación.

RESUMEN

En ecología de invasiones, la aplicación de modelos de nicho ecológico ha permitido, entre otras cosas, conocer sitios susceptibles a ser invadidos por especies exóticas, así como también, identificar la importancia relativa de las variables que intervienen en dicha expansión. Mediante la aplicación de modelos correlativos de nicho ecológico, en cuatro especies de macroalgas invasoras en la costa del Pacífico SE: *Codium fragile* subsp. *fragile*, *Asparagopsis armata*, *Schottera nicaeensis* y *Mastocarpus latissimus*, utilizando variables ambientales (Temperatura superficial del mar, salinidad, concentración de nitratos), y antrópicas (número de puertos, número de centros de cultivos de moluscos nativos y exóticos) evaluamos: a) si existen sitios aún no colonizados por estas especies que sean susceptibles a la invasión, b) cuál es la importancia relativa de variables vinculadas a características ambientales y presión de propágulos (e.g. antrópicas) en la expansión de estas especies, y c) como afectan los cambios en la escala espacial abarcada en los modelos, en la importancia de dichas variables. Nuestros resultados identifican una gran cantidad de sitios altamente idóneos para el establecimiento de las cuatro especies, fuera de sus actuales rangos de distribución, sugiriendo que aún se encuentran en fase de expansión. Variables vinculadas a presión de propágulos son más importantes en los modelos de macroalgas con amplia distribución mundial como *C. fragile* y *A. armata*; mientras que variables ambientales son más importantes en especies con distribución mundial más restringida como *M. latissimus*. Concentración de nitratos fue la variable ambiental que más influye en la expansión de macroalgas exóticas, pero en cuanto a variables antrópicas, centros de cultivo de moluscos son importantes principalmente para *C. fragile* y *A. armata*, mientras que cantidad de puertos es más importante para *S. nicaeensis* y *M. latissimus*. En *S. nicaeensis*, la importancia de las variables cambia significativamente con la escala espacial. Variables asociadas a presión de propágulos (e.g. número de puertos y cultivos de moluscos) cobran más importancia en modelos a macro escala (i.e. toda la costa de Chile continental), mientras que variables asociadas a características ambientales, son más importantes en modelos a meso escala (i.e. costa de la ecorregión Araucana).

Palabras clave: *Asparagopsis armata*, *Codium fragile* subsp. *fragile*, cultivos de moluscos, *Mastocarpus latissimus*, *Schottera nicaeensis*, tráfico marítimo.

1.- INTRODUCCIÓN

Durante los últimos 25 años, el uso de modelos de nicho ecológico (también llamados modelos de distribución de especies) ha tenido un gran auge en diversas ramas de la ecología interesadas en conocer la distribución potencial de las especies (*e.g.* conservación, cambio climático, ecología de invasiones) (Robinson *et al.* 2011). Estos modelos se basan en una relación entre las características climáticas del hábitat y la ocurrencia de especies, y pueden dividirse en dos grandes grupos: modelos “mecanicistas”, cuando utilizan información fisiológica obtenida a partir de trabajos experimentales, y modelos “correlativos”, cuando relacionan la presencia (y en ocasiones ausencia) de las especies, con la información ambiental de esos sitios (Kearney & Porter 2009, Franklin & Miller 2010).

En ecología de invasiones, el uso de modelos de nicho ecológico ha permitido identificar áreas más propensas a ser invadidas, anticipar rutas críticas y puntos de llegada de especies exóticas, predecir el grado de propagación potencial post introducción, y describir potenciales escenarios producto del sinergismo entre invasiones de especies y cambio climático (Jeschke & Strayer 2008, Marcelino & Verbruggen 2015).

Una de las aplicaciones más interesantes de la aplicación de modelos “correlativos”, es que permiten conocer la importancia relativa de cada una de las variables incluidas en los modelos de distribución generados (*e.g.* Tyberghein *et al.* 2012, Verbruggen *et al.* 2013, Gallardo *et al.* 2015, Leidenberger *et al.* 2015, Canals *et al.* 2016), lo que permitiría inferir la importancia de los factores involucrados en la expansión de especies exóticas, modeladas en su rango invadido.

Sin embargo, debido a que las especies invasoras muestran una extraordinaria habilidad de adaptación a las condiciones ambientales donde han sido introducidas (Pearman *et al.* 2008), algunos autores (Pyšek *et al.* 2010, Gallardo 2014, Gallardo *et al.* 2015) han sugerido que el uso de factores exclusivamente ambientales resulta insuficiente para explicar la distribución potencial de estas especies, enfatizando en la necesidad de incorporar en este tipo de modelos, variables de origen antrópico (*e.g.* densidad poblacional, vías de comunicación, uso de suelo). El uso de este tipo de variables mejora notablemente los modelos

de distribución potencial (*e.g.* Lippitt *et al.* 2008, Gallardo & Aldridge 2013, Canals *et al.* 2016), pero se ha sugerido que el nivel de predictibilidad de estos modelos mejoraría aún más, si dichas variables estuvieran directamente relacionadas con presión de propágulos (Gallardo *et al.* 2015).

Por lo tanto, la aplicación de modelos de nicho ecológico en especies invasoras, que incluyan tanto variables ambientales como antrópicas, permitiría estimar que tipo de factores (*i.e.* asociados a características ambientales o a presión de propágulos), son los que más influyen en la expansión de estas especies en su rango invadido.

Sin embargo, la importancia de las variables, depende en gran medida de la región donde son evaluadas (*e.g.* rango invadido v/s rango nativo), y puede variar considerablemente al incrementar el rango de evaluación (*e.g.* rango invadido + rango nativo) (Verbruggen *et al.* 2013). Considerando dichos resultados, nosotros proponemos un efecto del incremento en la escala espacial, sobre la importancia los tipos de variables utilizadas (*e.g.* asociadas a características ambientales o presión de propágulos).

Modelos de nicho ecológico han sido ampliamente utilizados en especies de sistemas terrestres, mientras que en sistemas marinos, su aplicación es más reciente y muy poco desarrollada (Robinson *et al.* 2011). En lo que respecta a macroalgas marinas exóticas, la aplicación de modelos de nicho ecológico es escasa (Marcelino & Verbruggen 2015), abarcando una gran variedad de escalas espaciales, como la costa de una Bahía (Katsanevakis, Issaris, *et al.* 2010, Katsanevakis, Salomidi, *et al.* 2010), la costa de un estado (Glardon *et al.* 2008), la costa de varios estados o provincias (Báez *et al.* 2010, Bulleri *et al.* 2011, Burfeind *et al.* 2013), la costa de un país (Madariaga *et al.* 2014), y modelos a escala global (Tyberghein *et al.* 2012, Verbruggen *et al.* 2013).

Por lo tanto, en este trabajo queremos, por una parte, estimar la importancia relativa de factores vinculados a presión de propágulos y características ambientales en la invasión de macroalgas exóticas, y además, determinar si existe una variación en la importancia relativa de estos factores, con el cambio en la escala espacial a la que son evaluados. Para esto, utilizaremos como modelos de estudio, cuatro especies de macroalgas invasoras en la costa del

Pacífico SE: *Codium fragile* subsp. *fragile*, *Asparagopsis armata*, *Schottera nicaeensis* y *Mastocarpus latissimus* (Villaseñor-Parada *et al.* [Capítulo 2]).

En general, modelos de invasión (*e.g.* Shigesada & Kawasaki 1997) describen, posterior a la introducción de una especie exótica, un incremento gradual en el rango de distribución a través del tiempo (fase de expansión), hasta llegar a un punto de saturación en el que todos los hábitats disponibles han sido colonizados. La aplicación de modelos de nicho ecológico en especies exóticas en fase de expansión, ha permitido predecir sitios susceptibles a ser invadidos, tanto a escala global (*e.g.* Tyberghein *et al.* 2012, Verbruggen *et al.* 2013), como regional (*e.g.* Madariaga *et al.* 2014, Gallardo *et al.* 2015, Canals *et al.* 2016); así como también identificar invasiones cercanas a su punto de saturación (Montecino *et al.* 2016).

La aplicación de modelos de nicho ecológico, tanto a nivel global (Tyberghein *et al.* 2012) como local (Madariaga *et al.* 2014), han determinado que gran parte de la costa del Pacífico SE, reúne condiciones idóneas para el establecimiento de *Codium fragile* subsp. *fragile*, aunque dichos modelos han sido realizados sólo con variables ambientales. Además *C. fragile* muestra una alta tasa de expansión en estos sistemas (Lyons & Schwartz 2001) y el número de nuevos reportes aumenta con el tiempo (Ulloa *et al.* 2016).

Modelos de nicho ecológico no han sido aplicados para el resto de las macroalgas exóticas en el Pacífico SE, pero existe evidencia que indica que la mayoría de las introducciones son relativamente recientes (Villaseñor-Parada *et al.* [Capítulo 2]) y que la amplitud del rango de distribución se encuentra positivamente correlacionada con el tiempo mínimo de residencia (Villaseñor-Parada *et al.* [Capítulo 2]), lo que sugiere que estas especies podrían encontrarse en fase de expansión.

En este trabajo, a partir del uso de modelos de nicho ecológico, queremos determinar: a) si las especies utilizadas como modelos estudio se encuentran en fase de expansión en la costa del Pacífico SE, b) cuál es la importancia relativa de características ambientales y presión de propágulos, y c) si existe un efecto de la escala espacial sobre dicha importancia.

2.- MATERIALES Y MÉTODOS

i) Sitio de estudio

a) Macro escala: costa del Pacífico SE (i.e. entre los 18° y 55° S)

Abarca 38° de latitud y cerca de 55.000 kilómetros efectivos de litoral costero (Camus 2001), y se reconocen 5 ecorregiones biogeográficas: Humboldtiana, Chile central y Araucana, en la provincia Pacífico templado SE; y Chilense y Canales/Fiordos del Sur de Chile, en la provincia Magallánica (Spalding *et al.* 2007) (Fig. 4.1).

Desde el punto de vista oceanográfico, esta región está dominada por el sistema de corrientes frías de Humboldt y la corriente del Cabo de Hornos, y se caracteriza por un gradiente termal que disminuye de norte a sur, la ocurrencia de zonas de surgencia (permanente y estacional) asociadas a un aporte de nutrientes en ciertos sectores de la costa, escasos accidentes geográficos al norte del paralelo 42°S, y una gran cantidad de golfos, islas, canales, fiordos y bajas salinidades al sur del paralelo 42°S (Camus 2001, Thiel *et al.* 2007). Dichas características oceanográficas han sido consideradas como una barrera natural ante la invasión, lo que explicaría la baja cantidad de especies exóticas respecto a otras costas a nivel mundial (Castilla *et al.* 2005; Castilla & Neill, 2009).

Respecto al impacto antrópico en estos sistemas, un intenso tráfico marítimo se da a lo largo de toda la costa, favorecido por la gran cantidad de complejos portuarios (DIRECTEMAR, 2016). El desarrollo de la acuicultura ha incrementado significativamente con el tiempo, aumentando con ello el número de concesiones acuícolas a lo largo de toda la costa (SUBPESCA, 2013). Sin embargo, las zonas que concentran mayor densidad de concesiones acuícolas corresponden a las ecorregiones de Chile central (cultivos de moluscos nativos y algunas especies exóticas como *Crassostrea gigas*, *Haliotis rufescens*, *Haliotis discus hannai*) y Chilense (salmonicultura, cultivos de moluscos nativos y exóticos) (SUBPESCA, 2013).

b) Meso escala: costa de la ecorregión Araucana (i.e. entre 33 y 41°S)

Desde el punto de vista oceanográfico, la ocurrencia de eventos de surgencias se limita a la temporada estival (Ahumada & Chuecas 1979), con focos importantes sólo en la Bahía de Concepción y Golfo de Arauco (Thiel *et al.* 2007).

Desde el punto de vista antrópico, la acuicultura de moluscos nativos y exóticos está escasamente desarrollada. Sin embargo, el sector está sometido a un intenso tráfico marítimo, con importantes complejos portuarios agrupados en la Bahía de Concepción (Talcahuano, Penco, Lirquén), Bahía de San Vicente (San Vicente, Huachipato) y el Golfo de Arauco (Coronel, Puchoco, Escuadrón).

ii) Modelos de estudio

De las 19 especies de macroalgas reportadas como exóticas para la costa del Pacífico SE (Villaseñor-Parada *et al.* [Capítulo 1]), sólo cuatro tienden a invadir, y estas son:

a) *Codium fragile* subsp. *fragile*

Macroalga verde originaria del sudeste asiático (Provan *et al.* 2005, 2008), ampliamente distribuida a lo largo de la costa de Pacífico SE (Fig. 4.1a) donde habita ambientes inter y submareales, así como estructuras artificiales (*e.g.* muelles, implementos de acuicultura), con una distribución altamente discontinua (Neill *et al.* 2006, Neill 2007). Se la ha reconocido como la principal macroalga invasora en estos sistemas (Castilla *et al.* 2005), afectando negativamente el rendimiento en el cultivo de macroalgas (Neill *et al.* 2006) y la abundancia de especies nativas en sistemas submareales (Neill, 2007). Esta es la única especie de macroalga exótica cuya distribución potencial había sido previamente modelada a partir de aproximaciones “mecanicistas” usando su tolerancia ambiental a la luz, salinidad y temperatura como variables (Madariaga *et al.* 2014).

b) *Asparagopsis armata*

Macroalga roja nativa de Australia y Nueva Zelanda (Andreakis *et al.* 2007). Los reportes más antiguos de esta especie en la costa del Pacífico SE se remontan a 1965

(Santelices & Abbott, 1978) en la ecorregión Humboldtiana, pero Ramírez *et al.* (2007) reportan una creciente expansión de su rango de distribución hacia el sur (Chile central) (Fig. 4.1 b), donde su fase alternativa (tetraesporofítica) *Falkenbergia hildenbrandii* puede generar proliferaciones masivas que son confundidas con “mareas rojas”, cuyas varazones afectan negativamente el desarrollo del turismo en balnearios costeros (Ramírez *et al.* 2008a).

c) *Schottera nicaeensis*

Macroalga roja de amplia distribución en la costa del Pacífico SE (Fig. 4.1 c), donde habita sistemas intermareales bajos y submareales someros (Hoffman & Santelices 1997). Recientemente se ha reportado un incremento significativo en el rango de distribución hacia el norte y sur de su rango original, pero, a pesar de su alta frecuencia de ocurrencia, muestra bajas abundancias en la mayoría de los sitios (Villaseñor-Parada *et al.* 2014). Hasta ahora no hay reportes de efectos sobre aspectos ecológicos o económicos.

d) *Mastocarpus latissimus*

Macroalga roja, originaria de la costa templada del Pacífico Norte (Lindstrom *et al.* 2011), donde coexiste con otras especies del género (Lindstrom, 2008; Lindstrom *et al.* 2011). Originalmente fue descrita sólo para la ecorregión Araucana (Ávila & Alveal, 1987), aunque recientemente se ha observado una expansión en el rango de distribución aproximadamente 300 km hacia el norte y 600 km hacia el sur del rango original (Macaya *et al.* 2013). Es considerada la segunda especie de macroalga exótica más conspicua de la costa del Pacífico templado sudeste (Castilla *et al.* 2005), ya que en algunos sectores alcanza una alta cobertura, siendo la macroalga dominante de sistemas intermareales medios, donde compite fuertemente con macroalgas nativas (Villaseñor-Parada *et al.* [Capítulo 3]).

iii) Obtención de datos para variables ambientales y de presión de propágulos.

VARIABLES UTILIZADAS COMO INDICADORAS DE CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES FUERON OBTENIDAS DESDE LAS BASES DE DATOS DE WORCLIM (<http://www.worldclim.org/version1>, Hijmans *et al.* 2005) (temperatura superficial del mar promedio), con una resolución de 30 arce-segundo; y

BioOracle (<http://www.oracle.ugent.be/>, Tyberghein *et al.* 2012) (salinidad y concentración de nitratos), con una resolución de 5 arc-minutos. La información fue re muestreada a 0.01 grados, para uniformar la resolución de todas las variables.

A nivel mundial, tráfico marítimo y cultivos de moluscos han sido indicados como los principales vectores de introducción de macroalgas exóticas (Drake & Lodge 2007, Williams & Smith 2007, Hewitt *et al.* 2008), por lo que se utilizó el número de puertos, el número de centros de cultivos de moluscos exclusivamente nativos, y el número de centros de cultivos de moluscos especies exóticas (*e.g. Haliotis spp., Crassostrea gigas*), como variables vinculadas a presión de propágulos. Información de complejos portuarios fue obtenida desde los boletines estadísticos marítimos históricos de la Dirección General de Territorio Marítimo y de Marina Mercante (DIRECTEMAR 2016) dependiente de la Armada y el Gobierno de Chile. Información de centros de cultivos de moluscos (nativos y exóticos) fue obtenida desde los informes de la Subsecretaría de Pesca y Acuicultura (SUBPESCA 2013) dependiente del Gobierno de Chile.

Multicolinealidad entre variables predictoras fue resuelta eliminando variables altamente correlacionadas mediante correlación de Pearson (Elith *et al.* 2011), priorizando aquellas de las que se tienen antecedentes que son de importancia biológica para las especies estudiadas (Tabla 4.1).

iv) Obtención de datos de ocurrencia de las especies.

A partir de una exhaustiva búsqueda bibliográfica en libros, revistas (ISI y no ISI) y bases de datos en internet (*e.g.* GBIF, ALGAEBASE), se georeferenció la ocurrencia de las cuatro especies objetivo (Tabla 4.2).

Dos de estas especies: *Schottera nicaeensis* y *Mastocarpus latissimus*, son bastante frecuentes en parte de la ecorregión Araucana (*i.e.* entre los 33 y 41° S, Fig. 4.1) (Ramírez & Santelices 1991, Hoffmann & Santelices 1997), por lo que fueron utilizadas para ser evaluadas tanto a macro (costa del Pacífico SE) como a meso escala (ecorregión Araucana).

Número de ocurrencias a macro escala fue variable entre las especies, con un rango entre 17 y 36, mientras que a escala de ecorregión fue más homogénea (10 y 16) (Tabla 4.2).

v) Algoritmo utilizado para encontrar el mejor modelo.

El modelamiento de nicho ecológico fue realizado mediante el algoritmo MaxEnt (máxima entropía), el cual relaciona la ocurrencia de las especies y las variables ambientales, para obtener valores probabilísticos que indican la verosimilitud en cada una de las celdas con presencia de la especie, basado en una estimación de si las condiciones ambientales son idóneas o no para el establecimiento de esta (Phillips *et al.* 2006, Elith *et al.* 2011).

MaxEnt es el algoritmo más popular en modelos de nicho ecológico con datos de sólo presencia de especies (Elith *et al.* 2011, Merow *et al.* 2013) y ha dado buenos resultados en modelos correlativos de otras macroalgas invasoras (*e.g.* Tyberghein *et al.* 2012; Verbruggen *et al.* 2013). Modelos de nicho ecológico fueron realizados mediante el software MaxEnt versión 3.3.k (Phillips *et al.* 2006). Contribución relativa de las variables al modelo fue realizada mediante la prueba de Jackknife en base a 1000 aleatorizaciones.

vi) Evaluación del modelo.

De un total de 50 modelos, se seleccionó el mejor de todos mediante el procedimiento descrito por (Warren & Seifert 2011), evaluando la complejidad de los modelos a través del parámetro β , utilizando el criterio de información de Akaike (AIC corregido) en el software ENMtools (Warren *et al.* 2010).

vii) Mapa de predicción del espacio geográfico.

Mapas de predicción de la distribución potencial de cada una de las especies fueron realizados en ArcGis 10.2. Tres categorías fueron utilizadas: baja probabilidad de ocurrencia (entre 0 y 25%), mediana probabilidad de ocurrencia (entre 26 y 50%) y alta probabilidad de ocurrencia (sobre el 50%).

viii) Estimación de la importancia relativa de las variables y efecto de la escala espacial.

La importancia relativa de cada variable (%), en los 10 mejores modelos de cada especie (según criterio de Akaike), fue utilizada como una estimación de la importancia de dicha variable en el proceso de invasión.

