

Biología, distribución e integración del alga alóctona *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Phaeophyta) en las comunidades bentónicas de las costas de Galicia (NW de la Península Ibérica)

por

Javier Cremades Ugarte, Óscar Freire Gago & César Peteiro García

Área de Botánica, Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología, Facultad de Ciencias,
Universidad de A Coruña, 15071 A Coruña, España; creuga@udc.es, ofreire@udc.es, peteiro@st.ieo.es

Resumen

Undaria pinnatifida es una especie asiática de gran interés económico como alga alimentaria que en la década de los ochenta apareció por primera vez en España en las costas de Galicia, donde actualmente se encuentra ampliamente distribuida y naturalizada. Las poblaciones intermareales de los esporófitos de esta especie en la costa gallega son propias de localidades moderadamente expuestas a la acción del oleaje, siendo muy notorias a principios de primavera; aunque pueden encontrarse casi todo el año, al existir al menos dos períodos anuales de reclutamiento. La morfología de los ejemplares que las forman es muy variable y está fuertemente relacionada con las variaciones espacio-temporales de las condiciones ambientales. Analizando la cronología de su introducción en Galicia y los hábitats y tipos de comunidades en las que se integra, se observa claramente la influencia de las actividades humanas en todo ello, sobre todo las derivadas de la acuicultura de moluscos y el tráfico marítimo. *U. pinnatifida* es una especie de lenta expansión natural, poco agresiva y que ocupa temporalmente nichos ecológicos vacíos, siendo solo abundante sobre sustratos artificiales o en aquellos naturales cuya vegetación ha sido en alguna medida previamente degradada.

Palabras clave: Atlántico noroeste, algas marinas, especies alóctonas, *Undaria pinnatifida*, morfología, fenología, ecología, impacto ambiental.

Abstract

Undaria pinnatifida is an Asian seaweed that is valuable as an edible species. This kelp was first reported for Spain in the 1980s on Galician coasts, where it is now widely distributed and incorporated into the native community. In Galicia, intertidal populations of the sporophytic phase typically inhabit sites under moderate wave-exposure in the early spring, albeit they can be found throughout the year as the species displays at least two recruitment periods per year. The morphology varies between individuals and depends strongly on the spatiotemporal pattern of environmental conditions. The chronology of the introduction of this species and the types of habitat where it is currently integrated on Galician coasts clearly reveal that the presence and local expansion of this kelp is influenced largely by human activities, mainly shellfish aquaculture and maritime traffic. *U. pinnatifida* has a slow natural expansion, limited aggressiveness and it temporarily fills empty niches; this kelp displays luxuriant growth only on artificial substrates or in otherwise disturbed communities.

Keywords: Northwestern Atlantic, seaweeds, alien species, *Undaria pinnatifida*, morphology, phenology, ecology, impact assessment.

Introducción

El alga parda *Undaria pinnatifida* (Harvey) Surinagar (Phaeophyta, Laminariales) es una especie originaria del este de China, Corea, Japón y sureste de Rusia (Funahashi, 1966; Akiyama & Kurogi, 1982; Zhang & al., 1984) y que en las últimas dos décadas ha

ampliado enormemente su área de distribución a lo largo de casi todos los mares. Actualmente está presente en muchas partes de Europa. En el Atlántico la podemos encontrar en la Bretaña francesa (Floc'h & al., 1991), costas de Gran Bretaña (Fletcher & Manfredi, 1995), Holanda (Stegenga, 1999) y Bélgica (Dumoulin & De Blauwe, 1999); así como en la costa me-

diterránea de Francia (Pérez & al., 1981) e Italia (Rismondo & al., 1993). Ya en el hemisferio sur la podemos encontrar también en las costas atlánticas de Argentina (Piriz & Casas, 1994). En las costas del Pacífico, de donde proviene, se ha extendido tanto por las costas de Nueva Zelanda (Hay & Luckens, 1987), Australia (Campbell & Burrige, 1998) y Tasmania (Sanderson, 1990), como más recientemente por las del noroeste de EE.UU. (Silva & al., 2002) y México (Aguilar-Rosas & al., 2004). En la Península Ibérica fue detectada su presencia por primera vez en la costa atlántica de Galicia en 1988 (Cremades, 1995) y en el mar Cantábrico de Asturias en 1995 (Salinas & al., 1996). Desde su introducción en aguas españolas, hace 18 años, sólo ha sido documentada su distribución geográfica (Pérez-Ruzafa & al., 2002).

U. pinnatifida, conocida comercialmente con el nombre japonés de “wakame”, es utilizada en la alimentación humana desde tiempos ancestrales en el sudoeste asiático (Akiyama & Kurogi, 1982), siendo la tercera alga en importancia económica a nivel mundial (FAO, 2004). Recientemente se ha comenzado a consumir en Europa, por lo que sus poblaciones están siendo explotadas en países como Francia y España, donde además se han realizado varias experiencias de cultivo (Pérez & al., 1984; Pérez-Cirera & al., 1997); experiencias que en la actualidad están siendo transferidas al sector industrial (Fig. 4b, g-i).

En el presente trabajo se pretende mostrar una visión general de todos aquellos aspectos que tienen que ver con la presencia de esta especie alóctona en nuestras costas; desde su morfología, fenología, hábitat y estructura de las poblaciones en las que se integra, hasta determinados aspectos relacionados con los mecanismos de su introducción y establecimiento, dinámica de expansión y posible incidencia ambiental.

Material y métodos

Morfología y ecología

Con el fin de contribuir al conocimiento de la morfología, fenología del desarrollo y reproducción de *U. pinnatifida* en el litoral gallego, así como de la estructura de sus poblaciones y los tipos de costa y unidades de vegetación donde éstas se integran, entre enero y mayo de 2004, período del año en que las poblaciones intermareales de esporófitos de esta especie son más aparentes, se realizaron 22 inventarios fitosociológicos en 10 localidades repartidas a lo largo de la costa gallega (Tabla 2, Fig. 3c). Para el levantamiento de los mismos se utilizó un área mínima de 2500 cm² (cuadrado de 50×50 cm), suficiente tanto desde el punto de vista cualitativo como cuantitativo para la

realización de estudios sobre las comunidades de macrofitos intermareales en el noroeste peninsular (Niell, 1977). De cada inventario se indica la altura litoral, orientación, tipo de sustrato e inclinación y porcentaje de cobertura de las diferentes especies presentes (Tabla 2). Para los nombres de las especies citadas y su autoría se ha seguido Guiry & al. (2006).

De cada inventario se recolectaron todos los individuos de *U. pinnatifida* para su posterior análisis biométrico en el laboratorio con el fin de analizar las variaciones morfológicas en las distintas fases de desarrollo. Siguiendo una metodología análoga a la de Hara & Akiyama (1985), de cada ejemplar recolectado se tomaron las siguientes variables biométricas: peso húmedo total; largo, ancho máximo y ancho mínimo de la lámina; largo y ancho del estipe y, en su caso, largo y ancho máximo del esporófito.

Para analizar la estructura de las poblaciones de *U. pinnatifida* todos los ejemplares recolectados en los inventarios se agruparon en seis clases, que quieren reflejar, a grandes rasgos, los muy distintos estados de desarrollo de su esporófito anual en su rápido crecimiento. Estas clases han sido definidas por intervalos de peso húmedo (Tabla 1), parámetro que consideramos como más fiable para agrupar individuos de generaciones similares, debido a la gran heterogeneidad morfológica que muestra esta especie a lo largo de su desarrollo, en especial en sus primeras fases.

Distribución geográfica

La información utilizada para elaborar los mapas de distribución y dinámica de expansión de *U. pinnatifida* en las costas de Galicia procede principalmente del material depositado en el herbario SANT-*Algae* de la Universidad de Santiago de Compostela. Muchos de los pliegos de este herbario son resultado de una serie de campañas de prospección acometidas al efecto a lo largo de la costa gallega entre enero y mayo del 2004. También han sido tomados en consideración los registros de esta especie en las costas gallegas y que se hallan depositados en el herbario BIO-*Algae* de la Universidad del País Vasco y en el herbario ITAC en la Universidad Complutense de Madrid. En el apéndice de material estudiado, para cada pliego se indican localidad, coordenada geográfica (UTM en cuadrícula de 100×100 m), fecha, autor de la recolección y determinación y número de pliego. Las referencias han sido ordenadas por provincia y, dentro de cada provincia, por su fecha de recolección. Los mapas (Fig. 3) se han elaborado utilizando el programa Ocad® v. 9.2.2 y las distancias geográficas entre las distintas poblaciones se midieron sobre cartas náuticas digitales mediante el programa OziExplorer® v. 3.95.3f.

Tabla 1. Intervalos de peso húmedo utilizados para agrupar en clases los esporófitos de *Undaria pinnatifida* recolectados en los inventarios realizados y valores medios de las distintas variables biométricas analizadas.

Clase	Rango de peso húm. (g)	Largo total (cm)	Largo lámina (cm)	Ancho máximo (cm)	Ancho mínimo (cm)	Largo estipe (cm)	Ancho estipe (cm)	Largo esporófilo (cm)	Ancho esporófilo (cm)
Clase 1	< 1	9,92	8,28	2,75	2,39	1,64	0,20	–	–
Clase 2	1-5	21,54	18,14	6,74	3,48	3,40	0,43	–	–
Clase 3	5-10	34,06	28,25	11,98	4,76	5,81	0,63	–	–
Clase 4	10-50	53,56	46,01	19,83	5,04	7,55	1,01	1,15	0,83
Clase 5	50-100	80,03	69,53	37,50	7,08	10,50	1,39	6,34	3,80
Clase 6	> 100	101,02	87,92	50,50	10,65	13,10	1,66	9,73	6,04

Resultados y discusión

Morfología y desarrollo

Undaria pinnatifida, como especie perteneciente al orden Laminariales, tiene un ciclo vital digenético marcadamente heteromorfo, con la alternancia de una generación gametofítica microscópica y otra esporófi-

tica macroscópica y de fuerte desarrollo estacional (Kanda, 1936).

Para describir la gran variación morfológica que los esporófitos de *U. pinnatifida* muestran a lo largo de su desarrollo, en la Fig. 1 se representan los individuos tipo de cada una de las clases en que han sido agrupados. Para la reconstrucción de estos modelos de desa-

