

***Bugula neritina* (Linnaeus, 1758)**

Noms vernaculaires : Bugule brune (FR), Common bugula (GB), Paars vogelkopmosdiertje (NL), フサコケムシ (FUSAKOKEMUTSU - JP).

AphiaID : 111158

CD_NOM : 28726

Classification : Phylum : **Bryozoa** > Classe : **Gymnolaemata** > Ordre : **Cheilostomatida** > Famille : **Bugulidae** > Espèce : *Bugula neritina*.

Synonyme : *Sertularia neritina* Linnaeus, 1758.

Risque de confusion avec : *Crisularia turrata* (Desor, 1848), *Bugulopsis peachii* (Busk, 1851), *Virididentula dentata* (Lamouroux, 1816), *Bugulina californica* (Robertson, 1905), *Bugulina flabellata* (Thomson in Gray, 1848), *Bugulina fulva* (Ryland, 1960), *Bugulina stolonifera* (Ryland, 1960), *Crisularia pacifica* (Robertson, 1905) (1; 2; 3).

DESCRIPTION ET IDENTIFICATION

Bugula neritina, est un des premiers bryozoaires à avoir été décrit (Linnaeus 1758) (4), et est probablement celui qui a le plus été étudié (occurrence géographique, invasion biologique, développement embryonnaire, biologie larvaire, interactions inter- et intra-spécifiques) (5).

Ce bryzoaire, à l'apparence d'une algue, forme des colonies brun violacé, pourpres ou violettes, disposées en touffes buissonnantes, flexibles mais robustes de 5 à 10 cm de hauteur (1; 2). Les ramifications sont dichotomiques (Figures 1A et 1C) et spiralées aux extrémités (1), elles peuvent parfois prendre parfois l'allure d'un éventail. La colonie se fixe au substrat par un réseau de filaments, les rhizoïdes, qui s'unissent en faisceaux serrés (1).

Les zoïdes sont rectangulaires et larges, mesurant 0,9 mm de haut et 0,3 mm de large. Ils sont pointus au niveau distal et se rétrécissent au niveau proximal. Ils sont disposés en deux rangées sur chaque branche (bifurcation de type 4) (6) (Figure 1C). Cette espèce ne possède pas d'épine, ni d'aviculaire (1). Les lophophores sont caractéristiques avec 23 tentacules ciliés (1). Les ovicelles sont attachées au bord interne

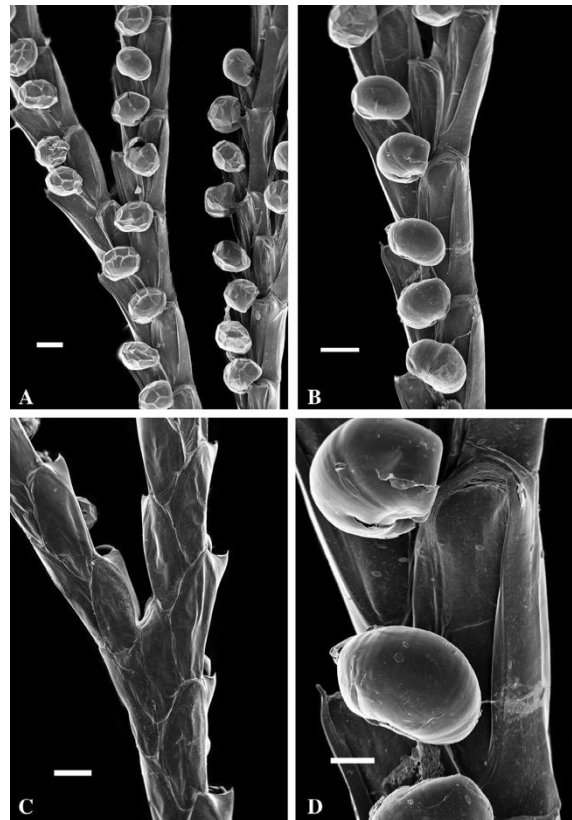


Figure 1 : *Bugula neritina* Hawaï, au microscope électronique à balayage : (A) Branche d'ovicelles, échelle = 200µm, (B) branche montrant des zoïdes ovicellés et non-ovicellés, échelle = 200µm, (C) côté basal d'une branche montrant le schéma de bifurcations, échelle = 200µm, (D) zoom sur deux ovicelles, en forme de coquille d'escargot miniature, échelle = 100µm.

Source : Winston & Woollacott 2008 (5)

au niveau distal des zoïdes et ressemblent à une coquille d'escargot miniature (Figures 1A, 1B et 1D).