Para comparar el porcentaje de contribución de cada variable, entre macro (*i.e.* costa del Pacífico SE) y meso escala (costa de la ecorregión Araucana), se utilizó la información de los 10 mejores modelos de *S. nicaeensis* y *M. latissimus*, realizados a ambas escalas. Análisis de la varianza de una vía fueron utilizados para comparar la contribución de cada variable, entre ambas escalas.

3.- RESULTADOS

i) Macroalgas invasoras en fase de expansión

En las cuatro especies de macroalgas invasoras estudiadas, modelos de nicho ecológico identifican sectores de la costa del Pacífico SE altamente idóneas para el establecimiento de éstas, pero en donde hasta ahora no existen reportes de sus presencias (Fig. 4.1). En el caso de *C. fragile*, ciertos sectores de la costa patagónica, el mar interior de Chiloé, y el extremo norte tienen una alta probabilidad de ocurrencia de esta especie (Fig. 4.1). En el caso de *A. armata*, el modelo identifica sectores susceptibles a la invasión hasta los 43°S, cerca de 10 grados más al sur de su actual límite de distribución (*i.e.* 33°S). Por último, tanto para *S. nicaeensis* como para *M. latissimus*, el modelo identifica sectores con alta probabilidad de ocurrencia, tanto hacia el norte como hacia el sur de sus límites actuales de distribución (Fig. 4.1). Estos resultados sugieren que las especies estudiadas, aún se encuentran en fase de expansión en la costa del Pacífico SE.

ii) Importancia relativa de las características ambientales y la presión de propágulos.

Aunque los resultados fueron bastante especie-específicos, en general, la variable ambiental: concentración de nitratos, y las variables de presión de propágulos: número de

puertos y número de centros de cultivos nativos, son las variables más importantes en los modelos realizados para las diferentes especies (Tablas 4.3 y 4.4, Fig. 4.2).

Importancia relativa de variables relacionadas con características ambientales y con presión de propágulos no muestra un patrón único para todas las especies modeladas. Modelos de nicho ecológico de *C. fragile* y *A. armata* indican que variables vinculadas a presión de propágulos, particularmente el cultivo de moluscos nativos, contribuyen más al modelo que variables ambientales (Tabla 4.3, Fig. 4.2). Por otra parte, en los modelos de *S. nicaeensis*, las variables vinculadas a características ambientales (concentración de nitratos) y presión de propágulos (número de puertos), contribuyen en forma casi equitativa al modelo (Tabla 4.4, Fig. 4.2). Por último, el modelo de *M. latissimus* muestra una mayor importancia de variables ambientales (concentración de nitratos), por sobre variables vinculadas a presión de propágulos (Tabla 4.4, Fig. 4.2).

iii) Efecto de la escala espacial sobre la importancia relativa de las variables

Diferentes tendencias son observadas en *Schottera nicaeensis* y *Mastocarpus latissimus*, al comparar la importancia relativa de las variables, en modelos a macro y meso escala. En el caso de *S. nicaeensis*, diferencias significativas fueron encontradas en la importancia relativa de todas las variables entre los modelos a macro y meso escala (Tabla 4.5). Variables ambientales (*i.e.* temperatura superficial del mar, salinidad y concentración de nutrientes) tienen una mayor importancia en modelos realizados a meso escala, es decir, abarcando sólo la costa de la ecorregión Araucana (Fig. 4.2). Por el contrario, variables vinculadas a la presión de propágulos (*i.e.* número de puertos, número de cultivos de moluscos nativos, número de cultivos de moluscos exóticos), son más importantes en los modelos a macro escala, es decir, que abarcaron toda la costa de Chile continental (*i.e.* Pacífico S.E.) (Fig. 4.2).

A diferencia de *S. nicaeensis*, en los modelos realizados en *M. latissimus*, no se encontraron diferencias en la importancia de las variables entre ambas escalas espaciales, a excepción de la salinidad, que fue más importante en modelos realizados a macro escala (Tabla 4.5, Fig. 4.2).

4.- DISCUSIÓN

A partir de la aplicación de modelos de nicho ecológico, nuestro trabajo aporta nuevo conocimiento respecto a la expansión de macroalgas exóticas en la costa del Pacífico SE, en aspectos relacionados con la expansión de estas especies, la importancia relativa (en dicha expansión) de variables asociadas a características ambientales y presión de propágulos, y el efecto de la escala espacial sobre la importancia relativa de las variables involucradas.

i) Expansión de macroalgas exóticas en la costa del Pacífico SE.

La fase de expansión en los modelos de invasión (*e.g.* Shigesada & Kawasaki, 1997) se caracteriza por un incremento gradual en la distribución de la especie exótica dentro del rango invadido, el cual no es indefinido, sino que llega a un punto de saturación donde todos los hábitats disponibles ya han sido colonizados. Evidencia indirecta, a partir de revisiones bibliográficas, sugiere que macroalgas exóticas en la costa del Pacífico SE podrían encontrarse en fase de expansión (*i.e.* introducciones relativamente recientes, relación positiva entre la amplitud del rango de distribución y el tiempo mínimo de residencia; Villaseñor-Parada *et al.* [Capítulo 2]). En nuestro trabajo, la identificación de sitios altamente adecuados para el establecimiento de las especies estudiadas, en donde aún no hay registros de su presencia, entregan una evidencia más sólida a esta hipótesis. Por lo tanto, la ausencia poblaciones viables de las especies modeladas, en los sectores con alta probabilidad de ocurrencia, se debería más bien a factores históricos, que a restricciones ambientales y/o de dispersión (*e.g.* presión de propágulos).

A nivel mundial, se ha observado que los impactos de las macroalgas invasoras no son inmediatos, sino que aparecen después de un tiempo (Siguan, 2003), y el costo económico de la introducción de este tipo de organismos usualmente es precedido por un costo social y ecológico (Williams & Smith, 2007). Múltiples efectos negativos han sido reportados para las especies estudiadas en sistemas costeros del Pacífico SE, tanto sobre aspectos económicos (*e.g.* disminución en el rendimiento de cultivos de macroalgas, Neill *et al.* 2006; varazones masivas en balnearios, Ramírez *et al.* 2008a) como ecológicos (*e.g.* disminución de la

abundancia de macroalgas nativas, Neill, 2007; Villaseñor-Parada *et al.* [Capítulo 3]; proliferaciones algales masivas, Ramírez *et al.* 2008a; asociaciones positivas con otras especies exóticas, Villaseñor-Parada *et al.* 2011), los que podrían replicarse o intensificarse en los nuevos sitios invadidos.

Regiones altamente intervenidas por actividades acuícolas (salmónidos y moluscos) como el mar interior del Archipiélago de Chiloé (entre 41 y 43°S), y por actividades portuarias como la costa de la ecorregión Araucana (entre 33 y los 41°S), muestran una alta vulnerabilidad a la invasión de estas especies. Proyectos portuarios y acuícolas de gran envergadura han sido propuestos para estas zonas en el último tiempo, lo que constituye un importante desafío para la conservación de estos sistemas, que han sido muy poco estudiados en lo que respecta a la ecología de invasiones de macroalgas marinas (Villaseñor-Parada *et al.* [Capítulo 1]).

ii) Importancia relativa de presión de propágulos y características ambientales en la expansión de macroalgas exóticas.

Modelos de nicho ecológico, no sólo permiten identificar los sitios más susceptibles a ser invadidos, sino que además, conocer la importancia relativa de los diferentes factores en el resultado de la modelación. Incorporación de variables antrópicas permiten no sólo mejorar la predictibilidad de estos modelos (*e.g.* Lippitt *et al.* 2008, Gallardo & Aldridge, 2013, Canals *et al.* 2016), sino que además, en el caso de las especies exóticas, estimar el impacto de las actividades humanas en los procesos de introducción y expansión de estas especies.

Una tendencia creciente a incorporar estas variables en modelos de nicho ecológico, ha permitido estimar la importancia de actividades antrópicas en la expansión de especies exóticas ya establecidas, principalmente mediante el uso del índice de influencia humana (HII) que estima el impacto de actividades humanas en sistemas terrestres (Sanderson *et al.* 2002), y el índice de influencia humana en sistemas marinos (MHI), que resume la información respecto a 17 actividades humanas realizadas en estos sistemas (Halpern *et al.* 2008). Sin embargo, se ha sugerido que la inclusión de variables más estrechamente relacionadas con la

presión de propágulos, que son particulares para los diferentes tipos de especies estudiadas, podrían mejorar aún más la capacidad predictiva de estos modelos (Gallardo *et al.* 2015).

Por esta razón, hemos utilizado en este trabajo sólo actividades humanas que estén estrechamente relacionadas con la introducción y/o expansión de nuestros modelos de estudio (*i.e.* macroalgas exóticas), y que a su vez, caracterizan los sistemas estudiados. A nivel mundial, incrustaciones en cascos de barcos y actividades asociadas a acuicultura de moluscos exóticos, han sido indicados como los principales vectores de introducción para macroalgas exóticas (Drake & Logde, 2007; Hewitt *et al.* 2007; Williams & Smith, 2007), y en la costa del Pacífico SE, una mayor cantidad de reportes de estas especies se da justamente en regiones con alta actividad portuaria y acuícola (Villaseñor-Parada *et al.* [Capítulo 2]). En nuestro trabajo, hemos utilizado el número de puertos, como un proxy de la intensidad del tráfico marítimo, y el número de centros de cultivo de moluscos como proxy de intensidad de la actividad acuícola. En este último caso, hemos separado los cultivos en dos tipos: cultivos de especies exóticas y cultivos de especies nativas, con el fin de identificar si sólo moluscos de origen exótico (*e.g.* *Crassostrea gigas*, *Haliotis* spp.) influyen en la fase de expansión.

Como características ambientales, utilizamos variables relacionadas con el rendimiento de macroalgas, y que además, muestran una alta variabilidad en el sistema estudiado. Sistemas de corrientes frías a lo largo de toda la costa, un gradiente termal que disminuye de norte a sur, bajas salinidades a altas latitudes, una diferencial concentración de nutrientes asociado a eventos de surgencias y la ocurrencia de eventos a gran escala (El Niño Oscilación del Sur; ENSO), caracterizan los sistemas costeros del Pacífico SE (Camus 2001, Thiel *et al.* 2007), y han sido identificados como una barrera natural ante la invasión de especies exóticas (Castilla & Neill 2009). Por esta razón, utilizamos las variables de temperatura, salinidad y concentración de nitratos como estimadores de variables ambientales.

Uno de los objetivos de este trabajo fue evaluar la importancia relativa de las características ambientales y la presión de propágulos, que son los factores más importantes en la evaluación de patrones de distribución de especies exóticas a grandes escalas (Milbau *et al.* 2009). Sin embargo, no hemos encontrado un patrón uniforme para todas las especies, ya que variables vinculadas a presión de propágulos muestran una mayor importancia en *C. fragile* y

A. armata, macroalgas que han invadido numerosos ecosistemas a nivel mundial (Provan *et al.* 2005; Andreakis *et al.* 2007); mientras que variables ambientales son más importantes en macroalgas con distribución mundial más limitada, como *M. latissimus*, especie que aparentemente sólo han sido introducida sólo en el Pacífico SE (Lindstrom *et al.* 2011).

iii) Variables ambientales que determinan la expansión de macroalgas exóticas en la costa del Pacífico SE.

De las tres variables ambientales usadas en nuestros modelos, la concentración de nitratos (directamente relacionada con la ocurrencia de surgencias) fue la más importante para todas las especies, cuyo porcentaje de contribución en el caso de *M. latissimus* fue de *c.a.* de 50%. Nitrógeno es el macronutriente que más frecuentemente limita el crecimiento de macroalgas marinas, y el nitrato (NO₃) es el ion más importante, ya que (salvo pocas excepciones) macroalgas marinas son incapaces de asimilar el nitrógeno gaseoso (N₂) (Lobban & Harrison 1997). Surgencias (asociadas a un incremento significativo de nutrientes) y ENSO han sido indicados como los principales factores que determinan la variabilidad en comunidades rocosas intermareales estos sistemas (Camus, 2008), y al menos para macroalgas corticadas se ha observado un incremento en la riqueza y tasa de crecimiento asociado a la presencia e intensidad de surgencias (Nielsen & Navarrete 2004).

Por otra parte, *C. fragile* registró la menor importancia relativa de concentración de nitratos (15,7%), lo que concuerda con reportado en modelos aplicados a escala global (Tyberghein *et al.* 2012) y en otras regiones (*e.g.* Atlántico NW, Gallardo *et al.* 2015). Esta macroalga es capaz de utilizar también el amoníaco y la urea como fuentes alternativas de nitrógeno (Trowbridge, 1998; 1999), y a partir de análisis del contenido de nitrógeno en el talo, se ha sugerido que este nutriente puede estar limitado durante gran parte de su etapa de crecimiento, lo que explicaría su distribución mundial a lo largo de un amplio gradiente de disponibilidad de nutrientes (Trowbridge, 1999 y citas en el).

A pesar de la importancia de eventos de ENSO (relacionados con la temperatura superficial del mar) sobre la ecofisiología de macroalgas (Lobban & Harrison, 1997), variabilidad de comunidades rocosas litorales (Camus, 2008) e introducción de especies

marinas (*e.g.* stepping stone) (Castilla *et al.* 2005, Castilla & Neill, 2009), la temperatura superficial del mar no fue un factor de gran importancia para las especies modeladas.

Nuestros resultados concuerdan con los reportados por Gallardo *et al.* (2015) a partir de modelos de nicho ecológico realizados en especies exóticas marinas del Atlántico NW. En dichos sistemas, la concentración de nutrientes (nitratos) es el factor más importante, seguido por la temperatura superficial de mar, aunque, en nuestro caso (Pacífico SE), temperatura superficial del mar no fue de gran importancia.

iv) Actividades antropogénicas asociadas a la invasión de macroalgas exóticas en la costa del Pacífico SE.

Conocer las variables antropogénicas que más influyen en la introducción de una especie en particular, permite enfocar los esfuerzos de manejo a actividades puntuales (*e.g.* tráfico marítimo, acuicultura de moluscos) asociadas a dichas especies (Lyon & Scheibling, 2009), ya que la tasa de expansión de macroalgas invasoras difiere significativamente entre especies dentro de una misma región, debido a la interacción de múltiples factores, entre los que se encuentran el modo y la capacidad reproductiva de la especie, las condiciones ambientales y las actividades antropogénicas asociadas (Lyons & Scheibling, 2009).

Respecto al modo y capacidad reproductiva, numerosas estrategias han sido reportadas en el Pacífico SE para las especies estudiadas. En el caso de *C. fragile* subsp. *fragile*, se encuentran: adhesión a estructuras utilizadas en actividades acuícolas (Astudillo *et al.* 2009), liberación a la deriva de fragmentos boyantes altamente reproductivos (Villaseñor-Parada *et al.* 2013), generación de talos a partir de un solo utrículo, (Gonzalez *et al.* 2014). En cuanto a *Asparagopsis armata*, se ha reportado la generación de ramas especializadas mediante fragmentación vegetativa (Ramírez *et al.* 2007, Ramírez *et al.* 2008a) y fijación a discos de macroalgas (Macaya *et al.* 2016). Para *Schottera nicaeensis* se ha reportado reproducción vegetativa mediante proliferaciones marginales (Sobarzo & Alveal 1997, Villaseñor-Parada *et al.* 2014) y adhesión a discos de macroalgas (Macaya *et al.* 2016). Por último, para *Mastocarpus latissimus* se han observado ciclos de vida directos en ausencia de machos

(Hoffmann & Santelices 1997), liberación de láminas y papilas a la deriva (Oróstica *et al.* 2012) y adhesión a discos de macroalgas (Macaya *et al.* 2016).

Respecto al efecto de características ambientales, solo la distribución potencial de *Codium fragile* ha sido evaluada, a partir de modelos mecanicistas basados en la tolerancia a factores ambientales, sugiriendo una alta probabilidad de establecerse en gran parte de la costa del Pacífico SE (Madariaga *et al.* 2014).

Por último, en cuanto al rol de las actividades antropogénicas en la expansión de macroalgas invasoras, nuestro trabajo es el primero que identifica el tipo de actividades (*i.e.* tráfico marítimo v/s cultivo de moluscos) que afectan a cada especie estudiada de manera particular.

Contrariamente a lo que esperábamos, la variable cultivos de moluscos exóticos mostró un bajo porcentaje de importancia para todas las especies, incluso para *C. fragile*, que suele asociarse facultativamente con moluscos exóticos en condiciones de cultivo (*e.g.* *Crassostrea gigas*) (Trowbridge 1998, 1999). Sin embargo, en la expansión de *C. fragile* en la costa del Pacífico SE, se ha identificado la cercanía a centros de cultivos de moluscos, como uno de los factores más importantes que incrementa el éxito de la colonización de nuevos sitios (Neill 2007). Dichos centros no necesariamente tienen que corresponder a cultivos de moluscos exóticos, ya que usualmente empresas acuícolas poseen más de un tipo de centro de cultivo (*i.e.* nativo y exótico), existiendo intercambio de materiales entre estos (Neill 2007), que pueden ser usados como medios de dispersión secundaria por *C. fragile* (Astudillo *et al.* 2009).

Aunque tanto tráfico marítimo como acuicultura de moluscos tienen un alto porcentaje de contribución, no hay un patrón único para todas las especies. En el caso de *C. fragile* y *A. armata*, actividades asociadas al cultivo de moluscos son las que tienen mayor importancia. Cultivos de moluscos (particularmente ostreidos), ha sido indicados como un importante vector de introducción y expansión para *C. fragile* (Trowbridge, 1998, 1999,; Mathieson *et al.* 2003, Neill, 2007; Haydar & Wolff, 2011) y se ha reportado la presencia de *Asparagopsis armata* (fase *Falkenbergia*) en conchas de ostras (Mineur *et al.* 2007, Haydar & Wolff 2011).

Por otra parte, tráfico marítimo fue la variable antropogénica más importante para *S. nicaeensis* y *M. latissimus*. Si bien no existe certeza respecto al vector de introducción de estas especies en el Pacífico SE, evidencia indirecta sugiere que corresponde a tráfico marítimo. En el Pacífico SE, *S. nicaeensis* fue reportada por primera vez en las cercanías de San Antonio (33°S), uno de los puertos con mayor tráfico marítimo (Santelices *et al.* 1989), tal como ocurrió en Australia, donde colonizaba muelles y estructuras antrópicas del principal puerto de la zona (Lewis & Kraft 1979). Del mismo modo, *Mastocarpus latissimus* fue reportado por primera vez para el Pacífico SE en la Bahía de Concepción (36°S), que también alberga un importante polo portuario (Castilla *et al.* 2005), y muestra un patrón de abundancia muy marcado, que incrementa linealmente con la cercanía a puertos (Villaseñor-Parada, resultados no publicados).

v) Efecto de la escala espacial en la importancia de las variables en el modelo

La escala espacial, determina en gran medida los patrones y procesos dominantes en sistemas naturales, tanto en ecología general (Levin 1992, Lopez de Casenave *et al.* 2007), como en ecología de invasiones (Shea & Chesson 2002, Pauchard & Shea 2006). De esta manera, dos procesos pueden darse de manera independiente y simultánea en un sistema natural, pero la escala espacial a la cual se realicen las observaciones determinará cual de ellos pueda ser observado.

Modelos de nicho ecológico han sido aplicados en macroalgas, abarcando una gran variedad de escalas espaciales [*e.g.* Bahías (Katsanevakis, Issaris, *et al.* 2010, Katsanevakis, Salomidi, *et al.* 2010), la costa de un estado (Gardon *et al.* 2008), la costa de varios estados o provincias (Báez *et al.* 2010, Bulleri *et al.* 2011, Burfeind *et al.* 2013), la costa de un país (Madariaga *et al.* 2014), y modelos a escala global (Tyberghein *et al.* 2012, Verbruggen *et al.* 2013)]. pero nuestro trabajo es el primero en evaluar modelos en dos escalas diferentes (una incluyendo a la otra).