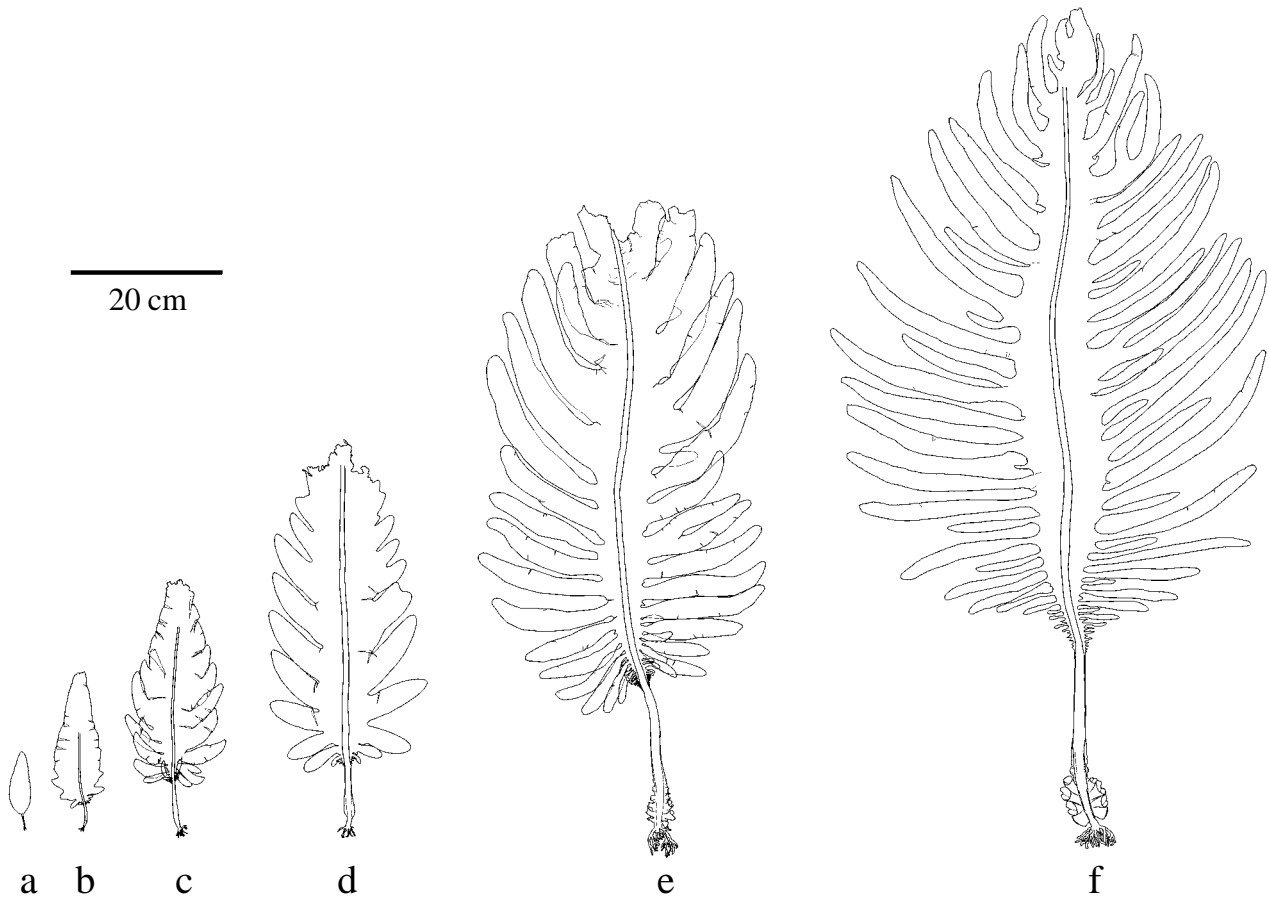


Fig. 1. Representación gráfica de los esporófitos tipo de cada clase realizada con los valores medios de las distintas variables biométricas analizadas según la Tabla 1: **a**, clase 1; **b**, clase 2; **c**, clase 3; **d**, clase 4; **e**, clase 5; **f**, clase 6.

Tabla 2. Inventarios fitosociológicos.

N.º INVENTARIO	2	18	1	12	14	13	17	19	15	8	9	11	16	10	7	3	5	4	21	6	20	22
LOCALIDAD	5	4	5	6	6	6	4	2	4	9	7	7	4	7	8	5	3	3	1	3	2	10
FECHA (DÍA-MES; 2004)	22-1	7-4	22-1	6-4	6-4	6-4	7-4	4-5	7-4	22-2	9-3	9-3	7-4	9-3	22-2	22-1	19-2	19-2	4-5	19-2	4-5	7-7
ALTURA LITORAL / PROFUNDIDAD	LI	LI	LI	LI	LI	LI	LI	LM-H	LI	LM-H	LM-H	LM-H	LI	LM-H	LI	LI	LI	LM-H	LM-H	LI	LM-H	-7m
SUSTRATO	RA	RA	RA	RA	RA	RA	RA	RA	RA	RD	RD	RD	RA	RD	RA	RD	RD	RD	RD	RD	RD	CA
INCLINACIÓN (º)	20	40	15	20	20	20	5	0	20	30	0	40	10	60	20	20	45	10	85	35	30	0
ORIENTACIÓN (º)	300	270	340	260	260	260	290	0	120	110	0	140	150	80	90	320	320	20	180	70	40	0
COBERTURA (%)	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
PESO HÚMEDO <i>U. pinnatifida</i> (kg x m ²)	2,36	1,70	0,85	3,20	1,53	2,20	0,90	5,39	0,44	1,80	1,14	1,57	2,84	1,41	0,31	1,99	2,36	1,16	1,95	2,31	2,63	-
ÁREA DE MUESTREO (cm ²)	2500	2500	2500	2500	2500	2500	2500	2500	2500	2500	2500	2500	2500	2500	2500	2500	2500	2500	2500	2500	2500	2500
N.º IND. <i>U. pinnatifida</i> CLASE 1 (< 1 g)	-	6	1	-	-	1	3	4	12	-	3	3	-	2	7	-	-	-	5	2	1	-
N.º IND. <i>U. pinnatifida</i> CLASE 2 (1-5 g)	1	19	3	-	1	1	6	10	16	2	4	6	-	5	20	-	8	2	5	1	3	-
N.º IND. <i>U. pinnatifida</i> CLASE 3 (5-10 g)	1	10	1	-	-	1	2	10	6	-	2	3	-	4	1	-	2	-	14	2	4	-
N.º IND. <i>U. pinnatifida</i> CLASE 4 (10-50 g)	2	10	5	-	3	1	-	28	2	4	7	1	-	8	-	2	5	6	12	2	16	-
N.º IND. <i>U. pinnatifida</i> CLASE 5 (50-100 g)	1	2	1	-	1	-	1	7	-	3	2	2	2	1	-	1	2	-	1	3	3	-
N.º IND. <i>U. pinnatifida</i> CLASE 6 (> 100 g)	2	-	-	3	1	2	1	-	-	1	0	1	4	-	-	3	2	1	-	2	-	-
N.º TOTAL DE INDIVIDUOS <i>U. pinnatifida</i>	7	47	11	3	6	6	13	59	36	10	18	16	6	20	28	6	19	9	37	12	27	-
<i>Undaria pinnatifida</i> (Harvey) Suringar	50%	50%	30%	50%	30%	30%	15%	60%	40%	15%	20%	65%	50%	40%	15%	50%	15%	10%	30%	20%	50%	20%
ESTRATO BASAL																						
<i>Corallina elongata</i> Ellis & Solander																						
<i>Lithophyllum incrustans</i> Philippi																						
<i>Phymatholithon calcareum</i> (Pallas) Adey & McKibbin																						
<i>Ulva rigida</i> C. Agardh	<5%	<5%	<5%	5%	<5%	15%	20%	<5%	<5%	15%	10%	<5%	5%		15%	<5%	<5%	<5%	10%		<5%	30%
<i>Chondacranthus acicularis</i> (Roth) Fredericq			5%	10%	5%	10%	<5%			5%	40%	20%		5%	<5%	15%	<5%					
<i>Chondacranthus teedii</i> (Roth) Kützting	<5%		5%		5%	5%	10%	<5%		15%	<5%	<5%	5%			5%						
<i>Boergesenella thuyoides</i> (Harvey) Klylin	50%	15%	20%																			
<i>Ahnfeltopsis devoniensis</i> (Greville) P. Silva & DeCew		5%	<5%	5%	5%	10%	15%		10%		<5%	<5%	5%	5%							10%	

Tabla 2. (Continuación).

N.º INVENTARIO	2	18	1	12	14	13	17	19	15	8	9	11	16	10	7	3	5	4	21	6	20	22	
<i>Osmundea pinnatifida</i> (Hudson) Stackhouse	5%	<5%	40%	<5%	.	.	.	10%	.	10%	.	
<i>Chondria coerulescens</i> (J. Agardh) Falkenberg	40%	.	5%	.	.	10%	10%	.	.	5%	<5%	.	<5%	<5%	.	
<i>Gelidium calcicola</i> Maggs & Guiry	5%	.
<i>Plocamium cartilagineum</i> (Linnaeus) Dixon	10%	.
<i>Lomentaria articulata</i> (Hudson) Lyngbye	.	<5%	<5%	<5%	<5%	5%	.	80%	.	.
ESTRATO SUPERIOR
<i>Sargassum muticum</i> (Yendo) Fensholt	15%	.	10%	10%	.	5%	5%	5%	<5%	5%	10%	10%	40%	<5%	60%	5%	5%	5%	10%	<5%	<5%	.	.
<i>Saccorhiza polyschides</i> (Lightfoot) Batters	.	10%	<5%	.	30%	20%	25%	40%	30%	10%	30%	.	10%	5%	<5%	.	5%	.	5%	<5%	<5%	.	.
<i>Himantalia elongata</i> (Linnaeus) Gray	30%	10%	10%	.	.	.	10%	<5%	<5%	.	.	.	10%	.	5%	5%	10%	10%	.	5%	<5%	.	.
<i>Bifurcaria bifurcata</i> Ross	.	<5%	5%	15%	.	10%
<i>Laminaria ochroleuca</i> Pylae	5%	.	.	<5%	5%	5%	5%	.	5%	5%
<i>Laminaria saccharina</i> (Linnaeus) Lamouroux	.	.	.	5%	20%
<i>Gigartina pistillata</i> (Gmelin) Stackhouse	.	.	5%	5%	10%	5%	.	<5%
<i>Chondrus crispus</i> Stackhouse	.	5%	5%	<5%	5%	<5%	.	.
<i>Gelidium attenuatum</i> (Turner) Thuret	5%	<5%	.	.	<5%
<i>Calliblepharis jubata</i> (Good. & Word.) Kützing	5%
<i>Cystoseira usneoides</i> (Linnaeus) Roberts	<5%
<i>Cystoseira baccata</i> (Gmelin) P. Silva	5%
OTRAS ESPECIES
<i>Ophiododius simpliciusculus</i> (Crouan & Crouan) Falk.	.	.	60%	<5%	.	.	.	<5%
<i>Acrosorium venulosum</i> (Zanardin) Kylin	20%	.	5%	<5%	<5%	.	.	.	5%	.	.	<5%
<i>Pterosiphonia complanata</i> (Clemente) Falkenberg	.	15%	10%	.	5%	.	.	.	<5%
<i>Dictyota dichotoma</i> (Hudson) Lamouroux	.	5%	<5%	5%	5%	.	.	15%	<5%	.	.	.	<5%	<5%	.	<5%	.	5%	.
<i>Gymnogongrus crenulatus</i> (Turner) J. Agardh	.	<5%	<5%	<5%	5%	5%	.	<5%	5%	.	<5%	10%
<i>Cryptopleura ramosa</i> (Hudson) Kylin ex Newton	.	10%	.	5%	.	<5%	10%	<5%	<5%	.	.	<5%	5%
<i>Grateloupia turuturu</i> Yamada	<5%	.	.	10%	.	10%	<5%
<i>Lomentaria hakodatensis</i> Yendo	.	.	.	15%
<i>Stypocaulon scoparium</i> (Linnaeus) Kützing	<5%	.	5%	<5%	<5%
<i>Hypoglossum hypoglossoides</i> (Stack.) Collins & Hervey	.	5%	<5%	<5%	.	.	.	<5%	.	.	5%

Tabla 2. (Continuación).

N.º INVENTARIO	2	18	1	12	14	13	17	19	15	8	9	11	16	10	7	3	5	4	21	6	20	22
" <i>Petrocelis cruenta</i> " J. Agardh stadium	<5%	.	<5%	<5%	.	.	.	10%	.	.	.
<i>Ralfsia verrucosa</i> (Areschoug) J. Agardh	<5%	.	.	<5%	10%	.	.	.
<i>Pterothamnion crispum</i> (Ducluzeau) Nägeli	10%	.	.	<5%
<i>Dasya hutchinsiae</i> Harvey	<5%	.	5%	<5%	<5%	.	.	<5%	.
<i>Ceramium echionotum</i> J. Agardh	<5%	<5%	.	<5%	<5%	.	<5%	<5%
<i>Colpomenia peregrina</i> (Sauvageau) Hamel	5%	.	<5%	<5%
<i>Gelidium spinosum</i> (Gmelin) Silva	.	.	.	<5%	.	5%	<5%	<5%	<5%
<i>Mastocarpus stellatus</i> (Stackhouse) Guiry	<5%	<5%	5%	<5%
<i>Dumontia contorta</i> (Gmelin) Ruprecht	<5%	<5%	<5%
<i>Gelidium pulchellum</i> (Turner) Kützting
<i>Gracilaria multipartita</i> (Clemente) Harvey	.	.	.	5%	<5%	.	.	5%
<i>Pterosiphonia ardreaana</i> Maggs & Hommesand
<i>Lomentaria clavellosa</i> (Turner) Gaillon	<5%	5%
<i>Ceramium ciliatum</i> (Ellis) Ducluzeau	<5%	.	<5%	<5%
<i>Ceramium secundatum</i> Lyngbye	<5%	<5%
<i>Codium tomentosum</i> (Hudson) Stackhouse	<5%	.	.	<5%	.	.	.	<5%	.	.	<5%
<i>Halurus equisetifolius</i> (Lightfoot) Kützting	<5%	<5%
<i>Jania longifurca</i> Zanardini	<5%	.	<5%
<i>Nitophyllum punctatum</i> (Stackhouse) Greville	<5%	<5%	.	.	<5%
<i>Peyssonnelia atropurpurea</i> P. Crouan & H. Crouan	<5%	<5%	.	.	<5%	.	.	.	<5%
<i>Porphyra leucosticta</i> Thuret	<5%	.	.	<5%	.	.	.	<5%	<5%

Abreviaturas: LM-H = horizonte litoral medio-inferior; U = horizonte litoral inferior; RD = roca dura; RA = roca con arena; CA = casco.