Des analyses morphologiques et moléculaires sont nécessaires pour distinguer *B. neritina* des espèces qui lui ressemblent. En effet, *B. neritina* a des caractéristiques morphologiques communes avec des espèces incluses dans deux clades distincts morphologiquement : le clade *Bugula minima* et le clade *Bugula uniserialis* (7; 8). Les espèces de ces deux clades sont décrites p. 340, dans Felhauer et al. 2015 (8). Les caractéristiques partagées entre *B. neritina* et des espèces de ces deux clades sont : (i) l'absence d'épine orale, (ii) des ancestrules dépourvues d'épine, (iii) des ovicelles calcifiées au niveau interne et externe, et (iv) des ovicelles attachées au bord interne distal du zoïde (excepté pour *Bugula gautieri* chez qui les ovicelles sont réduites (9)). Cependant, *B. neritina* ne possède pas d'aviculaire, alors que les autres espèces du genre ont un aviculaire en forme de 'tête d'oiseau'.

Aux USA, des lignées génétiquement différentes mais morphologiquement similaires (i.e. espèces cryptiques) de *B. neritina* ont été décrites. C'est pourquoi, aux USA *B. neritina* est considérée comme un complexe d'espèces, avec au moins 3 espèces cryptiques (10; 11; 12; 13). Le type 'S' serait le plus largement répandu dans le monde (cosmopolite), on le retrouverait dans les eaux peu profondes tropicales, subtropicales et tempérées. Le type 'D' correspondrait à la population de *B. neritina* endémique de Californie (USA). Le type 'N' serait également assez cosmopolite, avec des populations retrouvées sur les côtes nord-ouest Atlantique, dans le Pacifique en mer de Corail, et en Californie (10). Ces populations parfois en sympatrie dans certains endroits du monde, seraient en train de diverger les unes des autres, par un phénomène de spéciation (10; 11; 12; 13).

BIOLOGIE ECOLOGIE

Reproduction – Cycle de vie :

La croissance de la colonie se fait par reproduction asexuée par bourgeonnement périphérique de nouveaux zoïdes. Mais les individus peuvent aussi se reproduire par voie sexuée, la colonie est hermaphrodite protandre (mâle puis femelle) (2). La reproduction est vivipare et la fécondation interne. Les œufs de couleur brun foncé sont incubés dans les ovicelles et atteignent 0,25 mm de diamètre (2). Comme chez toutes les espèces du genre *Bugula*, *B. neritina* possède un système de nutrition extra-embryonnaire. Une membrane de l'ovicelle est spécialisée dans la fabrication et le transport des nutriments de la paroi extra-cellulaire de l'ovicelle à l'embryon (14; 15). Après maturation, les larves lécithotrophiques (i.e. qui vivent sur les réserves accumulées dans l'œuf) sont expulsées des ovicelles (2). Ces larves, qui sont de couleur rouge sombre, possèdent une paire de tâches pigmentaires latérales (2). Grâce à leurs cils, les larves se dispersent avec les courants pendant une phase pélagique de courte durée (8). Après une courte vie dans la colonne d'eau (quelques heures), la larve se fixe sur un substrat adéquat et se métamorphose en un zoïde primaire (i.e. ancestrule) (Figure 2A). L'ancestrule est symétrique et ne présente pas d'épine, ni de radicelle (Figure 2A) (16). L'ancestrule donne ensuite naissance par bourgeonnement à d'autres zoïdes (Figures 2B et 2C) qui formeront la colonie en se multipliant à leur tour (Figures 2E et 2F) (2; 16). En Manche et en Atlantique Nord-Est, les larves se fixent de mai à octobre, avec un pic en juillet et août. En Méditerranée, *B. neritina* est trouvée ovicellée en mai et de septembre à décembre (2).