Los resultados para *Schottera nicaeensis* resultan muy interesantes, pues las variables antrópicas (vinculadas a presión de propágulos) resultaron ser mucho más importantes a macro

escala, mientras que variables ambientales lo fueron a meso escala. Si consideramos sólo la ecorregión araucana, la distribución del “número de puertos” (la más importante de todas las variables antrópicas), es bastante heterogénea a lo largo de la costa de esta ecorregión, concentrándose casi exclusivamente en la costa central (bahías de Concepción y San Vicente, parte del golfo de Arauco). Además, centros de cultivos de moluscos nativos y exóticos, son escasos en esta ecorregión (en comparación con el resto de la costa de Chile continental). Nosotros creemos que la localizada distribución de las variables antrópicas, es la que influye directamente en la poca importancia que tienen estos factores, en los modelos realizados a escala de ecorregión.

A diferencia del caso anterior, modelos de nicho ecológico en la especie *Mastocarpus latissimus*, no mostraron diferencias en la importancia de las variables entre macro y meso escala. Nosotros atribuimos este resultado a que *Mastocarpus latissimus* se distribuye casi exclusivamente en la ecorregión Araucana, por lo que los factores asociados a su expansión no se encontrarían afectados por los cambios en la escala espacial.

5.- TABLAS Y FIGURAS

i) Leyenda de Tablas

Tabla 4.1. Coeficiente de correlación de Pearson entre las variables, utilizado como uno de los criterios para seleccionar las variables a ingresar en los modelos, evitando la multicolinealidad. T.S.M. = Temperatura superficial del mar; Cult.= Número de cultivos de moluscos.

Tabla 4.2. Número de ocurrencias de cada especie modelada, tanto a macroescala (Pacífico SE), como a mesoescala (Ecorregión Araucana), y fuentes consultadas para obtener su distribución.

Tabla 4.3. Porcentaje de contribución de cada una de las variables, en los 10 mejores modelos de las especies *Codium fragile* y *Asparagopsis armata* en la costa del Pacífico SE. T.S.M. = temperatura superficial del mar; SAL. = salinidad; NITR. = concentración de nitratos;

PUERTOS = número de puertos; C. NAT. = número de centros de cultivos de moluscos nativos; C. EXO. = número de centros de cultivos de moluscos exóticos.

Tabla 4.4. Porcentaje de contribución de cada una de las variables, en los 10 mejores modelos de las especies *Schottera nicaeensis* y *Mastocarpus latissimus* en la costa del Pacífico SE y la costa de la ecorregión Araucana. T.S.M. = temperatura superficial del mar; SAL. = salinidad; NITR. = concentración de nitratos; PUERTOS = número de puertos; C. NAT. = número de centros de cultivos de moluscos nativos; C. EXO. = número de centros de cultivos de moluscos exóticos.

Tabla 4.5. Resultados del Análisis de la Varianza de una vía, comparando el porcentaje de contribución de las variables utilizadas en los 10 mejores modelos, entre macro y mesoescala, tanto para *Schottera nicaeensis* como para *Mastocarpus latissimus*.

ii) Leyenda de Figuras

Figura 4.1. Ocurrencias y modelos de distribución geográfica potencial de las macroalgas *Codium fragile* (a) (e), *Asparagopsis armata* (b) (f), *Schottera nicaeensis* (c) (g) y *Mastocarpus latissimus* (d) (h) en la costa de Chile continental (Pacífico SE). En los modelos de distribución potencial color blanco indica bajo porcentaje de probabilidad de ocurrencia (0 a 25%), color azul medio porcentaje de probabilidad de ocurrencia (25 a 50%) y color rojo alto porcentaje probabilidad de ocurrencia (sobre 50%).

Figura 4.2. Porcentaje de contribución de cada variable al modelo de nicho ecológico (media \pm desviación estándar de los 10 mejores modelos según criterio de Akaike). En el caso de *Schottera nicaeensis* y *Mastocarpus latissimus*, se muestra la contribución de las variables a nivel de ecorregión (en gris) y del Pacífico SE (en blanco).

iii) Tablas

Tabla 4.1.

| | T.S.M. | Clorofila | Cult. exóticos | Cult. nativos | N° de puertos | Nitratos | Oxígeno | Salinidad |
|----------------|--------|-----------|----------------|---------------|---------------|----------|---------|-----------|
| T.S.M. | 0 | -0,04 | -0,003 | -0,004 | -0,029 | -0,928 | -0,966 | 0,578 |
| Clorofila | 0 | 0 | 0,099 | 0,151 | 0,504 | -0,930 | -0,006 | -0,338 |
| Cult. exóticos | 0 | 0 | 0 | 0,82 | 0,296 | -0,014 | 0 | -0,049 |
| Cult. nativos | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,364 | -0,014 | 0,015 | -0,071 |
| N° de puertos | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | -0,059 | -0,01 | -0,194 |
| Nitratos | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,946 | -0,4 |
| Oxígeno | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | -0,531 |
| Salinidad | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Tabla 4.2.

| ESPECIE | N° OCURRENCIAS | | FUENTE |
|---|----------------------------------|---------------------|---|
| | PACIFICO SE | ECORREGION ARAUCANA | |
| <i>Codium fragile</i> subsp. <i>fragile</i> | 36 ocurrencias (entre 23 y 56°S) | No evaluado | González & Santelices (2004), Neill <i>et al.</i> (2006), Neill (2007), Villaseñor-Parada & Neill (2011), Villaseñor-Parada <i>et al.</i> (2013), Madariaga <i>et al.</i> (2014), Ulloa <i>et al.</i> (2016). |
| <i>Asparagopsis armata</i> | 17 ocurrencias (entre 18 y 34°S) | No evaluado | Ramírez & Santelices (1981), (1991); Hoffman & Santelices (1997); Ramírez <i>et al.</i> (2007), (2008a). |
| <i>Schottera nicaeensis</i> | 27 ocurrencias (entre 23 y 42°S) | 10 ocurrencias | Ramírez & Santelices (1991), Hoffman & Santelices (1997), Vásquez <i>et al.</i> (2001), Villaseñor-Parada <i>et al.</i> (2014). |
| <i>Mastocarpus latissimus</i> | 23 ocurrencias (entre 33 y 42°S) | 16 ocurrencias | Ávila & Alveal (1987), Ramírez & Santelices (1991), Hoffman & Santelices (1997), Macaya <i>et al.</i> (2013). |

Tabla 4.3.

| ESPECIE | T.S.M. | SAL. | NITR. | PUERTOS | C. NAT. | C. EXO. | AIC |
|----------------------------|--------|------|-------|---------|---------|---------|-----|
| <i>Codium fragile</i> | 11,80 | 0,00 | 15,70 | 2,50 | 63,40 | 6,60 | 626 |
| | 13,6 | 0,3 | 21,3 | 4,9 | 58,1 | 1,8 | 631 |
| | 12,6 | 0,1 | 25,3 | 2,1 | 54,1 | 5,8 | 631 |
| | 13,7 | 0 | 17,6 | 5,3 | 56,4 | 7 | 638 |
| | 12,1 | 0,1 | 18,7 | 5,6 | 54,2 | 9,3 | 640 |
| | 12,8 | 0,2 | 16 | 4 | 58,8 | 8,2 | 640 |
| | 11,2 | 0 | 21,1 | 1,5 | 58,5 | 1,5 | 648 |
| | 16,6 | 0 | 23,2 | 2,5 | 56,2 | 1,5 | 650 |
| | 13,2 | 0,2 | 25,2 | 5,8 | 49,2 | 6,4 | 655 |
| | 13,3 | 0,1 | 30,1 | 6,1 | 40,1 | 10,3 | 661 |
| <i>Asparagopsis armata</i> | 5,4 | 8,2 | 28 | 0 | 58,2 | 0,2 | 312 |
| | 4,5 | 15,7 | 11,7 | 0 | 64,3 | 3,8 | 318 |
| | 6,5 | 10,1 | 25,2 | 0 | 52,5 | 5,7 | 324 |
| | 2,2 | 8,1 | 23,2 | 0 | 65,1 | 1,4 | 324 |
| | 5,6 | 15 | 34,2 | 0 | 44,1 | 1,1 | 325 |
| | 5,1 | 12 | 38 | 0 | 43,5 | 1,4 | 325 |
| | 5,1 | 13,4 | 28,5 | 0 | 51,1 | 1,9 | 325 |
| | 7,6 | 11,4 | 32,2 | 0 | 47,7 | 1,1 | 325 |
| | 4,6 | 10,4 | 25,3 | 0 | 59,4 | 0,3 | 366 |
| 2,2 | 10,8 | 40,2 | 0 | 44,6 | 2,2 | 414 | |

Tabla 4.4.

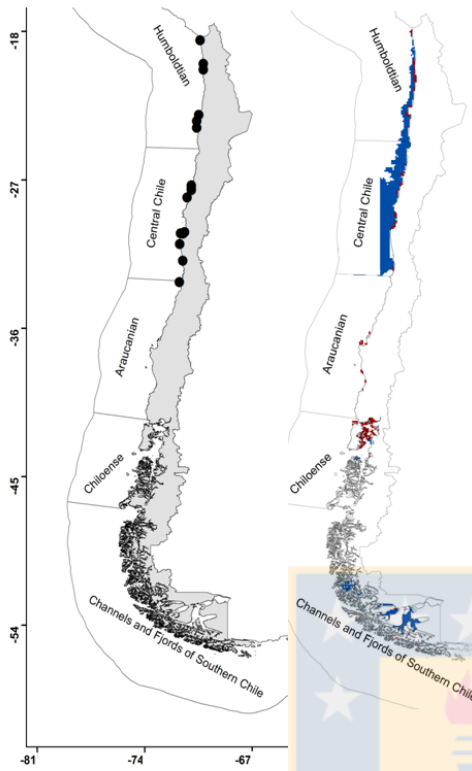
| ESPECIE | ESCALA | T.S.M. | SAL. | NITR. | PUER. | C. NAT. | C. EXO. | AIC | |
|-------------------------------|-----------------------------|------------------------|-------|-------|-------|---------|---------|-----|-----|
| <i>Mastocarpus latissimus</i> | Pacífico S.E. | 16,8 | 12,8 | 49 | 16 | 1,9 | 3,4 | 353 | |
| | | 19 | 5,7 | 44,6 | 16,3 | 4,5 | 10 | 354 | |
| | | 20,3 | 15,6 | 47 | 12,2 | 2,8 | 2,2 | 359 | |
| | | 20,4 | 11,2 | 46 | 11,6 | 9,1 | 2,2 | 361 | |
| | | 16,2 | 9 | 47,6 | 14,4 | 11,5 | 1,3 | 375 | |
| | | 19,5 | 6,4 | 44,5 | 16,7 | 8,5 | 4,4 | 375 | |
| | | 16,3 | 8,1 | 50,3 | 19,5 | 1,7 | 4,2 | 382 | |
| | | 14,2 | 7 | 58 | 17 | 0,9 | 2,6 | 388 | |
| | | 18,3 | 4,9 | 52 | 13,6 | 0,4 | 10,6 | 389 | |
| | | 15 | 6 | 55 | 19,4 | 1,6 | 3 | 392 | |
| | | 16,20 | 4,20 | 58,00 | 15,20 | 5,20 | 1,20 | 143 | |
| | | 12,2 | 2 | 68 | 14 | 1,6 | 2,2 | 159 | |
| | | 18,2 | 4,1 | 57 | 11,9 | 5,6 | 3,2 | 164 | |
| | | 14,2 | 1,1 | 68 | 8,1 | 4,4 | 4,2 | 167 | |
| | | Ecorregión Araucana | 20,1 | 2,1 | 53,2 | 20,2 | 1,8 | 2,6 | 175 |
| 14,4 | 1,1 | | 64,7 | 14,4 | 2,1 | 3,3 | 185 | | |
| 16,4 | 4,3 | | 57,4 | 12,4 | 5,4 | 4,1 | 187 | | |
| 28,5 | 2,2 | | 46,3 | 16,1 | 4,4 | 2,5 | 197 | | |
| 20,1 | 4,2 | | 40 | 25 | 6,6 | 4,1 | 199 | | |
| 18,8 | 2,2 | | 38 | 26 | 10,1 | 4,9 | 200 | | |
| 14,30 | 12,60 | | 24,20 | 40,60 | 7,90 | 0,40 | 445 | | |
| 13,3 | 3,7 | | 25,2 | 44,3 | 13,5 | 0 | 459 | | |
| Pacífico S.E. | 15 | 13 | 20,8 | 40 | 11 | 0,2 | 469 | | |
| | 18,5 | 5 | 25,4 | 30,9 | 20 | 0,2 | 471 | | |
| | 13 | 11 | 22,5 | 41 | 12 | 0,5 | 485 | | |
| | 16,8 | 12,3 | 21,8 | 30,7 | 17,8 | 0,6 | 491 | | |
| | 16,9 | 4,4 | 30 | 31 | 17,3 | 0,4 | 497 | | |
| | 15 | 6 | 20 | 45 | 13,8 | 0,2 | 498 | | |
| | 15,5 | 8 | 28 | 36 | 12,5 | 0 | 502 | | |
| | 17 | 5,2 | 25,2 | 35,6 | 17 | 0 | 524 | | |
| | <i>Schottera nicaeensis</i> | Ecorregión Araucana | 24,1 | 12,1 | 31,2 | 27,2 | 5,4 | 0 | 146 |
| | | | 18,3 | 14,8 | 38,2 | 24,2 | 4,5 | 0 | 160 |
| 20,4 | | | 14,4 | 35,7 | 27,2 | 2,3 | 0 | 167 | |
| 18,2 | | | 12,2 | 34,3 | 31,1 | 4,2 | 0 | 170 | |
| 19,1 | | | 16,2 | 42,1 | 18,8 | 3,8 | 0 | 182 | |
| 21,9 | | | 22,7 | 31,5 | 21,1 | 2,8 | 0 | 194 | |
| 19,4 | | | 19,2 | 32,6 | 25,6 | 3,2 | 0 | 197 | |
| 23,2 | | | 17,3 | 29,4 | 28,8 | 1,3 | 0 | 199 | |
| 26,4 | | | 11,2 | 40,7 | 20,1 | 1,6 | 0 | 203 | |
| 27,9 | | | 11,9 | 38,2 | 20,2 | 1,8 | 0 | 226 | |

Tabla 4.5.

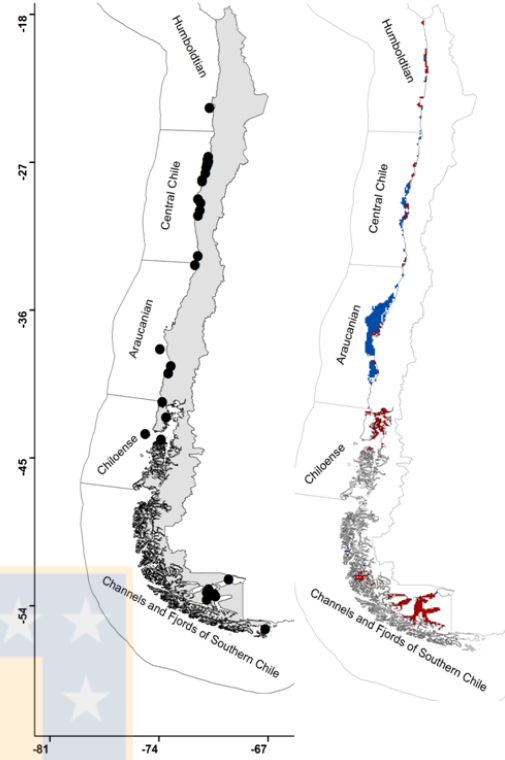
| ESPECIE | VARIABLES | FACTOR | CUADRADOS MEDIOS | F _(1,18) | P |
|-------------------------------|-------------------|--------|------------------|---------------------|------------|
| <i>Mastocarpus latissimus</i> | T.S.M. | Escala | 0,48 | 0,04 | 0,85 |
| | | Error | 12,79 | | |
| | SALINIDAD | Escala | 175,23 | 25,14 | << 0,01 |
| | | Error | 6,97 | | |
| | NITRATOS | Escala | 160,18 | 2,35 | 0,14 |
| | | Error | 68,02 | | |
| | N° DE PUERTOS | Escala | 2,18 | 0,11 | 0,75 |
| | | Error | 20,19 | | |
| | CULTIVOS NATIVOS | Escala | 0,92 | 0,08 | 0,78 |
| | | Error | 11,15 | | |
| | CULTIVOS EXOTICOS | Escala | 6,73 | 1,14 | 0,30 |
| | | Error | 5,93 | | |
| <i>Schottera nicaeensis</i> | T.S.M. | Escala | 202,25 | 27,23 | << 0,01 |
| | | Error | 7,43 | | |
| | SALINIDAD | Escala | 250,63 | 18,06 | << 0,01 |
| | | Error | 13,88 | | |
| | NITRATOS | Escala | 613,83 | 43,18 | << 0,01 |
| | | Error | 14,22 | | |
| | N° DE PUERTOS | Escala | 855,43 | 35,95 | << 0,01 |
| | | Error | 23,79 | | |
| | CULTIVOS NATIVOS | Escala | 626,08 | 80,98 | << 0,01 |
| | | Error | 7,73 | | |
| | CULTIVOS EXOTICOS | Escala | 0,31 | 13,24 | << 0,01 |
| | | Error | 0,02 | | |

iv) Figuras

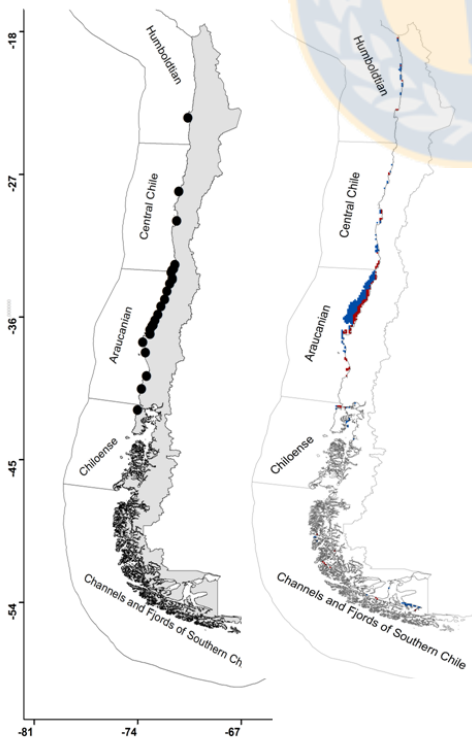
(a) *Asparagopsis armata*



(b) *Codium fragile*



(c) *Schottera nicaeensis*



(d) *Mastocarpus latissimus*

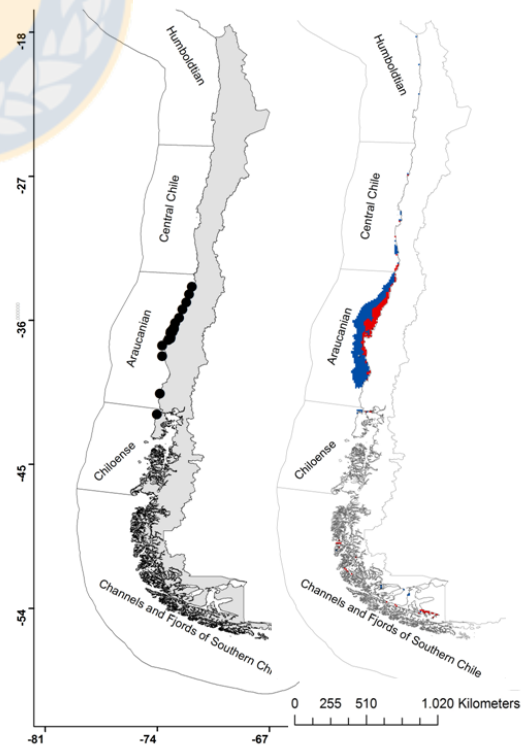


Figura 4.1.

