

Research Article

Macroalgas exóticas en la costa de Chile: patrones espaciales y temporales en el proceso de invasión

Cristóbal Villaseñor-Parada^{1,2}, Aníbal Pauchard¹, María Eliana Ramírez³ & Erasmo C. Macaya^{2,4,5}

¹Laboratorio de Invasiones Biológicas (LIB), Facultad de Ciencias Forestales
Universidad de Concepción Concepción, Chile e Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB)
Santiago, Chile

²Laboratorio de Estudios Algaes (ALGALAB), Departamento de Oceanografía
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción
Concepción, Chile

³Area Botánica, Museo Nacional de Historia Natural, Santiago, Chile

⁴Millennium Nucleus Ecology and Sustainable Management of Oceanic Island (ESMOI)
Coquimbo, Chile

⁵Centro FONDAP de Investigaciones en Dinámica de Ecosistemas Marinos de Altas
Latitudes (IDEAL)

Corresponding author: Cristóbal Villaseñor-Parada (cvillasenor@udec.cl)

RESUMEN. En este trabajo se propone una lista de 14 especies de macroalgas exóticas en la costa de Chile, además de otras tres 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, sino que se concentra en sectores cercanos a puertos y centros de cultivos. La mayoría de las especies muestra una distribución bastante acotada y sólo cuatro tienden a ser invasoras (*i.e.*, incrementan su rango de distribución a través del tiempo). Sin embargo, considerando que la mayoría de las introducciones son recientes (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, se sugiere que algunas de estas especies podrían estar en etapa de expansión, lo que explicaría su localizada distribución. 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: macroalgas, invasión, *Codium fragile*, *Asparagopsis armata*, *Mastocarpus latissimus*, *Schottera nicaeensis*.

Exotic seaweed in the Chilean coast: spatial and temporal patterns in the invasion process

ABSTRACT. In this paper we propose a checklist of 14 species of exotic seaweeds on the Chilean coast, and three species which, being native to the Chilean coast, have been introduced in areas outside their natural range. This list was compiled from previously published checklist, debugged the misidentified records, and incorporating new ones. The distribution of exotic seaweeds is not homogeneous along the coast, but it is concentrated in areas near ports and aquaculture centers. Most species display a fairly bounded distribution, and only four tend to invade (*i.e.*, increase its range of distribution over time). However, considering that most introductions are recent (the last 60 years) and the positive relationship between amplitude of the distribution range and residence time of species on the Chilean coast, we suggest that some of these species may be in an expansion phase, which would explain its restricted distribution. This work not only updates the information related to exotic seaweed on the Chilean coast, but also allows us to understand the invasion process, through the analysis of the patterns described in these systems.

Keywords: macroalgae, invasion *Codium fragile*, *Asparagopsis armata*, *Mastocarpus latissimus*, *Schottera nicaeensis*.

INTRODUCCIÓN

Las invasiones biológicas en ecosistemas marinos han sido intensamente estudiadas desde la década de 1980 (Puth & Post, 2005), pero en Chile aún se sabe poco sobre este proceso (Camus, 2005; Castilla *et al.*, 2005; Castilla & Neill, 2009; Villaseñor-Parada *et al.*, 2017). Sin embargo, se reconoce a las invasiones biológicas como una clara amenaza a la conservación de ecosistemas acuáticos chilenos (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, algunas de las cuales pueden formar poblaciones estables sin intervención humana directa, denominándoseles especies naturalizadas (Blackburn *et al.*, 2011). Un subconjunto de estas especies naturalizadas puede ser considerado invasor cuando existe evidencia de un incremento del rango de distribución en el área invadida a través del tiempo (Blackburn *et al.*, 2011).

Aunque la costa de Chile tiene menos registros de especies exóticas respecto a otras regiones marinas como Nueva Zelanda, Australia, Italia, Francia y Estados Unidos (ver Schaffelke *et al.*, 2006), más del 40% de las especies marinas que han sido reportadas como exóticas para Chile corresponden a macroalgas (ver listados en Castilla *et al.*, 2005; Castilla & Neill, 2009). Pese a ello, las macroalgas marinas exóticas (MME) han sido menos estudiadas respecto a otros taxa y existe escasa información para sectores altamente intervenidos, como la costa centro-sur de Chile (Villaseñor-Parada *et al.*, 2017).

En este trabajo se entrega un listado actualizado de las MME en la costa chilena, para identificar los patrones espaciales y temporales en el proceso de invasión de estas especies, así como también, identificar vacíos de información que limiten temas prioritarios en futuras investigaciones. Además, considerando las nuevas especies reportadas para la costa chilena, así como los cambios en el estatus taxonómico de diversos taxa, mediante el uso de técnicas moleculares, se cree necesaria una revisión actualizada respecto a que especies de macroalgas deberían ser realmente consideradas como exóticas.

Por lo tanto, los objetivos de este trabajo son: 1) generar una lista actualizada de especies de MME en la costa chilena, 2) determinar (mediante bibliografía publicada y comunicaciones personales con expertos) la distribución actualizada de estas especies, y 3) identificar patrones espaciales y temporales de MME en la costa chilena.

MATERIALES Y MÉTODOS

Listado de especies de macroalgas exóticas

A partir de los listados de especies introducidas en sistemas costeros chilenos publicados previamente (*i.e.*, Castilla *et al.*, 2005; Castilla & Neill, 2009), se procedió a depurar la lista de especies de MME, eliminando todas aquellas que, en su momento, fueron mal identificadas, y que en realidad no correspondían a especies exóticas.

A este listado se incorporaron nuevas especies, sobre la base de 12 criterios propuestos 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 (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: 1) nuevo reporte en un área, 2) discontinuidad geográfica en su distribución mundial, 3) 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), 4) distribución muy localizada en la región introducida, restringida al compararla con especies nativas similares (*e.g.*, del mismo género, del mismo grupo funcional, con historias de vida similares), 5) cercanía a la fuente probable de introducción (*e.g.*, puertos, centros de cultivo), 6) asociación (o dependencia) con otras especies introducidas, 7) asociación (o dependencia) con actividades antrópicas (*e.g.*, coloniza muelles u otros substratos artificiales), 8) origen evolutivo exótico (*e.g.*, ausencia de congéneres en el rango introducido), 9) tendencia a generar proliferaciones masivas (al menos estacionalmente), 10) especies identificadas como exóticas o invasoras en otras partes del mundo, 11) historias de vida que infieran un alto poder invasor, y 12) poblaciones distantes genéticamente idénticas.

Rango de distribución

La ocurrencia de cada una de las especies de MME fue geo-referenciada en la costa de Chile, a partir de diferentes registros consultados. Estos registros fueron recopilados a partir de una exhaustiva búsqueda en la literatura publicada y comunicaciones personales de reportes no publicados por parte de expertos en ciertos taxa (Tabla 1).

Para determinar la amplitud del rango de distribución de cada especie de MME se dividió la costa de Chile en 37 intervalos de 1° de latitud, estimando la amplitud del rango como el número de intervalos (*i.e.*,

Tabla 1. Especies de macroalgas introducidas en la costa chilena. Se indica año y lugar donde ocurrió el primer registro en Chile, y las fuentes consultadas para obtener la información de su distribución. Para cada especie se indican los criterios (1-12) que cumplen para ser consideradas como exóticas (descritos en Materiales y Métodos) y en los casos donde los registros han sido corroborados por análisis genéticos, se indican las secuencias utilizadas y su respectiva cita. Las citas de los primeros reportes se indican al final. Los taxa se encuentran ordenados por año del primer reporte. No se incluyen macroalgas nativas a la costa chilena, pero introducidas 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).¹Neill (2007); ²Ramírez & Santelices (1991); ³Santelices & Abbott (1978); ⁴Santelices *et al.* (1989); ⁵Ruiz & Giampaoli (1981); ⁶Ramírez (1982); ⁷Leonardi *et al.* (2006); ⁸Kim *et al.* (2004); ⁹Camus *et al.* (2005); ¹⁰Contreras *et al.* (2007); ¹¹Bustamante & Ramírez (2009); ¹²Melton *et al.* (2014); ¹³Muñoz-Muga *et al.* (2015).