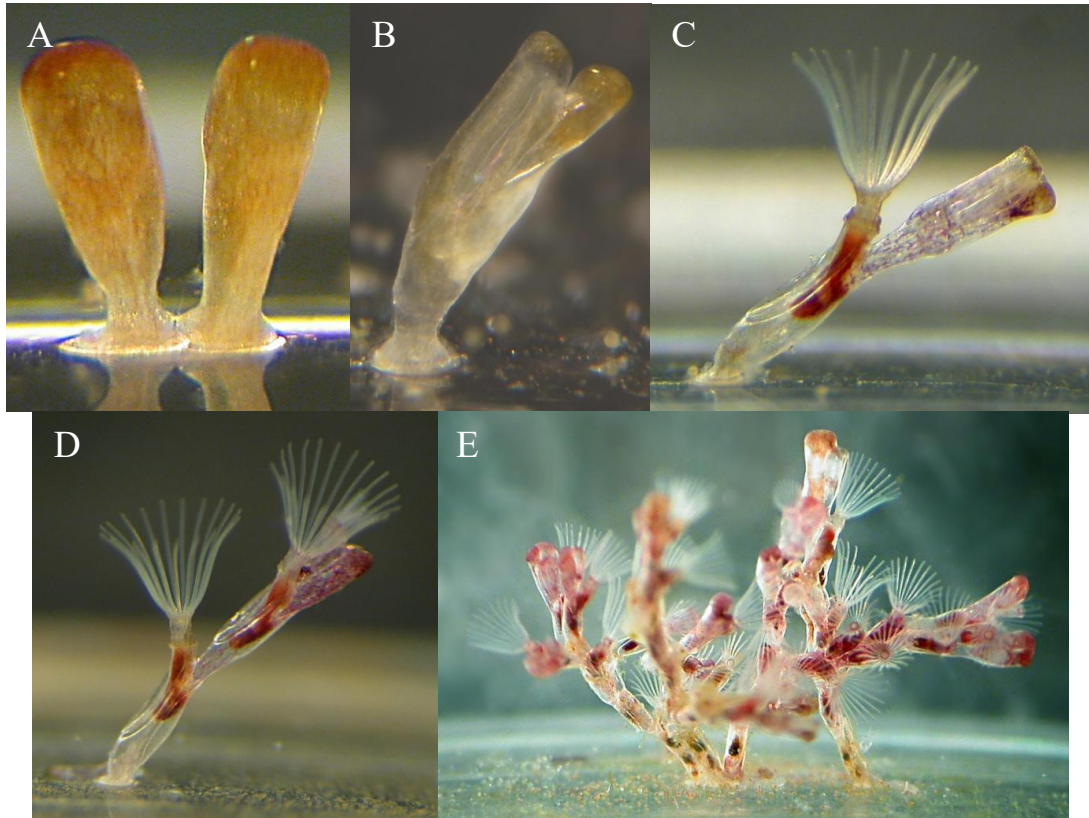


Figure 2 : *Bugula neritina* : (A) Deux ancestrules se développant, (B) ancestrule avec son orifice et son lophophore rétracté et le bourgeon des zoïdes filles, (C) ancestrule avec son lophophore déployé et des zoïdes filles incomplets, (D) même colonie trois jours plus tard, (E) groupe de jeunes colonies, 3 semaines après la fixation de plusieurs larves.

Source : Bishop *et al.* 2017 (16)

Groupe trophique : producteur primaire / brouteur / suspensivore / dépositivore / détritivore / prédateur

Ecosystème : estuaire / côte / large

Compartment : • benthique / pélagique (à l'état larvaire)
• épifaune / endofaune / fixée / sessile / vagile (à l'état larvaire)

Zone : subtidale / intertidale

Substrat : • meuble / dur
• naturel / artificiel
• vase / sable / graviers / débris coquillers / rocheux / biogénique / infrastructures.

Ecologie, Profondeur(s), salinité(s), température(s) :

Comme tous les bryozoaires, *B. neritina* est un filtreur suspensivore microphage qui se nourrit entre autres de diatomées (algues unicellulaires) qui constituent la base de l'alimentation des bryozoaires. Les cils des tentacules sont capables de créer des micro-courants permettant l'acheminement des particules alimentaires vers la bouche au centre du lophophore, qui assure également les fonctions de respiration et de nettoyage de la colonie (1; 2).

La colonie vit sur des supports fixés ou flottants, notamment des rochers, quais, digues, pieux, des bouées ou des coques de navires. Elle colonise également des substrats vivants tels que les récifs de coraux, les coquilles de mollusques, les feuilles de zostères, les thalles d'algues brunes du genre *Cystoseira* (2; 17; 18; 19). Ce bryzoaire affectionne les zones portuaires aux eaux chargées en particules, voire polluées (1; 2).

Bugula neritina se développe principalement en zone intertidale voire subtidale jusqu'à 5 m de profondeur (1).

Ce bryzoaire peut se développer à des températures allant de 2°C observée à Boston (USA) (20), 9°C au Japon (21), à 26°C dans le port de Lynn (USA) (22), et jusqu'à 30°C au Japon (21).