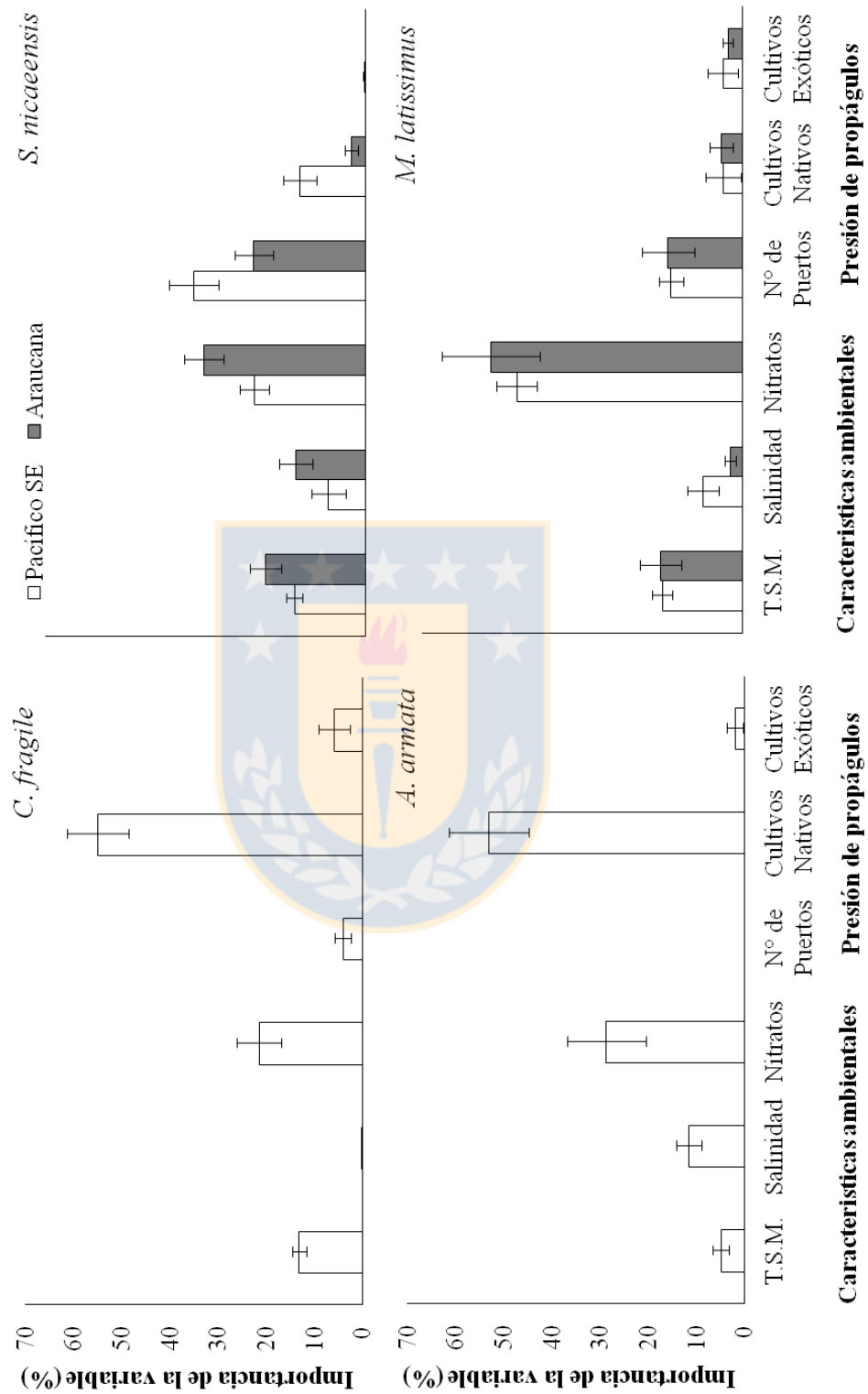


Figura 4.2

CONCLUSION Y DISCUSIÓN FINAL



1.-MACROALGAS EXÓTICAS EN LA COSTA DE CHILE CONTINENTAL

Según la revisión realizada en el Capítulo 1, la ecología de invasiones marinas en Chile continental pareciera ser una disciplina aún incipiente. Diversos argumentos permiten inducir un importante vacío en el conocimiento: a) heterogeneidad en cuanto a la cantidad de información disponible a lo largo de la costa, b) pocos estudios en sectores altamente vulnerables (por su cercanía a puertos o centros de cultivo), c) ciertos taxa son estudiados en ciertas regiones, y d) pocos trabajos en especies invasoras. Por esta razón, la primera parte de esta Tesis, resume el estado del conocimiento que se tiene para la costa chilena respecto a ecología de invasiones marinas en general (Capítulo 1), y de invasiones de macroalgas en particular (Capítulo 2).

En cuanto a macroalgas marinas exóticas, si bien se han realizado investigaciones en casi todas las regiones administrativas (Fig. C.1a), sólo 2 o 3 especies son estudiadas por región (Fig. C.1b). De acuerdo al análisis de la literatura indexada en ISI web of Knowledge (Capítulo 1), sólo 6 de las 20 especies de macroalgas reportadas como exóticas para la costa de Chile continental han sido abordadas en algún estudio (Fig. C.1c). La mayoría de ellas han sido incluidas en sólo 1 trabajo, siendo *Codium fragile*, la única especie que ha sido utilizada como modelo de estudio para una gran variedad de temáticas (Tabla 1.1; Capítulo 1).

Tal como ocurre en el resto de los taxa (ver Capítulo 1), la mayoría de los trabajos realizados en macroalgas exóticas consisten en primeros reportes, usualmente acompañados de análisis moleculares que permiten identificar el origen de la introducción (Fig. C.1d), mientras que trabajos que evalúen interacciones bióticas o generen modelos, son escasos (Fig. C.1d). Por esta razón, la segunda parte de esta Tesis, evalúa interacciones bióticas (competencia) entre macroalgas exóticas y nativas (Capítulo 3), y genera modelos de distribución potencial de estas especies, basados en su distribución actual (Capítulo 4).

Ahora bien, aunque hemos detectado un importante vacío en el conocimiento, basándonos exclusivamente en la información publicada en revistas indexadas, literatura publicada en revistas no ISI, capítulos de libros, literatura gris (e.g. presentaciones en congresos, tesis, informes técnicos), y bases de datos online (e.g. ALGAEBASE, GBIF, WORMS, OBIS), han entregado valiosa información en lo que respecta a la distribución e

impacto de varias especies de macroalgas marinas exóticas en la costa de Chile continental (Capítulo 2). La recopilación de toda esta información permitió generar una completa base de datos, en la que se detalla la distribución actual de estas especies (Capítulo 2), y a pesar del sesgo asociado a la desigual cantidad de información a lo largo de la costa, se han podido identificar diferentes patrones a lo largo de la costa de Chile continental (Capítulo 2).

Diferentes trabajos (*e.g.* Castilla *et al.* 2005, Castilla & Neill 2009), asociaban las características físicas de la costa chilena a una barrera natural ante la invasión de especies, lo que explicaba la acotada distribución de la mayoría de las especies exóticas, y la presencia de pocas especies invasoras. Las revisiones realizadas en esta tesis (Capítulos 1 y 2), que incluyen información más reciente, dan a conocer la extensión en el rango de distribución de varias de estas especies, tanto invertebrados (*e.g.* *Ciona robusta*, *Bugula neritina*, *Asterocarpa humilis*), como macroalgas (*Mastocarpus latissimus*, *Schottera nicaeensis*, *Asparagopsis armata*), algunas de las cuales se comportan como invasoras (*i.e.* incrementan su rango de distribución en el rango introducido a través del tiempo) (Capítulo 2).

La mayoría de las introducciones de macroalgas exóticas son relativamente recientes (*i.e.* últimos 60 años), y existe una relación positiva entre el rango invadido y el tiempo de residencia de las especies en la costa chilena (Capítulo 2). Estos argumentos nos permiten inferir la hipótesis de que las especies de macroalgas exóticas podrían encontrarse en fase de expansión, es decir, su distribución podría seguir incrementando con el tiempo. En el Capítulo 4, la aplicación de modelos de nicho ecológico permitió detectar, para las cuatro especies de macroalgas invasoras evaluadas, la ocurrencia de sitios idóneos para su asentamiento, fuera de sus actuales límites de distribución, lo que confirmaría nuestra hipótesis inicial.

Estos modelos de nicho ecológico, fueron aplicados utilizando no sólo variables ambientales, sino que además, incorporando variables antrópicas, ya que estas ayudan a mejorar las predicciones de manera significativa. Sin embargo, no utilizamos índices establecidos previamente, como el índice de influencia humana en sistemas marinos (MHI) (Halpern *et al.* 2008), el cual, a pesar de resumir la información respecto a 17 actividades humanas realizadas en sistemas marinos, incluye variables que no necesariamente están relacionadas con los modelos de estudio. Por esta razón, de manera innovadora, hemos creado

nuevas capas, utilizando variables antrópicas, de las cuales existe evidencia (al menos indirecta), de una relación con macroalgas marinas exóticas en Chile continental.

En el Capítulo 2, la mayoría de los reportes de macroalgas exóticas se dan en regiones con alta actividad portuaria y acuícola, lo que sugiere que dichas actividades constituyen los principales vectores de introducción de estos organismos en estos sistemas. De hecho, la cantidad de especies de macroalgas reportadas como exóticas por región, se encuentra positivamente correlacionada, tanto con la cantidad total de recaladas de embarcaciones ($r_s = 0,55$; $P = 0,042$), así como también, con el área total de los centros de cultivo ($r_s = 0,59$; $P = 0,024$) (Fig. C.2; Villaseñor-Parada, resultados no publicados).

La evaluación empírica del rol de dichos vectores en la expansión de macroalgas invasoras, así como observaciones permanentes en estructuras asociadas tanto a tráfico marítimo (muelles, cascos de barcos, aguas de lastre) como acuicultura (boyas, implementos, organismos cultivados), podrían ayudar a entender de mejor manera la dinámica de expansión de estas especies (ver Conclusión Capítulo 1).

2.- ROL DE LA RESISTENCIA BIÓTICA, CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES Y PRESIÓN DE PROPÁGULOS EN LA INVASIÓN DE MACROALGAS EXÓTICAS.

Este trabajo es el primero en evaluar empíricamente el efecto de la resistencia biótica, características ambientales y presión de propágulos, en la invasión de macroalgas exóticas en el Pacífico SE. Resultados no publicados, basados en observaciones realizadas en el intermareal rocoso medio de 15 localidades, entre Constitución y Coronel, muestran un efecto negativo de la resistencia biótica (riqueza de especies nativas) (Fig. C.3a), y la distancia de la fuente de propágulos (puerto más cercano) (Fig. C.3b) con la frecuencia de ocurrencia de la macroalga exótica *Mastocarpus latissimus*. En cambio, disponibilidad de nutrientes (concentración de nitratos), mostró una relación positiva con la frecuencia de *M. latissimus* (Fig. C.3b).

A pesar que dichas relaciones pueden parecer obvias, no habían sido evaluadas para macroalgas exóticas, ni menos para especies introducidas en sistemas marinos del Pacífico SE.

Sin embargo, determinar la importancia relativa de dichas variables, en el proceso de invasión de macroalgas exóticas, podría entregar resultados más interesantes y novedosos, los que deberían ser abordados en futuros trabajos.

3.- EFECTO DE LA ESCALA ESPACIAL

La escala espacial utilizada en los diferentes estudios ecológicos, determina los patrones y procesos observados. De ahí lo atractivo que resulta evaluar patrones a múltiples escalas espaciales. En ecología de invasiones, propiedades emergentes, asociados al cambio en la escala espacial, han sido detectados para diversos procesos, aunque sin lugar a dudas, los relacionados con la relación entre diversidad de especies nativas y exóticas, han sido los más abordados por los investigadores.

En esta Tesis hemos evaluado el efecto del cambio en la escala espacial, sobre patrones relacionados con la invasibilidad de los sistemas (*i.e.* resistencia biótica, características ambientales, presión de propágulos). Cuatro diferentes escalas espaciales fueron utilizadas (desde metros a miles de kilómetros; Tabla C.1). Resultados del Capítulo 3 y 4 permiten concluir un efecto significativo de la escala espacial, en los tres patrones analizados. Sin embargo, otros factores, no asociados directamente con la escala espacial, afectan de igual manera dichos patrones (Fig. C.4).

Por ejemplo, la elección de las variables resulta de gran importancia a la hora de interpretar los resultados, ya que se deben considerar los sistemas estudiados (*e.g.* en sistemas pobres en especies, cobertura puede ser un mejor estimador de resistencia biótica que riqueza de especies; Capítulo 3) o de los requerimientos de la propia especie (*e.g.* para algunas especies, variables vinculadas a presión de propágulos pueden ser mejores predictores que variables asociadas a condiciones ambientales; Capítulo 4).

La falta de un patrón universal para los modelos de estudio utilizados, nos indica que la identidad de las especies invasoras, y sus requerimientos particulares también deberían ser tomados en cuenta (Capítulo 4). Además, patrones de reclutamiento de especies nativas, composición comunitaria y condiciones ambientales, cambian con la estacionalidad. En el

Capítulo 3, la cual, en esta Tesis, fue observada como modificaba los patrones de resistencia biótica, pero evidencia teórica permite inferir que también podría influir en presión de propágulos (*e.g.* intensidad del tráfico marítimo a lo largo del año) y condiciones ambientales (*e.g.* frecuencia de eventos de surgencias).

La Fig. C.4. muestra un resumen de los principales resultados encontrados en esta Tesis Doctoral. Cobertura de macroalgas nativas, es una variable que, a diferencia de riqueza de especies, no se ve afectada por factores extrínsecos, como el incremento en la heterogeneidad con los cambios en la escala espacial, además, es más útil que riqueza per se, en hábitats pobres en especies, como el intermareal medio. El patrón de resistencia biótica por competencia, utilizando como variable la cobertura de macroalgas nativas, fue consistente con el cambio en la escala espacial de las observaciones (de metros a decenas de kilómetros). Por otra parte, variables ambientales, cobraron mayor importancia en modelos de nicho ecológico a mesoescala (cientos de kilómetros), mientras que las variables asociadas a presión de propágulos fueron más importantes a macroescala (miles de kilómetros). La Fig. C.4 muestra además el efecto de otras fuentes de variación como la estacionalidad, la identidad del invasor, y la variable escogida, que también afectan los patrones observados.

Futuros trabajos que evalúen el efecto de la escala espacial, sobre la importancia relativa de la resistencia biótica, características ambientales y presión de propágulos, podrían entregar interesantes resultados, producto de propiedades emergentes asociadas a los cambios en la escala espacial.

4.- TABLAS Y FIGURAS

i) Leyenda de Tablas

Tabla C.1: Diferentes escalas espaciales abarcadas en esta Tesis, y los sistemas de estudio asociados a dichas escalas espaciales. X indica en que escala fueron evaluados los diferentes factores.

ii) Leyenda de Figuras

Figura C.1: Análisis de trabajos relacionados con macroalgas exóticas en la costa de Chile continental, publicados en revistas indexadas en ISI web of Knowledge, entre 1998 y 2014. Datos modificados desde Villaseñor-Parada *et al.* [Capítulo 1]. (a) Número de trabajos y (b) número de especies de macroalgas marinas exóticas estudiadas por región administrativa, respecto al resto de los taxa de origen exótico. (c) Cantidad de especies de macroalgas exóticas abordadas en la literatura analizada, respecto al total de especies de macroalgas reportadas como exóticas. (d) Principales tópicos abordados en la literatura analizada.

Figura C.2: (a) Número de especies de macroalgas marinas exóticas (MME), (b) número de recaladas de embarcaciones nacionales y extranjeras (total entre 1990 y 1999) y (c) área ocupada por los centros de cultivos de moluscos nativos y exóticos, por cada región política. Villaseñor-Parada *et al.* datos no publicados.

Figura C.3: Frecuencia de ocurrencia de *Mastocarpus latissimus* en función de (a) riqueza de especies nativas (*i.e.* resistencia biótica), (b) concentración de nitratos (*i.e.* características ambientales), y (c) distancia al puerto más cercano (*i.e.* presión de propágulos). Villaseñor-Parada, resultados no publicados. Datos corresponden a muestreos realizados en el intermareal medio de 15 localidades entre Constitución y Coronel, a partir de un muestreo sistemático en base a 10 cuadrantes dispuestos a lo largo de una transecta de 50 metros paralela a la línea de la costa durante el verano (ver Materiales y Métodos, Capítulo 3). Resultados de los análisis de regresión lineal se muestran para cada caso.

Figura C.4: Efecto del cambio en la escala espacial, sobre la importancia de los factores que determinan la invasión de macroalgas exóticas en la costa del Pacífico SE (*i.e.* resistencia biótica, características ambientales, presión de propágulos), según los resultados obtenidos en esta tesis doctoral.

iii) Tablas

Tabla C.1

| ESCALA ESPACIAL | SISTEMAS ESTUDIADOS | RESISTENCIA BIOTICA | CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES | PRESIÓN DE PROPÁGULOS |
|-----------------------|-------------------------|---------------------|-----------------------------|-----------------------|
| metros | Intermareal rocoso | X | | |
| decenas de kilómetros | costa de Concepción | X | | |
| cientos de kilómetros | Ecorregión Araucana | | X | X |
| miles de kilómetros | Costa del Pacífico S.E. | | X | X |