Localidades/UTM: 1, Punta Fornelos, Ria de Ferrol, 29TNJ558132; 2, Playa de Cariño, 29TNJ553131; 3, Enseñada de Cirro, Ria de Ares y Betanzos, 29TNG215801; 4, Playa de O Lago, Ria de Camariñas, 29TMH863726; 5, punta Garza, Muxía, ria de Camariñas, 29TMH834725; 6, Tragove, Cambados, ria de Arousa, 29TNH142077; 7, punta Cortés, Moaña, ria de Vigo, 29TNG215801; 8, enseñada de Limens, ria de Vigo, 29TNG152787; 9, playa de Barra, ria de Vigo, 29TNG138787; 10, isla de Tambo, ria de Pontevedra, 29TNG235954.

Además presencia de *Apoglossum ruscifolium* (Turner) J. Agardh, en 10 y 11; *Bornetia secundiflora* (J. Agardh) Thuret, en 15 y 17; *Brongniartella byssoides* (Good. & Word) Schmitz, en 15 y 17; *Callithamnion granulatatum* (Ducluzeau) C. Agardh, en 20; *Chaetomorpha mediterranea* (Kützting) Kützting, en 21; *Champia parvula* (C. Agardh) Harvey, en 7 y 19; *Chondria dasyphylla* (Woodward) C. Agardh, en 22; *Cladophora lehmanniana* (Lidenberg) Kützting, en 19; *Codium fragile* subsp. *tomentosoides* (Van Goo) Silva, en 21; *Coralina officinalis* Linnaeus, en 12 y 13; *Cruoria cruoriaeformis* (Crouan & Crouan) Denizot, en 22; *Desmarestia ligulata* (Lightfoot) Lamouroux, en 5; *Ulva compressa* Linnaeus, en 9; *Gastroclonium ovatum* (Hudson) Papenfuss, en 8 y 20; *Gelidium maggsiae* Rico & Guiry, en 22; *Haraldophyllum bonnemaisonii* (Kyllin) Zinova, en 19; *Monosporus pedicellatus* (Smith) Solier, en 19; *Osmundea osmundae* (Gmelin) Nam & Maggs, en 3 y 5; *Polysiphonia brodiaei* (Dillwyn) Sprengel, en 19; *P. scopulorum* Harvey, en 1; *P. stricta* (Dillwyn) Greville, en 15 y 17; *Pterosiphonia pennata* (C. Agardh) Falkenberg, en 1, 15 y 22; *Pterothamnion plumula* (Ellis) Nägeli, en 15 y 17; *Phlothamnion sphaerocum* (J. Agardh) Maggs & Hommesand, en 22; *Rhodophyllis divaricata* (Stackhouse) Papenfuss, en 22; *Rhodothamnion floridula* (Dillwyn) J. Feldmann, en 1; *Stenogramme interrupta* (C. Agardh) Harvey, en 22; *Streblodadia collabens* (C. Agardh) Falkenberg, en 7 y 16, y *Ulvaria obscura* (Kützting) Gayral, en 5.

rollo se han tomado los valores medios de todas las variables medidas en el conjunto de individuos pertenecientes a cada clase (Tabla 1). Los ejemplares de clase 1 (<1 g en peso húmedo) (Fig. 1a), como puede verse son de lámina entera y con nervio medio solo definido en la base de la lámina, análogos a los considerados por Castric-Fey & al. (1999a) como juveniles; los de la clase 2 (entre 1 y 5 g) (Fig. 1b) son también de lámina entera o algo lobulada en el tercio inferior y con nervio medio solo claramente definido en su mitad basal; la clase 3 (entre 5 y 10 g) (Fig. 1c) incluye ejemplares más o menos profundamente lobulados en su mitad inferior y con nítido nervio medio en toda la lámina; en la clase 4 (entre 10 y 50 g) (Fig. 1d) se incluyen ejemplares ya claramente pinnatífidos en todo su contorno y que empiezan a manifestar el desarrollo de los futuros esporófilos; la clase 5 (entre 50 y 100 g) (Fig. 1e) se corresponde con los ejemplares que ya muestran claramente el desarrollo de los citados esporófilos y, por último, la clase 6 (Fig. 1f), comprende aquellos ejemplares de más de 100 g de peso, que están llegando a su máximo desarrollo vegetativo y que, desde el punto de vista reproductivo, están maduros y listos para empezar a liberar esporas. Aunque no se hicieron inventarios después de mayo, sí que hemos podido observar durante varios años que una vez alcanzada la madurez las láminas de los ejemplares empiezan a degradarse apicalmente a la vez que concentran sus energías en el desarrollo y maduración de los esporófilos, hasta acabar desapareciendo casi totalmente en los meses de verano, época en que esta especie se refugia en el infralitoral a mayor profundidad (hasta 25m), donde se pueden encontrar esporófitos durante todo el año (Cremades & al., 1998).

Los máximos valores de talla y peso húmedo entre todos los ejemplares intermareales analizados son de 234 cm y 509 g, respectivamente; aunque en cultivos industriales se han llegado a obtener ejemplares de talla algo menor pero de más de 1300 g de peso (Fig. 4i). Todo parece indicar que las condiciones oceanográficas de las rías gallegas (Fraga & Margalef, 1979; Fraga & al., 1982) son idóneas para el desarrollo de esta laminaral que, además, parece manifestar bastante amplitud ecológica.

En los esporófitos de *U. pinnatifida* clásicamente han sido reconocidas dos formas bien diferenciadas: la f. *pinnatifida* (impropiamente llamada f. *typica*), de estipe corto, nervio medio ancho, divisiones de la lámina largas y profundas y esporófilo confluyente con ella, y la f. *distans* Miyabe & Okamura, de estipe largo, nervio medio estrecho, divisiones de la lámina cortas y poco profundas y esporófilos confinados a la base de la planta. Una tercera forma, *U. pinnatifida* f. *naruten-*

sis Yendo, según Okamura (1915) debe ser considerada como un caso extremo de la f. *pinnatifida* caracterizado por su estipe aún más corto, esporófilos menos plegados, más confluentes con la lámina y que además producen proliferaciones estériles marginales en forma de lígula. En los ejemplares intermareales estudiados por nosotros en el noroeste peninsular también encontramos morfologías extremas (Fig. 4c, d) que podrían asignarse tanto a la f. *pinnatifida* como a la f. *distans*; e, incluso, ejemplares que presentan mezcla de caracteres de ambas formas.

Según Saito (1972), estas formas de *U. pinnatifida* deben tener base genética; pero los caracteres que las definen parece ser que también se ven muy influenciados por las condiciones ambientales, tanto que incluso puede revertir una forma en la otra y viceversa (Saito, 1972; Kito & al., 1981; Taniguchi & al., 1981; Stuart & al., 1999). Diversos estudios en las costas asiáticas (Taniguchi & al., 1981, Sohn, 1984) confirman la influencia de las condiciones ecológicas en la morfología de los esporófitos de *U. pinnatifida*, y en particular de la mayor o menor longitud del estipe según el régimen hidrodinámico o el efecto de sombreo; efecto este último que nosotros hemos podido observar con mucha claridad en los cultivos en mar que de esta especie estamos desarrollando con industriales del sector. Así, en las cuerdas de cultivo vertical, mientras que los esporófitos que se desarrollan cerca de superficie tienen corto estipe (Fig. 4i), por el efecto de autosombreo, los esporófitos que viven a mayor profundidad lo tienen muy largo para ubicar su lámina en zonas periféricas más iluminadas. Sin embargo, Sohn (1984) vuelve también a indicar que los factores ambientales no son necesariamente los únicos responsables de las diferencias entre ambas formas. Si tenemos en cuenta las tablas dadas por Kito & al. (1981), Hara & Akiyama (1985) y Lee & Sohn (1993), los descendientes de las dos formas criados experimentalmente bajo unas mismas condiciones siguen manifestando diferencias significativas en distintos parámetros biométricos. Otras observaciones que reforzarían la base genética de esta variabilidad morfológica son las de Hay & Villouta (1993) en las costas de Nueva Zelanda, donde observan marcadas diferencias entre ejemplares aún muy jóvenes; o las de Castric-Fey & al. (1999a) en la Bretaña francesa, que en una misma población encuentran un conjunto de ejemplares de 20-22 cm de longitud (que suponen de la misma edad) con dos morfologías claramente diferenciadas: unos de láminas prácticamente enteras, de color marrón oscuro, con nervio medio débil y largo estipe; los otros de color más amarillento, lóbulos bien marcados, pronunciado nervio medio y corto estipe.

Otras observaciones al respecto de la variabilidad morfológica de esta especie también resaltan la probable influencia de la época del año, al menos en las regiones que muestran clara estacionalidad. Así Castric-Fey & al. (1999b) observan que en Bretaña la f. *pinnatifida* domina en otoño y la f. *distans* lo hace en invierno y verano; pudiendo encontrar en primavera individuos que resumen todo el gradiente de variación morfológica de la especie. Esta observación les sugiere la hipótesis de que en ambos morfotipos puede tener también notable influencia la variabilidad estacional de la tasa de crecimiento de los distintos tejidos (principalmente variaciones cualitativas y cuantitativas de luz y temperatura) sobre poblaciones con ejemplares en distinto grado de desarrollo. Según Akiyama (1965), el morfotipo *distans* presumiblemente muestra una mejor adaptación a las bajas temperaturas e intensidades lumínicas, siendo ésta la razón de que domine o colonice con preferencia las costas más frías y batidas del norte de Japón. Esto estaría en consonancia con la dominancia de dicho morfotipo en el invierno bretón; pero no explicaría la abundancia de esta forma también en verano, si bien Akiyama (1965) añade que, aunque adaptada al invierno, puede tolerar mayores dosis de iluminación y temperatura. Esta hipótesis de las variaciones estacionales en la tasa de crecimiento del estipe y de la lámina la demostraron Stuart & al. (1999) en las costas de Nueva Zelanda, autores que destacan que este hecho tiene importantes consecuencias en las variaciones morfológicas observadas, tanto es así que no se sienten capacitados para decir con claridad qué forma existe en Nueva Zelanda, ya que ejemplares análogos a una u otra aparecen en distintas épocas del año.