Especie	Año y lugar del primer registro	Registros en Chile	Criterios	Secuencias utilizadas para identificación genética
<i>Codium fragile</i> subsp. <i>fragile</i>	1847 en el extremo sur; 1998 en Caldera ¹	Neill <i>et al.</i> (2006); Neill (2007); Madariaga <i>et al.</i> (2014); Villaseñor-Parada (datos <i>no publ.</i>)	1, 2, 3, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12	<i>rbcL</i> (Provan <i>et al.</i> , 2005)
<i>Schizymenia dubyi</i>	1849 en Valparaíso como <i>Iridaea binderi</i> ²	Ramírez & Rojas (1988); Ramírez & Santelices (1991); Hoffmann & Santelices (1997).	2, 3, 4, 8, 10	<i>rbcL</i> (M.E. Ramírez, <i>com. pers.</i>)
<i>Asparagopsis armata</i>	1965 en Iquique ³	Ramírez & Santelices (1981), (1991); Hoffmann & Santelices (1997); Ramírez <i>et al.</i> (2007, 2008b)	1, 2, 3, 8, 9, 10, 11, 12	cp ADN, RFLP (Ni Chualafin <i>et al.</i> , 2004)
<i>Schimmelmannia plumosa</i>	1966 en Valparaíso Montemar. ³	Ramírez & Santelices (1991); Hoffmann & Santelices (1997); E.C. Macaya (<i>com. pers.</i>)	1, 2, 3, 4, 5, 8	Identificación basada sólo en análisis morfológicos
<i>Schottera nicaeensis</i>	1976 cerca de San Antonio ⁴	Ramírez & Santelices (1991); Hoffman & Santelices (1997); Vásquez <i>et al.</i> (2001); Villaseñor-Parada <i>et al.</i> (2014)	1, 2, 3, 5, 8, 10, 11	COI (Monsálvez, 2013)
<i>Mastocarpus latissimus</i>	1980 en la costa de Concepción ⁵	Ávila & Alveal (1987); Ramírez & Santelices (1991); Hoffmann & Santelices (1997); Macaya <i>et al.</i> (2013).	1, 2, 3, 5, 7, 8, 11, 12	ITS (Lindstrom <i>et al.</i> , 2011)
<i>Hypnea specifera</i>	1980 en Antofagasta ⁶	Ramírez (1982); Vásquez <i>et al.</i> (2001); M.E. Ramírez (<i>com. pers.</i>)	1, 2, 3, 8, 10, 11	Identificación basada sólo en análisis morfológicos
<i>Neosiphonia harveyi</i>	2002 en Caldera ⁷	Leonardi <i>et al.</i> (2006); Neill (2007); Villaseñor-Parada & Neill (2010)	1, 2, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 11	Identificación basada sólo en análisis morfológicos
<i>Polysiphonia morrowii</i>	2004 en el Estrecho de Magallanes ⁸	Kim <i>et al.</i> (2004)	1, 2, 4, 5, 10, 12	<i>rbcL</i> (Kim <i>et al.</i> , 2004)
<i>Scytosiphon tenellus</i>	2005 en Chañaral ⁹	Camus <i>et al.</i> (2005)	1, 2, 4, 7, 11, 12	RUBISCO, ITS 1 (Camus <i>et al.</i> , 2005)
<i>Scytosiphon gracilis</i>	2007 en el litoral central ¹⁰	Contreras <i>et al.</i> (2007); Ramírez <i>et al.</i> (2008a); L. Contreras-Porcía (<i>com. pers.</i>); E.C. Macaya (<i>com. pers.</i>)	1, 2, 4, 11, 12	ITS 1, ITS 2 (Contreras <i>et al.</i> , 2007)
<i>Polysiphonia brodiaei</i>	2009 en las cercanías de Puerto Montt ¹¹	Bustamante & Ramírez (2009)	1, 2, 4, 5, 10	secuencia no disponible (D. Bustamante <i>com. pers.</i>)
<i>Ulva australis</i>	2013 en la costa de Antofagasta y Concepción ¹²	Melton <i>et al.</i> (2013)	1, 2, 5, 9, 10, 12	<i>rbcL</i> , <i>tufA</i> (Melton <i>et al.</i> , 2013)
<i>Porphyra mumfordii</i>	2015 en Montemar ¹³	Muñoz-Muga <i>et al.</i> (2015); Guillemin <i>et al.</i> (2016)	2, 4, 8, 12	COI, <i>rbcL</i> (Muñoz-Muga <i>et al.</i> (2015); Guillemin <i>et al.</i> (2016)

entre paralelos) en los que se tienen reportes de la ocurrencia de cada una de estas especies. Como una aproximación más biogeográfica, también fue estimada como la ocurrencia de estas especies en las cinco ecorregiones biogeográficas marinas identificadas para la costa chilena por Spalding *et al.* (2007) (*i.e.*,

Humboldtiana, Chile central, Araucana, Chiloense, y Canales y Fiordos).

La amplitud del rango de distribución a nivel mundial fue estimada como el número de unidades biogeográficas donde se tienen registros de cada

especie (*i.e.*, número de reinos y provincias biogeográficas marinas *sensu* Spalding *et al.*, 2007). La información de la distribución a nivel mundial para cada especie se obtuvo desde bases de datos en internet (Invasive Species Compendium, CABI, 2017; ALGAEBASE, Guiry & Guiry, 2017).

La amplia distribución a nivel mundial puede ser considerada como indicadora de un amplio rango de tolerancia ambiental, permitiendo a las especies colonizar mayor cantidad de hábitats a escala regional (*i.e.*, costa chilena). Por lo tanto, se espera encontrar una relación positiva entre la amplitud del rango de distribución a nivel mundial y regional (*i.e.*, costa chilena), que fue evaluada mediante un análisis de correlación de Spearman.

Patrones de MME en la costa chilena

Se cuantificó la distribución de MME en Chile para identificar patrones espaciales, a partir de la cantidad de especies de MME en cada intervalo (*i.e.*, entre paralelos) y en cada ecorregión biogeográfica. La distribución a nivel mundial fue determinada como la cantidad de especies de MME presentes en los reinos y provincias biogeográficas propuestas por Spalding *et al.* (2007).

En cuanto a los patrones temporales, se estimó el año de introducción de cada especie basándose en la fecha del primer registro que hay para cada una de ellas (Tabla 1). En la mayoría de los casos se contó con dicha información, pues estos registros están respaldados con muestras en herbarios, pero en cuatro casos se asumió el año de introducción como el año de publicación del respectivo artículo. Mediante correlación de Spearman se relacionó la amplitud del rango en Chile (*i.e.*, número de intervalos, número de ecorregiones biogeográficas) y el tiempo mínimo de residencia (*i.e.*, cantidad de años desde su introducción).

RESULTADOS

Listado de especies de macroalgas exóticas

a) Depuración de los listados originales

A partir de información taxonómica más reciente, basada no sólo en caracteres morfológicos, sino que además en secuencias génicas, se eliminaron siete especies (*i.e.*, *Prionitis lyalli* Harvey forma *gladiata* Setchell, *Ahnfeltia gigartinoidea* J. Agardh, *Rhodoglossum affine* (Harvey) Kylin, *Pugetia mexicana* E.Y. Dawson, *Porphyra linearis* Greville, *Porphyra pseudolinearis* Ueda y *Porphyra torta* V. Krishnamurthy) que habían sido incluidas como MME en trabajos previos (Castilla *et al.*, 2005; Castilla & Neill, 2009).

La especie *Prionitis lyalli* forma *gladiata*, había sido registrada para el submareal somero y expuesto de algunas localidades de la costa centro-sur de Chile (Calderón & Ramírez, 2009), y se creía que había sido introducida desde la costa Pacífica de Norteamérica (Castilla *et al.*, 2005), pero en realidad esta unidad taxonómica corresponde a *Mariaramirezia osornoensis* Calderon, Boo, Mansilla & Boo (M. Calderón, *com. pers.*), descrita recientemente como una especie nativa, cuya distribución abarca desde Chile central hasta las Islas Malvinas (Calderón *et al.*, 2014, 2016).

En cuanto a *Ahnfeltia gigartinoidea* y *Rhodoglossum affine*, estas especies habían sido reportadas como nuevas para la costa de Antofagasta (Ramírez, 1982), cuya introducción desde el hemisferio norte podría haber sido favorecida por eventos de El Niño Southern Oscillation ENSO (*i.e.*, “stepping stone”) (Castilla *et al.*, 2005). Sin embargo, en el caso de *A. gigartinoidea* su registro es incierto e incorrectamente identificado (M.E. Ramírez, *com. pers.*), mientras que *R. affine* (que posteriormente fue clasificada como *Mazzaella affinis* (Harvey) Fredericq), molecularmente es más cercana a la especie nativa *Mazzaella membranacea* (J. Agardh) Fredericq, que a la especie del hemisferio norte con la que fue confundida (M.E. Ramírez, *com. pers.*).

Pugetia mexicana, fue también eliminada, ya que según Clarkston & Saunders, (2012) es conocida sólo por su espécimen tipo (Localidad: Isla San Lorenzo del Sur, México), pudiendo incluso ser conespecífica con la especie nativa *Pugetia chilensis* (J. Agardh) Kylin, por lo que es necesario un análisis más exhaustivo, utilizando datos moleculares, para aclarar su verdadero estatus taxonómico.

Por otra parte, debido a la reestructuración taxonómica que ha sufrido este último tiempo el orden Bangiales (Sutherland *et al.*, 2011), se ha excluido del listado a tres especies del género *Porphyra* que habían sido propuestas como candidatas para ser consideradas introducidas (Castilla *et al.*, 2005; Castilla & Neill, 2009), y que corresponden a *P. linearis*, *P. pseudolinearis* y *P. torta*. Estas especies habían sido registradas para el intermareal rocoso de algunas localidades puntuales de la costa de Valparaíso (González & Santelices, 2003), pero revisiones recientes del orden Bangiales en Chile, basadas en evidencia molecular, han reorganizado los especímenes del Pacífico sudeste en nuevos géneros y/o especies (Ramírez *et al.*, 2014; Guillemain *et al.*, 2016).

Con relación a *Schizymenia pacifica* (Kylin) Kylin (registrada para la localidad de Navidad, al sur del puerto de San Antonio), esta especie se diferencia de *Schizymenia binderi* (J. Agardh ex Kützinger) J. Agardh (registrada 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. Resultados no publicados indican que *S. binderi* sería conespecífica con *Schizymenia dubyi* (Chauvin ex Duby) J. Agardh (M.E. Ramírez, *com. pers.*), especie nativa del hemisferio norte, introducida recientemente en Mar del Plata, Argentina (Ramírez *et al.*, 2012), y que probablemente habría sido introducida con anterioridad a la costa chilena. En adelante se hará mención a esta especie como *S. dubyi*.

