

***Watersipora subatra* (Ortmann, 1890)**

Nom vernaculaire : Bryozoaire orange vif à points noirs.

AphiaID : 816025

CD_NOM : 837063

Classification : Phylum : **Bryozoa** > Classe : **Gymnolaemata** > Ordre : **Cheilostomatida** > Famille : **Watersiporidae** > Espèce : *Watersipora subatra* (1).

Risque de confusion avec : *Watersipora subtorquata* (d'Orbigny, 1852), *Watersipora arcuata* (Banta, 1969), *Watersipora aterrima* (Ortmann 1890).

Position systématique : Jusqu'en 2014 (2), la position systématique, la distribution exacte dans le Golfe de Gascogne, la date de première observation ainsi que le nom lui-même étaient incertains (3). Les espèces du genre *Watersipora* ont été révisées par Vieira *et al.* 2014 (4). Cette révision du genre permet de déterminer que les colonies observées à Arcachon et en Bretagne appartiennent bien à l'espèce *W. subatra* et non aux espèces *W. aterrima* et *W. subtorquata* (4).

DESCRIPTION ET IDENTIFICATION

Watersipora subatra, est un bryozoaire décrit pour la première fois par Ortmann en 1890 (1). Ce bryozoaire encroûtant se présente sous la forme d'une colonie lisse et brillante constituée de plusieurs séries d'individus empilés. Les colonies sont uni- à multilamellaires, parfois érigées ou foliacées (2). La colonie peut être de couleur orange vif à rouge avec plus ou moins de zones noires au centre qui peuvent être plates ou foliacées (2). Les zones les plus anciennes, centrales, des vieilles colonies sont souvent noires, parfois c'est toute la colonie qui est noire à l'exception de la marge, la zone de croissance, qui reste orange ou rouge (3). Lorsque la colonie meurt ou se dessèche, elle devient alors uniformément brun violet foncé ou noire (3).

Sur les substrats plats, les petites colonies de quelques centimètres de diamètre sont unilamellaires et assez circulaires. Au fur et à mesure que la colonie se développe, elle prendra une forme lobée érigée. Les colonies peuvent croître en trois dimensions au-delà du substrat, formant ainsi des lobes multiples constitués d'une double couche de zoïdes dos à dos et à l'apparence de chou-fleur. Les grandes colonies peuvent atteindre jusqu'à 25 cm de diamètre (3).

Les zoïdes sont de forme subrectangulaire à hexagonale, environ deux fois plus longs que larges, et séparés les uns des autres par une paroi latérale légèrement surélevée (Figures 1A et 1B) (2). Le bouclier frontal est légèrement convexe avec de nombreux pseudopores d'environ 25 µm de diamètre (Figure 1D). Il présente aussi deux septules au niveau proximo-latéral de l'orifice (Figures 1C, 1E et 1F) (2). Chaque septule est accompagné de 3 à 8 (souvent 5) petits pores (Figures 1C et 1E) (2). Une cuticule translucide recouvre le bouclier frontal. L'orifice est large, de forme sub-circulaire à ovale, légèrement plus large que long, avec un sinus large, en forme de U (Figures 1B et 1C) (2). Les condyles sont fins en forme de tige (Figure 1E) (2). L'opercule foncé de couleur noire à marron présente une bande large biconcave au niveau proximal. Les épines, l'aviculaire et l'ovicelle sont absents chez cette espèce (2).

Les lophophores sont de grande taille, orange translucide, et portent une couronne formée de 19 à 24 tentacules ciliés (3).

Watersipora subatra se distingue de *W. aterrima* par la présence d'un orifice plus grand, d'un sinus plus large et de pseudopores frontaux plus grands (2). *Watersipora arcuata* est très difficile à distinguer de *W. subatra* et de *W. subtorquata*, il forme des colonies plus ou moins foliacées et noires. L'ouverture zoïdale est caractérisée par un bord du sinus convexe vers l'intérieur contrairement à *W. subatra*, *W. subtorquata* ou *W. cucullata*. *Watersipora subatra* se distingue de *W. subtorquata* par la forme des orifices et des condyles, et la présence d'un septule au niveau latéro-oral intra-zoïdal. On retrouve un septule chez d'autres espèces de *Watersipora* comme chez *W. cucullata*, *W. aterrima* et *W. mawatarii*, mais ces espèces ont des formes différentes d'orifices et de condyles (2).