iv) Figuras

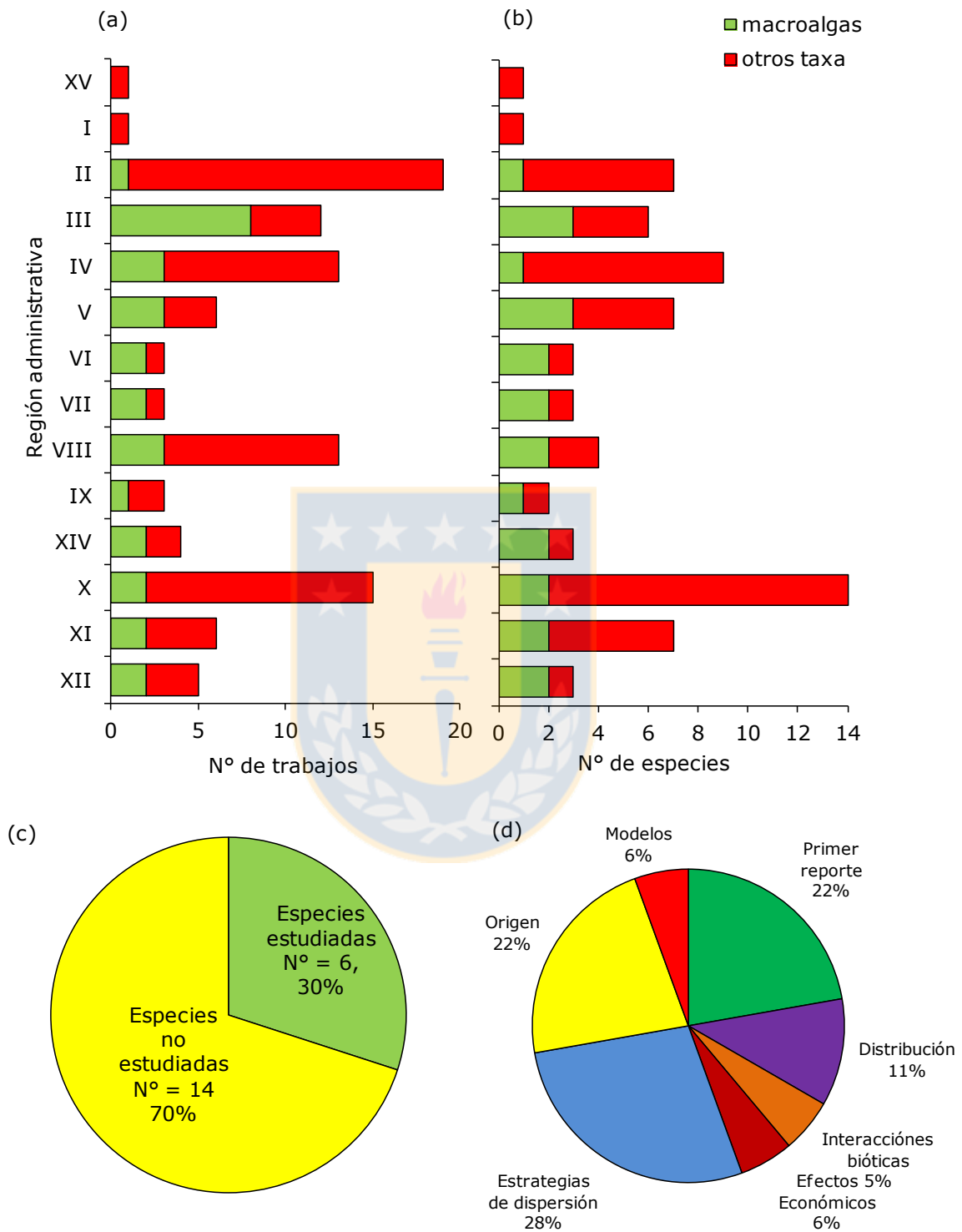


Figura C.1

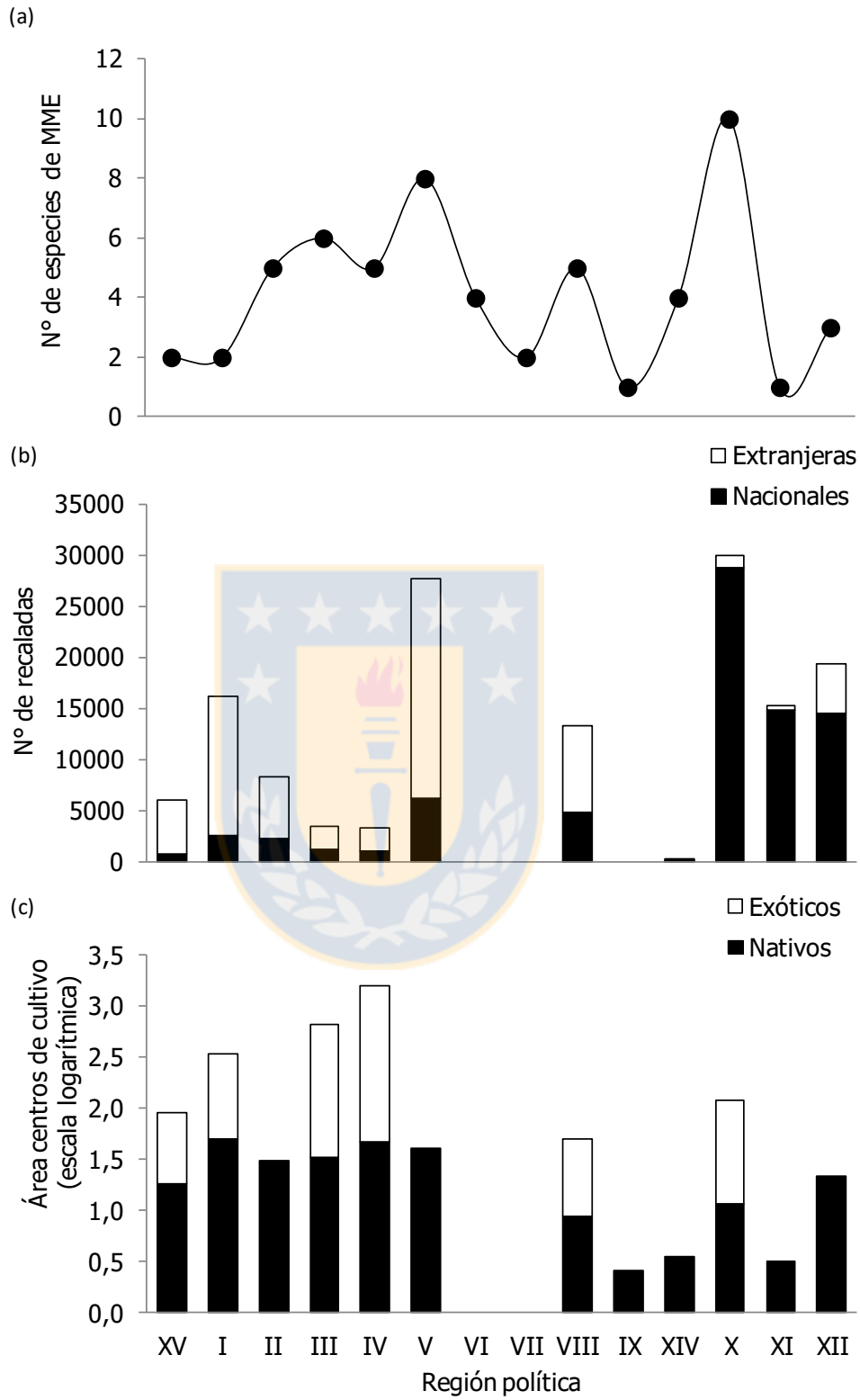


Figura C.2

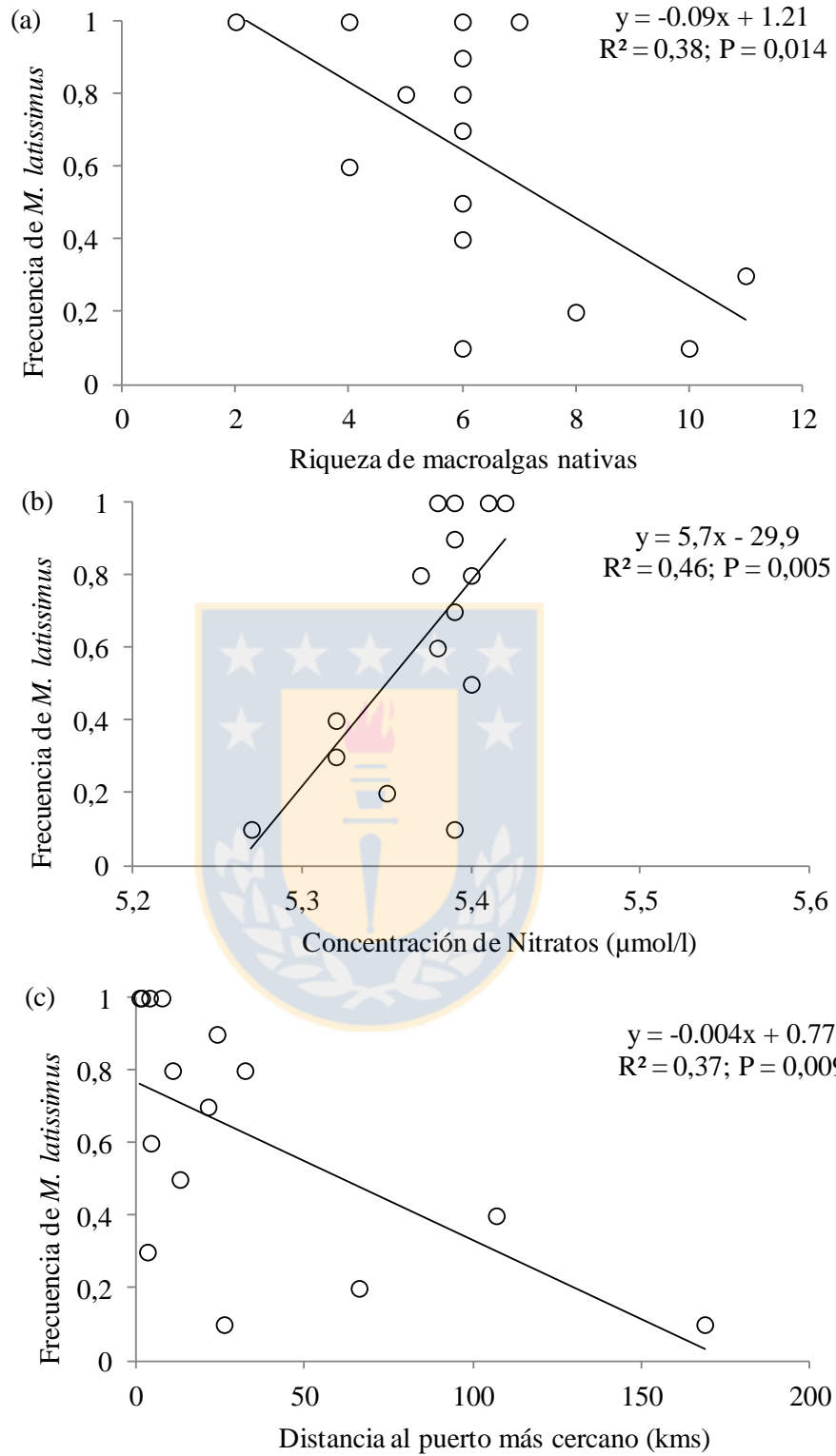


Figura C.3

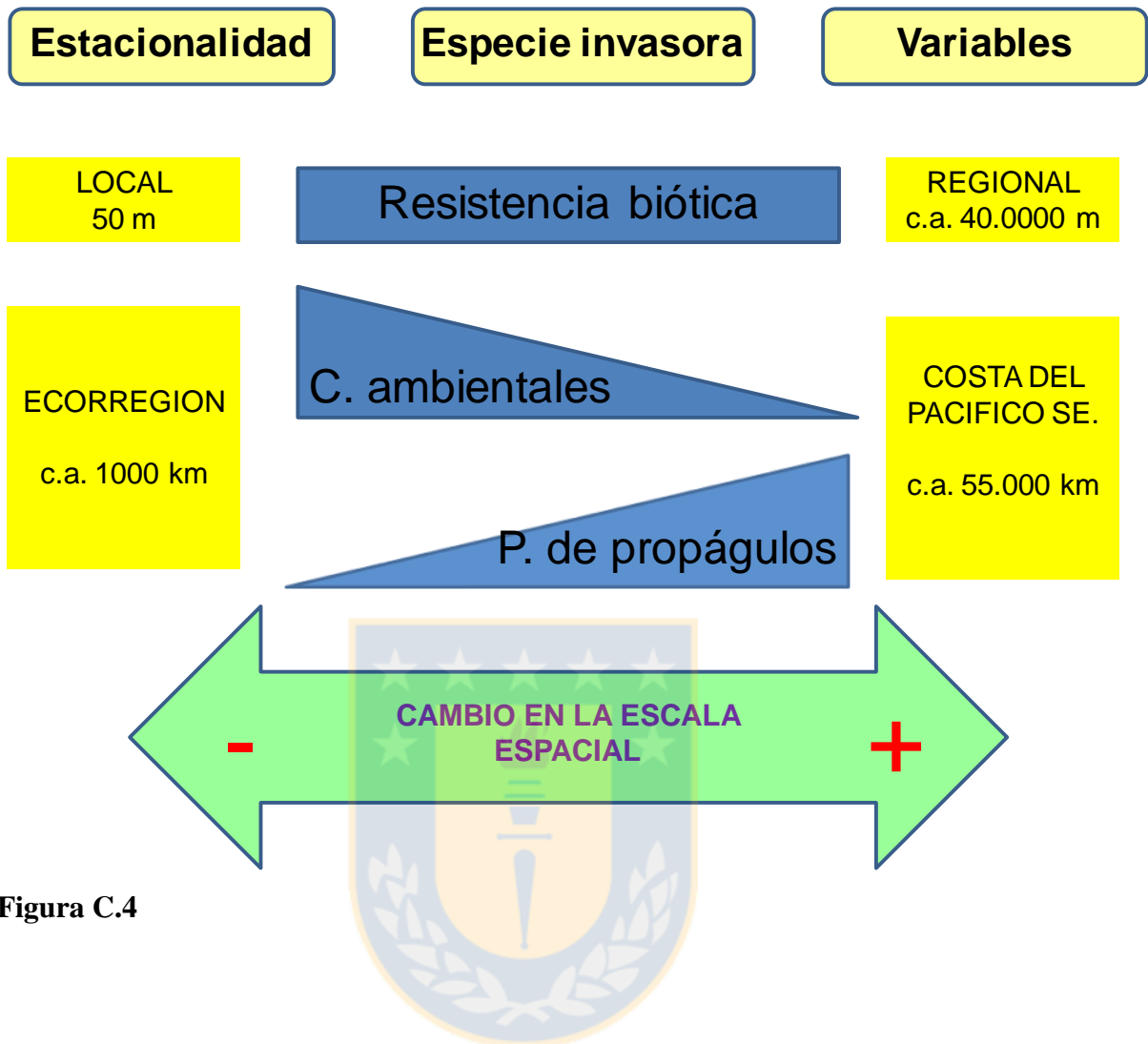


Figura C.4

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS



A

Ahumada, R. & L. Chuecas. 1979. Algunas características hidrográficas de la Bahía de Concepción (36°40' S; 73°02' W) y áreas adyacentes. *Gayana Miscelánea* 8: 1–56.

Alofs, K.M. & D.A. Jackson. 2014. Meta-analysis suggests biotic resistance in freshwater environments is driven by consumption rather than competition. *Ecology* 95: 3259–3270.

Alvarado, J.L., R. Pinto, P. Marquet, C. Pacheco, R. Guíñez & J.C. Castilla. 2001. Patch recolonization by the tunicate *Pyura praeputialis* in the rocky intertidal of the Bay of Antofagasta, Chile: evidence for self-facilitation mechanisms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 224: 93–101.

Alvarez, A. 1969. Aspectos ecológicos de algunas áreas intercotidiales de la costa chilena entre los paralelos 36° y 55° Lat. Sur. Universidad de Concepción.

Alveal, K. & H. Romo. 1980. Aspectos ecológicos de las algas marinas de la provincia de Concepción, Chile. *Bolm Inst. Ocean. Sao Paulo* 29: 27–29.

Andreakis, N., G. Procaccini & W.H. Kooistra. 2004. *Asparagopsis taxiformis* and *Asparagopsis armata* (Bonnemaisoniales, Rhodophyta): genetic and morphological identification of Mediterranean populations. *Eur. J. Phycol.* 39: 273–283.

Andreakis, N., G. Procaccini, C. Maggs & W.H.C.F. Kooistra. 2007. Phylogeography of the invasive seaweed *Asparagopsis* (Bonnemaisoniales, Rhodophyta) reveals cryptic diversity. *Mol. Ecol.* 16: 2285–2299.

Arenas, F., I. Sánchez, S.J. Hawkins & S.R. Jenkins. 2006. The invasibility of marine algal assemblages: role of functional diversity and identity. *Ecology* 87: 2851–2861.

Arim, M., S.R. Abades, P.E. Neill, M. Lima & P.A. Marquet. 2006. Spread dynamics of invasive species. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 103: 374–378.

Astorga, M., R. Guíñez, J.C. Ortiz & J.C. Castilla. 2002. Variación fenotípica y genética en el tunicado *Pyura praeputialis* (Heller, 1878) en el área norte de la Bahía de Antofagasta, Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 75: 515–526.

Astudillo, J.C., M. Bravo, C.P. Dumont & M. Thiel. 2009. Detached aquaculture buoys in the SE Pacific: potential dispersal vehicles for associated organisms. *Aquat. Biol.* 5: 219–231.

Avila, M. & K. Alveal. 1987. Ciclo de vida de *Mastocarpus papillatus* en el área de Concepción, Chile (Petrocelidaceae, Rhodophyta). *Investig. Pesq.* 34: 129–138.

Avilés, F., N. Rozbaczylo, M. Godoy & G. Muñoz. 2007a. The first report of *Phoronis* sp. (Phoronida) in red abalone (*Haliotis rufescens*) in Chile. *J. Shellfish Res.* 26: 859–861.

Avilés, F., N. Rozbaczylo, M. Herve & M. Godoy. 2007b. First report of polychaetes from the genus *Oriopsis* (Polychaeta: Sabelidae) associated with the japanese abalone *Haliotis discus hannai* and other native molluscs. *J. Shellfish Res.* 26: 863–867.

B

Báez, J.C., J. Olivero, C. Peteiro, F. Ferri-Yáñez, C. Garcia-Soto & R. Real. 2010. Macro-environmental modelling of the current distribution of *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Ochrophyta) in northern Iberia. *Biol. Invasions* 12: 2131–2139.

Báez, P., M. Meléndez, S. Ramírez, A. Letelier, M. Brown, C. Campos, C. Alday, C. Jelvez & A. Labial. 1998. Efectos ecológicos de la introducción de especies exóticas en el medio marino y costero Chileno., p. 1–83. En: Reunión de Expertos Para Analizar Los Efectos Ecológicos de La Introducción de Especies Exóticas En El Pacífico Sudeste., Comisión Permanente del Pacífico Sur, Viña del Mar, Chile.

Becker, T., H. Dietz, R. Billeter, H. Buschmann & P.J. Edwards. 2005. Altitudinal distribution of alien plant species in the Swiss Alps. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 7: 173–183.

Bégin, C. & R.E. Scheibling. 2003. Growth and survival of the invasive green alga *Codium fragile* ssp. *tomentosoides* in tide pools on a rocky shore in Nova Scotia. *Bot. Mar.* 46: 404–412.

Bellorín, A. & E.C. Oliveira. 2001. Introducción de especies exóticas de algas marinas: situación en América Latina, p. 693–701. En: K. Alveal & T. Antezana (eds.). *Sustentabilidad de La Biodiversidad*. Universidad de Concepción, Concepción.

Blackburn, T.M., P. Pyšek, S. Bacher, J.T. Carlton, R.P. Duncan, V. Jarošík, J.R.U. Wilson & D.M. Richardson. 2011. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends Ecol. Evol.* 26: 333–339.

Boedeker, C., M.E. Ramírez & W.A. Nelson. 2010. *Cladophoropsis brachyartra* from southern South America is a synonym of *Wittrockiella lyallii* (Cladophorophyceae, Chlorophyta), previously regarded as endemic to New Zealand. *Phycologia* 49: 525–536.

Boo, G.H., A. Mansilla, W. Nelson, A. Bellgrove & S.M. Boo. 2014. Genetic connectivity between trans-oceanic populations of *Capreolia implexa* (Gelidiales, Rhodophyta) in cool temperate waters of Australasia and Chile. *Aquat. Bot.* 119: 73–79.

Boudouresque, C.F. & M. Verlaque. 2002. Biological pollution in the Mediterranean Sea: invasive versus introduced macrophytes. *Mar. Pollut. Bull.* 44: 32–38.

Broitman, B., S. Navarrete, F. Smith & S. Gaines. 2001. Geographic variation of Southeastern Pacific intertidal communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 224: 21–34.

Bruno, J.F., J.D. Fridley, K.D. Bromberg & M.D. Bertness. 2005. Insights into biotic interactions from studies of species invasions, p. 13–40. In: D.F. Sax, J.J. Stachowicz & S.D.

Gaines (eds.). Species Invasions: Insights into Ecology, Evolution, and Biogeography. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Bruno, J.F., C.W. Kennedy, T. a Rand & M.B. Grant. 2004. Landscape-scale patterns of biological invasions in shoreline plant communities. *Oikos* 107: 531–540.

Bulleri, F. & L. Airoidi. 2005. Artificial marine structures facilitate the spread of a non-indigenous green alga, *Codium fragile* ssp. *tomentosoides*, in the north Adriatic Sea. *J. Appl. Ecol.* 42: 1063–1072.

Bulleri, F., T. Alestra, G. Ceccherelli, L. Tamburello, S. Pinna, N. Sechi & L. Benedetti-Cecchi. 2011. Determinants of *Caulerpa racemosa* distribution in the North-Western Mediterranean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 431: 55–67.

Burfeind, D.D., K.R. O'Brien & J.W. Udy. 2013. Water temperature and benthic light levels drive horizontal expansion of *Caulerpa taxifolia* in native and invasive locations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 472: 61–72.

Buschmann, A.H., J.A. Correa, R. Westermeier, M. del C. Hernández-González & R. Norambuena. 2001. Red algal farming in Chile: A review. *Aquaculture* 194: 203–220.

Bustamante, D.E. & M.E. Ramírez. 2009. El género *Polysiphonia* sensu lato, en la costa norte y centro-sur de Chile (18-41°S) (Rhodophyta, Rhodomelaceae). *Boletín del Mus. Nac. Hist. Nat. Chile* 58: 31–50.

Byers, J.E. & E.G. Noonburg. 2003. Scale dependent effects of biotic resistance to biological invasion. *Ecology* 84: 1428–1433.