Por lo tanto, sólo siete de las catorce especies de macroalgas que originalmente habían sido propuestas como introducidas, corresponden en realidad a MME:

1. *Codium fragile* subsp. *fragile* (Suringar) Hariot (antes *Codium fragile* subsp. *tomentosoides* (Van Goor) P.C. Silva) (Chlorophyta, Codiaceae) (Fig. 1a), macroalga verde originaria del sudeste asiático (Provan *et al.*, 2005, 2008). A nivel mundial es reconocida como especie invasora en numerosos ecosistemas marinos (*e.g.*, Ribera & Boudouresque, 1995; Siguan, 2003; Schaffelke *et al.*, 2006; Williams & Smith, 2007), con expansión transoceánica e interoceánica durante fines del siglo pasado y comienzos de este siglo (Provan *et al.*, 2005, 2008). 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 *tomentosoides* ha sido confirmada sólo para el norte de Chile, mediante atributos morfológicos (González & Santelices, 2004) y moleculares (Provan *et al.*, 2005, 2008).

2. *Mastocarpus latissimus* (Harvey) Lindstrom, Hughey & Martone (Rhodophyta, Phylloporaceae) (Fig. 1b), macroalga reportada por primera vez para la costa de Concepción como *Mastocarpus papillatus* (Alveal & Romo, 1980; Ruiz & Giampaoli 1981). Estudios posteriores basados en análisis moleculares de secuencias de ITS, han establecido que el material de Chile correspondería a *M. latissimus* (Lindstrom *et al.*, 2011, Tabla 1). A nivel mundial esta especie es conocida solo 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 registro 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 (Ávila & 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).

3. *Schottera nicaeensis* (J.V. Lamouroux ex Duby) Guiry & Hollenberg (Rhodophyta, Phylloporaceae) (Fig. 1 c), macroalga de amplia y muy disjunta distribución mundial que incluye Atlántico noreste, Mediterráneo y sur de África (Guiry & Guiry, 2017). 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; Hoffmann & Santelices, 1997; Monsálvez, 2013). Sin embargo, reportes recientes muestran una significativa expansión en la costa chilena, extendiendo su rango de distribución hasta Antofagasta por el norte (Vásquez *et al.*, 2001) y Chiloé por el sur (Villaseñor-Parada *et al.*, 2014).

4. *Polysiphonia morrowii* Harvey (Rhodophyta, Rhodomelaceae) es una especie filamentosa, nativa de Corea (Kim *et al.*, 1994), desde donde ha sido introducida al extremo sur de Chile, colonizando el intermareal de algunas localidades de la costa de Punta Arenas (Kim *et al.*, 2004).

5. *Schimmelmanna plumosa* (Setchell) Abbott (Rhodophyta, Acrosymphytaceae) (Fig. 1d), macroalga roja que se encuentra en el intermareal bajo adherida a rocas y en pozas profundas, algunas 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 (Bahía Mansa 42°32'S; E.C. Macaya, *com. pers.*), por lo que 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, 2017).

6. *Schizymenia dubyi* (Rhodophyta, Schizymeniaceae) (Fig. 1e) 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 en Argentina (Ramírez *et al.*, 2012).

7. *Scytosiphon tenellus* Kogame (Ochrophyta, Scytociphonaceae) macroalga parda, de forma cilíndrica, originaria de Japón. En Chile se encuentra regis-

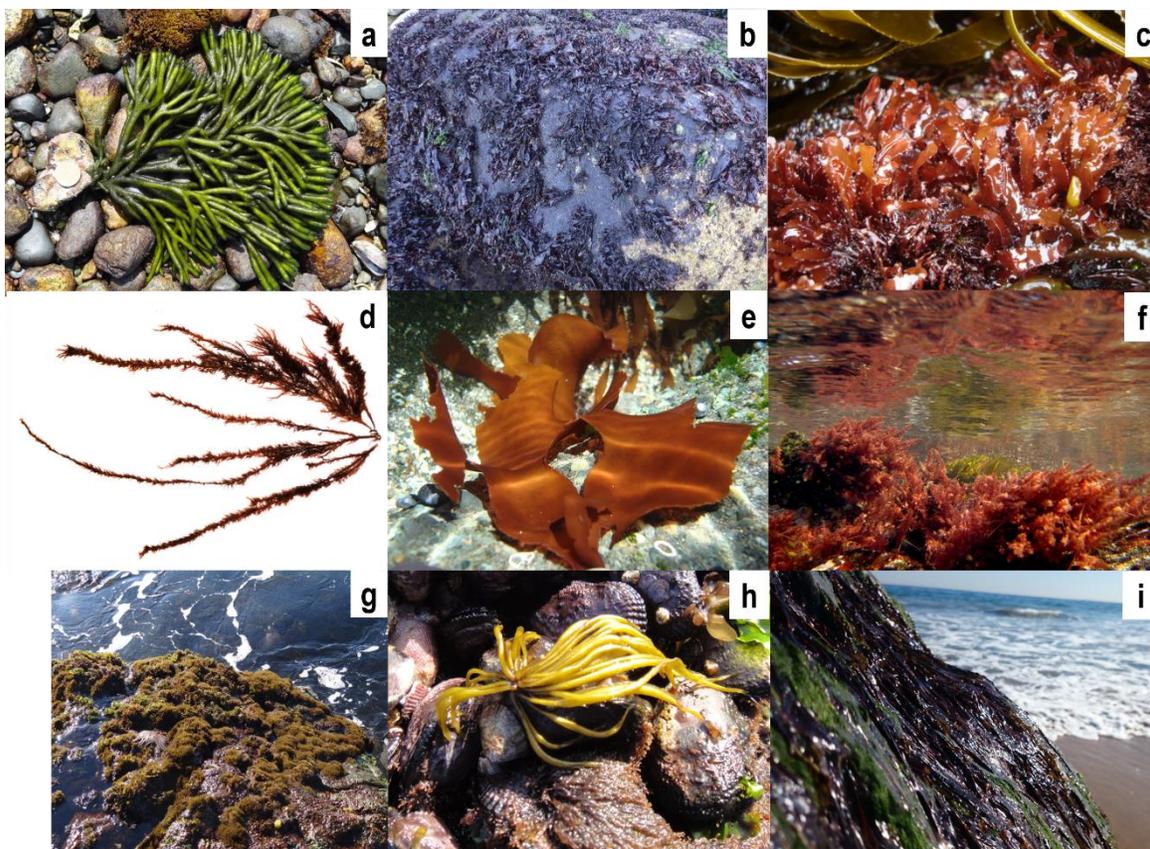


Figura 1. Imágenes de algunas especies de MME mencionadas en este trabajo. a) *Codium fragile* subsp. *fragile*, b) *Mastocarpus latissimus*, c) *Schottera nicaeensis*, d) *Schimmelmannia plumosa*, e) *Schizymenia dubyi*, f) *Asparagopsis armata*, g) *Hypnea specifera*, h) *Scytosiphon gracilis*, i) *Porphyra mumfordii*.

tada sólo para tres localidades de la costa de Chañaral (Camus *et al.*, 2005; Medina *et al.*, 2005; Contreras *et al.*, 2007), caracterizadas por la baja riqueza de especies, producto de la alta concentración de cobre en la zona, debido a la contaminación por relaves mineros (Medina *et al.*, 2005). Es la especie dominante en los sistemas intermareales medio y bajo en las localidades invadidas, donde puede alcanzar una alta cobertura (entre 25 y 53%) (Medina *et al.*, 2005).

b) Nuevas especies exóticas

Basados en 13 criterios para identificar especies introducidas en sistemas marinos (ver Materiales y Métodos), propuestos por diferentes autores (*e.g.*, Chapman & Carlton, 1991; Ribera & Boudouresque, 1995; Cranfield *et al.*, 1998; Boudouresque & Verlaque, 2002; Castilla *et al.*, 2005; Moreno *et al.*, 2006; Castilla & Neill, 2009), se proponen otras siete especies de macroalgas para ser consideradas como introducidas en la costa chilena, que son las siguientes: 8. *Asparagopsis armata* Harvey (Rhodophyta Bonnemaisoniaceae) (Fig. 1f), especie nativa de Australia y Nueva Zelanda (Andreakis *et al.*, 2004), donde fue

descrita por primera vez en 1855 por Harvey (Guiry & Guiry, 2017). En Chile, el primer registro se efectuó a partir de muestras colectadas en Iquique en 1965 (Santelices & Abbott, 1978). 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 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 previamente descrita como *Falkenbergia hillenbrandii* (Bornet) Falkenberg, puede generar proliferaciones masivas que son confundidas con “mareas rojas” (Ramírez *et al.*, 2008b). Esta especie ha sido introducida en diferentes áreas marinas (Ribera & Boudouresque, 1995; Siguan, 2003; Andreakis *et al.*, 2004; Schaffelke & Hewitt, 2007; Williams & Smith, 2007), siendo reconocida como peste en el Mediterráneo, 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 registrado es sobre el turismo debido a varazones tras floraciones masivas de la fase *Falkenbergia* en las playas de Tongoy (Ramírez *et al.*, 2008b).

9. *Hypnea spicifera* (Suhr) Harvey (Rhodophyta, Cystocloniaceae) (Fig. 1g), macroalga roja, registrada por primera vez para el Pacífico sudeste por Ramírez, (1982) en Antofagasta, basada 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, Iquique y 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 observado en Antofagasta, presenta baja cobertura y abundancia, lo que podría indicar una expansión hacia el sur. A nivel mundial, su distribución es amplia y muy disjunta (Ramírez & Santelices, 1981; Ramírez, 1982; Guiry & Guiry, 2017), siendo reconocida como invasora en el Mediterráneo (Siguan, 2003; Williams & Smith, 2007).