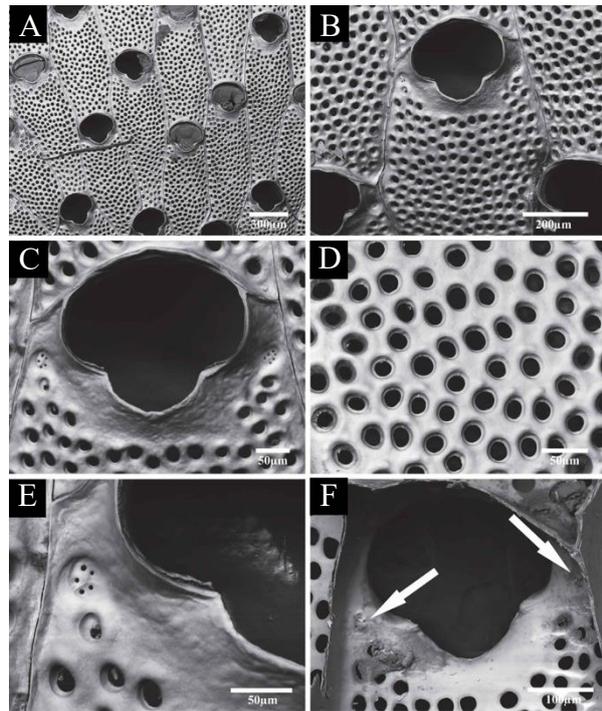


Figure 1 : *Watersipora subatra* d'origine californienne, photographiée au microscope électronique à balayage : (A) arrangement autozoïdale, (B) autozoïde, (C) zoom sur un orifice, (D) zoom sur le bouclier frontal, (E) zoom sur les bords latéraux de l'orifice, montrant le condyle, et le septule, (F) vue interne de la zone des orifices, les flèches montrent les septules au niveau latéro-oral.

Source : Vieira *et al.* 2014 (2)

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 et est capable d'autofécondation (3). Les œufs fécondés sont incubés dans les zoécies (il n'y a pas d'ovicelle chez cette espèce) (3). Après maturation, les larves lécithotrophiques (i.e. qui vivent sur les réserves accumulées dans l'œuf) sont expulsées des zoécies (4). Ces larves, qui mesurent 0,2 à 0,3 mm de large, sont de forme cylindrique et couvertes de cils (4). Grâce à leurs cils, elles se dispersent avec les courants pendant une période pélagique courte (4). Après une courte vie dans la colonne d'eau (quelques heures), la larve se fixe sur un substrat adéquat (Figure 2A) (5) et se métamorphose en un zoïde primaire (i.e. ancestrule), mesurant 0,8 mm de long et 0,4 mm de large (Figures 2B, 2C, 2D) (5). L'ancestrule donne ensuite naissance par bourgeonnement à d'autres zoïdes (Figure 2E) qui formeront la colonie en se multipliant à leur tour (Figure 2F) (5). La reproduction a été observée toute l'année en Nouvelle Zélande, avec un pic du printemps à l'automne (6).



Figure 2 : *Watersipora subatra* : (A) Premiers stades de métamorphose de la larve, dans les 12h suivant sa fixation au substrat, (B) stade atteint entre 12 et 36h après la fixation, (C) stade atteint 1 à 2 jours après la fixation, (D) métamorphose complète de la larve en ancestrule, 3,5 jours après la fixation, l'ancestrule est à ce stade capable de se nourrir (E) jeune colonie avec les premiers zoïdes produits par bourgeonnement, (F) colonie, mesurant 2,9 mm de large, dans laquelle l'ancestrule et les premiers zoïdes sont moribonds de couleur noire.

Source : Bishop *et al.* 2017 (5)

Groupe trophique : producteur primaire / brouteur / suspensivore / déposivore / 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 (substrats durs en général)
• naturel / artificiel
• vase / sable / graviers / débris coquillers / rocheux / biogénique / infrastructures.