Byun, C., S. de Blois & J. Brisson. 2013. Plant functional group identity and diversity determine biotic resistance to invasion by an exotic grass. *J. Ecol.* 101: 128–139.

C

Calderón, M. & M.E. Ramírez. 2009. Sobre la posición taxonomica de *Prionitis lyallii* Harvey forma *gladiata* Setchell, sensu Levring de Chile (Halymeniaceae, Rodhophyta). Boletín del Mus. Nac. Hist. Nat. Chile 58: 23–39.

Camus, C., A.P. Meynard, S. Faugeron, K. Kogame & J.A. Correa. 2005. Differential life history phase expression in two coexisting species of *Scytosiphon* (Phaeophyceae) in Northern Chile. J. Phycol. 41: 931–941.

Camus, P.A. 2001. Biogeografía marina de Chile continental. Rev. Chil. Hist. Nat. 74: 587–617.

Camus, P.A. 2005. Introducción de especies en ambientes marinos chilenos: no solo exóticas, no siempre evidentes. Rev. Chil. Hist. Nat. 78: 155–159.

Camus, P.A. 2008. Diversidad, distribución y abundancia de especies en ensamblajes intermareales rocosos. Rev. Biol. Mar. Oceanogr. 43: 615–627.

Canals, M., A. Taucare-Ríos, A.D. Brescovit, F. Peña-Gomez, G. Bizama, A. Canals, L. Moreno & R. Bustamante. 2016. Niche modelling of the Chilean recluse spider *Loxosceles laeta* and araneophagic spitting spider *Scytodes globula* and risk for loxoscelism in Chile. Med. Vet. Entomol. 30: 383–391.

Cancino, J.M. & J.A. Gallardo. 2004. Efectos del retardo del asentamiento en las expectativas de vida del briozoo *Bugula flabellata* (Bryozoa: Gymnolaemata). Rev. Chil. Hist. Nat. 77: 227–234.

Canning-Clode, J., K.O. Maloney, S.M. McMahon & M. Wahl. 2010. Expanded view of the local-regional richness relationship by incorporating functional richness and time: a large-scale perspective. Glob. Ecol. Biogeogr. 19: 875–885.

Carlton, J.T. 1996. Biological invasions and cryptogenic species. Ecology 77: 1653–1655.

Carlton, J.T. 2009. Deep invasion ecology and the assembly of communities in historical time, p. 13–56. In: G. Rilov & J.A. Crooks (eds.). *Biological Invasions in Marine Ecosystems: Ecological, Management, and Geographic Perspectives*. Springer-Verlag, Berlin.

Caro, A.U., R. Guiñez, V. Ortiz & J.C. Castilla. 2011. Competition between a native mussel and a non-indigenous invader for primary space on intertidal rocky shores in Chile. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 428: 177–185.

Carrasco, M.F. & P.J. Barón. 2010. Analysis of the potential geographic range of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) based on surface seawater temperature satellite data and climate charts: The coast of South America as a study case. *Biol. Invasions* 12: 2597–2607.

Castilla, J.C., R. Guiñez, A.U. Caro & V. Ortiz. 2004a. Invasion of a rocky intertidal shore by the tunicate *Pyura praeputialis* in the Bay of Antofagasta, Chile. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 101: 8517–8524.

Castilla, J.C., N.A. Lagos & M. Cerda. 2004b. Marine ecosystem engineering by the alien ascidian *Pyura praeputialis* on a mid-intertidal rocky shore. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 268: 119–130.

Castilla, J.C., P.H. Manríquez, A.P. Delgado, V. Ortiz, M.E. Jara & M. Varas. 2014. Rocky intertidal zonation pattern in Antofagasta, Chile: invasive species and shellfish gathering. *PLoS One* 9: 1–10.

Castilla, J.C. & P.E. Neill. 2009. Marine Bioinvasions in the Southeastern Pacific: Status, Ecology, Economic Impacts, Conservation and Management, p. 439–457. In: G. Rilov & J.A. Crooks (eds.). *Biological Invasions in Marine Ecosystems: Ecological, Management, and Geographic Perspectives*. Springer-Verlag, Berlin.

Castilla, J.C., M. Uribe, N. Bahamonde, M. Clarke, R. Desqueyroux-Faúndez, I. Kong, H. Moyano, N. Rozbaczylo, B. Santelices, C. Valdovinos & P. Zavala. 2005. Down under the southeastern Pacific: marine non-indigenous species in Chile. *Biol. Invasions* 7: 213–232.

Catford, J.A., R. Jansson & C. Nilsson. 2009. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Divers. Distrib.* 15: 22–40.

Catford, J.A., P.A. Vesk, D.M. Richardson & P. Pyšek. 2012. Quantifying levels of biological invasion: Towards the objective classification of invaded and invisable ecosystems. *Glob. Chang. Biol.* 18: 44–62.

Cebrian, E., E. Ballesteros, C. Linares & F. Tomas. 2011. Do native herbivores provide resistance to Mediterranean marine bioinvasions? A seaweed example. *Biol. Invasions* 13: 1397–1408.

Cerda, M. & J.C. Castilla. 2001. Diversidad y biomasa de macroinvertebrados en matrices intermareales del tunicado *Pyura praeputialis* (Heller, 1878) en la Bahía de Antofagasta, Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 74: 841–853.

Chapman, A.R.O. & J.S. Craigie. 1997. Seasonal growth in *Laminaria longicuris*: relations with dissolved inorganic nutrients and internal reserves of nitrogen. *Mar. Biol.* 40: 197–205.

Chapman, A.S. 1999. From introduced species to invader : what determines variation in the success of *Codium fragile* ssp . *tomentosoides* (Chlorophyta) in the North Atlantic Ocean? *Helgolander Meeresuntersuchungen* 52: 277–289.

Chapman, J.W. & J.T. Carlton. 1991. A test of criteria for introduced species: the global invasion by the isopod *Synidotea laevidorsalis* (Miers,1881). *J. Crustac. Biol.* 11: 386–400.

Cifuentes, M., I. Krueger, C.P. Dumont, M. Lenz & M. Thiel. 2010. Does primary colonization or community structure determine the succession of fouling communities? *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 395: 10–20.

Clarke, M. & J.C. Castilla. 2000. Dos nuevos registros de ascidias (Tunicata: Ascidacea) para la costa continental de Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 73: 503–510.

Clarkston, B.E. & G.W. Saunders. 2012. An examination of the red algal genus *Pugetia* (Kallymeniaceae, Gigartinales), with descriptions of *Salishia firma* gen. & comb. nov., *Pugetia cryptica* sp. nov. and *Beringia wynnei* sp. nov. *Phycologia* 51: 33–61.

Collantes, G. & P. Muñoz-Muga. 2009. Proliferación masiva de *Grateloupia intestinalis* (Hooker fil. et Harvey) Setchell ex Parkinson (Rhodophyta, Halymeniaceae), especie no-nativa en la bahía de Valparaíso, Chile central. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 44: 527–532.

Contreras, L., G. Dennett, A. Moenne, R.E. Palma & J.A. Correa. 2007. Molecular and morphologically distinct *Scytosiphon species* (Scytosiphonales, Phaeophyceae) display similar antioxidant capacities. *J. Phycol.* 43: 1320–1328.

Costello, C.J. & A.R. Solow. 2003. On the pattern of discovery of introduced species. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 100: 3321–3323.

Couceiro, L., J. Cremades & R. Barreiro. 2011. Evidence for multiple introductions of the Pacific green alga *Ulva australis* Areschoug (Ulvales, Chlorophyta) to the Iberian Peninsula. *Bot. Mar.* 54: 391–402.

Cranfield, H.J., D.P. Gordon, R.C. Willan, B.A. Marshall, C.N. Battershill, M.P. Francis, W.A. Nelson, C.J. Glasby & G.B. Read. 1998. Adventive marine species in New Zealand. Wellington.

Curiel, D., G. Bellemo, B. La Rocca, M. Scattolin & M. Marzocchi. 2002. First report of *Polysiphonia morrowii* Harvey (Ceramiales, Rhodophyta) in the Mediterranean Sea. *Bot. Mar.* 45: 66–70.

D

D'Archino, R., K.F. Neill & W.A. Nelson. 2013. Recognition and distribution of *Polysiphonia morrowii* (Rhodomelaceae, Rhodophyta) in New Zealand. *Bot. Mar.* 56: 41–47.

Daehler, C.C. 2001. Darwin' s Naturalization Hypothesis Revisited. *Am. Nat.* 158: 324–330.

Davidson, I.C. & C. Simkanin. 2012. The biology of ballast water 25 years later. *Biol. Invasions* 14: 9–13.

Davies, K.F., S. Harrison, H.D. Safford & J.H. Viers. 2007. Productivity alters the scale dependence of the diversity-invasibility relationship. *Ecology* 88: 1940–1947.

Davis, M.A., J.P. Grime & K. Thompson. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general of invasibility theory. *J. Ecol.* 88: 528–534.

Dawson, W., L. Keser, M. Winter, P. Pyšek, J. Kartesz, M. Nishino, N. Fuentes, M. Chytrý, L. Celesti-Grapow & M. van Kleunen. 2013. Correlations between global and regional measures of invasiveness vary with region size. *NeoBiota* 16: 59–80.

DIRECTEMAR. 2016. Boletín estadístico marítimo edición 2015 [WWW Document]. URL <http://web.directemar.cl/estadisticas/maritimo/default.htm>. Visitado el 5 de diciembre del 2016.

Drake, J.M. & D.M. Lodge. 2007. Hull fouling is a risk factor for intercontinental species exchange in aquatic ecosystems. *Aquat. Invasions* 2: 121–131.

Dumont, C.P., C.F. Gaymer & M. Thiel. 2011. Predation contributes to invasion resistance of benthic communities against the non-indigenous tunicate *Ciona intestinalis*. *Biol. Invasions* 13: 2023–2034.

Dumont, C.P., L.G. Harris & C.F. Gaymer. 2011. Anthropogenic structures as a spatial refuge from predation for the invasive bryozoan *Bugula neritina*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 427: 95–103.

Dumont, C.P., J.D. Urriago, A. Abarca, C.F. Gaymer & M. Thiel. 2009. The native rock shrimp *Rhynchocinetes typus* as a biological control of fouling in suspended scallop cultures. *Aquaculture* 292: 74–79.

Dunstan, P.K. & C.R. Johnson. 2004. Invasion rates increase with species richness in a marine epibenthic community by two mechanisms. *Oecologia* 138: 285–292.

E

Elith, J., S.J. Phillips, T. Hastie, M. Dudík, Y.E. Chee & C.J. Yates. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Divers. Distrib.* 17: 43–57.

Elton, C.S. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. University of Chicago Press.

Erdügan, H., C. Aki, O. Acar, B. Dural & V. Aysel. 2009. New record for the east mediterranean, Dardanelles (turkey) and its distribution: *Polysiphonia morrowii* Harvey (Ceramiales, Rhodophyta). *Turkish J. Fish. Aquat. Sci.* 9: 231–232.

Escobedo, V.M., J.E. Aranda & S.A. Castro. 2011. Hipótesis de Naturalización de Darwin evaluada en la flora exótica de Chile continental. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 84: 543–552.

Etcheverry, H. 1958. Bibliografía de las algas chilenas. *Rev. Biol. Mar.* 7: 163–182.

F

Falk-Petersen, J., T. Bøhn & O.T. Sandlund. 2006. On the numerous concepts in invasion biology. *Biol. Invasions* 8: 1409–1424.

Flores-Aguilar, R.A., A. Gutiérrez, A. Ellwanger & R. Searcy-Bernal. 2007. Development and current status of abalone aquaculture in Chile. *J. Shellfish Res.* 26: 705–711.

Franklin, J. & J.A. Miller. 2010. Mapping species distributions. Spatial inference and prediction. Cambridge University Press.

Fraser, C.I., G.C. Zuccarello, H.G. Spencer, L.C. Salvatore, G.R. Garcia & J.M. Waters. 2013. Genetic affinities between trans-oceanic populations of non-buoyant macroalgae in the high latitudes of the Southern Hemisphere. PLoS One 8: 1–12.

Frenot, Y., S.L. Chown, J. Whinam, P.M. Selkirk, P. Convey, M. Skotnicki & D.M. Bergstrom. 2005. Biological invasions in the Antarctic: extent, impacts and implications. Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 80: 45–72.

Fridley, J.D., R.L. Brown & J.F. Bruno. 2004. Null models of exotic invasion and scale-dependant patterns of native and exotic species richness. Ecology 85: 3215–3222.

Fridley, J.D., J.J. Stachowicz, S. Naeem, D.F. Sax, E.W. Seabloom, M.D. Smith, T.J. Stohlgren, D. Tilman & B. Von Holle. 2007. The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. Ecology 88: 3–17.

Fuentes, N., A. Pauchard, P. Sánchez, J. Esquivel & A. Marticorena. 2013. A new comprehensive database of alien plant species in Chile based on herbarium records. Biol. Invasions 15: 847–858.

G

Gabrielson, P.W. 2008. Molecular sequencing of Northeast Pacific type material reveals two earlier names for *Prionitis lyallii*, *Prionitis jubata* and *Prionitis sternbergii*, with brief comments on *Grateloupia versicolor* (Halymeniaceae, Rhodophyta). Phycologia 47: 89–97.

Gajardo, G. & L. Laikre. 2003. Chilean Aquaculture Boom Is Based on Exotic Salmon Resources: A Conservation Paradox. Conserv. Biol. 17: 1173–1174.

Gallardo, B. 2014. Europe's top 10 invasive species: relative importance of climatic, habitat and socio-economic factors. *Ethol. Ecol. Evol.* 26: 130–151.

Gallardo, B. & D.C. Aldridge. 2013. The “dirty dozen”: socio-economic factors amplify the invasion potential of 12 high-risk aquatic invasive species in Great Britain and Ireland. *J. Appl. Ecol.* 50: 757–766.

Gallardo, B., A. Zieritz & D.C. Aldridge. 2015. The importance of the human footprint in shaping the global distribution of terrestrial, freshwater and marine invaders. *PLoS One* 10.

Geoffroy, A., L. Le Gall & C. Destombe. 2012. Cryptic introduction of the red alga *Polysiphonia morrowii* Harvey (Rhodomelaceae, Rhodophyta) in the North Atlantic Ocean highlighted by a DNA barcoding approach. *Aquat. Bot.* 100: 67–71.

Gerhardt, F. & S. Collinge. 2007. Abiotic constraints eclipse biotic resistance in determining invasibility along experimental vernal pool gradients. *Ecol. Appl.* 17: 922–933.

Gardon, C.G., L.J. Walters, P.F. Quintana-Ascencio, L.A. McCauley, W.T. Stam & J.L. Olsen. 2008. Predicting risks of invasion of macroalgae in the genus *Caulerpa* in Florida. *Biol. Invasions* 10: 1147–1157.

Going, B.M., J. Hillerislambers & J.M. Levine. 2009. Abiotic and biotic resistance to grass invasion in serpentine annual plant communities. *Oecologia* 159: 839–847.

González, A. 1998. Caracterización de especies y/o morfotipos de *Porphyra* (Rhodophyta, Bangiales), “luche” de las bahías de Valparaíso y Laguna Verde, V Región, Chile. Tesis de Licenciatura. Universidad de Valparaíso, Valparaíso.

González, A. & B. Santelices. 2003. A re-examination of the potential use of central Chilean *Porphyra* (Bangiales, Rhodophyta) for human consumption, p. 249–255. In: O.A.R. Chapman, R. Anderson, V.J. Vreeland & I.R. Davison (eds.). *Proceedings of the 17th International*

Seaweed Symposium, Cape Town, South Africa, 28 January-2 February 2001. Oxford University Press., Oxford.

González, A. & B. Santelices. 2004. A dichotomous species of *Codium* (Bryopsysdales) is colonizing northern Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 77: 293–304.

Gonzalez, A. V, J. Beltran & B. Santelices. 2014. Colonisation and growth strategies in two *Codium* species (Bryopsidales, Chlorophyta) with different thallus forms. *Phycologia* 53: 353–358.

Gouletquer, P., G. Bachelet, P. Guy Sauriau & P. Noel. 2002. Open Atlantic coast of Europe—a century of introduced species into French waters, p. 276–290. In E. Leppäkoski, S. Gollasch & S. Olenin (eds.). *Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management*. Dordrecht.

Greimler, J., T.F. Stuessy, U. Swenson, C.M. Baeza & O. Matthei. 2002. Plant invasions on an oceanic archipelago. *Biol. Invasions* 4: 73–85.

Grey, E.K. 2009. Scale-dependent relationships between native richness, resource stability and exotic cover in dock fouling communities of Washington, USA. *Divers. Distrib.* 15: 1073–1080.

Guillemin, M.L., L. Contreras-Porcia, M.E. Ramírez, E.C. Macaya, C.B. Contador, H. Woods, C. Wyatt & J. Brodie. 2016. The bladed Bangiales (Rhodophyta) of the South Eastern Pacific: molecular species delimitation reveals extensive diversity. *Mol. Phylogenet. Evol.* 94: 814–826.

Guillemin, M.L., S. Faugeron, C. Destombe, F. Viard, J.A. Correa, M. Valero & M. Valero-. 2008. Genetic variation in wild and cultivated populations of the haploid-diploid red alga *Gracilaria chilensis*: how farming practices favor asexual reproduction and heterozygosity. *Evolution* (N. Y). 62: 1500–1519.

Guillemin, M.L., M. Valero, S. Faugeron, W. Nelson & C. Destombe. 2014. Tracing the trans-Pacific evolutionary history of a domesticated seaweed (*Gracilaria chilensis*) with archaeological and genetic data. PLoS One 9: 1–17.

Guiñez, R. & J.C. Castilla. 2001. An allometric tridimensional model of self-thinning for a gregarious tunicate. Ecology 82: 2331–2341.

Guiry, M.D. & G.M. Guiry. 2016. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway [WWW Document]. URL <http://www.algaebase.org>. Visitado el 5 de diciembre del 2016.

Guo, Q. 2015. No consistent small-scale native–exotic relationships. Plant Ecol. 216: 1225–1230.

Guo, Q., S. Fei, J.S. Dukes, C.M. Oswalt, B. V. Iannone III & K.M. Potter. 2015. A unified approach for quantifying invasibility and degree of invasion. Ecology 96: 2613–2621.

Gurevitch, J. & D.K. Padilla. 2004. Are invasive species a major cause of extinctions? Trends Ecol. Evol. 19: 470–474.

H

Hammer, Ø., D.A.T. Harper & P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. [WWW Document]. Paleontologia Electron. 4(1) 9pp. URL <http://folk.uio.no/ohammer/past>. Visitado el 5 de diciembre del 2016.

Harris, L.-G. & M.C. Tyrrell. 2001. Changing community state in the Gulf of Main: synergism between invaders, overfishing and climate change. Biol. Invasions 3: 9–21.

Häussermann, V., M.N. Dawson & G. Försterra. 2009. First record of the moon jellyfish, *Aurelia* for Chile. Spixiana 32: 3–7.

Häussermann, V. & G. Försterra. 2001. A new species of sea anemone from Chile, *Anemonia alicemartinae* n. sp. (Cnidaria: Anthozoa). An invader or an indicator for environmental change in shallow water? *Org. Divers. Evol.* 1: 211–224.

Haydar, D. & W.J. Wolff. 2011. Predicting invasion patterns in coastal ecosystems: relationship between vector strength and vector tempo. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 431: 1–10.

Herben, T., B. Mandák, K. Bímová & Z. Münzbergová. 2004. Invasibility and species richness of a community : a neutral model and a survey of published data. *Ecology* 85: 3223–3233.

Hewitt, C.L., M.L. Campbell & B. Schaffelke. 2008. Introductions of seaweeds: accidental transfer pathways and mechanisms. *Seaweed Invasions A Synth. Ecol. Econ. Leg. Imp.* 50: 6–17.