10. *Neosiphonia harveyi* (Bailey) Kim, Choi, Guiry & Saunders (Rhodophyta, Rhodomelaceae), macroalga filamentosa de origen asiático y amplia distribución a nivel mundial (McIvor *et al.*, 2001; Mathieson *et al.*, 2008), reportada por primera vez para Chile como epífita sobre *Gracilaria chilensis* Bird, McLachlan & Oliveira en centros de cultivo de Caldera (Leonardi *et al.*, 2006), y como epífita sobre *Codium fragile* subsp. *fragile*, en la misma localidad (Villaseñor-Parada & Neill, 2011), también colonizando directamente substratos rocosos (Neill, 2007). En *C. fragile* subsp. *fragile* es el epífita más conspicuo (Villaseñor-Parada & Neill, 2011), tal como ocurre en otras localidades donde ambas especies han sido introducidas (*e.g.*, Mathieson *et al.*, 2003; Jones & Thornber, 2010). *N. harveyi* es considerada una especie invasora en numerosos ecosistemas alrededor del mundo, incluyendo el Mediterráneo, y 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).

11. *Polysiphonia brodiei* (Dillwyn) Sprengel (Rhodophyta, Rhodomelaceae), macroalga filamentosa, reportada por primera vez para el Pacífico sudeste en las cercanías de Puerto Montt (Bustamante & Ramírez, 2009), 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, 2017) y es reconocida como invasora en diversos lugares como Australia, Nueva Zelanda, Pacífico noreste, Atlántico noreste y Japón (Siguan, 2003; Williams & Smith, 2007).

12. *Scytosiphon gracilis* Kogame (Ochrophyta, Scytociphonaceae) (Fig. 1h), macroalga parda 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 registrada por primera vez en el Pacífico sudeste por Contreras *et al.*, (2007) como una especie críptica comúnmente confundida con *Scytosiphon lomentaria* (Lyngbye) Link, especie morfológicamente muy similar, que a diferencia de *S. gracilis*, se encuentra presente en casi toda la costa chilena. Análisis moleculares (ITS 1 e ITS 2) 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, 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), que Contreras *et al.*, (2007) atribuye más bien a efectos históricos que a restricciones ambientales.

13. *Ulva australis* Areschoug (Chlorophyta, Ulvaceae), macroalga foliosa de amplia y disjunta distribución mundial (Guiry & Guiry, 2017), registrada 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 registro es reciente, lo más probable es que se encuentre desde hace años en la costa de Chile sin haber sido detectada antes. 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 varaciones. A nivel mundial, se han reportado múltiples introducciones de esta especie en la península ibérica (Couceiro *et al.*, 2011).

14. *Porphyra mumfordii* Lindstrom & Cole (Rhodophyta, Bangiaceae) (Fig. 1i), macroalga conocida solo para la costa del Pacífico noreste, hasta que algunos autores (Muñoz-Muga *et al.*, 2015; Guillemín *et al.*, 2016) la registraron 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 *Porphyra umbilicalis* Kützinger y *Porphyra linearis*, que si están presentes en el Atlántico Norte (Mols-Mortensen *et al.*, 2012). En Chile, ha sido registrada 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 tiempo real 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 esta revisión se incluyen 3 especies de macroalgas que, siendo nativas en parte de la costa de Chile continental, han ampliado su distribución, fuera de su rango histórico, probablemente asociadas a vectores antrópicos.

15. *Gracilaria chilensis* (Rhodophyta, Gigartinales) es una especie endémica de la costa chilena, pero 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 la especie (Santelices, 1989; Guillemín *et al.*, 2008, 2014; Castilla & Neill, 2009). Por ejemplo, a principios de la década de 1980, se instalaron cultivos de esta especie en la costa de la Región de Atacama (*e.g.*, Caldera), a 650 km del límite norte de distribución natural (Coquimbo) (Santelices, 1989). La formación de extensas praderas mediante reproducción vegetativa, así como la tolerancia a un amplio rango de condiciones ambientales, favorecen su escape desde centros de cultivo para formar poblaciones naturales sin intervención humana directa (Castilla & Neill, 2009).

16. *Ceramium stichidiosum* J. Agardh (Rhodophyta, Ceramiales), macroalga que históricamente había sido registrada para la costa centro-sur de Chile (*i.e.*, entre Las Cruces y Chiloé; Hoffmann & Santelices, 1997) pero que ha sido dada a conocer como epífita sobre algunas Gigartinales en el estrecho de Magallanes (extremo sur de Chile) mostrando una alta discontinuidad geográfica (Mansilla *et al.*, 2006).

17. *Antithamnionella ternifolia* (Hooker & Harvey) Lyle (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.*, 2008a), 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 y temporales) que se hacen 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.

Rango de distribución

a) Amplitud del rango de distribución en Chile

La mayoría de las MME (*ca.* 70%) presentan un rango de distribución muy acotado, restringido a unas pocas localidades puntuales y cercanas (*e.g.*, *Scytosiphon tenellus*, *Scytosiphon gracilis*, *Polysiphonia morrowii*, *Neosiphonia harveyi*), o bien han sido reportadas en pocas localidades, pero muy distantes unas de otras (*e.g.*, *Hypnea spicifera*, *Schimmelmanna plumosa*, *Schizymenia dubyi*). Algunas especies como *Ulva australis*, *Porphyra mumfordii* y *Polysiphonia brodiei*, también han sido registradas en pocos lugares, pero se desconoce si ello se debe a un patrón real, o bien a la dificultad de poder detectarlas en terreno sin la ayuda de herramientas moleculares. Sólo *Codium fragile* subsp. *fragile*, *Schottera nicaeensis*, *Asparagopsis armata* y *Mastocarpus latissimus* muestran un amplio rango de distribución.

b) Amplitud del rango de distribución mundial

A nivel mundial, *Asparagopsis armata* es la macroalga más ampliamente distribuida, siendo reportada en 8 de los 12 reinos biogeográficos identificados por Spalding *et al.*, (2007). Por el contrario, cinco especies (*i.e.*, *Mastocarpus latissimus*, *Porphyra mumfordii*, *Schimmelmanna plumosa*, *Scytosiphon tenellus* y *Scytosiphon gracilis*) poseen una distribución mundial muy acotada, restringida al Pacífico norte templado, además de la costa chilena. No existe correlación entre la amplitud del rango de distribución a nivel mundial

(número de reinos, número de provincias) y el rango de distribución en Chile (número de intervalos, número de ecorregiones), por lo que especies con amplia distribución a nivel mundial no necesariamente tienen amplia distribución en Chile (Figs. 2a-2d).

Patrones en la costa chilena

a) Patrones espaciales

La distribución de MME no es homogénea a lo largo de la costa chilena, ya que la mayoría de los reportes se concentran en zonas con gran cantidad de complejos portuarios, como 23°-24°S (e.g., Antofagasta, Coloso), 32°-34°S (e.g., Valparaíso, San Antonio, Ventanas), y 36°-38°S (e.g., Talcahuano, San Vicente, Lirquén, Coronel) (Fig. 3a). Sectores de la costa con alta actividad acuícola, como entre 41° y 43°S (Puerto Montt, Chiloé), también presenta alta cantidad de registros (Fig. 3a). La mayoría de los registros de MME han sido en las ecorregiones Chile central, Araucana y Chilense, mientras que en la ecorregión de los Canales y Fiordos es donde menos especies de macroalgas exóticas se han registrado (Fig. 3b).

Son escasas las MME de Chile que se encuentran en regiones biogeográficas tropicales o frías, pues la mayoría se encuentra en regiones templadas. Trece de las diecisiete especies se encuentran presentes en el Pacífico norte templado (Fig. 3c), particularmente en las provincias biogeográficas Pacífico noroeste templado frío (e.g., Japón, Corea) y Pacífico noreste templado frío (e.g., Oregon, California) (Fig. 3d).

b) Patrones temporales

La gran mayoría de las introducciones son relativamente recientes (últimos 60 años) (Figs. 2e-2f), y sólo dos especies (*Schizymenia dubyi* y *Codium fragile* subsp. *fragile*) han sido introducidas previo al año 1900 (Tabla 1). En el caso de *C. fragile* subsp. *fragile*, ha tenido al menos dos eventos de introducción, el primero en el extremo austral, a mediados del siglo XIX, y más recientemente en el norte de Chile, a fines de la década de 1990 (Neill, 2007). Los resultados de este trabajo 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 intervalos, número de ecorregiones) (Figs. 2e-2f), es decir, MME con mayor rango de distribución son las que tienen un mayor tiempo de residencia en la costa chilena.

DISCUSIÓN

Los resultados de este trabajo entregan una lista actualizada de catorce especies de MME en la costa de Chile continental (además de otras tres especies nativas, introducidas en sectores de la costa chilena

fuera de su rango natural de distribución), detallando los patrones espaciales y temporales en la invasión de sistemas marinos del Pacífico sudeste.

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

Tradicionalmente se pensaba que las características oceanográficas de la costa chilena constituían una barrera natural para la introducción de nuevas especies (Castilla & Neill, 2009), lo que explicaba porque la cantidad de especies reportadas como exóticas era menor respecto a otros ecosistemas marinos a nivel mundial (Castilla *et al.*, 2005; Castilla & Neill, 2009). Sin embargo, algunos trabajos sugieren que la cantidad de especies exóticas reportadas por país no depende sólo de factores naturales, sino que además se encuentra positivamente relacionada con el esfuerzo de investigación y el desarrollo del país (e.g., Carlton, 2009; McGeoch *et al.*, 2010; Nuñez & Pauchard, 2010). Por esta razón, Carlton (2009) ha propuesto que la cantidad de especies exóticas en sistemas que históricamente han sido considerados prístinos (e.g., costa sudafricana, costa argentina, costa chilena) se encontraría subestimada, y tras un análisis más profundo podría aumentar de 5 a 10 veces el número registrado. El ejemplo más emblemático lo constituye la costa sudafricana, en donde en primera instancia, se habían estimado 22 especies exóticas y 18 especies criptogénicas (Robinson *et al.*, 2005; Griffiths *et al.*, 2009), pero tras una exhaustiva revisión de registros históricos, análisis taxonómicos y muestreos en lugares poco estudiados, dichas cantidades se cuadruplicaron (Mead *et al.*, 2011a, 2011b).