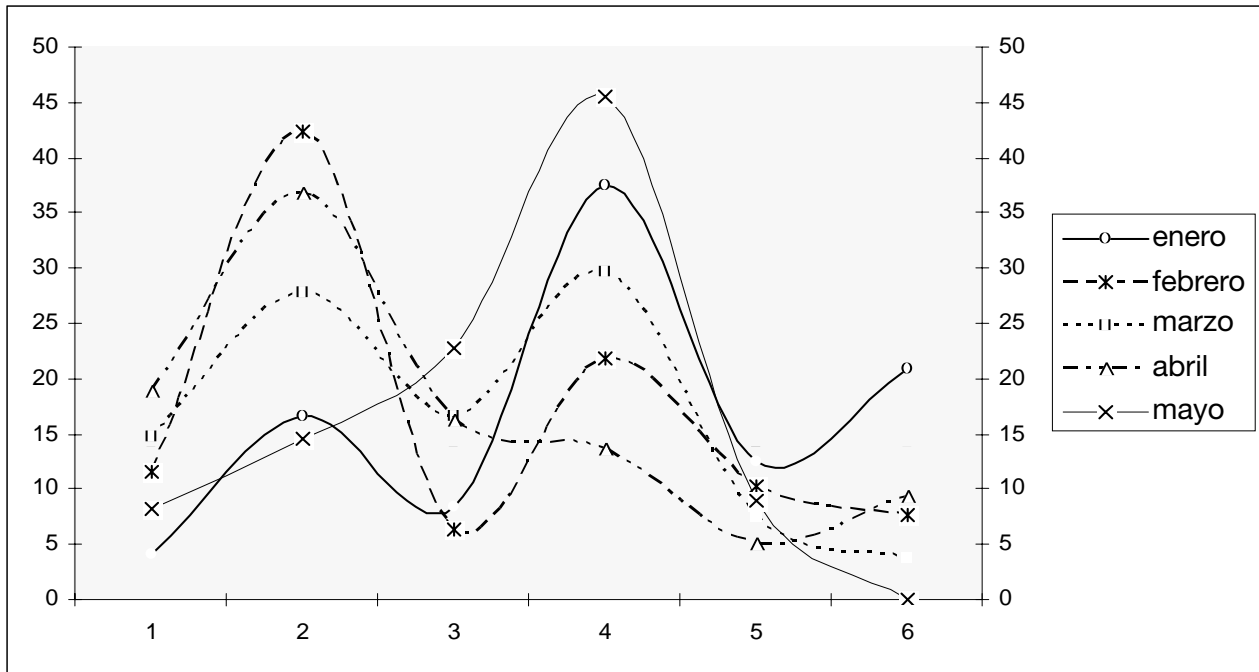
Nuestras observaciones, tanto de las poblaciones intermareales de esta especie como sobre las numerosas experiencias realizadas en el cultivo industrial de la misma, nos hacen plantear una tercera hipótesis que, de confirmarse experimentalmente, daría una explicación coherente a la mayoría de las observaciones anteriores. Dicha hipótesis se fundamenta en que *U. pinnatifida*, como especie típicamente oportunista, debe presentar una gran diversidad genética intrínseca y que es el ambiente, en sus variaciones espacio-temporales, el que puede acabar seleccionando y, a su vez, modelando los esporófitos mejor adaptados a cada condición. Esto explicaría especialmente bien las curiosas observaciones tanto de Hay & Villouta (1993) como de Castric-Fey & al. (1999a) con respecto a esa notable variabilidad morfológica que observan entre los jóvenes reclutas; variabilidad que se va perdiendo a medida que aumenta la talla y se produce el autoclareao de la comunidad, supuestamente a costa

de los peor adaptados a las condiciones ambientales concretas que les tocó vivir. En nuestras experiencias de cultivo industrial, donde el autoclareao es muy notable por la gran densidad de siembra, también hemos podido constatar una marcada disminución de la variabilidad morfológica en el curso del desarrollo.

Períodos de reclutamiento y estructura de las poblaciones

Como se puede observar tanto en la Fig. 2a como en la Tabla 2, prácticamente en todos los inventarios realizados se han encontrado individuos de las seis distintas clases de peso, notándose también una tendencia a la aparición de curvas de distribución de porcentajes de clases claramente bimodales. El análisis de estas mismas curvas viene a indicar también que el esporófito de *U. pinnatifida* en el intermareal de Galicia y en el período estudiado presenta un reclutamiento más o menos continuo, pero con dos etapas de fuerte incremento. La primera se corresponde con los reclutas que surgen como consecuencia del estímulo que supone el enfriamiento de las aguas y acortamiento de los días que acontece a finales de verano, único período en el que el litoral inferior de la costa gallega es claramente hostil para los esporófitos de esta especie, por lo que desaparecen en su totalidad. La segunda etapa se corresponde con los principios del invierno, momento en que las aguas están más frías y el fotoperíodo, aunque tímidamente, ya empieza a crecer. Los primeros reclutas son los responsables de que en los inventarios realizados en enero, tras cuatro meses de crecimiento, dominen los ejemplares de las clases superiores, porque la nueva oleada de reclutas del invierno, aunque ya está presente, pasa mayoritariamente inadvertida por su pequeño tamaño. A partir de febrero, y hasta el mes de abril, esta segunda oleada de reclutas empieza a ser cada vez más evidente, pasando entonces a incrementarse mucho los porcentajes de las clases inferiores en detrimento de las superiores. Finalmente, en mayo, vuelven a disminuir las clases inferiores porque apenas se nutren de nuevos reclutas y los que a ellas pertenecían han experimentado su lógico crecimiento.

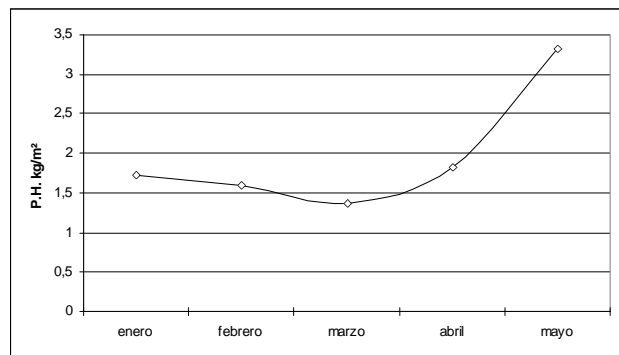
Si tenemos también en consideración la evolución del número de individuos (Fig. 2b), vemos que ambas fases de reclutamiento no son igualmente intensas. El primer incremento, más moderado, ocurre entre enero y marzo y se corresponde mayoritariamente con los individuos del primer reclutamiento; mientras que el siguiente incremento, mucho más intenso, ocurre desde el mes de marzo hasta, al menos, el final de la experiencia (mayo), y se corresponde con la proliferación de los ejemplares del segundo reclutamiento. Los



a



b



c

Fig. 2. a, porcentajes medios mensuales de esporófitos de *Undaria pinnatifida* de las distintas clases de peso (1-6) en los inventarios realizados entre enero y mayo; b, evolución mensual del número medio de individuos por inventario; c, evolución mensual de la biomasa media en peso húmedo (P.H.) de las superficies inventariadas (kg/m²).

valores de biomasa (Fig. 2c) evolucionan de una manera algo distinta al número de individuos, ya que, antes de incrementarse con claridad, muestran un ligero descenso consecuencia, por un lado, de la erosión o pérdida en este período de los individuos senescentes de la primera generación y, por otro, de no haber llegado aún los del segundo reclutamiento a las clases de tallas más pesadas. El máximo de peso húmedo por m² registrado fue de 5,39 kg, obviamente en el mes de mayo, con un valor medio para dicho mes de 3,33 kg.

La capacidad de *U. pinnatifida* de tener varios periodos de reclutamiento de ejemplares se debe al he-

cho, presente en otras especies oportunistas, de tener una fase gametofítica muy longeva y resistente, que puede mantenerse en estado de latencia largos periodos de tiempo (hasta dos años) a la espera de reproducirse (Hay, 1990). Por otro lado, está más que demostrado que estos gametófitos se ven estimulados tanto en crecimiento como en maduración sexual por las variaciones estacionales de temperatura e irradiancia lumínica (Morita & al., 2003; Choi & al., 2005), lo que hace pensar que, según dónde se encuentren, su cronología del desarrollo y maduración sea distinta. Esto podría dar una explicación a la distinta intensidad nu-

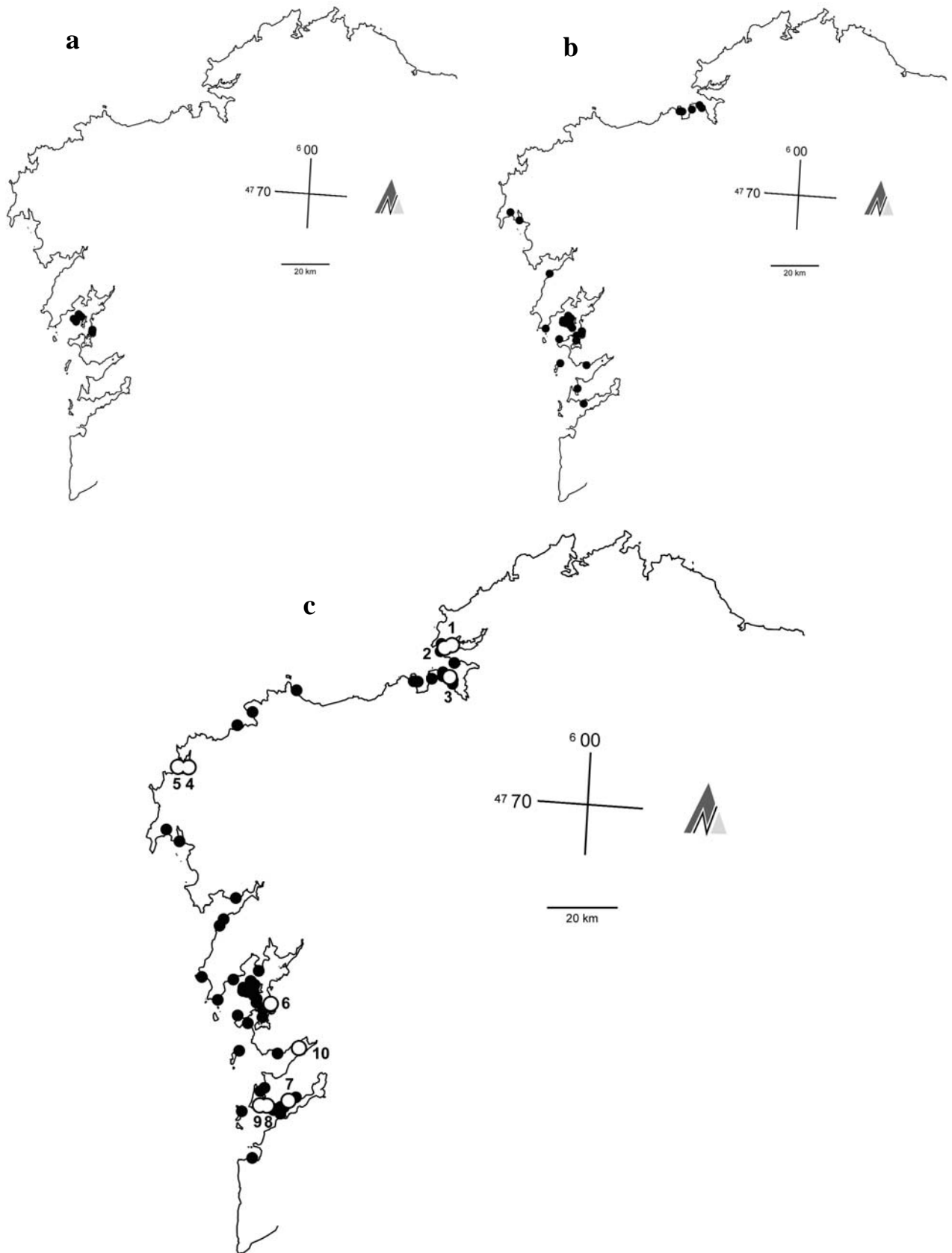


Fig. 3. Distribución de *Undaria pinnatifida* en Galicia: **a**, poblaciones localizadas entre 1988 y 1994; **b**, poblaciones localizadas hasta el año 2000; **c**, distribución actual de las poblaciones conocidas. En círculos blancos se representa la ubicación y número de las poblaciones que se han estudiado (Tabla 2).

mérica observada en las dos fases principales de reclutamiento. La primera, la del final del verano, es menor porque probablemente sea el resultado del despertar de aquellos gametófitos que se encuentran en las zonas más ocultas y sombrías del intermareal, las primeras que tras el verano entran en las condiciones ambientales adecuadas para ello. Más adelante es el litoral en general el que presenta las condiciones idóneas, siendo entonces el crecimiento y maduración de los gametófitos más regular y masivo, de ahí la mayor importancia y duración de este segundo reclutamiento.

La existencia de un mayor o menor número de períodos de reclutamiento depende en último término, como estamos viendo, de las condiciones ambientales, y muy especialmente de las cifras de oscilación térmica anual del agua marina. Este modelo de dos reclutamientos principales a lo largo del año y la subsiguiente coexistencia de ejemplares de al menos dos generaciones muy diferentes que ocurre en Galicia es semejante al observado para otros lugares con oscilaciones térmicas del agua del mar muy análogas. Así Castric-Fey (1999b) reconocen en la costa de St. Malo (bretaña francesa) y durante dos años consecutivos de estudio de unas poblaciones infralitorales de *U. pinnatifida*, dos claros incrementos anuales en el reclutamiento: uno breve de otoño y otro más sostenido de primavera-verano. Estos dos reclutamientos y la longevidad del esporófito hacen que tanto en Galicia como en la breña francesa podamos encontrar a lo largo del año ejemplares de *U. pinnatifida* en casi todos los estadios de desarrollo, excepto en un corto período de tiempo, bien entrado el verano, cuando las aguas están más calientes y los esporófitos intermareales de esta especie pueden llegar a desaparecer casi en su totalidad.