Bugula neritina se développe à des taux de salinité variant de 18 ppm observé en Italie (23) à 40 ppm en Australie (24). Cependant, les colonies ne deviennent pas matures en dessous d'un taux de salinité de 25 ppm (25). Cette espèce est donc polyhaline (18–30‰) et euryhaline (30–40‰).

Il a été montré en laboratoire que ce bryzoaire peut supporter des baisses de pH (de 7,9 à 7,6 et de 8,0 à 6,5) (26). Lors d'une acidification de leur environnement, les larves se dispersent même plus rapidement, et les colonies immatures grossissent plus vite (26). Cependant, à de tels pH, *B. neritina* met plus de temps à se fixer sur un substrat, ce qui allonge la durée de la phase pélagique de dispersion, exposant potentiellement les larves à la prédation (26).

INTRODUCTION

Distribution globale : Cette espèce est actuellement cosmopolite, on la rencontre dans tous les océans et mers exceptés l'Arctique et l'Antarctique (1; 16).

Tableau 1 : Distribution globale de *Bugula neritina* (Source CABI 2018) (27).

Continent, Pays, -Région	Origine	Première signalisation	Statut
Asie			
Chine	Introduite	1986	Invasif
Inde	Introduite	1971	Invasif
Israël	Introduite		Invasif
Japon	Introduite	1960	Invasif
Corée du Nord	Introduite		Invasif
Corée du Sud	Introduite		Invasif
Philippines	Introduite	1929	Invasif
Turquie	Introduite		Invasif
Afrique			
Egypte	Introduite		Invasif
Libye			
Tunisie			
Amérique du Nord			

Bermudes	Introduite	1874	Invasif
Mexique	Introduite	1950	Invasif
USA			
-Alaska	Introduite	2000	Invasif
-Californie	Introduite	1904	Invasif
-Floride	Introduite	2001	Invasif
-Hawaï	Introduite	1921	Invasif
-Maine	Introduite	1904	Invasif
-Oregon	Introduite	2000	Invasif
-Caroline du Sud	Introduite		Invasif
-Washington	Introduite	2000	Invasif
Amérique centrale et Caraïbes			
Panama	Introduite	1930	Invasif
Puerto Rico	Introduite	1940	Invasif
Amérique du Sud			
Argentine	Introduite	1937	Invasif
Brésil	Introduite	1937	Invasif
Chili	Introduite		Invasif
Equateur			
-Iles Galápagos	Introduite	1930	Invasif
Europe			
Belgique	Introduite	1912	Invasif
France	Introduite	1900	Invasif
Allemagne	Introduite	1973	Invasif
Italie			
Pays-Bas	Introduite	1912	Invasif
Espagne	Introduite		Invasif
Royaume Uni	Introduite	1911	Invasif
-Pays de Galles	Introduite	1912	Invasif
Océanie			
Australie	Introduite	1881	Invasif
-Nouvelles-Galles du Sud	Introduite	1993	Invasif
-Queensland	Introduite		Invasif
-Tasmanie	Introduite		Invasif
-Victoria	Introduite	1880	Invasif
Nouvelle Zélande	Introduite	1949	Invasif

Distribution européenne : France, Belgique, Allemagne, Italie, Pays-Bas, Espagne, Royaume Uni, Monaco.

Distribution en France métropolitaine :

	Manche – Mer du Nord	Mers Celtiques	Golfe de Gascogne Nord	Golfe de Gascogne Sud	Méditerranée Occidentale
Date de première observation					1900
Date de premier signalement		1966 (28)			1900 (29)
Lieu	Le Havre (Normandie) (30)	Saint Malo (Saint Servan, Ille et Vilaine) Brest (Finistère)			Etang de Thau à Sète (Hérault)
Distribution actuelle	Le Havre (Normandie), St-Vaast-la-Hougue (Manche), Calvados, Seine-Maritime (4; 17; 29)	Saint Malo (Ille et Vilaine), Perros-Guirec, Trébeurden (Côtes d'Armor), Brest, Camaret sur mer, Morgat (Finistère)	Quiberon (Morbihan), L'île d'Oleron (Charente-Maritime) (16), Ria d'Étel	Cap Ferret (Gironde), Hendaye (Pyrénées Atlantiques) (16)	Etang de Thau à Sète (Hérault), Cavalaire sur mer (Var), Mandelieu la Napoule (Alpes Maritimes), Bastia et Cargèse (Corse) (31)

Voie d'introduction (probable / certain) :

- Trafic maritime
- Mariculture
- Pêche
- Canaux de navigation
- Inconnu

Vecteur (probable / certain) :

- Eau et/ou sédiment de ballast (28)
- Salissures de coques (28)
- Ostréiculture (28)
- Appâts
- Débris flottants
- Inconnu

Introduction et propagation :

L'aire d'origine de *B. neritina* est débattue. Ce bryozoaire serait probablement plus originaire de la côte est d'Amérique du Nord que de la mer Méditerranée (1; 16). Cette espèce était déjà largement répandue dans le monde avant les premiers inventaires scientifiques (28; 32), et elle aurait connu plusieurs phases d'invasion et de régression. *Bugula neritina* est actuellement cosmopolite, on la rencontre dans tous les océans et mers exceptés l'Arctique et l'Antarctique (1).