En la costa chilena, revisiones exhaustivas en grupos taxonómicos particulares también han incrementado el número de especies exóticas reportadas por Castilla *et al.*, (2005) (e.g., seis nuevas especies de poliquetos *sensu* Moreno *et al.*, 2006; dos nuevas especies de ascidias, *sensu* Turon *et al.*, 2016).

En cuanto a MME, Castilla *et al.* (2005) reportaron 12 especies, posteriormente Castilla & Neill, (2009) elevan ese número a 15, pero en este trabajo, tras la depuración varios reportes mal identificados, y la incorporación de nuevos casos, se identificaron 17 especies de MME (3 de ellas nativas a parte de la costa chilena). Esta cantidad es similar a la reportada en otras costas a nivel mundial como Francia (21 spp.), Italia (32 spp.), Mar del Norte (20 spp.), Hawai (21 spp.), Nueva Zelanda (19 spp.) o la costa continental de Estados Unidos (24 spp.) (datos obtenidos desde Schaffelke *et al.*, 2006). Pero si se considera la extensión de la costa chilena y el gradiente latitudinal a lo largo de esta (Camus, 2001), el número de MME estandarizado por la cantidad de costa efectiva, sería menor al reportado en las regiones antes mencionadas.

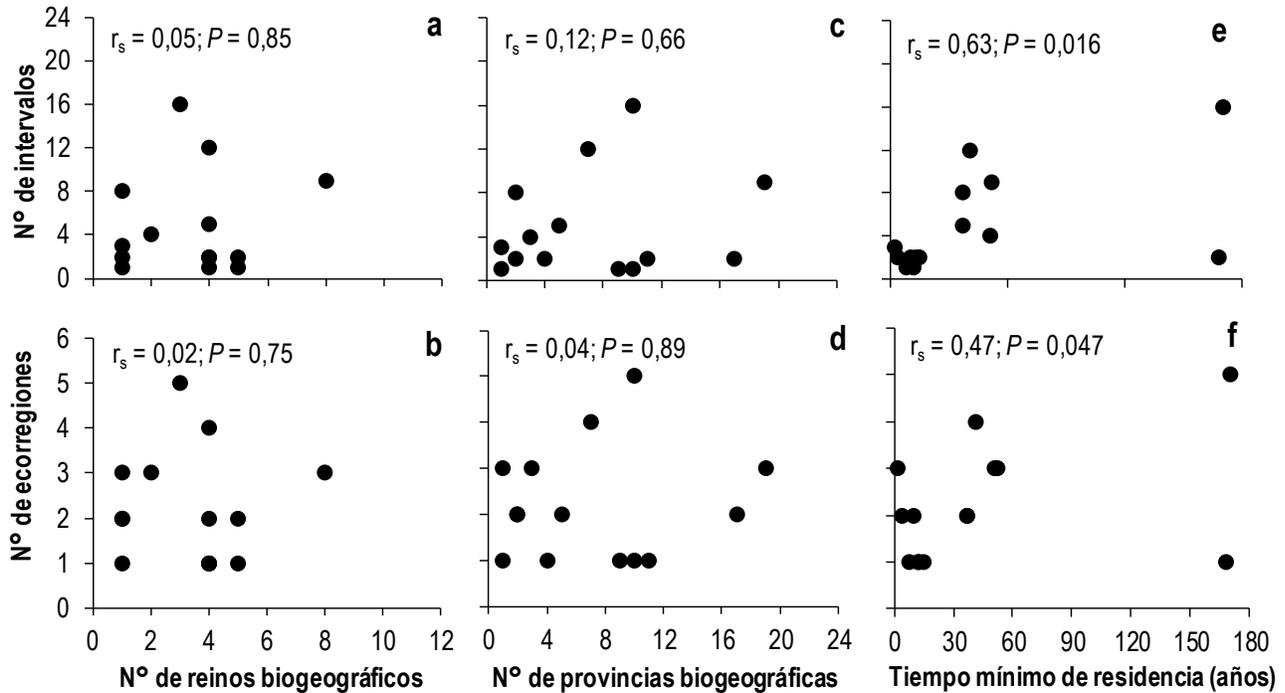


Figura 2. Relación entre la amplitud del rango de distribución de las MME en Chile (número de intervalos entre paralelos, número de ecorregiones biogeográficas), y el número de reinos biogeográficos a nivel mundial (a, b), el número de provincias biogeográficas a nivel mundial (c, d), y el tiempo mínimo de residencia en Chile (e, f). Resultados de análisis de correlación de Spearman se muestran en cada caso.

Sin embargo, en sectores de la costa chilena donde no hay registros de MME, como en la costa del norte grande y la Patagonia (Fig. 3a), la cantidad de información relacionada con especies marinas exóticas (macroalgas inclusive) es virtualmente inexistente (Villaseñor-Parada *et al.*, 2017). El desigual esfuerzo de investigación a lo largo de la costa (con un fuerte sesgo hacia sectores cercanos a sedes universitarias y centros de investigación), sumado a la diferencial atención que reciben los taxa (tanto a nivel nacional como dentro de una misma región política), constituyen un importante argumento para suponer que la cantidad de especies exóticas en sistemas marinos de la costa de Chile continental se encontraría subestimada (Villaseñor-Parada *et al.*, 2017).

Por ejemplo, hay una macroalga de la familia Halimnaceae, que, a pesar de haber sido introducida en la costa chilena, no ha sido incluida en este listado, debido a que aún se desconoce su identidad taxonómica. Esta macroalga ha sido introducida en un lugar muy específico de la costa de Valparaíso y en un principio, sobre la base de atributos morfológicos, fue identificada como *Grateloupia intestinalis* (Harvey) Setchell ex Parkinson 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 “Código de Barras del ADN” ha permitido, entre otras cosas, identificar el real estatus taxonómico de numerosos taxa que habían sido mal identificados (Pečnikar & Buzan, 2014). 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 macroalga es originaria de Nueva Zelanda, desde donde colonizó la costa chilena posiblemente 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* (Harvey) Hoek, Ducker & Womersley (Boedeker *et al.*, 2010), *Bostrychia intricata* (Bory) Montagne (Fraser *et al.*, 2013) y *Capreolia implexa* Guiry & Womersley (Boo *et al.*, 2014). Todos estos casos sugieren una dispersión de las especies desde Oceanía hacia Chile, pero basados en las