En otras condiciones ambientales el número e intensidad de los períodos de reclutamiento se puede modificar mucho. Así en Nueva Zelanda se da el caso de que las poblaciones pueden tener esporófitos de varios reclutamientos que se superponen porque la pequeña oscilación térmica anual del mar presente en esta parte del mundo no actúa de limitante (Hay & Luckens, 1987; Hay & Villouta, 1993). Esto contrasta con lo que sucede en Japón, lugar de origen de *U. pinnatifida*, donde la temperatura del mar es de una gran amplitud térmica, de 0 a 27° C (Funahashi, 1973) y donde sólo se reconoce un único e intenso período de reclutamiento (Hay & Luckens, 1987).

Tipos de costa, altura litoral y comunidades en las que se integra

Como sucede con el resto de las laminariales presentes en Galicia, *U. pinnatifida* aparece a partir del

horizonte litoral medio-inferior, alcanzando normalmente su mayor desarrollo en el litoral inferior y, sobre todo, los primeros tramos del infralitoral, donde puede llegar hasta los 25 m de profundidad. Por su forma y consistencia es una especie muy bien adaptada a condiciones de alta hidrodinámica, lo que le permite resistir el fuerte mar del invierno –época en que experimenta su mayor tasa de crecimiento y vigor–, en localidades más o menos expuestas a la acción del oleaje, particularmente en las costas catalogadas por Cremades & al. (2004) como “costas semiprotegidas” y “costas semiexpuestas”, que se corresponden principalmente con las zonas medias y externas de las rías o tramos de mar abierto con algún tipo de protección. Por otra parte, los esporófitos de *U. pinnatifida* necesitan salinidades mayores de 27g/l para su desarrollo, lo que limita su presencia en el interior de los estuarios (Sanderson & Barret, 1989). Es además típicamente esciófila, de ahí que se desarrolle sin problema durante los meses invernales (Boudouresque & al., 1985).

U. pinnatifida es una especie propia de sustratos rocosos, pero que puede colonizar incluso los fondos de maërl y cascajo, o aparecer también como epibionte sobre diversos invertebrados marinos: moluscos bivalvos, crustáceos cirrípedos (balánidos), ascidias, etc. Es además una especie que se desarrolla especialmente bien sobre sustratos artificiales como hormigón, metal, madera, cristal, polímeros plásticos, pinturas, gomas, etc.; y tampoco tiene inconveniente en colonizar estructuras flotantes no sometidas a la oscilación mareal: pantalanes, cascos de embarcaciones, boyas, cuerdas o instalaciones flotantes de acuicultura, como viveros de moluscos o jaulas de peces; apareciendo en todas estas estructuras justo por debajo de la línea de flotación.

Como puede observarse en la Tabla 2, las formaciones bentónicas intermareales en las que se integra *U. pinnatifida* tienen en las costas más protegidas y por ello con frecuente sedimentación arenosa un estrato basal dominado por especies cespitosas propias de estos ambientes, principalmente *Boergeseniella thuyoides* y *Chondracanthus* spp. En costas más expuestas y rocosas el estrato basal está dominado por coralináceas articuladas o incrustantes como *Corallina elongata* y *Lithophyllum incrustans*. En este estrato basal *Ulva rigida* es la especie más frecuente, aunque su recubrimiento normalmente es bajo. En cuanto al estrato superior, en todos los inventarios realizados, aparte de los esporófitos de *U. pinnatifida*, aparecen también otras especies de la misma estrategia oportunista o marcado desarrollo estacional, como la también alóctona *Sargassum muticum* y, en menor medida, *Saccorhiza polyschides* o *Himanthalia elongata* (Fig. 4a). Las al-

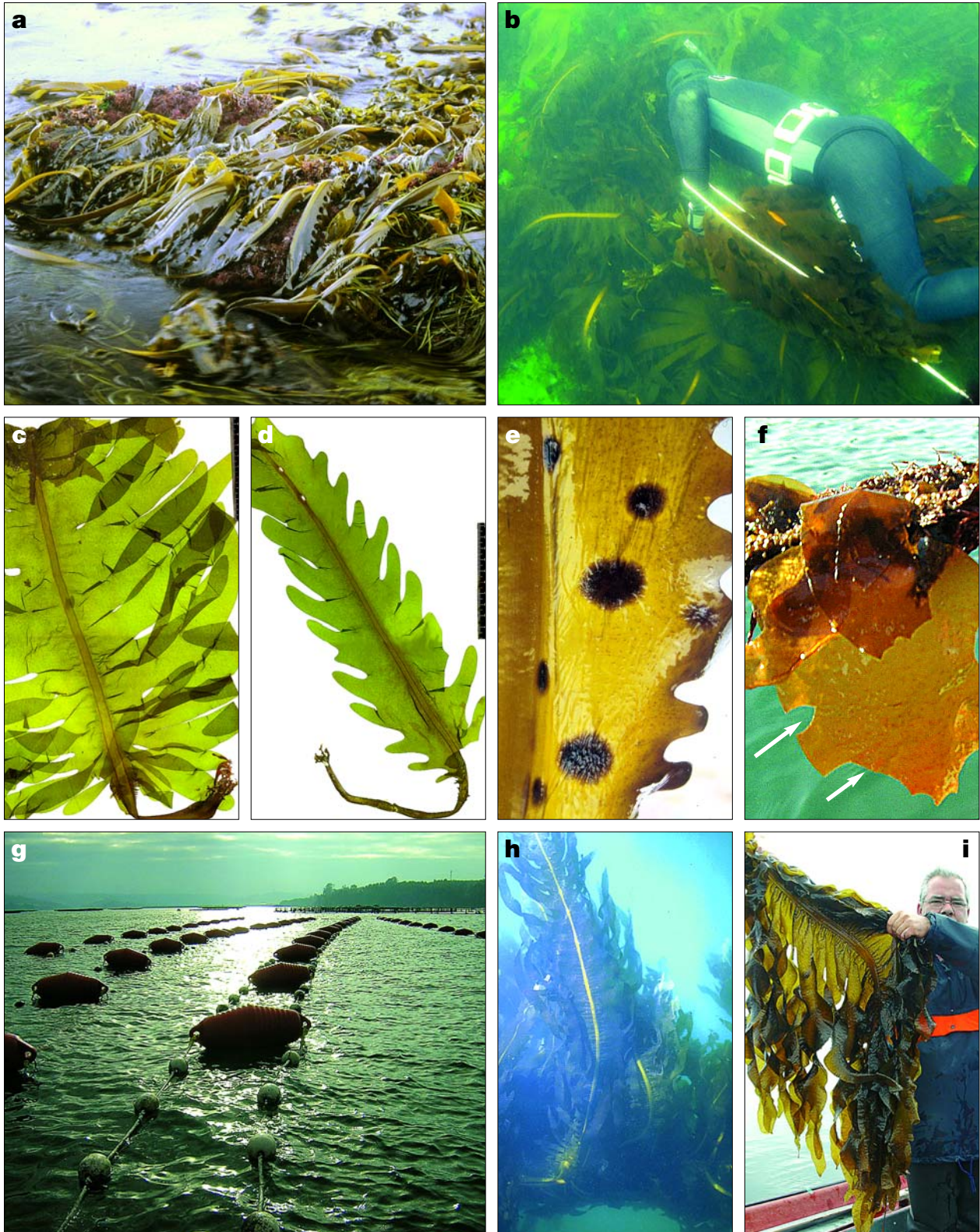


Fig. 4. *Undaria pinnatifida* en las costas de Galicia: **a**, población intermareal junto con *Saccorhiza polyschides* (cabo Cee, A Coruña); **b**, buceador autónomo recolectando ejemplares para su comercialización en una población infralitoral de la ría de Ares y Betanzos (A Coruña); **c, d**, esporófitos de morfologías extremas pertenecientes a la clase 4 (escala 10 cm); **e**, colonias circulares del alga parásita *Laminariocolax aecidioides* sobre la lámina de un ejemplar; **f**, cuerda de cultivo con jóvenes esporófitos con grandes mordiscos producidos por peces; **g**, aspecto de un campo de cultivo industrial de esta especie en la ría de Ares y Betanzos (A Coruña); **h**, cuerda de cultivo bajo el agua (1 m de profundidad); **i**, uno de los mejores ejemplares en el momento de la recolección.

gas perennes del estrato erguido propias de estos niveles litorales y grados de exposición al oleaje, como *Bifurcaria bifurcata*, *Gigartina pistillata*, *Chondrus crispus*, *Gelidium spinosum* y especies de *Cystoseira*, son siempre escasas porque se trata de nichos ecológicos que de manera natural carecen de ellas o porque presentan algún grado de alteración que justifica su pérdida. Aunque para este trabajo no han sido realizados *ex profeso* inventarios fitosociológicos en el infralitoral, se ha podido observar que en esta zona *U. pinnatifida* se integra como especie acompañante en los bosques de las diversas laminariales de sustratos duros que se suceden en profundidad: *Saccorhiza polyschides*, *Laminaria ochroleuca* y *L. hyperborea*; así como también sobre sustratos más arenosos junto con *L. saccharina* o en praderas de *Cystoseira baccata*. Igualmente es capaz de colonizar los fondos de maërl o cascajo (Tabla 2, inv. n.º 22, gentileza de I. Bárbara & V. Peña).

Epibiontes, depredadores y parásitos

Undaria pinnatifida es una especie que mientras se encuentra en fase de crecimiento intenso apenas manifiesta procesos de epifitismo; sin embargo, cuando ralentiza su crecimiento vegetativo porque empieza a emplear los recursos en el desarrollo de los esporófilos, la lámina, en su descomposición basípeta, empieza a ser invadida apicalmente por diversos hidrozoos epibiontes y colonias de anfípodos, estos últimos además son los responsables de la presencia de pequeñas y numerosas perforaciones.

Los fenómenos de ramoneo por peces son poco frecuentes pero han podido ser observados sobre ejemplares que estaban siendo cultivados. Los peces que parecen consumirla a grandes mordiscos y de manera preferente cuando aún es joven (Fig. 4f) son las salpas y bogas (*Boops* spp.), especies que se desplazan en bancos y pueden ocasionar grandes pérdidas en estos cultivos.

Un alga parda parásita que también ha sido observada sobre esta especie es *Laminariocolax aecidioides* (Rosenvinge) Burkhardt & Peters (Fig. 4e), que si bien no ha sido hallada en los inventarios realizados para este trabajo, sí lo fue por primera vez para Galicia y para la Península Ibérica por Veiga & al. (1997) en una población infralitoral de la ría de Arousa (Pontevedra), y posteriormente fue señalada por Bárbara & al. (2002) en una población intermareal en la ría de Corcubión (A Coruña).

Mecanismos de introducción, establecimiento y expansión local

Mientras que los mecanismos de dispersión natural son fundamentales para el establecimiento, persistencia y dispersión local (Sinner & al., 2000), parece que

no hay duda en afirmar que los principales responsables de la introducción de *U. pinnatifida* en nuevos y distantes territorios son los vectores antrópicos como las embarcaciones, las prácticas acuícolas y las introducciones deliberadas (Fletcher & Manfredi, 1995; Forrest & al., 2000). Es muy frecuente que los cascos de las embarcaciones lleven adheridos esporófitos que pueden liberar esporas en otros lugares (Campbell & Burrige, 1998). Este último sistema provocó la introducción de esta especie en algunas localidades de las Islas Británicas a través de pequeños barcos de recreo procedentes de St. Malo, localidad de la Bretaña Francesa donde estaba siendo sometida a explotación industrial mediante cultivo en el mar (Fletcher & Manfredi, 1995); o en Asturias, donde barcos de recreo procedentes de Francia con gametófitos adheridos a los cascos pasan el invierno y primavera en puertos españoles (Salinas & al., 1996). Por otra parte se ha comprobado que los pequeños gametófitos de esta especie son capaces de soportar largos períodos (más de 4 semanas) adheridos a los cascos de barcos que hacen navegaciones transoceánicas; incluso después de la emersión del casco del barco y posterior limpieza con agua a presión se pueden encontrar tanto gametófitos como pequeñas plántulas aún viables en pequeñas grietas de la madera o zonas corroídas del casco (Hay, 1990). La pesca es otro de los vectores importantes; sobre todo el trasiego de artes de pesca (redes, boyas, cabos, etc.), donde pueden ir gametófitos o esporófitos (Piriz & Casas, 2001). De todas formas, la acuicultura parece ser, a nivel mundial, el principal factor antrópico de dispersión de esta especie por todos los mares. Ya sea de forma fortuita o descuidada en las importaciones de ostras y otros moluscos (Pérez & al., 1981; Boudouresque & al., 1985; Grizel & Heral, 1991; Verlaque, 1994), o de manera intencionada para posteriores cultivos, como sucedió en el Atlántico europeo, donde fue introducida voluntariamente en 1983 por el IFREMER para realizar experiencias de cultivo en la Bretaña francesa (Pérez & al., 1984).