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

Comme tous les bryozoaires, *W. subatra* 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 microcourants 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 (3).

La colonie vit sur des supports fixés, notamment des pieux, des quais comme à Chausey (Normandie) (7), parfois des substrats vivants tels que les coquilles de mollusques comme *Magallana gigas* dans le bassin d'Arcachon (Aquitaine) (7; 8), ou des spongiaires (9). On retrouve également cette espèce fixée sur des algues comme les laminaires ou *Fucus serratus* au Cap-Ferret (8), ou sur d'autres bryozoaires (3). Ce bryozoaire affectionne les substrats artificiels des ports et marinas (10). On le retrouve également sur les pierres et coquilles d'huitres à St-Jacut-de-la-mer (Bretagne) (7). Dans le Golfe du Morbihan, il a été retrouvé sur des rochers (7). Il peut également se développer sur des pontons flottants, des laminaires et l'ascidie *Styela clava* comme à Guernesey (Royaume Uni) (7).

Watersipora subatra se développe principalement entre le bas de l'estran (4) et 30 m de profondeur (2), avec une croissance maximale à 12 m observée sur des plateformes pétrolières en Californie (11). Cette espèce affectionne les milieux ombragés (11).

Ce bryozoaire peut se développer principalement à un régime tempéré de températures. Au Japon, dans son aire native de répartition, *W. subatra* se développe à des températures comprises entre 14 et 27°C (12). Dans le bassin d'Arcachon, dans son aire d'introduction, ce bryozoaire supporte des variations de températures de 1 à 30°C (13).

Watersipora subatra se développe à des taux de salinité variant de 25 à 35 ppm dans son aire native de répartition au Japon (12), et au minimum de 25 ppm dans une de ses aires d'introduction en Californie (14). Cette espèce est donc euryhaline (18–30‰) et polyhaline (30–40‰).

INTRODUCTION

Distribution globale : Océan Pacifique (Japon, Indonésie, Australie, Nouvelle Zélande, Californie (USA)), océan Atlantique et Manche (Angleterre, Irlande, îles anglo-saxonnes, France), mer d'Irlande (Irlande et Angleterre), mer Celtique (Angleterre et France), mer du Nord (Allemagne) (2; 7).

Distribution européenne : France (Normandie dont Chausey, Finistère, Morbihan, Côtes d'Armor, Gironde), Royaume Uni (Angleterre, Irlande, Guernesey, Jersey), Allemagne.

Distribution en France métropolitaine :

	Manche – Mer du Nord	Mers Celtiques	Golfe de Gascogne Nord	Golfe de Gascogne Sud	Méditerranée Occidentale
Date de première observation	2002	1999	2006	Entre 1968 et 1973	
Date de premier signalement	2003 (15)	2000 (16)	2009 (4)	1984 (5)	
Lieu	Chausey (Normandie)	St-Jacut-de-la-mer (Côtes d'Armor)	Golfe du Morbihan	Cap-Ferret (Gironde)	

Distribution actuelle	St-Vaast la Hougue, Urville Nacqueville, Chausey (Normandie) (4; 17)	St-Jacut-de-la-mer, Erquy, Le Val André, Trébeurden (Côtes d'Armor) Crozon, Morgat, Brest (Finistère) (4; 17; 18)	Golfe du Morbihan	En 2003, entre Arcachon et Gujan-Mestras (Gironde) (4)	
------------------------------	--	---	-------------------	--	--

Voie d'introduction (probable / certain) :

- Trafic maritime (4)
- Mariculture (Importation d'huitres *Magallana gigas* du Japon) (19)
- Pêche
- Canaux de navigation
- Inconnu

Vecteur (probable / certain) :

- Eau et/ou sédiment de ballast
- Salissures de coques (4)
- Ostréiculture (19)
- Appâts
- Débris flottants (19)
- Inconnu

Introduction et propagation :