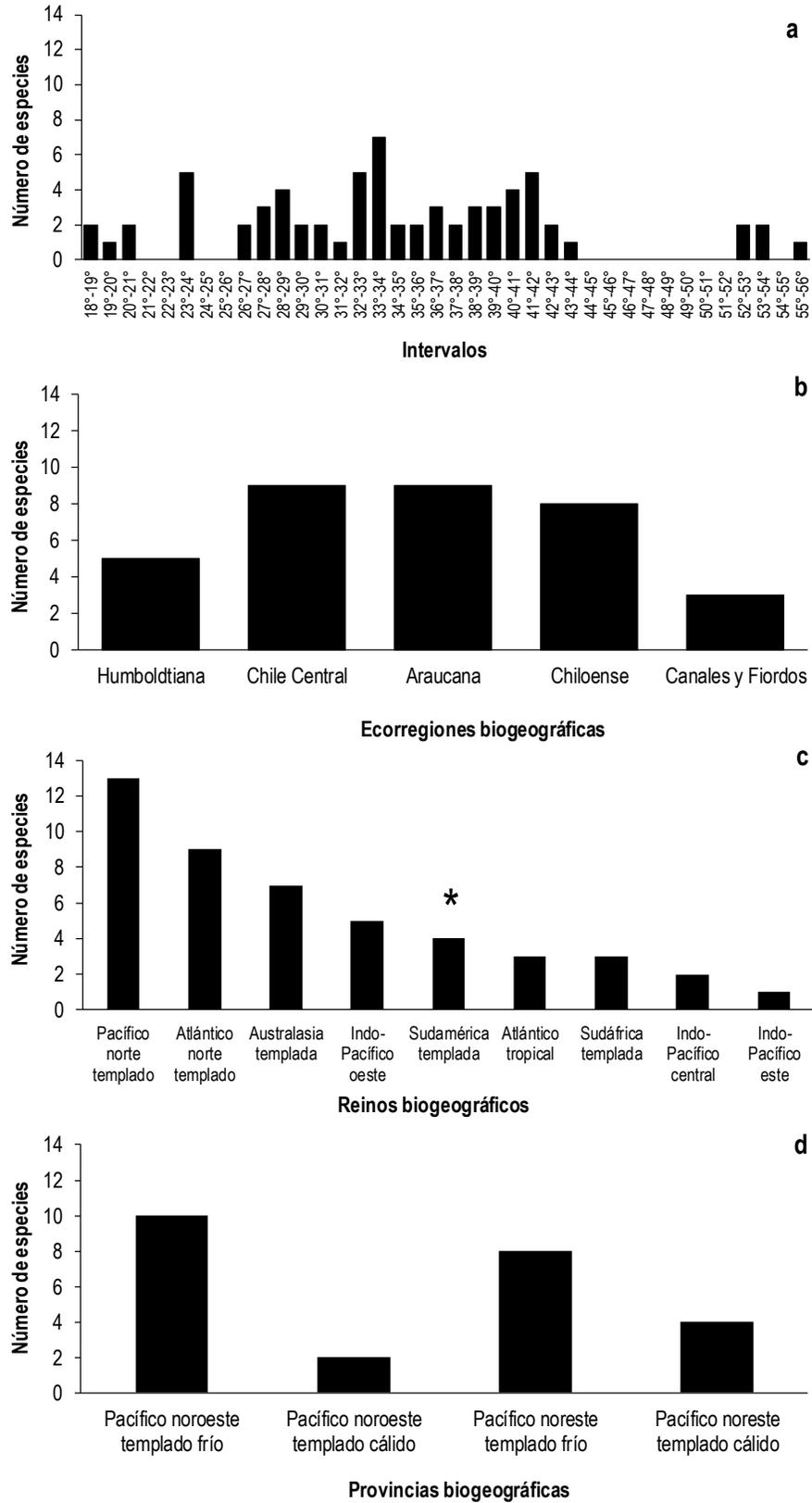


Figura 3. Número de especies de MME en los diferentes intervalos (a) y ecorregiones (b) de la costa de Chile; y número de especies de MME en los diferentes reinos biogeográficos a nivel mundial (c), y provincias biogeográficas del Pacífico norte templado (d). *En (c), para Sudamérica templada, se incluyen sólo los registros fuera de la costa chilena.

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; Guillemín *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 todos estos casos mencionados no han sido incluidos en el listado de MME que se entrega en este trabajo, se considera 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.

Por otra parte, así como en algunos ecosistemas se ha registrado una subestimación de especies exóticas, existen casos en que el número ha sido sobreestimado (principalmente en aquellos taxa donde la identificación a nivel de especie es muy difícil), lo que ha motivado la revisión de listados de especies exóticas. Por ejemplo, Gómez (2008) identificó varias sinonimias, registros dudosos e identificaciones erróneas en especies de diatomeas y dinoflagelados registrados como exóticos para los mares europeos por Streftaris *et al.* (2005). En Chile, Riascos *et al.* (2009) identificaron la presencia del poliqueto perforador *Polydora biocccipitalis* Blake & Woodwick, 1972 (propuesto como una introducción reciente por Moreno *et al.*, 2006) en conchas fosilizadas de *Mesodesma donasium* Lamarck, 1818 depositadas durante el Holoceno y mediados del Pleistoceno en “conchales” de la costa de la región de Coquimbo.

En este trabajo, basados en información publicada con posterioridad a los listados de Castilla *et al.* (2006) y Castilla & Neill (2009), se ha eliminado la mitad de las especies consideradas como MME en dichos listados, ya que correspondían a reportes equívocos, o bien, a especies nativas confundidas con especies exóticas. La ventaja que entrega el uso de métodos alternativos a la identificación morfológica tradicional, como los análisis moleculares, permiten tener una visión más clara respecto al tema.

Especies nativas introducidas fuera de su rango natural de distribución

De las 17 especies que se identificaron como exóticas, 3 corresponderían a introducciones de especies nativas a la costa chilena, pero fuera de su rango natural de distribución. En general, los rangos naturales de distribución de especies no coinciden con los límites geográficos; por lo tanto, en países como Chile, cuya

costa se extiende por más de 38° de latitud (Camus, 2001), se puede encontrar una gran variedad de unidades biogeográficas (Camus, 2001; Spalding *et al.*, 2007). Por esta razón, especies nativas en alguna región, pueden ser introducidas (intencional o accidentalmente) en regiones donde no se distribuyen naturalmente, lo que corresponde a un tipo especial de introducción (Siguan, 2003; Camus, 2005; Castilla & Neill, 2009). En sistemas terrestres, este patrón puede ser más evidente en las invasiones en islas oceánicas. Por ejemplo, el maqui *Aristotelia chilensis* (Molina) Stuntz y la murta *Ugni molinae* Turcz., especies nativas a Chile continental, han sido introducidas en el Archipiélago de Juan Fernández, donde son reconocidas como peligrosas especies invasoras y una potente amenaza para la biodiversidad de plantas nativas (Smith-Ramírez *et al.*, 2017).

De las tres especies nativas en la costa chilena, introducidas fuera de su rango histórico de distribución, se destaca la introducción de *Antithamnionella ternifolia*, cuya primera descripción se efectuó desde el Cabo de Hornos en el extremo sur de Chile (Lyle, 1922), y cuya distribución estaba restringida al extremo austral (Ramírez & Santelices, 1991). Posteriormente, se ha registrado su introducción en otras áreas marinas, como el Atlántico europeo (Maggs & Hommersand, 1993), Mediterráneo (Ribera & Boudouresque, 1995; Boudouresque & Verlaque, 2002), Australia y Nueva Zelanda (Nelson & Maggs, 1996; Cranfield *et al.*, 1998). En Chile, Ramírez *et al.* (2008a) la registraron en Quintay, y Vásquez *et al.* (2001) en sistemas submareales del norte de Chile (Antofagasta, Huasco y Coquimbo). En consecuencia, esta especie no solo ha invadido otros sectores de la costa chilena, sino también ecosistemas marinos de otras latitudes.

En algunos casos, la introducción no ha sido 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). La dispersión de esta especie desde centros de cultivos, sumado a su capacidad de propagación vegetativa, ha favorecido la formación de poblaciones naturales autosustentables (Guillemín *et al.*, 2008, 2014; Castilla & Neill, 2009).

¿Pocas especies invasoras o especies en proceso de invasión?

La mayoría de las MME presenta una distribución acotada, o muy disjunta. Sólo cuatro de ellas (*Codium fragile* subsp. *fragile*, *Asparagopsis armata*, *Mastocarpus latissimus* y *Schottera nicaeensis*) muestran rangos de distribución más amplios. Castilla & Neill (2009) consideran que, de todas las especies

exóticas de la costa chilena, sólo la anémona *Anemonia alicemartinae* Häussermann & Försterra (2001) se comporta como invasora (*i.e.*, existe evidencia de un incremento en su distribución en el rango invadido en el tiempo; Blackburn *et al.*, 2011). Sin embargo, en esta revisión se ha encontrado evidencia del incremento en el rango de distribución en las cuatro MME de amplia distribución: *C. fragile* subsp. *fragile* (Neill *et al.*, 2006; Madariaga *et al.*, 2014), *A. armata* (Ramírez *et al.*, 2007), *M. latissimus* (Macaya *et al.*, 2013) y *S. nicaeensis* (Vásquez *et al.*, 2001; Villaseñor-Parada *et al.*, 2014). No obstante, proliferación y/o monopolización del sustrato no ocurre en todo el rango de distribución, sino en sectores específicos de la costa (*e.g.*, *C. fragile* en el norte chico, Neill *et al.*, 2006; *A. armata* en el norte grande, Ramírez *et al.*, 2008b; *M. latissimus* en la costa de Concepción, Macaya *et al.*, 2013), y si bien *S. nicaeensis*, es bastante frecuente a lo largo de la costa, no es muy abundante en los sitios donde está presente, constituyendo un caso especial de invasión (Villaseñor-Parada *et al.*, 2014).

Al parecer, una amplia distribución a nivel mundial (*i.e.*, amplio rango de tolerancia ambiental) no es un indicador de una mayor distribución en la costa chilena, ya que ninguna de las correlaciones entre la distribución a nivel mundial (número de reinos y provincias biogeográficas) y la distribución en Chile (número de intervalos y ecorregiones biogeográficas) fue significativa (Figs. 2a-2d).

Aunque a nivel mundial se ha observado un patrón similar (macroalgas exóticas con un estrecho rango nativo presentan un rango invadido mucho mayor que especies cosmopolitas y de rango nativo amplio; Williams & Smith, 2007), los resultados obtenidos en este trabajo (*i.e.*, la mayoría de las introducciones son recientes, existe una relación positiva entre el rango de distribución y el tiempo de residencia), sugieren que el patrón observado en la costa chilena se debe más bien a efectos históricos, debido a que las especies de MME estarían en proceso de expansión. Existe evidencia empírica que apoya esta idea, pues Macaya *et al.* (2013) señalan la baja abundancia de *M. latissimus* en los extremos de su rango de distribución, sugiriendo una creciente expansión; Madariaga *et al.* (2014) basados en modelos de nicho ecológico, identifican varios sitios susceptibles a ser invadidos por *C. fragile*, donde aún no se tiene reportes de dicha especie; y Contreras *et al.* (2007) indican que la ausencia de *S. gracilis* en la costa de Chañaral se debe netamente a efectos históricos y no a restricciones ambientales asociadas a altas concentraciones de cobre, que esta especie es capaz de tolerar en condiciones de laboratorio.

Patrones espaciales

La ocurrencia de mayor cantidad de especies de MME en sectores cercanos a puertos y centros de cultivos, así

como su ocurrencia en regiones biogeográficas alejadas con las cuales Chile mantiene relaciones comerciales mediante tráfico marítimo (*e.g.*, China y Japón, en el Pacífico templado noroeste; California, en el Pacífico templado noreste), sugieren que estas actividades constituyen los principales vectores de introducción de estas especies.

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 MME en Chile, basado en evidencias moleculares, se conoce que *Polysiphonia morrowii*, *Scytosiphon tenellus* y *Scytosiphon gracilis* fueron introducidas desde esa región (Kim *et al.*, 2004; Camus *et al.*, 2005; Contreras *et al.*, 2007), y probablemente también *Neosiphonia harveyi* y *Codium fragile* subsp. *fragile*, ya que son nativas de dicha región (McIvor *et al.*, 2001; Provan *et al.*, 2005, 2008).