En France, *B. neritina* a été identifiée dès 1900 dans l'étang de Thau à Sète (Hérault) (29), et en 1966 en Bretagne (Saint Malo et Brest) (28). Elle est actuellement présente sur les côtes de Bretagne nord et sud, ainsi qu'en Manche (30) que sur les côtes du Golfe de Gascogne du sud (Hendaye, Arcachon) et méditerranéennes.

IMPACTS

Impact(s) mis en évidence en France métropolitaine : Dans le port du Havre, l'implantation et le développement de *Tricellaria inopinata*, en parallèle avec le développement de *B. neritina* a vu la décroissance, voire la disparition, localement, de *Bugulina stolonifera* (32). *Bugula neritina* est commune sur les posidonies et les cystosires dans le port et les canaux de Sète, et dans l'étang de Thau (28).

Impact(s) mis en évidence ailleurs :

Impacts écologiques

Bugula neritina est un compétiteur majeur des communautés d'organismes 'fouling' (33; 34). La tolérance de *B. neritina* aux peintures anti-fouling contenant du cuivre et du mercure³⁵, pourrait lui apporter un avantage compétitif par rapport aux espèces plus sensibles comme par exemple *Schizoporella errata* et *Tricellaria occidentalis* (35). Dans le port de Bodega (lieu), *B. neritina* se développe et croît même lorsque les températures augmentent de 3,5 à 4°C au-dessus des températures ambiantes (13,5°C), alors que le tunicier colonial endémique *Distaplia occidentalis* présente une survie réduite dans de telles conditions (36). De la même manière, *B. neritina* supporte l'acidification de son environnement, ce qui pourrait être un avantage sur les espèces sensibles (26). Dans le Golfe du Mexique, les tapis dérivants de *B. neritina* et *Zoobotryon verticillatum* forment un habitat abritant une grande variété d'invertébrés dans les fonds vaseux de la baie de Biloxi (37). Dans le sud de l'Espagne, le crustacé amphipode introduit *Caprella scaura* cohabite avec *B. neritina* probablement car il lui permet de se camoufler (38). Dans la baie de Herradura au Chili, *B. neritina* domine rapidement les communautés d'organismes 'fouling' dès que les prédateurs sont exclus ou lorsque l'environnement devient défavorable (fond sableux) (39).

Impacts économiques

Les bryozoaires sont les principaux organismes qui colonisent et encrassent les bateaux. En se fixant sur la coque des bateaux, *B. neritina* peut ralentir la vitesse des navires, et dégrader la coque (35; 40). De plus, ce bryzoaire peut contaminer les ballasts des bateaux (28). Cette espèce a également été retrouvée sur les filets de pêches et les cages d'aquaculture (41), comme sur les filets d'élevage de saumons atlantiques (*Salmo salar*) en Tasmanie (41). La colonisation du matériel de conchyliculture par *B. neritina* peut ralentir le développement des mollusques cultivés, comme par exemple pour *Perna perna* au Brésil (42).

Impact sur la santé humaine

Bugula neritina présente un intérêt médical, en étant source de bryostatines (11; 43). Les bryostatines sont des molécules qui (i) augmentent l'efficacité des molécules anti-cancer, (ii) limitent voire inversent les phénomènes de multi-résistance, (iii) stimulent le système immunitaire (lymphocytes T, cellules hématopoïétiques), (iv) auraient des propriétés antidépresseurs, et (v) préserveraient la mémoire (44; 45; 46). Les bryostatines ont ainsi été utilisées dans plusieurs essais cliniques contre le cancer et Alzheimer (47).