Como en cualquier otra macroalga alóctona, aparte del inóculo inicial, la consolidación del mismo y generación de nuevas poblaciones está condicionada en primer término por sus límites de tolerancia fisiológica a los valores de parámetros ambientales abióticos como temperatura, salinidad, intensidad y régimen lumínico, oscilación mareal, corrientes y grado de exposición al oleaje de su nueva ubicación. Asimismo, ha de salir airosa en la lucha contra otras especies por ocupar un nicho ecológico, tendrá que disponer de los necesarios nutrientes y deberá soportar los procesos de epifitismo, parasitismo y posible predación por herbívoros (Sanderson & Barret, 1989).

Una vez en su nuevo territorio los esporófitos de *Undaria pinnatifida* son capaces de producir hasta un millón de zoosporas por gramo de tejido maduro fértil y día (Saito, 1975), de las que el 90% son viables los primeros cinco días y algunas pueden seguir siéndolo después de 14 días (Forrest & al., 2000). Estas esporas, observadas en condiciones de laboratorio, tienen además periodos de movilidad de hasta 5-6 horas (Hay & Luckens, 1987) y a unas velocidades de 3-8 milímetros por segundo (Suto, 1950). A pesar de estos caracteres reproductivos que presagiarían una rápida expansión en territorios vírgenes, los experimentos de dispersión natural de esta especie hechos por Forrest & al. (2000) en Nueva Zelanda demuestran que, generación tras generación, los nuevos esporófitos no se distancian de sus progenitores más de 10 m. En Argentina se han hechos seguimientos análogos: a los dos años de la introducción se hallaron esporófitos alejados hasta 200 m de la colonia inicial; a los cinco años, a 4,6 km, y a los siete años, tan sólo hasta 22 km (Piriz & Casas, 2001). Estos recientes trabajos han apoyado experimentalmente las observaciones acerca de la pequeña capacidad primaria de dispersión de esta especie realizadas por Suto (1950) y Arakawa & Morinaga (1994); lo que también coincide con lo visto en otras laminariales y algas afines (Hoffman & Camus, 1989; Santelices, 1990; Reed & al., 1992). Un proceso de dispersión natural secundario que podría ser la causa de la aparición de nuevos focos lejanos son las arribazones a las playas de esporófitos maduros arrancados por los temporales o que proceden de la limpieza de barcos o instalaciones acuícolas y que han viajado con las corrientes marinas. En esas playas, las algas sufren una desecación parcial en la bajamar seguida de la humectación con la pleamar, siendo esto un fuerte estímulo para la liberación de zoosporas que colonizarán las rocas cercanas (Saito, 1975; Piriz & Casas, 2001).

Introducción y expansión en aguas de Galicia

Undaria pinnatifida se encontró por primera vez en las costas peninsulares en 1988 en el litoral de Galicia, formando parte de las especies del "fouling" de los viveros de mejillón de la localidad de O Grove, en la ría de Arousa (Cremades, 1995). Analizando la cronología de aparición de esta especie en aguas gallegas podemos definir tres períodos bien diferenciados. El primer período, de 1988 a 1994 (Fig. 3a), se corresponde con su expansión en la ría de Arousa. Un segundo período, hasta el año 2000 (Fig. 3b), podríamos catalogarlo como de generalización en esta ría e introducción en la mayoría de las restantes: Vigo, Pontevedra, Muros-Noia, Corcubión-Finisterre, Coruña y Ares-Betan-

zos. En el último período, del 2001 a la actualidad (Fig. 3c), se generaliza su distribución en las localidades donde ya había sido encontrada y aparece en nuevos lugares como el puerto de Bayona, ría de Camariñas, ría de Corme y Laxe y ría de Ferrol, donde tiene su actual límite norte de distribución. Con los datos de que disponemos podemos decir que la velocidad de expansión natural de *U. pinnatifida* en Galicia fue de 4 km en 2,5 años desde la playa Cariño al castillo San Felipe en la ría de Ferrol (1,7 km/año), de 4,2 km en 8 años desde el puerto de Lorbé a Carnoedo en la ría de Ares-Betanzos (0,5 km/año) y de 5,1 km en 7 años desde la punta Borneira a la punta Greixiña en la ría de Vigo (0,7 km/año); es decir, del orden de 0,5-1,5 km/año, magnitud –como ya hemos visto–, similar a la señalada por Piriz & Casas (2001) en las costas argentinas. Todo lo dicho pone en evidencia la lentitud de expansión y falta de agresividad de las poblaciones de esta especie alóctona frente a las autóctonas, sobre todo si la comparamos con otras especies invasoras presentes en Galicia, en especial *Sargassum muticum*, capaz de colonizar 2000 km de la costa oeste de EE.UU. en tan sólo 20 años (Norton, 1974).

Si tenemos en cuenta todo lo dicho con respecto a los mecanismos y dinámica de introducción y dispersión de esta especie en nuestras costas no parece probable que su expansión por Galicia, tan a saltos, tanto en el tiempo como en el espacio, sea únicamente debida a un proceso de dispersión natural, sino más parece el resultado de introducciones sucesivas de origen principalmente antrópico. Estas nuevas introducciones desde lugares más o menos lejanos han podido ser debidas al tráfico marítimo o a las importaciones y traslocaciones biológicas no controladas –foráneas o no–, ya que los lugares donde aparece son siempre puertos de mucho tráfico marítimo o distintas instalaciones de acuicultura y su entorno. Una buena prueba que refuerza la hipótesis de un fenómeno de introducción múltiple es que los estudios realizados mediante técnicas moleculares en seis poblaciones de *U. pinnatifida* de otras tantas localidades gallegas concluyen que todas ellas están muy distanciadas genéticamente, por lo que deben proceder de distintos inóculos (Nieto, 2001).

Dos nuevos e importantes vectores de dispersión observados por nosotros en Galicia son, por un lado, los vertidos en zonas vírgenes de aguas de depuración de bivalvos y, por otro, las labores del cultivo de mejillón. En las aguas de depuración que se vierten al mar pueden encontrarse tanto gametófitos como pequeños embriones procedentes del "fouling" de los moluscos que están siendo saneados. Estas depuradoras normalmente trabajan con productos de su zona, pero

también es frecuente que se amorticen las instalaciones depurando productos procedentes de localidades más o menos lejanas, incluso de otros países. Hemos podido observar en repetidas ocasiones cómo las nuevas poblaciones de diversas especies alóctonas aparecen claramente asociadas a estos vertidos. Las labores del cultivo de mejillón también tienen su importancia, en particular el desdoble, la tareas de limpieza de las algas que aparecen en los primeros tramos de las cuerdas, la cosecha y limpieza previa de la producción y, especialmente, las prácticas de reubicación de moluscos de unas zonas a otras, a veces incluso entre rías.

A pesar de llevar *U. pinnatifida* casi veinte años en las costas de Galicia, en muchos tramos de su costa donde podría establecerse todavía no está presente porque aún no ha llegado hasta ella de manera natural, una prueba irrefutable de su escasa agresividad. Este es el caso de la costa norte de Galicia, donde su ausencia se debe sin duda a la falta de vectores de dispersión antrópicos eficaces, principalmente grandes puertos deportivos o comerciales así como depuradoras e instalaciones acuícolas que trabajen, al menos ocasionalmente, con material biológico procedente de zonas de riesgo.

Impacto ambiental y perspectivas de futuro

La introducción de especies no indígenas en ecosistemas marinos es considerada como una potencial amenaza a la diversidad biológica y estructura de los hábitats (Carlton, 1999). Dado que los factores abióticos de las costas de Galicia no son limitantes, *U. pinnatifida* debe ser competitiva frente a las algas presentes en el medio en el que se introduce para poder establecerse, y a este respecto cuenta con determinadas ventajas biológicas propias de las especies invasoras frente a las otras laminariales autóctonas con las que podría competir. *U. pinnatifida* a este respecto es capaz de colonizar rápidamente sustratos recientemente alterados o nuevos; además sus gametófitos pueden producir dos o más generaciones de esporófitos al año y, por otra parte, es una especie propensa a colonizar objetos flotantes o suspendidos (Hay, 1990). Todas estas características son grandes ventajas para colonizar especialmente los ambientes más o menos alterados por intervenciones humanas o la presencia de sus infraestructuras, ya que en comunidades nativas no alteradas *U. pinnatifida* solo es capaz de aparecer en forma de individuos aislados (Sanderson & Barret, 1989).

Por la época de aparición y fugaz desarrollo del esporófito de *U. pinnatifida* no parece que pueda competir con las grandes algas perennes (fanerofíceas o hemifanerofíceas) naturalmente presentes en los ni-

chos ecológicos que puede colonizar, principalmente las diversas especies de *Laminaria* y *Cystoseira*, por lo tanto, su impacto sobre las poblaciones de estas especies es escaso o nulo; de hecho no está documentado. Lo que sí puede ocurrir en cierta medida es que compita con otras especies o fases de especies también con desarrollo estacional, como es el caso de *Saccorbiza polyschides*, otra laminarial autóctona, muy cercana filogenéticamente, y que domina en primavera y verano en el horizonte litoral inferior y primeros metros del infralitoral de localidades relativamente expuestas a la acción del oleaje. Los esporófitos de *S. polyschides* pueden verse algo retardados en su aparición o disminuidos en su densidad por estar su nicho ecológico ocupado temprana y temporalmente por los de *U. pinnatifida*. Por otra parte, Voisin & al. (2005), en un interesante estudio genético de las poblaciones de esta especie a nivel mundial, revelan la importante conclusión de que en las poblaciones europeas sólo parecen estar presentes cepas seleccionadas de *U. pinnatifida* escapadas de los cultivos industriales asiáticos y que, por su origen, estarían adaptadas a colonizar con preferencia sustratos artificiales, como por ejemplo pantanones, flotadores, cabos, redes o cascos de embarcaciones; siendo en contrapartida cepas poco competitivas en el medio natural. Su comportamiento sería el de una "mala hierba" tal como la define Fletcher & Manfredi (1995), muy hábil para colonizar rápidamente hábitats nuevos o perturbados y estructuras artificiales de todo tipo. Nosotros también hemos podido comprobar que *U. pinnatifida* es muy poco competitiva cuando su posible nicho se encuentra ocupado, incluso por especies estacionales como ella. Así por ejemplo, en una localidad de la ría de Ferrol (Tabla 2, loc. n.º 2) las poblaciones de *U. pinnatifida*, que están en los primeros pasos de colonización, aparecen relegadas a nichos ecológicos vacíos. La colonia principal se concentra alrededor de una depuradora acuícola y está claramente desplazada hacia el horizonte litoral medio por densas poblaciones de *Saccorbiza polyschides* que la excluyen de los horizontes inferiores que le serían más propios. Incluso en los cultivos industriales cuya fase de mar estamos experimentando desde hace unos años (Pérez-Cirera & al., 1997; Cremades & al., 1997), cuando la siembra no es buena y el cultivo tiene fallos, estos claros se colonizan muy rápidamente por *S. polyschides*, especie que, con su espectacular desarrollo, acaba ganando la batalla. Todas estas observaciones corroboran las de Sanderson & Barret (1989) y Valentine & Johnson (2003), autores que indican que para la masiva aparición de esta especie en Tasmania parece ser necesaria previamente alguna perturbación del medio que reduzca el

dosel de algas nativas, ya que cuando éste es denso y estable sólo aparece en forma de individuos aislados. Asimismo, estos datos concuerdan con el estudio experimental de Floc'h & al. (1996), realizado en la Bretaña Francesa, que demuestra que las laminariales locales son competitivamente resistentes a la colonización por esta alóctona. Resultados similares se pueden encontrar en el estudio de Castric-Fey & al. (1993), también en las costas bretonas, en el que concluye que las relaciones con la flora autóctona no son agresivas y que esta especie no causa mayores problemas ambientales. Este punto de vista tan optimista, según Fletcher & Manfredi (1995), también puede ser una influencia de los intereses económicos generados por expectativas industriales de explotación de este nuevo recurso para occidente.