Pero el tráfico marítimo no solo se realiza al Pacífico noroeste, importante área donante de especies, sino que también receptora pues recientemente, sobre la base de evidencias moleculares, se ha registrado la presencia de *Chondracanthus chamissoi* (C. Agardh) Kützting (endémica de la costa de Chile y Perú; Ramírez & Santelices, 1991), en la costa del sudeste asiático (Yang *et al.*, 2015).

Patrones temporales

En Chile, si bien se tiene catastros de macroalgas desde fines del siglo XVIII, esta información corresponde a expediciones científicas que no tenían como objetivo principal la investigación ficológica (Etcheverry, 1958; Ramírez, 2010). No es sino hasta mediados del siglo XIX, en que se inician los primeros estudios relacionados con la flora marina chilena (*e.g.*, Expedición de La Coquille 1822-1825; Viaje de Alcide D'Orbigny 1825-1834; ver Etcheverry, 1958). No obstante, 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). En consecuencia, la mayoría de las introducciones de macroalgas son relativamente recientes (últimos 60 años; Figs. 2e-2f, Tabla 1). Este es un punto relevante a considerar, ya que usualmente las consecuencias de las invasiones de macroalgas acuáticas aparecen luego de largos periodos tras su introducción inicial, y en ocasiones como resultado de cambios en factores biológicos y ambientales (Siguan, 2003). Por lo tanto, 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 de meso y macroescala (*e.g.*, ENSO, cambio climático).

Las macroalgas con mayor tiempo de residencia en la costa chilena son las que tienen un mayor rango de distribución, patrón que se repite en la introducción de diversos taxa en ecosistemas terrestres (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 se explicaría por el escaso tiempo de residencia en estos sistemas. Este antecedente refuerza la idea de que la falta de correlación entre la amplitud de la distribución de MME a nivel mundial y en la costa chilena (Fig. 3) se debe principalmente a efectos históricos.

Por lo tanto, el incremento en la escala temporal del monitoreo y evaluación de potenciales efectos de macroalgas exóticas es muy importante (Valentine *et al.*, 2007), y en el caso de la costa chilena es indispensable, pues el número de macroalgas se ha incrementado significativamente en los últimos años.

Este trabajo constituye una primera aproximación de los patrones espaciales y temporales en el proceso de invasión de MME en la costa de Chile continental, que sugieren que dichas especies se encontrarían en fase de expansión, favorecida por vectores antrópicos (principalmente tráfico marítimo). Sin embargo, deja en evidencia la necesidad de utilizar análisis moleculares para corroborar la identidad taxonómica de aquellas especies difíciles de diferenciar morfológicamente. Además, es importante considerar la falta de información en varias áreas geográficas (*e.g.*, extremo norte, zona de fiordos, Patagonia) y la escasa información disponible respecto a la distribución de la mayoría de las especies de MME en la costa chilena. Se considera muy relevante el desarrollo de estudios que incluyan esta problemática para clarificar la invasión de macroalgas en sistemas costeros del Pacífico sur-oriental.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen los comentarios de cuatro revisores anónimos que permitieron mejorar significativamente el manuscrito original. Los autores agradecen también a Paula Neill, Loretto Contreras-Porcía, Pilar Muñoz-Muga, Danilo Bustamante, Martha Calderón y a los proyectos 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” y PNUD N°059/2015 “Consultoría para elaborar el catálogo de las especies exóticas asilvestradas/naturalizadas en Chile, en el marco del proyecto GEF/MMA/PNUD EEI AJF”, por facilitar datos de ocurrencias y fotografías de varias de las especies de MME abordadas en este trabajo. Este trabajo forma

parte de la Tesis para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas área Botánica de CV-P quién es financiado por Beca CONICYT N° 21110927. AP y CV-P agradecen el financiamiento del Instituto de Ecología y Biodiversidad mediante los proyectos ICM P05-002 y CONICYT PFB-23. ECM agradece el financiamiento de CONICYT a través de su programa FONDAP, Proyecto N° 15150003 (Centro IDEAL).

REFERENCIAS

- Alveal, K. & H. Romo. 1980. Aspectos ecológicos de las algas marinas de la provincia de Concepción, Chile. *Bol. Inst. Oceanogr. 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.
- Ávila, M. & K. Alveal. 1987. Ciclo de vida de *Mastocarpus papillatus* en el área de Concepción, Chile (Petrocelidaceae, Rhodophyta). *Invest. Pesq.*, 34: 129-138.
- 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.
- 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.
- Boudouresque, C.F. & M. Verlaque. 2002. Biological pollution in the Mediterranean Sea: invasive *versus* introduced macrophytes. *Mar. Pollut. Bull.*, 44: 32-38.
- Boo, G.H., A. Mansilla, W. Nelson, A. Bellgrove & S.M. Boo. 2014. Genetic connectivity between transoceanic populations of *Capreolia implexa* (Gelidiales, Rhodophyta) in cool temperate waters of Australasia and Chile. *Aquat. Bot.*, 119: 73-79.
- 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). *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile*, 58: 31-50.
- CABI. 2017. Invasive Species Compendium. Wallingford, United Kingdom: CAB International. [www.cabi.org/isc]. Revisado: 3 julio 2017.
- Calderón, M. & M.E. Ramírez. 2009. Sobre la posición taxonómica de *Prionitis lyallii* Harvey forma *gladiata* Setchell, *sensu* Levring de Chile (Halymeniaceae,

- Rodhophyta). Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile, 58: 23-39.
- Calderón, M.S., G.H. Boo & S.M. Boo. 2014. Morphology and phylogeny of *Ramirezia osornoensis* gen. & sp. nov. and *Phyllymenia acletoi* sp. nov. (Halymeniales, Rhodophyta) from South America. Phycologia, 53: 23-36.
- Calderón, M.S., G.H. Boo & S.M. Boo. 2016. Correction to the paper "Morphology and phylogeny of *Ramirezia osornoensis* gen. & sp. nov. and *Phyllymenia acletoi* sp. nov. (Halymeniales, Rhodophyta) from South America". Phycologia, 55: 610 pp.
- 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 (3): 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.
- Carlton, J.T. 2009. Deep invasion ecology and the assembly of communities in historical time. In: G. Rilov & J.A. Crooks (eds.). Biological invasions in marine ecosystems: ecological, management, and geographic perspectives. Springer-Verlag, Berlin, pp. 13-56.
- 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. Invas., 7: 213-232.
- Castilla, J.C. & P.E. Neill. 2009. Marine bioinvasions in the southeastern Pacific: status, ecology, economic impacts, conservation and management. In: G. Rilov & J.A. Crooks (eds.). Biological invasions in marine ecosystems: ecological, management, and geographic perspectives. Springer-Verlag, Berlin, pp. 439-457.
- 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. Crustacean Biol., 11: 386-400.
- 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.
- 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. NIWA Technical Report 34: 1-48. [http://docs.niwa.co.nz/library/public/NIWAtr34.pdf]. Revisado: 3 julio 2017.
- Etcheverry, H. 1958. Bibliografía de las algas chilenas. Rev. Biol. Mar., 7: 163-182.
- Fraser, C.I., G.C. Zuccarello, H.G. Spencer, L.C. Salvatore, G.R. Garcia & J.M. Waters. 2013. Genetic affinities between transoceanic populations of non-buoyant macroalgae in the high latitudes of the southern Hemisphere. PLoSOne, 8: 1-12.
- Gómez, F. 2008. Phytoplankton invasions : comments on the validity of categorizing the non-indigenous dinoflagellates and diatoms in European seas. Mar. Pollut. Bull., 56: 620-628.
- González, A. & B. Santelices. 2003. A re-examination of the potential use of central Chilean *Porphyra* (Bangiales, Rhodophyta) for human consumption. In: O.A.R. Chapman, R.J. Anderson, V.J. Vreeland & I. Davidson (eds.). Proceedings of the 17th International Seaweed Symposium, Cape Town, South Africa, 28 January-2 February 2001. Oxford University Press, Oxford, pp. 249-255.
- González, A. & B. Santelices. 2004. A dichotomous species of *Codium* (Bryopsysdales) is colonizing northern Chile. Rev. Chil. Hist. Nat., 77: 293-304.
- Griffiths, C.L., T.B. Robinson & A. Mead. 2009. The status and distribution of marine alien species in South Africa. In: G. Rilov & J.A. Crooks (eds.). Biological invasions in marine ecosystems: ecological, management, and geographic perspectives. Springer-Verlag, Berlin, pp. 393-408.
- Guillemin, M.L., S. Faugeron, C. Destombe, F. Viard, J.A. Correa & 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, 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.
- Guillemín, 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.
- Guiry, M.D. & G.M. Guiry. 2017. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. [www.algaebase.org]. Revisado: 3 julio 2017.
- Harris, L.G. & M.C. Tyrrell. 2001. Changing community state in the Gulf of Main: synergism between invaders, overfishing and climate change. Biol. Invas., 3: 9-21.
- Hoffmann, A. & B. Santelices. 1997. Flora marina de Chile continental. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, 434 pp.
- Jones, E. & C.S. Thornber. 2010. Effects of habitat-modifying invasive macroalgae on epiphytic algal communities. Mar. Ecol. Prog. Ser., 400: 87-100.
- 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.
- 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.
- Leonardi, P.I., A.B. Miravalles, S. Faugeton, 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.
- Lindstrom, S.C. 2008. Cryptic diversity and phylogenetic relationships within the *Mastocarpus papillatus* species complex (Rhodophyta, Phyllophoraceae). J. Phycol., 44: 1300-1308.
- Lindstrom, S.C., J.R. Hughey & P.T. Martone. 2011. New, resurrected and redefined species of *Mastocarpus* (Phyllophoraceae, Rhodophyta) from the northeast Pacific. Phycologia, 50: 661-683.
- 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. In: Z.M. Ho & C. Fraser (eds.). Seaweed Phylogeography: adaptation and evolution of seaweeds under climate and environment changes. Springer, Netherlands, pp. 97-130.
- Madariaga, D.J., 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. Invas., 16: 2507-2527.
- Maggs, C.A. & M.H. Hommersand. 1993. Seaweeds of the British Isles. Vol. 1. Rhodophyta. Part 3A. Ceramiales. HMSO, London, pp. 444.
- Maggs, C.A. & H. Stegenga. 1998. Red algal exotics on North Sea coasts. Helgol. Meeres., 52(3-4): 243-258.
- 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.
- Mansilla, A., N.P. Navarro & M.T. Fujii. 2006. First record of a ceramiaceous red algal species, *Ceramium stichidiosum*, from Magellanic region, Chile. Gayana, 70: 245-251.
- 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, 105: 1-53.
- 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.
- 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. Revealing the scale of marine bioinvasions in developing regions: a South African re-assessment. Biol. Invasions, 13: 1991-2008.
- Mead, A., J.T. Carlton, C.L. Griffiths & M. Rius. 2011b. Introduced and cryptogenic marine and estuarine species of South Africa. J. Nat. Hist., 45: 2463-2524.
- Medina, M., S. Andrade, S. Faugeton, 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. Joint Aquatic Sciences Meeting, May Program Book, 99. Portland, Oregon, pp. 18-23.
- Mols-Mortensen, A., C.D. Neefus, R. Nielsen, K. Gunnarsson, S. Egilsdóttir, P.M. 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.