Les bryostatines issues de *B. neritina* sont synthétisées par une gamma-proteo-bactérie endosymbiotique obligatoire : *Candidatus Endobugula sertula*. Cette bactérie vit en association obligatoire avec *B. neritina* (48) et est transmise maternellement aux descendants (49). Les bryostatines, produites par cette bactérie, seraient indigestes pour certains poissons, ce qui limiteraient la prédation des larves et des colonies de *B. neritina* (49; 50; 51; 52). Cette association symbiotique est spécifique selon les

lignées de *B. neritina* (types ‘S’, ‘D’ et ‘N’). En effet, les types ‘S’ et ‘D’ de *B. neritina* sont associés à des lignées phylogénétiquement proches de *Candidatus E. sertula* (53), alors que le type ‘N’ est dépourvu de bactérie endosymbiotique et donc de bryostatine (12; 53). Cette association symbiotique aurait été perdue au cours de l’évolution de *B. neritina* vers le type ‘N’.

Seules les bryostatines produites par les endo-symbiontes du type ‘D’ sont exploitées médicalement dans des essais cliniques contre le cancer et Alzheimer (47). En 2006, le kilo de bryostatines extraites et purifiées coûtait environ 836 000 \$ (54).

AUTRES INFORMATIONS :

STATUT DE L'ESPECE

	Manche – Mer du Nord	Mers Celtiques	Golfe de Gascogne Nord	Golfe de Gascogne Sud	Méditerranée Occidentale
Observée	X	X	X	X	X
Etablie	X	X	X	X	X
Envahissante	X	X	X	X	X
Impactante (impact avéré ou fortement pressenti)	?	X	?	?	?
Cryptogénique					

Rédaction : Anne Lizé (UMS 2006 Patrimoine naturel (AFB/CNRS/MNHN)) – octobre 2018

Contributions : Sandrine Derrien (MNHN – station marine de Concarneau) – décembre 2019

(1) **Gouletquer P. 2016.** *Guide des organismes exotiques marins*. Belin, p. 303.

(2) **Le Granché P., André F. 2017.** in : DORIS, 19/03/2017 : *Bugula neritina* (Linnaeus, 1758), <http://doris.ffessm.fr/ref/specie/1536>

(3) **Fofonoff P.W., Ruiz G.M., Steves B., Simkanin C., Carlton J.T. 2018.** National Exotic Marine and Estuarine Species Information System.

(4) **Linnaeus C. 1758.** [Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis](#). Editio decima, reformata. Laurentius Salvius: Holmiae. ii, p. 824.

(5) **Winston J.E., Woollacott R.M. 2008.** Redescription and revision of some red-pigmented *Bugula* species. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College* 159: 179-212.

(6) **Ryland J.S. 1960.** The British species of *Bugula* (Polyzoa). *Proceedings of the Zoological Society of London* 134: 65-105.

(7) **Vieira L.M., Winston J.E., Fehlauer-Ale K.H. 2012.** Nine new species of *Bugula* Oken (Bryozoa: Cheilostomata) in Brazilian shallow waters. *PLoS One* 7: e40492.

(8) **Fehlauer-Ale K.H., Winston J.E., Tilbrook K.J., Nascimento K.B., Vieira L.M. 2015.** Identifying monophyletic groups within *Bugula* sensu lato (Bryozoa, Buguloidea). *Zoologica Scripta* 44: 334-347.