No debemos dejar de indicar que algunos investigadores en otras partes del mundo sostienen que una consecuencia de la aparición como especie alóctona de *U. pinnatifida* es la pérdida de biodiversidad de las comunidades en que se integra. Así lo indican los estudios de Walker & Kendrick (1998) en Australia, Sanderson & Barret (1989) en Tasmania y Casas & al. (2004) en Argentina. Sin embargo, esta opinión no es general y, por ejemplo, los estudios realizados también en Nueva Zelanda por Forrest & Taylor (2002) concluyen que esta especie no ocasiona un impacto ecológico significativo y que los resultados preliminares de otro estudio aún en preparación sugieren que no hay correlación entre su densidad y la diversidad en macroalgas o macrofauna; incluso en opinión de Russel (1997), la eliminación de *U. pinnatifida* en una localidad neozelandesa no tiene efectos significativos sobre la composición de la comunidad donde se encontraba o sobre la frecuencia relativa de las diferentes especies, aunque en opinión de Sinner & al. (2000) este último estudio es poco robusto desde el punto de vista metodológico.

Aunque como puede verse encontramos opiniones variadas en la bibliografía, parece claro por todo lo dicho que tras casi veinte años desde la introducción de *U. pinnatifida* en Galicia no se aprecia ninguna evidencia de que desplace de sus poblaciones a ninguna especie nativa. Hemos podido observar con nitidez que cuando *U. pinnatifida* es muy abundante y domina sobre *Saccorbyza polyschides* siempre se trata de localidades que tienen un grado más o menos evidente de alteración antrópica. A este respecto se debe hacer notar que en prácticamente todas las localidades donde se ha encontrado e inventariado esta especie (Tabla 2) también existen otras algas alóctonas como *Sargassum muticum*, *Grateloupia turuturu* o *Lomentaria bakodensis*, lo que de alguna manera demuestra ese

previo grado de perturbación local supuestamente necesario para su abundante presencia. *U. pinnatifida* es una especie de gran importancia económica como alga alimentaria (FAO, 2004) y sus posibles efectos adversos, si es que existen, no son de ninguna manera comparables con los producidos por la introducción de otras especies invasoras mucho más agresivas, como *Sargassum muticum*, con un muy negativo impacto ecológico y económico que nadie pone en duda. El ciclo de vida monogenético y la tolerancia fisiológica de esta última especie la hacen terriblemente competitiva y capaz de desplazar tanto a *Saccorbyza polyschides* como a la propia *Undaria pinnatifida* (Castric-Fey & al., 1993).

Referencias bibliográficas

- Aguilar-Rosas, R., Aguilar-Rosas, L.E., Ávila-Serrano, G. & Marcos-Ramírez, R. 2004. First record of *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar (Laminariales, Phaeophyta) on the Pacific coast of Mexico. *Botanica Marina* 47: 255-258.
- Akiyama, K. 1965. Studies of ecology and culture of *Undaria pinnatifida* (Harv.) Sur. II. Environmental factors affecting the growth and maturation of gametophyte. *The Bulletin of Tohoku Regional Fisheries Research Laboratory* 25: 143-170.
- Akiyama, K. & Kurogi, M. 1982. Cultivation of *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar, the decrease in crops from natural plants following crops increase from cultivation. *The Bulletin of Tohoku Regional Fisheries Research Laboratory* 44: 91-100.
- Arakawa, H & Morinaga, T. 1994. Influence of suspended particles on dispersal of brown algal zoospores. *Nippon Suisan Gakkaishi* 60: 61-64
- Bárbara, I., J. Cremades, A.J. Veiga, C. López-Varela, J. Dosil, S. Calvo, V. Peña & M.ª C. López-Rodríguez. 2002. Fragmenta Chorologica Occidentalia, Algae, 7814-7892. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 59(2): 292-297.
- Boudouresque, C.F., Gerbal, M. & Knoepffler-Péguy, M. 1985. L'algue japonaise *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) en Méditerranée. *Phycologia* 24: 364-366.
- Campbell, S.J. & Burridge, T.R. 1998. Occurrence of *Undaria pinnatifida* (Phaeophyta, Laminariales) in Port Phillip Bay, Victoria, Australia. *Marine and Freshwater Research* 49: 379-381.
- Carlton, J. T. 1999. *Scale and ecological consequences of biological invasion in the world's oceans*. In: Sand-lund OT, Schei PJ and Viken A (eds.), *Invasive species and biodiversity management* 195-212. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Casas, G., Scrosati, R. & Piriz, M.L. 2004. The invasive kelp *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) reduces native seaweed diversity in Nuevo Gulf (Patagonia, Argentina). *Biological Invasions* 6: 411-416.
- Castric-Fey, A., Beupoil, C., Bouchain, J., Pradier, E. & L'Hardy-Halos, M.T. 1999a. The Introduced Alga *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Alariaceae) in the Rocky Shore Ecosystem of the St Malo Area: Morphology and Growth of the Sporophyte. *Botanica Marina* 42: 71-82.
- Castric-Fey, A., Beupoil, C., Bouchain, J., Pradier, E. & L'Hardy-Halos, M.T. 1999b. The introduced alga *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Alariaceae) in the rocky shore ecosystem of the St. Malo Area: growth rate and longevity of the Sporophyte. *Botanica Marina* 42: 83-96.

- Castric-Fey, A., Girard, A. & L'hardy-Halos, M.T. 1993. The distribution of *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) on the coast of St. Malo (Brittany, France). *Botanica Marina* 36: 351-358.
- Choi, H.G., Kim, Y.S., Lee, S.J., Park, E.J., & Nam, K.W. 2005. Effects of daylength, irradiance and settlement density on the growth and reproduction of *Undaria pinnatifida* gametophytes. *Journal of Applied Phycology* 17: 423-430.
- Cremades, J. 1995. A introducción de algas mariñas alóctonas nas costas de Galiza. *Cerna. Revista Galega de Ecoloxía e Medio Ambiente* 16: 12-14.
- Cremades, J., Bárbara, I. & Veiga, A.J. 1998. Las macroalgas marinas y sus aplicaciones. *Fondo de Promoción de empleo*. Ferrol.
- Cremades, J., Bárbara, I. & Veiga, A.J. 2004. Intertidal vegetation and its commercial potential on shores of Galicia (NW Iberian Peninsula). *Thalassas* 20: 69-80.
- Cremades, J., Salinas, J.M., Granja, A., Bárbara, I., Veiga, A.J., Pérez-Cirera, J.L. & Fuertes, C. 1997. Factores que influyen en la viabilidad y crecimiento de *Undaria pinnatifida* en cultivo: fouling, tamaño de plántula y períodos de aclimatación pre-embriónica. *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)* 7: 29-40.
- Dumoulin, E. & De Blauwe, H. 1999. Het brunwier *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar (Phaeophyta: Laminariales) aangevonden in de jachthaven van Zeebrugge met gegevens over het voorkomen in Europa en de wijze van verspreiding. *De Strandvlo* 19(4): 182-188.
- FAO. 2004. *El estado mundial de la pesca y acuicultura*. Roma.
- Fletcher, R.L. & Manfredi, C. 1995. The occurrence of *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) on the south coast of England. *Botanica Marina* 38: 355-358.
- Floc'h, J.Y., Pajot, R. & Mouret, V. 1996. *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Phaeophyta) 12 years after its introduction into the Atlantic Ocean. *Hydrobiologia* 326/327: 217-222.
- Floc'h, J.Y., Pajot, R. & Wallentinus, I. 1991. The Japanese brown alga *Undaria pinnatifida* on the coast of France and its possible establishment in Europe waters. *Journal du Conseil international pour l'Exploration de la Mer* 47: 379-390.
- Forrest, B.M., Brown, S.N., Taylor, M.D., Hurd, C.L. & Hay, C.H. 2000. The role of natural dispersal mechanisms in the spread of *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Phaeophyceae). *Phycologia* 39, 547-553.
- Forrest, B.M. & Taylor, M.D. 2002. Assessing invasion impact: survey design considerations and implications for management of an invasive marine plant. *Biological Invasions* 4: 375-386.
- Fraga, F. & Margalef, R. 1979. Las Rías gallegas. In: *Estudio y explotación del mar en Galicia (Cursos y Congresos)* 1: 102-121. Universidad de Santiago de Compostela, Santiago de Compostela.
- Fraga, F., Mouriño, C. & Manríquez, M. 1982. Las masas de agua en las costas de Galicia: junio-octubre. *Investigación Pesquera Res. Exp. Cien.* 10: 55-77.
- Funahashi, S. 1966. Marine algae from Vladivostok and its vicinity. *The Bulletin of Japanese Society of Phycology* 14: 127-145.
- Funahashi, S. 1973. Distribution of marine algae in the Japan Sea, with reference to the phytogeographical positions of Vladivostok and Noto Peninsula districts. *Journal of the Faculty of Sciences, Hokkaido University, Serie V (Botany)* 10: 1-31.
- Grizel, H. & Heral, M. 1991. Introduction into France of the Japanese oyster (*Crassostrea gigas*). *Journal du Conseil international pour l'Exploration de la Mer* 47: 399-403.
- Guiry, M. D. et al. 2006. AlgaeBase version 4.1. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on 18 April 2006.
- Hara, M. & Akiyama, K. 1985. Heterosis in growth of *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar. *The Bulletin of Toboku Regional Fisheries Research Laboratory* 47: 47-50.
- Hay, C.H. 1990. The dispersal of sporophytes of *Undaria pinnatifida* by coastal shipping in New Zealand, and implications for further dispersal of *Undaria* in France. *British Phycological Journal* 25: 301-313.
- Hay, C.H. & Luckens, P.A. 1987. The Asian kelp *Undaria pinnatifida* (Phaeophyta: Laminariales) found in a New Zealand harbour. *New Zealand Journal of Botany* 25(2): 329-332.
- Hay, C.H. & Villouta, E. 1993. Seasonality of the adventive Asian kelp *Undaria pinnatifida* in New Zealand. *Botanica Marina* 36: 461-476.
- Hoffmann, A.J. & Camus, P. 1989. Sinking rates and viability of spores from benthic algae in central Chile. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 126: 281-291.
- Kanda, T. 1936. On the gametophytes of some Japanese species of Laminariales. *Scientific Papers of the Institute of Algal Research, Hokkaido Imperial University* 1: 221-260.
- Kito, H., Taniguchi, K. & Akiyama, K. 1981. Morphological variations in *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar. Comparaison on the thallus morphology of cultured plants originated from parental typus of two different morphologies. *The Bulletin of Toboku Regional Fisheries Research Laboratory* 42: 11-18.
- Lee, K. & Sohn, C.H. 1993. Morphological characteristics and growth of two forms of sea mustard, *Undaria pinnatifida* f. *distans* and *U. pinnatifida* f. *typica*. *Journal Aquaculture* 6: 71-87.
- Morita, T., Kurashima, A. & Maegawa, M. 2003. Temperature requirements for the growth and maturation of the gametophytes of *Undaria pinnatifida* and *U. undarioides* (Laminariales, Phaeophyceae). *Phycological Research* 51: 154-160.
- Niell, F.X. 1977. Método de recolección y área mínima de muestreo en estudios estructurales del macrofitobentos rocoso intermareal de la Ría de Vigo. *Investigación Pesquera* 41: 509-521.
- Nieto Vázquez, M. 2001. Aplicación de técnicas de ecología molecular al estudio de macroalgas marinas exóticas de Galicia. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias. Universidade da Coruña.
- Norton, T.A. (1974). *Sargassum muticum* on the Pacific coast of North America. *Pro. Int. Seaweed Symp.* 8: 449-456.
- Okamura, K. 1915. *Undaria* and its species. *Botanical Magazine Tokyo* 29: 266-278.
- Pérez, R., Kass, R. & Barbaroux, O. 1984. Culture expérimentales de l'algue *Undaria pinnatifida* sur les côtes de France. *Science & Pêche* 343: 3-15.
- Pérez, R., Lee, J.Y. & Juge, C. 1981. Observations sur la biologie de l'algue japonaise *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar introduite accidentellement dans l'Étang de Thau. *Science & Pêche* 315: 1-12.
- Pérez-Cirera, J.L., Salinas, J.M., Cremades, J., Bárbara, I., Granja, A., Veiga, A.J. & Fuertes, C. 1997. Cultivo de *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Phaeophyta) en Galicia. *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)* 7: 3-28.
- Pérez-Ruzafa, I., Menéndez, J. & Salinas, J.M. 2002. Mapas de distribución de algas marinas de la Península Ibérica e Islas Baleares. XV. *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar (Laminariales, Phaeophyceae). *Botanica Complutensis* 26: 147-151.
- Piriz, M.L. & Casas, G. 1994. Occurrence of *Undaria pinnatifida* in Golfo Nuevo, Argentina. *Applied Phycology Forum* 10(3): 4.
- Piriz, M.L. & Casas, G. 2001. Introducción de especies y su impacto en la biodiversidad. El caso *Undaria pinnatifida* (Phaeophyta, Laminariales). In: Alveal, K. & Antezana, T. (eds.), *Sustentabilidad de la Biodiversidad. Un problema actual. Bases*