Hewitt, C.L., M.L. Campbell, R.E. Thresher, R.B. Martin, S. Boyd, B.F. Cohen, D.R. Currie, M.F. Gomon, M.J. Keough, J.A. Lewis, M. Lockett, N. Mays, M.A. McArthur, T.D. O'Hara, G.C.B. Poore, D.J. Ross, M.J. Storey, J.E. Watson & R.S. Wilson. 2004. Introduced and cryptogenic species in Port Phillip Bay, Victoria, Australia. *Mar. Biol.* 144: 183–202.

Hewitt, C.L., S. Gollasch & D. Minchin. 2009. The vessel as a vector - biofouling, ballast water and sediments, p. 117–131. In: G. Rilov & J.A. Crooks (eds.). *Biological Invasions in Marine Ecosystems: Ecological, Management, and Geographic Perspectives*. Ecological Studies Series. Springer-Verlag, Berlin.

Hijmans, R.J., S.E. Cameron, J.L. Parra, P.G. Jones & A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 25: 1965–1978.

Hoffmann, A.J. & B. Santelices. 1997. *Flora marina de Chile continental*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.

Iriarte, J.A., G.A. Lobos & F.M. Jaksic. 2005. Invasive vertebrate species in Chile and their control and monitoring by governmental agencies. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 78: 143–154.

J

Jeschke, J.M. & D.L. Strayer. 2008. Usefulness of bioclimatic models for studying climate change and invasive species. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1134: 1–24.

Jiménez, J.E., A.M. Arriagada, F.E. Fontúrbel, P.A. Camus & M.I. Ávila-Thieme. 2013. Effects of exotic fish farms on bird communities in lake and marine ecosystems. *Naturwissenschaften* 100: 779–787.

Johnston, E.L., R.F. Piola & G.F. Clark. 2009. The Role of propagule pressure in invasion success, p. 133–151. In: G. Rilov & J.A. Crooks (eds.). *Biological Invasions in Marine Ecosystems: Ecological, Management, and Geographic Perspectives*. Springer Science & Business Media.

Jones, E. & C.S. Thornber. 2010. Effects of habitat-modifying invasive macroalgae on epiphytic algal communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 400: 87–100.

K

Katsanevakis, S., Y. Issaris, D. Poursanidis & M. Thessalou-Legaki. 2010. Vulnerability of marine habitats to the invasive green alga *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* within a marine protected area. *Mar. Environ. Res.* 70: 210–218.

Katsanevakis, S., M. Salomidi & A. Panou. 2010. Modelling distribution patterns and habitat preference of the invasive green alga *Caulerpa racemosa* in the Saronikos Gulf (Eastern Mediterranean). *Aquat. Biol.* 10: 57–67.

Kearney, M. & W. Porter. 2009. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecol. Lett.* 12: 334–350.

Kennedy, T. a, S. Naeem, K.M. Howe, J.M.H. Knops, D. Tilman & P. Reich. 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature* 417: 636–638.

Kim, M.S., C.Y. Eun, A. Mansilla & M.B. Sung. 2004. Recent introduction of *Polysiphonia morrowii* (Ceramiales, Rhodophyta) to Punta Arenas, Chile. *Bot. Mar.* 47: 389–394.

Kim, M.S., I.K. Lee & S.M. Boo. 1994. Morphological studies of the red alga *Polysiphonia morrowii* Harvey on the Korean coast. *Korean J. Phycol.* 9: 185–192.

Kimbro, D.L., B.S. Cheng & E.D. Grosholz. 2013. Biotic resistance in marine environments. *Ecol. Lett.* 16: 821–833.

Knight, K.S. & P.B. Reich. 2005. Opposite relationships between invasibility and native species richness at patch versus scales landscape scale. *Oikos* 109: 81–88.

Kraan, S. & K.A. Barrington. 2005. Commercial farming of *Asparagopsis armata* (Bonnemaisoniaceae, Rhodophyta) in Ireland, maintenance of an introduced species? *J. Appl. Phycol.* 17: 103–110.

Kusumo, H.T. 1993. Chemical Composition of *Porphyra* spp. in British Columbia, Canada. Simon Fraser University, British Columbia.

L

De Leaniz, C.G., G. Gajardo & S. Consuegra. 2010. From Best to Pest: changing perspectives on the impact of exotic salmonids in the southern hemisphere. *Syst. Biodivers.* 8: 447–459.

Leidenberger, S., M. Obst, R. Kulawik, K. Stelzer, K. Heyer, A. Hardisty & S.J. Bourlat. 2015. Evaluating the potential of ecological niche modelling as a component in marine non-indigenous species risk assessments. *Mar. Pollut. Bull.* 97: 470–487.

Leonardi, P.I., A.B. Miravalles, S. Faugeron, V. Flores, J. Beltrán & J.A. Correa. 2006. Diversity, phenomenology and epidemiology of epiphytism in farmed *Gracilaria chilensis* (Rhodophyta) in northern Chile. *Eur. J. Phycol.* 41: 247–257.

Letelier, S. V., A.M. Ramos & L.G. Huaquín. 2007. Moluscos dulceacuícolas exóticos en Chile. *Rev. Mex. Biodivers.* 78: 9–13.

Levin, S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943–1967.

Levine, J.M., P.B. Adler & S.G. Yelenik. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecol. Lett.* 7: 975–989.

Lewis, J.A. & G.T. Kraft. 1979. Occurrence of a European red alga (*Schottera nicaeensis*) in Southern Australian waters. *J. Phycol.* 15: 226–230.

LIB. 2016. Consultoría para elaborar el catálogo de las especies exóticas asilvestradas/naturalizadas en Chile, en el marco del Proyecto GEF/MMA/PNUD EEI AJF. Informe Técnico, Informe Técnico. Concepción.

Lindstrom, S.C. 2008. Cryptic diversity and phylogenetic relationships within the *Mastocarpus papillatus* species complex (Rhodophyta, Phylloporaceae). *J. Phycol.* 44: 1300–1308.

Lindstrom, S.C., P.W. Gabrielson, J.R. Hughey, E.C. Macaya & W.A. Nelson. 2015. Sequencing of historic and modern specimens reveals cryptic diversity in *Nothogenia* (Scinaiceae, Rhodophyta). *Phycologia* 54: 97–108.

Lindstrom, S.C., J.R. Hughey & P.T. Martone. 2011. New, resurrected and redefined species of *Mastocarpus* (Phylloporaceae, Rhodophyta) from the northeast Pacific. *Phycologia* 50: 661–683.

Lippitt, C.D., J. Rogan, J. Toledano, F. Sangermano, J.R. Eastman, V. Mastro & A. Sawyer. 2008. Incorporating anthropogenic variables into a species distribution model to map gypsy moth risk. *Ecol. Modell.* 210: 339–350.

Littler, M.M. & D.S. Littler. 1984. Relationships between macroalgal functional groups and substrata stability in subtropical rocky-intertidal system. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 74: 13–34.

Lobban, C.S. & P.J. Harrison. 1997. *Seaweed ecology and physiology*. Cambridge University Press.

Lockwood, J.L., P. Cassey & T. Blackburn. 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends Ecol. Evol.* 20: 223–228.

Lockwood, J.L., P. Cassey & T.M. Blackburn. 2009. The more you introduce the more you get: the role of colonization pressure and propagule pressure in invasion ecology. *Divers. Distrib.* 15: 904–910.

Lockwood, J.L., M.F. Hoopes & M.P. Marchetti. 2007. *Invasion ecology*. Blackwell Publishers, Malden.

Lonsdale, W.M. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80: 1522–1536.

López, D.N., P.A. Arancibia & P.E. Neill. 2013. Potential dispersal mechanisms of the cryptogenic anemone, *Anemonia alicemartinae*. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 86: 369–372.

Lopez de Casenave, J., L. Marone, F. Jaksic & P. Camus. 2007. Escalas, p. 193–213. En: F. Jaksic & L. Marone (eds.). *Ecología de Comunidades*. Santiago.

Lyle, L. 1922. *Antithamnionella*, a new genus of algae. *J. Bot.* 6: 346–350.

Lyons, K.G. & M.W. Schwartz. 2001. Rare species loss alters ecosystem function - invasion resistance. *Ecol. Lett.* 4: 358–365.

M

Macaya, E., S. Pacheco, A. Cáceres & S. Musleh. 2013. Range extension of the non-indigenous alga *Mastocarpus* sp. along the Southeastern Pacific coast. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 48: 661–665.

Macaya, E.C., B. López, F. Tala, F. Tellier & M. Thiel. 2016. Float and Raft: role of buoyant seaweeds in phylogeography and genetic structure of non-buoyant associated flora, p. 97–130. In: Z.M. Ho & C. Fraser (eds.). *Seaweed Phylogeography: Adaptation and Evolution of Seaweeds under Climate and Environment Changes*. Springer, Netherlands.

Mack, R.N., D. Simberloff, W.M. Lonsdale, H. Evans, M. Clout & F.A. Bazzaz. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Appl.* 10: 689–410.

Madariaga, D.J., M.M. Rivadeneira, F. Tala & M. Thiel. 2014. Environmental tolerance of the two invasive species *Ciona intestinalis* and *Codium fragile*: their invasion potential along a temperate coast. *Biol. Invasions* 16: 2507–2527.

Maggs, C.A. & H. Stegenga. 1999. Red algal exotics on north sea coasts. *Helgolander Meeresuntersuchungen* 52: 243–258.

Maggs, C.S. & M.H. Hommersand. 1993. *Seaweeds of the British Isles. 1. Rhodophyta. Part 3A, Ceramiales*. HMSO, London.

Manríquez, P.H., E. Fica, V. Ortiz & J.C. Castilla. 2014. Bio-incrustantes marinos en el canal de Chacao, Chile: Un estudio sobre potenciales interacciones con estructuras manufacturadas por el hombre. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 49: 243–265.

Mansilla, A., N.P. Navarro & M.T. Fujii. 2006. First record of a ceramiaceous red algal species, *Ceramium stichidiosum*, from magellanic region, Chile. *Gayana (Concepción)* 70: 245–251.

Marcelino, V.R. & H. Verbruggen. 2015. Ecological niche models of invasive seaweeds. *J. Phycol.* 51: 606–620.

Maron, J. & M. Marler. 2007. Native plant diversity resists invasion at both low and high resource levels. *Ecology* 88: 2651–2661.

Mathieson, A.C., C.J. Dawes, L.G. Harris & E.J. Hehre. 2003. Expansion of the Asiatic green alga *Codium fragile* subsp. *tomentosoides* in the Gulf of Maine. *Rhodora* 1–57.

Mathieson, A.C., J.R. Pederson, C.D. Neefus, C.J. Dawes & T.L. Bray. 2008. Multiple assessments of introduced seaweeds in the Northwest Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* 65: 730–741.

McGeoch, M.A., S.H.M. Butchart, D. Spear, E. Marais, E.J. Kleynhans, A. Symes, J. Chanson & M. Hoffmann. 2010. Global indicators of biological invasion: species numbers, biodiversity impact and policy responses. *Divers. Distrib.* 16: 95–108.

McIvor, L., C.A. Maggs, J. Provan & M.J. Stanhope. 2001. *rbcL* sequences reveal multiple cryptic introductions of the Japanese red alga *Polysiphonia harveyi*. *Mol. Ecol.* 10: 911–919.

Mead, A., J.T. Carlton, C.L. Griffiths & M. Rius. 2011a. Introduced and cryptogenic marine and estuarine species of South Africa. *J. Nat. Hist.* 45: 2463–2524.

Mead, A., J.T. Carlton, C.L. Griffiths & M. Rius. 2011b. Revealing the scale of marine bioinvasions in developing regions: a South African re-assessment. *Biol. Invasions* 13: 1991–2008.

Medina, M., S. Andrade, S. Faugeron, N. Lagos, D. Mella & J.A. Correa. 2005. Biodiversity of rocky intertidal benthic communities associated with copper mine tailing discharges in northern Chile. *Mar. Pollut. Bull.* 50: 396–409.

Melton, J.T., E. Macaya, M.J. Wynne & J.M. Lopez-Bautista. 2014. Biodiversity of *Ulva* (Ulvophyceae, Chlorophyta) from the Gulf of Mexico and Chile based on molecular data, p. Program Book, 99. In: Joint Aquatic Sciences Meeting, May 18-23. Portland, Oregon.

Merow, C., M.J. Smith & J.A. Silander. 2013. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography (Cop.)*. 36: 1058–1069.

Milbau, A., J.C. Stout, B.J. Graae & I. Nijs. 2009. A hierarchical framework for integrating invasibility experiments incorporating different factors and spatial scales. *Biol. Invasions* 11: 941–950.

Mineur, F., T. Belsher, M.P. Johnson, C.A. Maggs & M. Verlaque. 2007. Experimental assessment of oyster transfers as a vector for macroalgal introductions. *Biol. Conserv.* 137: 237–247.

Mols-Mortensen, A., C.D. Neefus, R. Nielsen, K. Gunnarsson, S. Egilsdóttir, P.Mø. Pedersen & J. Brodie. 2012. New insights into the biodiversity and generic relationships of foliose Bangiales (Rhodophyta) in Iceland and the Faroe Islands. *Eur. J. Phycol.* 47: 146–159.

Montecino, V., X. Molina, M. Bothwell, P. Muñoz, M.L. Carrevedo, F. Salinas, S. Kumar, M.L. Castillo, G. Bizama & R.O. Bustamante. 2016. Spatio temporal population dynamics of the invasive diatom *Didymosphenia geminata* in central-southern Chilean rivers. *Sci. Total Environ.*

Moor, I. de & M. Bruton. 1988. Atlas of alien and translocated indigenous aquatic animals in southern Africa. *Natl. Sci. Program. Unit CSIR.*

Moreno, R.A., P.E. Neill & N. Rozbaczylo. 2006. Native and non-indigenous boring polychaetes in Chile: a threat to native and commercial mollusc species. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 79: 263–278.

Muñoz-Muga, P. 2012. Análisis temporal de poblaciones de *Porphyra* spp. (Rhodophyta, Bangiophyceae) de la bahía de Valparaíso y su relación con las variables ambientales. Tesis de Maestría. Universidad de Valparaíso, Valparaíso.

Muñoz-Muga, P., H. Romo, C. Calderón & H. Díaz. 2015. Revisión del complejo de especies *Porphyra* presente en la bahía de Valparaíso, Chile central, evidencia primer registro de *P. mumfordii*, p. Libro de Resúmenes, 154. En: Congreso Latinoamericano de Biotecnología Algal. Viña del Mar.

N

Naeem, S., J.M. Knops, D. Tilman, K.M. Howe, T. Kennedy & S. Gale. 2000. Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. *Oikos* 91: 97–108.

Neill, P.E. 2007. Distribución de la macroalga introducida *Codium fragile* (Chlorophyta) en Chile y sus efectos sobre la estructura de los ensamblajes del submareal rocoso del norte chico. Tesis Doctoral. Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago.

Neill, P.E., O. Alcalde, S. Faugeron, S.A. Navarrete & J.A. Correa. 2006. Invasion of *Codium fragile* ssp. *tomentosoides* in northern Chile: A new threat for *Gracilaria* farming. *Aquaculture* 259: 202–210.

Nelson, W.A. & C.A. Maggs. 1996. Records of adventive marine algae in New Zealand: *Antithamnionella ternifolia*, *Polysiphonia senticulosa* (Ceramiales, Rhodophyta), and *Striaria attenuata* (Dictyosiphonales, Phaeophyta). *New Zeal. J. Mar. Freshw. Res.* 30: 449–453.

Ní Chualáin, F., C.A. Maggs, G.W. Saunders & M.D. Guiry. 2004. The invasive genus *Asparagopsis* (Bonnemaisoniaceae, Rhodophyta): Molecular systematics, morphology, and ecophysiology of *Falkenbergia* isolates. *J. Phycol.* 40: 1112–1126.

Nielsen, K.J. & S.A. Navarrete. 2004. Mesoscale regulation comes from the bottom-up: intertidal interactions between consumers and upwelling. *Ecol. Lett.* 7: 31–41.

Núñez, M.A. & A. Pauchard. 2010. Biological invasions in developing and developed countries: does one model fit all? *Biol. Invasions* 12: 707–714.

O

Occhipinti-Ambrogi, A. 2002. Current status of aquatic introductions in Italy., p. 311–324. In: E. Leppäkoski, S. Gollasch & S. Olenin (eds.). *Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Occhipinti-Ambrogi, A. 2007. Global change and marine communities: alien species and climate change. *Mar. Pollut. Bull.* 55: 342–352.

Ohno, M., C. Werlinger, S. Shimada & M. Hiraoka. 2003. A “green tide” problem caused by *Enteromorpha* sp. in Dichato, Chile, p. 243–248. In: A.R.O. Chapman, R.J. Anderson, V.J. Vreeland & I.R. Davison (eds.). *Proceedings of the 17th International Seaweed Symposium, Cape Town, South Africa, 28 January-2 February 2001*. Oxford University Press, London.

Orensanz, J.M., E. Schwindt, G. Pastorino, A. Bortolus, G. Darrigran, G. Casas, G. Darrigran, R. Elías, J.J. López Gappa, S. Obenat, M. Pascual, P. Penchaszadeh, M.L. Piriz, F. Scarabino, E.D. Spivak & E.A. Vallarino. 2002. No longer a pristine confine of the world ocean: a survey of exotic marine species in the southwestern Atlantic. *Biol. Invasions* 4: 115–143.

Oróstica, M.H., R.D. Otaíza & P.E. Neill. 2012. Blades and papillae as likely dispersing propagules in Chilean populations of *Mastocarpus* sp. (Rhodophyta, Gigartinales). *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 47: 109–119.

Ortiz, M. & W. Stotz. 2007. Ecological and eco-social models for the introduction of the abalone *Haliotis discus hannai* into benthic systems of north-central Chile: sustainability assessment. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 17: 89–105.

Oyarzún, P.A, J.E. Toro, O. Garrido, C. Briones & R. Guiñez. 2014. Diferencias en la ultraestructura espermática entre *Mytilus chilensis* y *Mytilus galloprovincialis* (Bivalvia , Mytilidae): ¿Se puede utilizar como un carácter taxonómico? *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 42: 172–179.

P

Pacheco, C.J. & J.C. Castilla. 2000. Ecología trófica de los ostreros *Haematopus palliatus pitanay* (Murphy 1925) y *Haematopus ater* (Vieillot et Oudart 1825) en mantos del tunicado *Pyura praeputialis* (Heller 1878) en la Bahía de Antofagasta, Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 73: 533–541.

Pacheco, C.J. & J.C. Castilla. 2001. Foraging behavior of the American oystercatcher *Haematopus palliatus pitanay* (Murphy 1925) on the intertidal ascidian *Pyura praeputialis* (Heller 1878) in the Bay of Antofagasta, Chile. *J. Ethol.* 19: 23–26.

Parker, J.D. & M.E. Hay. 2005. Biotic resistance to plant invasions? Native herbivores prefer non-native plants. *Ecol. Lett.* 8: 959–967.

Pauchard, A., P.B. Alaback & E.G. Edlund. 2003. Plant invasions in protected areas at multiple scales: *Linaria vulgaris* (Scrophulariaceae) in the west Yellowstone area. *West. North Am. Nat.* 63: 416–428.

Pauchard, A. & K. Shea. 2006. Integrating the study of non-native plant invasions across spatial scales. *Biol. Invasions* 8: 399–413.

Pearman, P.B., A. Guisan, O. Broennimann & C.F. Randin. 2008. Niche dynamics in space and time. *Trends Ecol. Evol.* 23: 149–158.

Pečnikar, Ž.F. & E. V. Buzan. 2014. 20 years since the introduction of DNA barcoding: From theory to application. *J. Appl. Genet.* 55: 43–52.

Phillips, S.B., V.P. Aneja, D. Kang & S.P. Arya. 2006. Modelling and analysis of the atmospheric nitrogen deposition in North Carolina. *Int. J. Glob. Environ. Issues* 190: 231–252.

Pinochet, J. 2016. Cascos de buques como vectores para la introducción de especies marinas no indígenas en el puerto de Talcahuano, Chile. Tesis de Maestría. Universidad Católica de la Santísima Concepción, Concepción.