- (9) **Ryland J.S. 1962.** Some species of *Bugula* (Bryozoa) from the Bay of Naples. *Pubblicazioni Della Stazione Zoologica di Napoli* 33: 20–31.
- (10) **Fehlauer-Ale K.H., Mackie J.A., Lim-Fong G.E., Ale E., Pie M.R., Waeschenbach A. 2014.** Cryptic species in the cosmopolitan *Bugula neritina* complex (Bryozoa, Cheilostomata). *Zoologica Scripta* 43: 193-205.
- (11) **Davidson S.K., Haygood M.G. 1999.** Identification of sibling species of the bryozoan *Bugula neritina* that produced different anticancer Bryostatins and harbor distinct strains of the bacterial symbiont "*Candidatus endobugula sertula*". *Biological Bulletin* 196: 273-280.
- (12) **McGovern T.M., Hellberg M.E. 2003.** Cryptic species, cryptic endosymbionts, and geographical variation in chemical defences in the Bryozoan *Bugula neritina*. *Molecular Ecology* 12: 1207-1215.
- (13) **Mackie J.A., Keough M.J., Christidis L. 2006.** Invasion patterns inferred from cytochrome oxidase I sequences in three bryozoans, *Bugula neritina*, *Watersipora subtorquata*; and *Watersipora arcuata*. *Marine Biology* 149: 285-295.
- (14) **Woollacott R.M., Zimmer R.L. 1972.** Origin and structure of the brood chamber in *Bugula neritina* (Bryozoa). *Marine Biology* 16: 165–170.
- (15) **Woollacott R.M., Zimmer R.L. 1975.** A simplified placenta-like system for transport of extraembryonic nutrients during embryogenesis of *Bugula neritina* (Bryozoa). *Journal of Morphology* 147: 355–377.
- (16) **Bishop J.D.D., Yunnice A.L.E., Baxter E.J., Wood C.A. 2017.** Guide to the early post-settlement stages of fouling marine invertebrates in Britain (Version 2). *Occasional Publications. Marine Biological Association of the United Kingdom* 29: p. 50.
- (17) **Ryland J.S. 1965.** Catalogue des principales salissures marines – vol. 2 – bryozoaires. O.C.D.E., p. 44.
- (18) **Gordon D.P., Mawatari S.F. 1992.** Atlas of marine-fouling Bryozoa of New Zealand ports and harbours. *Miscellaneous Publications New Zealand Oceanographic Institute* 107: 1-52.
- (19) **Ryland J.S., Bishop J.D.D., De Blauwe H., El Nagar A., Minchin D., Wood C.A., Yunnice A.L.E. 2011.** Alien species of *Bugula* (Bryozoa) along the Atlantic coasts of Europe. *Aquatic Invasions* 6: 17–31.
- (20) **Zerebecki R.A., Sorte C.J.B. 2011.** Temperature tolerance and stress proteins as mechanisms of invasive species success. *PloS One* 6: e14806.
- (21) **Kitamura H., Hirayama K. 1984.** Growth of the bryozoan *Bugula neritina* in the sea at various water temperatures. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries* 50: 1-5.
- (22) **Sorte C.J.B., Jones S.J., Miller L.P. 2013.** Geographic variation in temperature tolerance as an indicator of potential population responses to climate change. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 400: 209-217.
- (23) **Occhipinti-Ambrogi A., d'Hondt J.-L. 1981.** Distribution of bryozoans in brackish waters of Italy. In *Recent and Fossil Bryozoa* (Eds. Larwood G.P., Nielsen C.). Olsen and Olsen, Fredensborg. p. 191-198.
- (24) **Wyatt A.S.J., Hewitt C.L., Walker D.I., Ward T.J. 2005.** Marine introductions in the Shark Bay world heritage property, Western Australia: a preliminary assessment. *Diversity and Distributions* 11: 33-44.
- (25) **Kitamura H., Hirayama K. 1985.** The effect of low salinity on the early growth of a bryozoan *Bugula neritina* in the sea and laboratory. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries* 51: 1401-1405.
- (26) **Pecquet A., Dorey N., Chan K.Y.K. 2017.** Ocean acidification increases larval swimming speed and has limited effects on spawning and settlement of a robust fouling bryozoan, *Bugula neritina*. *Marine Pollution Bulletin* 124: 903-910.
- (27) **CABI 2018.** *Bugulla neritina*. In *Invasive Species Compendium*. Wallingford, UK: CAB International. www.cabi.org/isc.
- (28) **Prenant M., Bobin G. 1966.** Bryozoaires, deuxième partie : Chilostomes Anasca. *Faune de France* 68: p. 647.