Probablement originaire de la région Indopacifique et notamment du Japon (1; 2), *W. subatra* aurait été échantillonnée pour la première fois en 1957 en Indonésie, en 1973 en Australie (20), en 1983 en Nouvelle Zélande (10), en 1999 en Corée du sud (21), entre 1998 et 2001 en Australie et en Tasmanie (22), en 2010 à San Diego en Californie (USA) (2). Elle est aussi présente en Chine et à Hawaï (2). Cependant, les occurrences de *W. subatra* et *W. subtorquata* dans certaines localités du Pacifique nécessitent d'être vérifiées par des analyses morphologiques et moléculaires (2), si bien que ces informations doivent être prise avec précaution. *Watersipora subtorquata* prédominerait dans les régions sub-tropicales et tropicales, on la retrouve en Atlantique (Cap Vert, Afrique de l'Ouest, Afrique du Sud, Brésil, Floride, Caraïbes), en mer Méditerranée (Italie, Alexandrie en Egypte), en Mer Rouge, en mer d'Arabie et dans le Pacifique (Chine, Corée, Hawaï et Australie). A l'inverse, *W. subatra* prédominerait dans les régions tempérées.

En mer du Nord, *W. subatra* a été retrouvée en 2012 sur des algues brunes flottantes (*Himanthalia elongata*), près de l'archipel d'Héligoland en Allemagne (23).

En Atlantique nord-est, *W. subatra* est présente en Angleterre, Irlande, France (4). En Angleterre, *W. subatra* a été trouvée pour la première fois en 2007 à Guernesey et en 2008 à Plymouth et Poole (4). En 2011, elle est détectée en Irlande (24).

En France, d'après le site de sciences participatives « BioObs », *W. subatra* aurait été trouvée à Saint-Vaast la Hougue, Urville Nacqueville et Chausey (Normandie), Crozon et Morgat (Finistère), Golfe du Morbihan, Cap Ferret (Gironde), Sète, Palavas les Flots et Carnon Plage (Hérault), Antibes et Cagnes sur mer (Alpes-Maritimes) et Cargèse (Corse) (17). Cependant, ces informations doivent être prises avec précaution car l'identification de ce bryozoaire nécessite des analyses morphologiques et moléculaires, qui ne peuvent être réalisées durant les plongées. C'est pourquoi les spécimens retrouvés en méditerranée doivent plutôt correspondre à *W. subtorquata*, cette dernière étant déjà décrite en Israël, Egypte, Italie (2).

Ce bryozoaire a été observé pour la première fois en France entre 1968 et 1973 au Cap-Ferret (Gironde) dans le bassin d'Arcachon (5). En 1999, on le retrouve à St-Jacut-de-la-mer (Côtes d'Armor) (16). La

même année, il est également retrouvé sur une coquille de crépidule (*Crepidula fornicata*) à St Lunaire (Ille-et-Vilaine), mais il n'est pas retrouvé à Erquy, ni au Val-André (Côtes d'Armor) (4). En aout 2003, ce bryozoaire est observé entre Arcachon et Gujan-Mestras (Gironde) (4). En 2005, *W. subatra* est l'espèce la plus commune du bas de l'estran de St-Jacut-de-la-mer (Côtes d'Armor) (4; 18). En 2008, ce bryozoaire domine toujours le bas de l'estran de St-Jacut-de-la-mer, et il est retrouvé également à Erquy et au Val André (Côtes d'Armor) (4).

En France, *W. subatra* aurait été introduite via le commerce d'huitres creuses *Magallana gigas* (19). En Allemagne, ce serait plus par l'intermédiaire d'algues flottantes que cette espèce serait arrivée (19). En Nouvelle Zélande, Australie et Californie, *W. subatra* serait arrivée par les salissures de coques des bateaux (4).

IMPACTS

Impact(s) mis en évidence en France métropolitaine : En 1999, quelques colonies de *W. subatra* sont décrites sur l'estran de St-Jacut-de-la-mer. Six ans plus tard, c'est l'espèce qui domine le plus l'estran de cette commune (4).