Pinteus, S., C. Alves, H. Monteiro, E. Araújo, A. Horta & R. Pedrosa. 2015. *Asparagopsis armata* and *Sphaerococcus coronopifolius* as a natural source of antimicrobial compounds. *World J Microbiol Biotrchnol* 31: 445–451.

Provan, J., D. Booth, N.P. Todd, G.E. Beatty & C.A. Maggs. 2008. Tracking biological invasions in space and time: elucidating the invasive history of the green alga *Codium fragile* using old DNA. *Divers. Distrib.* 14: 343–354.

Provan, J., S. Murphy & C.A. Maggs. 2005. Tracking the invasive history of the green alga *Codium fragile* ssp. *tomentosoides*. *Mol. Ecol.* 14: 189–194.

Puth, L.M. & D.M. Post. 2005. Studying invasion : Have we missed the boat ? *Ecol. Lett.* 8: 715–721.

Pyšek, P., V. Jarošík, P. Hulme, I. Kühn, J. Wild, M. Arianoutsou, S. Bacher, F.F. Chiron, V. Didžiulis, F. Essl, P. Genovesi, F. Gherardi, M. Hejda, S. Kark, P.W. Lambdon, M.-L.L. Desprez-Loustau, W. Nentwig, J. Pergl, K. Poboljšaj, W. Rabitsch, A. Roques, D.B. Roy, S. Shirley, W. Solarz, V. Montserrat & M. Winter. 2010. Disentangling the role of environmental and human pressures on biological invasions across Europe. *Proc. ...* 107: 12157–12162.

Pyšek, P., D.M. Richardson, J. Pergl, V. Jarošík, Z. Sixtová & E. Weber. 2008. Geographical and taxonomic biases in invasion ecology. *Trends Ecol. Evol.* 23: 237–244.

Pyšek, P., D.M. Richardson & M. Williamson. 2004. Predicting and explaining plant invasions through analysis of source area floras : some critical considerations. *Divers. Distrib.* 10: 179–187.

Q

Quiroz, C.L., A. Pauchard, L.A. Cavieres & C.B. Anderson. 2009. Análisis cuantitativo de la investigación en invasiones biológicas en Chile: tendencias y desafíos. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 82: 497–505.

R

Radashevsky, V.I. & C. Olivares. 2005. *Polydora uncinata* (Polychaeta: Spionidae) in Chile: an accidental transportation across the Pacific. *Biol. Invasions* 7: 489–496.

Raffo, M.P., A. Geoffroy, C. Destombe & E. Schwindt. 2014. First record of the invasive red alga *Polysiphonia morrowii* Harvey (Rhodomelaceae, Rhodophyta) on the Patagonian shores of the Southwestern Atlantic. *Bot. Mar.* 57: 21–26.

Ramírez, M.E., M.R. García-Huidobro, O. Gálvez & R. Torres. 2008a. Floración del estado asexual «*Falkenbergia*» de *Asparagopsis armata* (Rhodophyta, Bonnemaisoniales) en la Región de Coquimbo, Chile. *Not. Mens. del Mus. Nac. Hist. Nat.* 360: 22–26.

Ramírez, M.E., M.R. García-Huidobro & N. Orellana. 2008b. Flora Marina Bentónica de Caleta Quintay (Región de Valparaíso), Litoral Central de Chile. *Boletín del Mus. Nac. Hist. Nat. Chile* 57: 9–19.

Ramírez, M.E. 1982. Nuevos registros de algas marinas para Antofagasta (Norte de Chile). Boletín del Mus. Nac. Hist. Nat. Chile 39: 11–26.

Ramírez, M.E. 2001. Museos, colecciones y el desafío de la biodiversidad, p. 719–729. En: K. Alveal & T. Antezana (eds.). Sustentabilidad de La Biodiversidad. Editorial Universidad de Concepción, Concepción.

Ramírez, M.E. 2010. Algas Marinas Bentónicas: Chlorophyta, Ochrophyta (Phaeophyceae) y Rhodophyta., p. 13–28. En: S. Palma, P. Báez & G. Pequeño (eds.). Bibliografía Sobre Biodiversidad Acuática de Chile. Comité Oceanográfico Nacional, Valparaíso.

Ramírez, M.E., R. García-Huidobro & F. Goecke. 2007. Extensión del límite sur de distribución de *Asparagopsis armata* Harvey (Bonnemaisoniales, Rhodophyta) en la costa de Chile continental, una especie invasora en el Mediterráneo. Not. Mens. del Mus. Nac. Hist. Nat. 359: 23–29.

Ramírez, M.E., C.M. Juica & A.M. Mora. 1993. Flora marina béntica de las islas San Félix y San Ambrosio, Archipiélago de Las Desventuradas, Chile. Boletín del Mus. Nac. Hist. Nat. Chile 44: 19–28.

Ramírez, M.E., J.D. Nuñez, E.H. Ocampo, C. V Matula, M. Suzuki, T. Hashimoto & M. Cledón. 2012. *Schizymenia dubyi* (Rhodophyta, Schizymeniaceae), a new introduced species in Argentina. New Zeal. J. Bot. 50: 51–58.

Ramírez, M.E. & G. Rojas. 1988. Nuevos registros de algas marinas para la costa de Chile. Boletín del Mus. Nac. Hist. Nat. Chile 41: 17–31.

Ramírez, M.E. & B. Santelices. 1981. Análisis biogeográfico de la flora algológica de Antofagasta (Norte de Chile). Boletín del Mus. Nac. Hist. Nat. Chile 38: 5–20.

Ramírez, M.E. & B. Santelices. 1991. Catálogo de las algas marinas bentónicas de la costa temperada del Pacífico de Sudamérica. Monografías Biológicas 5. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.

Rejmánek, M., T.C. D & I.D. Peters. 1991. Invasive vascular plants of California, p. 81–101. In: R.H. Groves & F. Di Castri (eds.). Biogeography of Mediterranean Invasions. Cambridge University Press, Cambridge.

Riascos, J.M., N. Guzmán, J. Laudien, M.E. Oliva, O. Heilmayer & L. Ortlieb. 2009. Long-term parasitic association between the boring polychaete *Polydora biocipitalis* and *Mesodesma donacium*. Dis. Aquat. Organ. 85: 209–215.

Ribera, M.A. & C.F. Boudouresque. 1995. Introduced marine plants, with special reference to macroalgae: mechanisms and impact, p. 187–268. In: F.E. Round & D.J. Chapman (eds.). Progress in Phycological Research. Biopress Ltd. Publ.

Richardson, D.M., P. Pysek, M. Rejmanek, M.G. Barbour, F.D. Panetta & C.J. West. 2000. Naturalization and Invasion of Alien Plants: Concepts and Definitions Published by: Blackwell Publishing Stable URL : Divers. Distrib. 6: 93–107.

Robinson, L.M., J. Elith, A.J. Hobday, R.G. Pearson, B.E. Kendall, H.P. Possingham & A.J. Richardson. 2011. Pushing the limits in marine species distribution modelling: lessons from the land present challenges and opportunities. Glob. Ecol. Biogeogr. 20: 789–802.

Rozbaczyló, N., F. Avilés, M. Herve & M. Godoy. 2007. First report of *Dodecaceria* sp. (Polychaeta: Cirratulidae), in red abalone in Chile. J. Shellfish Res. 26: 885–857.

Ruiz, E. & L. Giampaoli. 1981. Estudios distribucionales de la flora y fauna costera de Caleta Cocholgüe, Bahía de Concepción, Chile. Bol. la Soc. Biol. Concepción. 52: 145–166.

Ruiz, G.M., P.W. Fofonoff, J.T. Carlton, M.J. Wonham & A.H. Hines. 2000. Invasion of coastal marine communities in North America: apparent patterns , processes , and biases. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31: 481–531.

S

Sagarin, R. & A. Pauchard. 2010. Observational approaches in ecology open new ground in a changing world. *Front. Ecol. Environ.* 8: 379–386.

Sánchez, Í. & C. Fernández. 2006. Resource availability and invasibility in an intertidal macroalgal assemblage. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 313: 85–94.

Sanderson, E., J. Malanding, M.A. Levy, K.H. Redford, A. V. Wannebo & G. Woolmer. 2002. The human footprint and the last of the Wild. *Bioscience* 52: 891–904.

Santelices, B. 1989. *Algas marinas de Chile. Distribución, ecología, utilización y diversidad.* Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.

Santelices, B. & I. Abbott. 1978. New records of marine algae from Chile and their effect on phytogeography. *Phycologia* 17: 213–222.

Santelices, B., J.J. Bolton & I. Meneses. 2009. Marine Algal Communities, p. 153–192. In: J.D. Witman & K. Roy (eds.). *Marine Macroecology.* University of Chicago Press., Chicago.

Santelices, B., M.E. Ramirez & I.A. Abbott. 1989. A new species and new records of marine algae from Chile. *Eur. J. Phycol.* 24: 73–82.

Sax, D.F. & S.D. Gaines. 2003. Species diversity: From global decreases to local increases. *Trends Ecol. Evol.* 18: 561–566.

Schaffelke, B. & C.L. Hewitt. 2007. Impacts of introduced seaweed. *Bot. Mar.* 50: 397–417.

Schaffelke, B., J.E. Smith & C.L. Hewitt. 2006. Introduced macroalgae - a growing concern. *J. Appl. Phycol.* 18: 529–541.

Schneider, D.C. 1994. *Quantitative ecology: spatial and temporal scaling*. Academic Press, San Diego, California.

Seipel, T., C. Kueffer, L.J. Rew, C.C. Daehler, A. Pauchard, B.J. Naylor, J.M. Alexander, P.J. Edwards, C.G. Parks, J.R. Arevalo, L.A. Cavieres, H. Dietz, G. Jakobs, K. Mcdougall, R. Otto & N. Walsh. 2012. Processes at multiple scales affect richness and similarity of non-native plant species in mountains around the world. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21: 236–246.

Shea, K. & P. Chesson. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends Ecol. Evol.* 17: 170–176.

Shigesada, N. & K. Kawasaki. 1997. *Biological invasions: Theory and practice*. Oxford University Press, Oxford.

Siguan, M.R. 2003. Pathways of biological invasions of marine plants, p. 183–226. In: G.M. Ruiz & J.T. Carlton (eds.). *Invasive Species: Vectors and Management Strategies*. Island Press, Washington.

Sobarzo, G. & K. Alveal. 1997. Procesos de proliferación en algunas especies chilenas de Rhodophyta. *Gayana Oceanol.* 5: 63–68.

Soto, D., F. Jara & C. Moreno. 2001. Escaped salmon in the inner seas , Southern Chile: facing ecological and social conflicts. *Ecol. Appl.* 11: 1750–1762.

Spalding, M.D., H.E. Fox, G.R. Allen, N. Davidson, Z.A. Ferdaña, M.A.X. Finlayson, B.S. Halpern, M.A. Jorge, A. Lombana, S.A. Lourie, K.D. Martin, E. McManus, J. Molnar, C.A. Recchia & J. Robertson. 2007. Marine ecoregions of the world : a bioregionalization of coastal and shelf areas. *Bioscience* 57: 573–583.

Stachowicz, J.J. & J.E. Byrnes. 2006. Species diversity, invasion success, and ecosystem functioning: disentangling the influence of resource competition, facilitation, and extrinsic factors. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 311: 251–262.

Stachowicz, J.J., H. Fried, R.W. Osman & R.B. Whitlatch. 2002. Biodiversity, invasive resistance, and marine ecosystem function: reconciling pattern and process. *Ecology* 83: 2575–2590.

Steneck, R.S. & M.N. Dethier. 1994. A functional-group approach to the structure of agal-dominated communities. *Oikos* 69: 476–98.

Stotz, W.B., L. Caillaux & J. Aburto. 2006. Interactions between the Japanese abalone *Haliotis discus hannai* (Ino 1953) and Chilean species: Consumption, competition, and predation. *Aquaculture* 255: 447–455.

SUBPESCA. 2013. Información sobre concesiones de acuicultura hasta marzo de 2013. [WWW Document]. URL <http://www.subpesca.cl/servicios/603/w3-article-79925.html>. Visitado el 5 de diciembre del 2016.

Sutherland, J.E., S.C. Lindstrom, W.A. Nelson, J. Brodie, M.D.J. Lynch, M.S. Hwang, H.-G. Choi, M. Miyata, N. Kikuchi, M.C. Oliveira, T. Farr, C. Neefus, A. Mols-Mortensen, D. Milstein & K.M. Müller. 2011. A new look at an ancient order: generic revision of the Bangiales (Rhodophyta). *J. Phycol.* 47: 1131–1151.

T

Tarifeno, E., R. Galleguillos, A. Llanos-Rivera, D. Arriagada, S. Ferrada, C.B. Canales-Aguirre & M. Seguel. 2012. Erroneous identification of the mussel, *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck 1819) as the specie, *Mytilus chilensis* (Hupe 1854) in the Bay of Concepcion, Chile. *Gayana* 76: 167–172.

Thiel, M., E.C. Macaya, E. Acuña, W.E. Arntz, H. Bastias, K. Brokordt, P.A. Camus, J.C. Castilla, L.R. Castro, M. Cortés, C.P. Dumont, R. Escribano, M. Fernández, J.A. Gajardo, C.F. Gaymer, I. Gomez, A.E. González, H.E. González, P.A. Haye, J.E. Illanes, J.L. Iriarte, D.A. Lancelloti, G. Luna-Jorquera, C. Luxoro, P.H. Manriquez, V. Marín, P. Muñoz, S.A. Navarretes, E. Perez, E. Poulin, J. Sellanes, H.H. Sepúlveda, W. Stotz, F. Tala, A. Thomas, C.A. Vargas, J.A. Vasquez & J.M.A. Vega. 2007. The Humboldt current system of northern and central Chile Oceanographic processes, ecological interactions and socioeconomic feedback. *Oceanogr. Mar. Biol.* 45: 195–344.

Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie & E. Siemann. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277: 1300–1302.

Toro, J., J. Ojeda, A. Vergara, G. Castro & A. Alcapán. 2005. Molecular characterization of the Chilean blue mussel (*Mytilus chilensis* Hupe 1854) demonstrates evidence for the occurrence of *Mytilus galloprovincialis* in the southern Chile. *J. Shellfish Res.* 24: 1097–1100.

Toro, J.E., P. A. Oyarzun, C. Penaloza, A. Alcapán, V. Videla, J. Tilleria, M. Astorga & V. Martínez. 2012. Production and performance of larvae and spat of pure and hybrid species of *Mytilus chilensis* and *M. galloprovincialis* from laboratory crosses. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 40: 243–247.

Trowbridge, C.D. 1998. Ecology of the green macroalga *Codium fragile* (Suringar) Hariot 1889: invasive and non-invasive subspecies. *Oceanogr. Mar. Biol.* 36: 1–64.

Trowbridge, C.D. 1999. An assessment of the potential spread and options for control of the introduced green macroalga *Codium fragile* ssp. *tomentosoides* on Australian shores, Center for research on introduced marine pests. Tasmania, Australia.

Turon, X., J.I. Cañete, J. Sellanes, R.M. Rocha & S. López-legentil. 2016. Too cold for invasions? Contrasting patterns of native and introduced ascidians in subantarctic and temperate Chile. *Manag. Biol. Invasions* 7: 77–86.

Tyberghein, L., H. Verbruggen, K. Pauly, C. Troupin, F. Mineur & O. De Clerck. 2012. Bio-ORACLE: a global environmental dataset for marine species distribution modelling. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21: 272–281.

U

Ulloa, B., C. Villaseñor-Parada & E. Macaya. 2016. El género *Codium* en Chile continental e insular. En: XXXVI Congreso Ciencias Del Mar. Mayo Del 2016, Concepción, Chile.

V

Valentine, J.P., R.H. Magierowski & C.R. Johnson. 2007. Mechanisms of invasion: establishment, spread and persistence of introduced seaweed populations. *Bot. Mar.* 50: 351–360.

Vargas, L., P. Quijón & C. Bertrán. 2005. Polychaete infestation in cultured abalone (*Haliotis rufescens* Swainson) in Southern Chile. *Aquac. Res.* 36: 721–724.

Vásquez, J.A., E. Fonck & M.A. Vega. 2001. Comunidades submareales rocosas dominadas por macroalgas en el norte de Chile: diversidad, abundancia y variabilidad temporal., p. 351–366. En: K. Alveal & T. Antezana (eds.). *Sustentabilidad de La Biodiversidad*. Universidad de Concepción. Ediciones Universidad de Concepción, Concepción.

Vaz-Pinto, F., C. Olabarria & F. Arenas. 2012. Propagule pressure and functional diversity: Interactive effects on a macroalgal invasion process. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 471: 51–60.

Verbruggen, H., L. Tyberghein, G.S. Belton, F. Mineur, A. Jueterbock, G. Hoarau, C.F.D. Gurgel & O. De Clerck. 2013. Improving transferability of introduced species' distribution models: new tools to forecast the spread of a highly invasive seaweed. *PLoS One* 8: 1–13.

Vermeij, M.J.A., T.B. Smith, M.L. Dailer & C.M. Smith. 2009. Release from native herbivores facilitates the persistence of invasive marine algae: A biogeographical comparison

of the relative contribution of nutrients and herbivory to invasion success. *Biol. Invasions* 11: 1463–1474.

Villaseñor-Parada, C. 2008. Efectos de *Codium fragile* (Suringar) Hariot subsp. *tomentosoides* (Van Goor) Silva (Chlorophyta: Codiaceae) sobre la riqueza de algas e invertebrados sésiles en una comunidad local. Tesis de Licenciatura. Universidad Católica de la Santísima Concepción, Concepción.

Villaseñor-Parada, C., E.C. Macaya, L.M. Jara-Rojas & P.E. Neill. 2013. Variación espacial y temporal en la producción de gametangios en la macroalga exótica *Codium fragile* subsp. *tomentosoides* (Chlorophyta: Bryopsidales) en el submareal de Caldera, Chile. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 48: 213–218.

Villaseñor-Parada, C. & P.E. Neill. 2011. Distribución espacial de epifitos en el talo de la macroalga introducida *Codium fragile* subsp. *tomentosoides* en el submareal de Caldera. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 46: 257–262.

Villaseñor-Parada, C., A. Pauchard & E. Macaya. 2014. Expansión del área de distribución de la macroalga introducida *Schottera nicaeensis* (Rhodophyta: Gigartinales) en la costa chilena: ¿evidencia de una invasión? *Boletín la Red Latinoam. para el Estud. Especies Invasoras* 4: 19–27.

W

Warren, D.L., R.E. Glor & M. Turelli. 2010. ENMTools: A toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography (Cop.)*. 33: 607–611.

Warren, D.L. & S.N. Seifert. 2011. Ecological niche modelling in MaxEnt: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications. Ecol. Appl.* 21: 335–42.

Westfall, K.M. & J.P.A. Gardner. 2013. Interlineage *Mytilus galloprovincialis* Lmk. 1819 hybridization yields inconsistent genetic outcomes in the Southern hemisphere. *Biol. Invasions* 15: 1493–1506.

Wieters, E.A. 2005. Upwelling control of positive interactions over mesoscales: A new link between bottom-up and top-down processes on rocky shores. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 301: 43–54.

Williams, S.L. & J.E. Smith. 2007. A global review of the distribution, taxonomy, and impacts of introduced seaweeds. *Ann. Rev. Ecol., Evol. Syst.* 38: 327–359.

Wu, S.H., S.M. Chaw & M. Rejmánek. 2003. Naturalized Fabaceae (Leguminosae) species in Taiwan: the first approximation. *Bot. Bull. Acad. Sin.* 44: 59–66.

Y

Yang, M.Y., E.C. Macaya & M.S. Kim. 2015. Molecular evidence for verifying the distribution of *Chondracanthus chamissoi* and *C. teedei* (Gigartinaceae, Rhodophyta). *Bot. Mar.* 58: 103–113.

Z

Zapata, M., F. Silva, Y. Luza, M. Wilkens & C. Riquelme. 2007. The inhibitory effect of biofilms produced by wild bacterial isolates to the larval settlement of the fouling ascidia *Ciona intestinalis* and *Pyura praeputialis*. *Electron. J. Biotec*