- científico-técnicas, teorizaciones y proyecciones*, 679-692. Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
- Reed, D.C., Amsler, C.D. & Ebeling, A.W. 1992. Dispersal in kelps: factors affecting spore swimming and competency. *Ecology* 73: 1577-1585.
- Rismondo, A., Volpe, S., Curiel, D. & Solazzi, A. 1993. Segnalazione di *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar a Chioggia (Laguna Veneta). *Lavori-Società Veneziana di Scienze Naturali* 18: 329-330.
- Russell, L. 1997. Community ecology and nutrient ecophysiology of *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar in Otago Harbour. *BSc (Hons) dissertation*, University of Otago, Dunedin, New Zealand.
- Saito, Y. 1972. On the effects of environmental factors on morphological characteristics of *Undaria pinnatifida* and the breeding of hybrids in the genus *Undaria*. In: Abbot, I.A. & Kurogi, M. (eds.), *Contributions to the systematics of benthic marine algae of the North Pacific* 117-134. Japanese Society of Phycology, Kobe.
- Saito, Y. 1975. *Undaria*. In: Tokida, J. & Hirose, H. (eds.), *Advances in Phycology in Japan* 304-320. Dr. W. Junk, Hague.
- Salinas, J.M., Llera, E.M. & Fuertes, C. 1996. Nota sobre la presencia de *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar (Laminariales, Phaeophyta) en Asturias (mar Cantábrico). *Boletín del Instituto Español de Oceanografía* 12(1): 77-79.
- Sanderson, J.C. 1990. A preliminary survey of the distribution of the introduced macroalga, *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar on the east of Tasmania, Australia. *Botanica Marina* 33(2): 153-157.
- Sanderson, J.C. & Barrett, N. 1989. A survey of the distribution of the introduced Japanese macroalga *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar in Tasmania, December 1988. *Technical Report - Department of Sea Marine Fisheries Marine Laboratoires Tasmania* 38: 35.
- Santelices, B. 1990. Patterns of reproduction, dispersal and recruitment in seaweeds. *Oceanography and Marine Biology* 28: 177-276.
- Silva, P.S., Woodfield, R.A., Cohen, A.N. & Harris, L.H. 2002. First report of the Asian kelp *Undaria pinnatifida* in the north-eastern Pacific Ocean. *Biological Invasions* 4: 333-338.
- Sinner, J., Forrest, B. & Taylor, M. 2000. A Strategy for Managing the Asian Kelp *Undaria*: Final Report. Cawthron Report No. 578. Ministry of Fisheries New Zealand.
- Sohn, C.H. 1984. On the morphological variation of *Undaria pinnatifida* (Har.) Sur. grown in the culture grounds at Onsan Bay, Korea. *Bulletin National Fisheries University of Pusan Natural Sciences* 24: 5-12.
- Stegenga, H. 1999. *Undaria pinnatifida* in Nederland gearriveerd. *Het Zeepaard* 59(3): 71-73.
- Stuart, M.D., Hurd, C.L. & Brown, M.T. 1999. Effects of seasonal growth rate on morphological variation of *Undaria pinnatifida* (Alariaceae, Phaeophyceae). *Hydrobiologia* 398/399: 191-199.
- Suto, S. 1950. Studies on shedding, swimming, and fixing of the spores of seaweeds. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries* 16: 1-9.
- Taniguchi, K., Kito, H. & Akiyama, K. 1981. Morphological variation of *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar-I. On the difference of growth and morphological characteristics of two types at Matsushima Bay, Japan. *The Bulletin of Toboku Regional Fisheries Research Laboratory* 42: 1-10.
- Valentine, J.P. & Johnson, C.R. 2003. Establishment of introduced of the introduced kelp *Undaria pinnatifida* in Tasmania depends on disturbance to native algal assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 295: 63-90
- Veiga, A.J., J. Cremades & I. Bárbara. 1997. *Gononema accidioides* (Ectocarpaceae), un nuevo feófita para la Península Ibérica. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 55: 155-156.
- Verlaque, M. 1994. Inventaire des plantes introduites en Méditerranée: origines & répercussions sur l'environnement & les activités humaines. *Oceanologica Acta* 17(1): 1-23.
- Voisin, M., Engel, C.R. & Viard, F. 2005. Differential shuffling of native genetic diversity across introduced regions in a brown alga: Aquaculture vs. maritime traffic effects. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102: 5432-5437.
- Walker, D.I. & Kendrick, G.A. 1998. Threats to macroalgal diversity: marine habitat destruction and fragmentation, pollution and introduced species. *Botanica Marina* 41: 105-112.
- Zhang, D.M., Miao, G.R. & Pei, L.Q. 1984. Studies on *Undaria pinnatifida*. *Hydrobiologia* 116/117: 263-265.

Apéndice cronológico de aparición provincial

A Coruña. Puerto de Lorbé, ría de Betanzos, 29TNJ569046, 13-IV-96, SANT-Algae 8476. Playa de San Pedro de Veigue, ría de Betanzos, 29TNJ577039, 29-IX-96, SANT-Algae 8449. Aguiño, ría de Arousa, 29TMH993077, 29-X-96, SANT-Algae 8494. Punta Sagrado, Porto do Son, ría de Muros e Noia, 29TMH996310, 30-I-98, SANT-Algae 9463. Cabo Cee, Corcubión, ría de Corcubión, 29TMH852517, 27-II-98, SANT-Algae 9551. Punta Arnela, Ensenada de O Sardiñeiro, Fisterra, 29TMH814545, 28-II-98, SANT-Algae 9805. Puerto de Mera, Oleiros, ría de A Coruña, 29TNJ536031, 19-VIII-98, SANT-Algae 13656. Embarcadero de la dársena, puerto de A Coruña, ría de A Coruña, 29TNJ490022, 05-V-00, SANT-Algae 12001. Punta Gaboteira, Sada, Ría de Betanzos, 29TNJ582043, 03-II-01, SANT-Algae 15149. Insua Furnas, Corrubedo, Ribeira, 29TMH945137, 01-III-01 (Nieto 2001). Dique flotante, dique de Abrigo, A Coruña, 29TNJ501018, 22-VI-01, SANT-Algae 14233. Playa Cariño, Ferrol, ría de Ferrol, 29TNJ553131, 16-XII-01, SANT-Algae 13711. Ensenada de Lourido, Sada, ría de Betanzos, 29TNJ597034, 22-IV-02, SANT-Algae 13999. Esteiro, Outes, ría de Muros y Noia, 29TNH029374, 29-IV-02, SANT-Algae 15147. Muxía, 29TMH835725, 22-I-04, SANT-Algae 15143. Punta Insuela, Riveira, ría de Arousa, 29TNH030131, 23-I-04, SANT-Algae 15026. San Antón, A Coruña, ría de A Coruña, 29TNJ497019, 08-II-04, SANT-Algae 15071. As Mirandas, Ares, ría de Ares y Betanzos, 29TNJ599074, 08-III-04, SANT-Algae 15218. Playa del Lago, Muxía, 29TMH863726, 07-IV-04, SANT-Algae 15136. Punta de San Cristóbal, Ferrol, ría de Ferrol, 29TNJ563127, 04-V-04, SANT-Algae 15134. A Muela del Segao, Ares, ría de Ferrol, 29TNJ562115, 26-II-05, SANT-Algae 15775. Sur de isla Benencia, Boiro, ría de Arousa, 29TNH103163, 25-V-05, SANT-Algae 15728. Playa de Arnela, Porto do Son, ría de Muros e Noia, 29TMH989285, 30-I-06, SANT-Algae 17269. Puerto de Laxe, Laxe, 29TMH999858, 18-III-06, SANT-Algae 17255. Puerto de Malpica, Malpica, 29TNH157969, 26-IV-06, SANT-Algae 17359. Playa Hermida, Ponteceso, ría de Corme y Laxe, 29TNH038900, 26-IV-06, SANT-Algae 17360.

Pontevedra. Cambados, ría de Arousa, 29TNH147064, 20-II-91, SANT-Algae 13822. Punta de Tragove, Vilanova de Arousa, ría de Arousa, 29TNH142077, 02-VIII-91, SANT-Algae 13818. Entre los islotes Xidoiro, Ría de Arousa, 29TNH075105, 28-VIII-

91, SANT-Algae 3801. O Grove, 29TNH10, 01-IV-92, ITAC 2898. Faro de la Illa de Arousa, ría de Arousa, 29TNH067110, 23-VI-95, SANT-Algae 7441. Faro de Piedra Seca, ría de Arousa, 29TNH01, 22-IX-95, *Grupo AIA*, BIO-Algae 1706, 1707, 1718, 1719, 1720. Punta Borneira, Cangas, ría de Vigo, 29TNG170771, 15-IV-97, SANT-Algae 9267. Punta Barreiros, Sanxenxo, ría de Pontevedra, 29TNG170938, 06-V-97, SANT-Algae 5678. Punta Quilme, illa de Arousa, ría de Arousa, 29TNH098098, 19-VIII-97, SANT-Algae 5851. Forcada, O Grove, ría de Arousa, 29TNH054036, 26-IX-97, SANT-Algae 13080. Punta Barbafeita, Illa de Arousa, ría de Arousa, 29TNH089128, 17-X-97, SANT-Algae 5951. Punta Niño do Corvo, Cangas, ría de Aldán, 29TNG145826, 16-XI-97, SANT-Algae 9649. A Toxa, O Grove, ría de Arousa, 29TNH126058, 30-I-98, SANT-Algae 9394. Punta Banqueira, Illa, ría de Arousa, 29TNH106083, 30-III-98, SANT-Algae 10060. Playa de Melide, illa de Ons, Bueu, ría de Pontevedra, 29TNG063933, 11-VI-00, SANT-Algae 12024. Playa Cantareira, Islas Cíes, ría de Vigo, 29TNG083767, 18-V-03 (com. pers. Peteiro 2003). Punta Area Brava, Cangas, ría de Aldán, 29TNG134825, 25-I-04, SANT-Algae 15027. Punta Greixiña,

Cangas, ría de Vigo, 29TNG137784, 22-II-04, SANT-Algae 15145. Punta Limens, Cangas, ría de Vigo, 29TNG152787, 22-II-04, SANT-Algae 15217. Puerto pesquero de Bayona, Bayona, ría de Bayona, 29TNG127632, 08-III-04, SANT-Algae 15150. Punta Cortés, Cangas, ría de Vigo, 29TNG215801, 09-III-04, SANT-Algae 15219. Ensenada de Cangas, Cangas, ría de Vigo, 29TNG185769, 17-IX-04, SANT-Algae 15976. Puerto de Moaña, Moaña, ría de Vigo, 29TNG233818, 17-XI-04, SANT-Algae 15941. Playa de Nerga, Cangas, ría de Vigo, 29TNG137783, 12-II-05, SANT-Algae 15942. Oeste de Con de Pego, Cangas, ría de Vigo, 29TNG205784, 07-VII-05, SANT-Algae 16759. Noroeste de la isla de Tambo, Marín, ría de Pontevedra, 29TNG235954, 07-VII-05, SANT-Algae 16803. Area da Cruz, O Grove, ría de Arousa, 29TNH080010, 18-IX-05, SANT-Algae 17268. Al sur de la illa de Arousa, ría de Arousa, 29TNH102077, 22-XI-05, SANT-Algae 16584.

Editor asociado: Tomás Gallardo

Recibido: 19-VI-2006

Aceptado: 31-X-2006