Impact(s) mis en évidence ailleurs :

Impacts écologiques

Ce bryozoaire invasif peut avoir des effets résilients mais aussi persistants sur la structure de la communauté, dans laquelle il influence l'abondance de plusieurs taxa (25). Comme la révision du genre *Watersipora* a eu lieu récemment (2014) (2), certaines informations ci-dessous ont été décrites pour *W. subtorquata* et non pour *W. subatra*. Cependant, les informations décrites ci-dessous ont été sélectionnées parce qu'elles correspondent à des localités où *W. subtorquata* s'avère être *W. subatra*.

Compétition :

En Nouvelle Zélande, *W. subatra* (arrivée en 1982) a rapidement remplacé *W. arcuata* (10). Dans la baie de Port Philippe, à Victoria, en Australie, *W. subatra* (arrivée en 1976) est également vite devenue l'espèce dominante les autres espèces du genre *Watersipora* (26). Dans le sud de la Californie, *W. subatra* était entre 2000 et 2003 l'espèce dominante, voire la seule espèce de *Watersipora* à différents endroits (Port d'Oceanside, Baie d'Alamitos, Port King) (27), où *W. arcuata* prédominait auparavant (28). *W. subatra* était une des 7 espèces non indigènes présentes dans le port de Bodega (Californie), la plupart étant absentes ou rares en 1970-1971. Cependant, *W. subatra* était parmi les espèces les plus abondantes dans le port de Bodega en 2006 (29). En Californie, il a été montré que les perturbations humaines, comme le nettoyage des structures des plateformes pétrolières, entraînent un changement de la structure des communautés qui s'établissent sur ces structures, avec par exemple le remplacement des anémones natives par *W. subatra* (11).

Changement des habitats :

La structure en trois dimensions des colonies de *W. subatra* peut constituer un habitat pour d'autres organismes. Dans le port de Bodega (Californie), où *W. subatra* est présente, la diversité des espèces natives est corrélée à la diversité des espèces non indigènes (30). Sur les coques des navires, et sur les autres surfaces traitées à la peinture anti-fouling, *W. subatra* est souvent la seule espèce pouvant s'installer, et ses colonies constituent une surface permettant aux espèces sensibles à l'anti-fouling de

s'installer (31). *W. subatra* pourrait favoriser différents assemblages de communautés d'organismes mobiles (30; 32).

Prédation :

Watersipora subatra peut être consommée par le mollusque nudibranche *Onchidoris neapolitana* (3) et probablement par d'autres opisthobranches (33), ainsi que des crustacés amphipodes et isopodes, ou encore des arthropodes comme les pycnogonides ou les acariens. Comme d'autres bryozoaires, *W. subatra* pourrait être mangée par les herbivores comme des oursins, des poissons, des crabes, et certains mollusques gastéropodes prosobranches (34). Dans la baie de Moro en Californie, la prédation par des prédateurs natifs comme la loutre de mer *Enhydra lutris nereis*, et l'étoile de mer *Pisaster* sp. facilite l'invasion de *Watersipora* sp. sur les lits de moules californiennes *Mytilus californianus* (34).

Impacts économiques

Au niveau économique, *W. subatra* peut avoir des conséquences pour l'homme, notamment parce qu'en se développant sur la peinture anti-fouling des bateaux, il entraîne l'inefficacité de cette dernière, ce qui peut affecter négativement la vitesse des bateaux. Les espèces du genre *Watersipora* sont connues pour résister au cuivre et au mercure utilisés dans les peintures anti-fouling (35). L'exposition aux peintures anti-fouling au cuivre augmente le recrutement de *W. subatra*, même si certains individus ne survivent pas à la fixation (36). La capacité à tolérer voire même à être favorisé par les pollutions au cuivre apporte un avantage compétitif à *W. subatra* dans les habitats pollués (37; 38).

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	
Etablie	X	X	X	X	
Envahissante	X	X	X	X	
Impactante (impact avéré ou fortement pressenti)	?	X	?	?	
Cryptogénique					

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

Contribution : Cécile Massé

Mise à jour le :

(1) **Ortmann A. 1890.** Die Japanische Bryozoenfauna. Bericht über die von Herrn Dr. L. Döderlein im Jahre 1880–81 gemachten Sammlungen. *Archiv für Naturgeschichte* 54: 1–74.