- Monsálvez, M.F. 2013. ADN Barcoding en algas rojas de la costa de Chile. Tesis de Biología Marina, Universidad de Concepción, Concepción, 54 pp.
- Moreno, R.A., P.E. Neill & N. Rozbaczylo. 2006. Native and non-indigenous boring polychaetes in Chile: a threat to native and commercial mollusk species. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 79: 263-278.
- 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*. Congreso Latinoamericano de Biotecnología Algal, Libro de Resúmenes, Viña del Mar, p. 154.
- 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, 179 pp.
- Neill, P.E., O. Alcalde, S. Faugeton, 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: *Antithamionella ternifolia*, *Polysiphonia senticulosa* (Ceramiales, Rhodophyta), and *Striaria attenuata* (Dictyosiphonales, Phaeophyta). *New Zeal. J. Mar. Freshw.*, 30(4): 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.
- Núñez, M.A. & A. Pauchard. 2010. Biological invasions in developing and developed countries: does one model fit all? *Biol. Invasions*, 12: 707-714.
- Ohno, M., C. Werlinger, S. Shimada & M. Hiraoka. 2003. A "green tide" problem caused by *Enteromorpha* sp. in Dichato, Chile. In: O.A.R. Chapman, R.J. Anderson, V.J. Vreeland & I. Davidson (eds.). Proceedings of the 17th International Seaweed Symposium, Cape Town, South Africa, 28 January-2 February 2001. Oxford University Press, Oxford, pp. 249-255.
- 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.
- 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.
- 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.
- Puth, L.M. & D.M. Post. 2005. Studying invasion: Have we missed the boat? *Ecol. Lett.*, 8: 715-721.
- 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.
- Ramírez, M.E. 1982. Nuevos registros de algas marinas para Antofagasta (Norte de Chile). *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile*, 39: 11-26.
- Ramírez, M.E. 2010. Algas marinas bentónicas: Chlorophyta, Ochrophyta (Phaeophyceae) y Rhodophyta. In: S. Palma, P. Báez & G. Pequeño (eds.). Bibliografía sobre Biodiversidad Acuática de Chile. Comité Oceanográfico Nacional, Valparaíso, pp. 13-28.
- Ramírez, M.E. & B. Santelices. 1981. Análisis biogeográfico de la flora algológica de Antofagasta (Norte de Chile). *Bol. 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. Ediciones Universidad Católica de Chile, Monografías Biológicas, 5: 437 pp.
- Ramírez, M.E. & G. Rojas. 1988. Nuevos registros de algas marinas para la costa de Chile. *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile*, 41: 17-31.
- Ramírez, M.E., M.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. Mus. Nac. Hist. Nat.*, 359: 23-29.
- Ramírez, M.E., M.R. García-Huidobro & N. Orellana. 2008a. Flora marina bentónica de Caleta Quintay (Región de Valparaíso), litoral central de Chile. *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile* 57: 9-19.
- 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. *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile*, 44: 19-28.
- Ramírez, M.E., M.R. García-Huidobro, O. Gálvez & R. Torres. 2008b. Floración del estado asexual «*Falkenbergia*» de *Asparagopsis armata* (Rhodophyta, Bonnemaisoniales) en la Región de Coquimbo, Chile. *Not. Mens. Mus. Nac. Hist. Nat.*, 360: 22-26.
- Ramírez, M. E., J.D. Núñez, 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., L. Contreras-Porcía, M.L. Guillemín, J. Brodie, C. Valdivia, M.R. Flores-Molina, A. Núñez, C.B. Contador & C. Lovazzano. 2014. *Pyropia orbicularis* sp. nov. (Rhodophyta, Bangiaceae) based on a population previously known as *Porphyra columbina* from the central coast of Chile. *Phytotaxa*, 158: 133-153.
- 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: mechanism and impact. *Prog. Phycol. Res.*, 11: 187-268.
- Robinson, T.B., C.L. Griffiths, C.D. McQuaid & M. Rius. 2005. Marine alien species of South Africa - status and impacts. *African J. Mar. Sci.*, 27: 297-306.
- Ruiz, E. & L. Giampaoli. 1981. Estudios distribucionales de la flora y fauna costera de Caleta Cocholgüe, Bahía de Concepción, Chile. *Bol. Soc. Biol. Concepción*, 52: 145-166.
- Santelices, B. 1989. Algas marinas de Chile. Distribución, ecología, utilización y diversidad. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago de Chile, 399 pp.
- Santelices, B. & I. Abbott. 1978. New records of marine algae from Chile and their effect on phytogeography. *Phycologia*, 17: 213-222.
- Santelices, B., M.E. Ramírez & I.A. Abbott. 1989. A new species and new records of marine algae from Chile. *Eur. J. Phycol.*, 24: 73-82.
- 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.
- Smith-Ramírez, C., R. Vargas, J. Castillo, J.P. Mora & G. Arellano-Cataldo. 2017. Woody plant invasions and restoration on forests of island ecosystems: lessons from the Robinson Crusoe Island, Chile. *Biodivers. Conserv.*, 7(26): 1507-1524.
- Schmidt, A.L. & R.E. Scheibling. 2005. Population dynamics of an invasive green alga, *Codium fragile* subsp. *tomentosoides*, in tidepools on a rocky shore in Nova Scotia, Canada. *Ecoscience*, 12: 403-411.
- Siguan M.R. 2003. Pathways of biological invasions of marine plants. In: G.M. Ruiz & J.T. Carlton. (eds.). *Invasive species: vectors and management strategies*. Island Press, Washington, pp. 183-226.
- 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.
- Streftaris, N., A. Zenetos & E. Papathanassiou. 2005. Globalisation in marine ecosystems: the story of non-indigenous marine species across European seas. *Oceanogr. Mar. Biol. An. Annu. Rev.*, 43: 419-453.
- Sutherland, J.E., S.C. Lindstrom, W.A. Nelson, J. Brodie, M.D. Lynch, M.S. Hwang, H-G Choi, M. Miyata, N. Kikuchi, M.S. 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(5): 1131-1151.
- 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.
- 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.
- 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. In: K. Alveal & T. Antezana (eds.). *Sustentabilidad de la biodiversidad*. Universidad de Concepción, Concepción, pp. 351-366.
- 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(2): 257-262.
- Villaseñor-Parada, C., A. Pauchard & E.C. Macaya. 2014. Expansión del rango de distribución de la especie introducida *Schottera nicaeensis* (Rhodophyta: Gigartinales) en la costa chilena: ¿evidencia de una invasión? *Bol. Red Lat. Estud. Esp. Invas.*, 4:19-27.
- Villaseñor-Parada C., A. Pauchard & E.C. Macaya. 2017. Ecología de invasiones marinas en Chile: ¿Qué sabemos y que nos falta por saber? *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 52(1): 1-17.
- Villaseñor-Parada, C., E.C. Macaya, L.M. Jara & P.E. Neill. 2013. Variación temporal y espacial en la producción de gametangios de la macroalga exótica *Codium fragile* subsp. *tomentosoides* (Suringar) Hariot (Chlorophyta: Bryopsidales) en el submareal de Caldera. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 48(1): 213-218.
- Williams, S.L. & J.E. Smith. 2007. A global review of the distribution, taxonomy, and impacts of introduced seaweeds. *Annu. Rev. Ecol. Evol.*, 38:327-59.
- Wu, S.H., S. M. Chaw & M. Rejmánek. 2003. Naturalized Fabaceae (Leguminosae) species in Taiwan: the first approximation. *Bot. Bull. Acad. Sinica*, 44, 59-66.

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.

Received: 4 July 2016; Accepted: 4 October 2017