- (29) **Calvet L. 1900.** *Contribution à l'histoire naturelle des bryozoaires ectoproctes marins.* Thèse de la Faculté des sciences de Montpellier, p. 548.
- (30) **Breton G. 2014.** Espèces introduites ou invasives des ports du Havre, d'Antifer et de Rouen (Normandie, France). *Hydroécologie Appliquée* 18: 23–65.
- (31) **BioObs 2018.** Base pour l'Inventaire des Observations subaquatiques : [Bugula neritina](#).
- (32) **Keough M.J., Ross J. 1999.** Introduced fouling species in Port Phillip Bay. In *Marine Biological Invasions of Port Phillip Bay, Victoria* (Eds. Hewitt C.L., Campbell M.L., Thresher R.E., Martin R.B). Center For Research on Introduced Marine Pests, CSIRO Marine Research. Hobart, Tasmania. p. 193-225.
- (33) **Sutherland J.P., Karlson R.H. 1977.** Development and stability of the fouling community at Beaufort, North Carolina. *Ecological Monographs* 47: 425-446.
- (34) **Winston J.E. 1982** Marine bryozoans (Ectoprocta) of the Indian River area (Florida). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 173: 99-176.
- (35) **Piola R.F., Johnston E.L. 2006.** Differential tolerance to metals among populations of the introduced bryozoan *Bugula neritina*. *Marine Ecological Progress Series* 148: 997-1010.
- (36) **Sorte C.J.B., Williams S.L., Zerebecki R.A. 2010.** Ocean warming increases threat of invasive species in a marine fouling community. *Ecology* 91: 2198-2204.
- (37) **Pederson E.J., Peterson M.S. 2002.** Bryozoans as ephemeral estuarine habitat and a larval transport mechanism for mobile benthos and young fishes in the north-central Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series* 140: 935-947.
- (38) **Ros M., Guerra-García J.M., González-Macías M., Saavedra Á., López-Fe C.M.L 2013.** Influence of fouling communities on the establishment success of alien caprellids (Crustacea: Amphipoda) in Southern Spain. *Marine Biology Research* 9: 261-273.
- (39) **Dumont C.P., Harris L.G., Gaymer C.F. 2011.** Anthropogenic structures as a spatial refuge from predation for the invasive bryozoan *Bugula neritina*. *Marine Ecology Progress Series* 427: 95-103.
- (40) **Ryland J.S. 1971.** Bryozoa (Polyzoa) and marine fouling. In *Marine Borers, fungi and fouling organisms of wood: Proceedings of the OECD Workshop Organised by the Committee Investigating the Preservation of Wood in the Marine Environment, 27th March-3rd April, 1968* (Eds. Jones G.E.B., Eltringham S.K.). Organisation for Economic Co-Operation and Development. Paris. p. 137-154.
- (41) **Hodson S.L., Lewis T.E., Burke C.M. 1997.** Biofouling of fish-cage netting: efficacy and problems of in situ cleaning. *Aquaculture* 152: 77-90.
- (42) **de Sá F.S., Nalesso R.C., Paresque K. 2007.** Fouling organisms on *Perna perna* mussels: is it worth removing them? *Brazilian Journal of Oceanography* 52: 155-161.
- (43) **Pettit G.R., Herald C.L., Doubek D.L., Heath D.L., Arnold E., Clardy J. 1982.** Isolation and structure of bryostatin 1. *Journal of the American Chemical Society* 104: 6846–6848.
- (44) **Kijoa A., Sawangwong P. 2004.** Drugs and cosmetics from the sea. *Marine Drugs* 2: 73–82.
- (45) **Paul V.J., Arthur K.E., Ritson-Williams R., Ross C., Sharp K.H. 2007.** Chemical defenses: from compounds to communities. *Biological Bulletin* 213: 226–251.
- (46) **Sharp J.H., Winson M.K., Porter J.S. 2007a.** Bryozoan metabolites: an ecological perspective. *Natural Products Reports* 24: 659–673.
- (47) **Trindade-Silva A.E., Lim-Fong G.E., Sharp K.H., Haygood M.G. 2010.** Bryostatins: biological context and biotechnological prospects. *Current Opinion in Biotechnology* 21: 834–842.
- (48) **Davidson S.K., Allen S.W., Lim G.E., Anderson C.M., Haygood M.G. 2001.** Evidence for the biosynthesis of bryostatins by the bacterial symbiont “*Candidatus Endobugula sertula*” of the bryozoan *Bugula neritina*. *Applied and Environmental Microbiology* 67: 4531–4537.

- (49) **Sharp K.H., Davidson S.K., Haygood M.G. 2007b.** Localization of ‘*Candidatus Endobugula sertula*’ and the bryostatins throughout the life cycle of the bryozoan *Bugula neritina*. *The ISME Journal* 1: 693–702.
- (50) **Lindquist N., Hay M.E. 1996.** Palatability and chemical defense of marine invertebrate larvae. *Ecological Monographs* 66: 431–450.
- (51) **Lopanik N., Lindquist N., Targett N. 2004.** Potent cytotoxins produced by a microbial symbiont protect host larvae from predation. *Oecologia* 139: 131–139.
- (52) **Lopanik N., Targett N.M., Lindquist N. 2006.** Ontogeny of a symbiont-produced chemical defense in *Bugula neritina* (Bryozoa). *Marine Ecology Progress Series* 327: 183–191.
- (53) **Lim-Fong G.E., Regali L.A., Haygood M.G. 2008.** Evolutionary relationships of “*Candidatus Endobugula*” bacterial symbionts and their *Bugula* bryozoan hosts. *Applied Environmental Microbiology* 74: 3605–3609.
- (54) **Lovell S.J., Stone S.F., Fernandez L. 2006.** The economic impacts of aquatic invasive species: A review of the literature. *Agricultural and Resource Economics Review* 35: 195-208.