- (2) **Vieira L.M., Jones M.S., Taylor P.D. 2014.** The identity of the invasive fouling bryozoan *Watersipora subtorquata* (d'Orbigny) and some other congeneric species. *Zootaxa* 3857: 151–182.
- (3) **André F., Limouzin H. 2018.** in : DORIS, 04/09/2018 : *Watersipora subatra* (Ortmann, 1890), <http://doris.ffessm.fr/ref/specie/2003>.
- (4) **McLachlan R.N. 2017.** *The larval morphology and the effects of sound frequencies on the settlement behaviour of the biofouling Bryozoan: Watersipora subatra*. Master degree thesis, the Victoria University of Wellington, p. 87.
- (5) **Bishop J.D.D., Yunnie 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: 50 pp.
- (6) **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.
- (7) **Ryland J.S., De Blauwe H., Lord R., Mackie J.A. 2009.** Recent discoveries of alien *Watersipora* (Bryozoa) in Western Europe, with redescription of species. *Zootaxa* 2093: 43-59.
- (8) **d'Hondt J.L. 1984.** Un nouvel immigrant dans le bassin d'Arcachon, *Watersipora aterrima* (Ortmann, 1890) (Bryozoaire Cheilostome). *109^e Congrès national des Sociétés savantes, Dijon, 1984, Sciences, 2*: 237-245.
- (9) **Porter J.S., Nunn J.D., Ryland J.S., Minchin D., Spencer Jones M.E. 2017.** The status of non-native bryozoans on the north coast of Ireland. *BioInvasions Record* 6: 321-330.
- (10) **Bishop J.D.D., Wood C.A., Yunnie A.L.E., Griffiths C.A. 2015.** Unheralded arrivals: non-native sessile invertebrates in marinas on the English coast. *Aquatic Invasions* 10: 249–264.
- (11) **Viola S.M., Page H.M., Zaleski S.F., Miller R.J., Doheny B., Dugan J.E., Schroeder D.M., Schroeter S.C. 2018.** Anthropogenic disturbance facilitates a non-native species on offshore oil platforms. *Journal of Applied Ecology* 55: 1583–1593.
- (12) **Tatara E., Kikuchi T. 2003.** Seasonal change of standing stocks of phytoplankton and some ecological parameters in the coastal waters of Sagami Bay. *Actinia* 15: 15-24.
- (13) **Deborde J., Anschutz P., Auby I., Glé C., Commarieu M.V., Maurer D., Lecroart P., Abril G. 2008.** Role of tidal pumping on nutrient cycling in a temperate lagoon (Arcachon Bay, France). *Marine Chemistry* 109: 98-114.
- (14) **Cohen A.N., Calder D.R., Carlton J.T., Chapman J.W., Harris L.H., Kitayama T., Lambert C.C., Lambert G., Piotrowski C., Shouse M., Solórzano L.A. 2005.** Rapid Assessment Shore Survey for Exotic Species in San Francisco Bay - May 2004. Final Report for the California State Coastal Conservancy, Association of Bay Area Governments/San Francisco Bay-Delta Science Consortium, National Geographic Society and Rose Foundation. San Francisco Estuary Institute, Oakland, CA, p. 32.
- (15) **De Blauwe H. 2003.** Bryozoa verzameld op weg SWG-reis van 2002 naar Contentin, Frankrijk. *De Strandvlo* 23: 21-25.
- (16) **De Blauwe H. 2000.** Modiertjes gevonden tijdens de SWG-reis naar Bretagne 1999. *De Strandvlo* 20: 58-72.
- (17) **BioObs 2018.** Base pour l'Inventaire des Observations subaquatiques : [Watersipora subatra](#).
- (18) **De Blauwe H. 2005.** Bryozoa verzameld tijdens de SWG-reis naar Bretagne in April 2005. *De Stransvlo* 25: 76-82.
- (19) **Ferrario J., d'Hondt J.L., Marchini A., Occhipinti-Ambrogi A. 2015.** From the Pacific Ocean to the Mediterranean Sea: *Watersipora arcuata*, a new non-indigenous bryozoan in Europe. *Marine Biology Research* 11: 909-919.

- (20) Soule D.F., Soule J.D. 1975. Species group of Watersiporidae. *Bryozoa 1974. Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, h.s. 3, 2: 299-309.
- (21) Séo J.E. 1999. Taxonomic review of Korean *Watersipora* (Bryozoa, Gymnolaemata, Cheilostomata). *Korean Journal of Systematic Zoology* 15: 221-229.
- (22) 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.
- (23) Kuhlenkamp R., Kind B. 2013. Arrival of the invasive *Watersipora subtorquata* (Bryozoa) at Helgoland (Germany, North Sea) on floating macroalgae (*Himanthalia*). *Marine Biodiversity Records* 6: e73.
- (24) Kelso A., Wyse Jackson P.N. 2012. Invasive bryozoans in Ireland: first record of *Watersipora subtorquata* (d'Orbigny, 1852) and an extension of the range of *Tricellaria inopinata* d'Hondt and Occhipinti Ambrogi, 1985. *BioInvasions Record* 1: 209–214.
- (25) Sams M.A., Keough M.J. 2012. Contrasting effects of variable species recruitment on marine sessile communities. *Ecology* 93: 1134-1146.
- (26) 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., Thresher R., Martin R.B.). Center For Research on Introduced Marine Pests, CSIRO Marine Research. Hobart, Tasmania. p. 193-225.
- (27) Geller J., Mackie J.A., Schroeder G., Gerhinger D. 2008. *Distribution of highly invasive bryozoans belonging to a cryptic species complex in the genus Watersipora determined by DNA sequences*. Moss Landing Marine Laboratories, Moss Landing, p. 40.
- (28) Banta W.C. 1969. *Watersipora arcuata*, a new species in the subovoidea-cucullata-nigra complex (Bryozoa, Cheilostomata). *Bulletin of the Southern California Academy of Science* 68: 96–102.
- (29) Sorte C.J.B., Stachowicz J.J. 2011. Patterns and processes of compositional change in a California epibenthic community. *Marine Ecology Progress Series* 435: 63-74.
- (30) Sellheim K., Stachowicz J.J., Cameron R.C. 2010. Effects of a nonnative habitat-forming species on mobile and sessile epifaunal communities, *Marine Ecology Progress Series* 398: 69-80.
- (31) Floerl O., Pool T.K., Inglin G.J. 2004. Positive interactions between nonindigenous species facilitate transport by human vectors. *Ecological Applications* 14: 1724-1736.
- (32) Stachowicz J.J., Byrnes J.E. 2006. Species diversity, invasion success, and ecosystem functioning: disentangling the influence of resource competition, facilitation, and extrinsic factors. *Marine Ecology Progress Series* 311: 251-262.
- (33) Hayward P.F., Ryland J.S. 1999. Cheilostomatous Bryozoa part 2. Hippothooidea - Celleporoidea. In *Synopses of the British Fauna (New Series)*, (Eds. Barnes R.S.K., Crothers J.H.). The Linnean Society of London and The Estuarine and Coastal Sciences Association by Field Studies Council, p. 416.
- (34) Needles L.A., Gosnell J.S., Waltz G.T., Wendt D.E., Gaines S.D. 2015. Trophic cascades in an invaded ecosystem: native keystone predators facilitate a dominant invader in an estuarine community. *Oikos* 124: 1282-1292.
- (35) Piola R.F., Johnston E.L. 2006. Differential resistance to extended copper exposure in four introduced bryozoans. *Marine Ecology Progress Series* 311: 103-114.
- (36) McKenzie L.A., Brooks R.C., Johnston E.L. 2012. A widespread contaminant enhances invasion success of a marine invader. *Journal of Applied Ecology* 49: 767-773.
- (37) McKenzie L.A., Brooks R., Johnston E.L. 2011. Heritable pollution tolerance in a marine invader. *Environmental Research* 111: 926-932.

(38) **McKenzie L.A., Johnston E.L., Brooks R. 2012.** Using clones and copper to resolve the genetic architecture of metal tolerance in a marine invader. *Ecology and Evolution* 2: 1319-1329.