

***Styela clava* Herdman, 1881**

Noms vernaculaires : Ascidié plissée (FR), ascidié japonaise (FR), rough sea squirt (UK), leathery sea squirt (UK), folded sea squirt (UK), club tunicate (UK), Asian tunicate (UK), Ostasiatische Seescheide (DE), Falten-Ascidié (DE), knotszakpijp (NL), Japanse zakpijp (NL), Ascidia plisada (E), Ascidia japonesa (P), エボヤ (JP).

AphiaID : 103929

CD_NOM : 372804

Classification : Phylum : **Chordata** > Classe : **Ascidiacea** > Ordre : **Stolidobranchia** > Famille : **Styelidae** > Espèce : *Styela clava*.

Synonymes : *Botryorchis clava* (Herdman, 1881), *Styela barnharti* Ritter & Forsyth, 1917, *Styela mammiculata* Carlisle, 1954, *Tethyum clava* (Herdman, 1881).

Risque de confusion avec : *Styela plicata* (Lesueur, 1823).

DESCRIPTION ET IDENTIFICATION

Styela clava est une ascidié solitaire en forme de massue, d'apparence ridée qui mesure de 12 à 15 cm de long (1; 2; 3) et peut atteindre jusqu'à 22 cm de long (4). Elle se compose d'un corps cylindrique, allongé sur un pédoncule de taille variable mais pouvant atteindre un tiers de la longueur totale de l'ascidié (2). Ses couleurs sont variables allant du brun avec des marbrures blanches, ou des marbrures jaunâtres ou rougeâtres, au gris avec des marbrures jaunâtres (2; 3). Deux siphons rapprochés, assez courts et rayés longitudinalement, sont présents en haut du corps, chacun avec une ouverture à quatre lobes (2; 3). Le grand siphon ouvert vers le haut correspond à la bouche (siphon buccal ou inhalant), alors que le petit siphon latéral correspond à l'anus (siphon cloacal ou exhalant) (1). Le corps présente des tubercules et des parties gonflées arrondies dans la partie supérieure lui donnant un aspect verruqueux et des rides longitudinales dans la partie inférieure (2). La tunique est faite d'une matière cellulosique très solide, semblable à du cuir (1). La surface du pédoncule paraît froissée. A l'intérieur,



Figure 1 : *Styela clava* en partie recouverte d'une ascidié coloniale. Taille approx. : 10 cm (c) Cécile Massé

S. clava présente quatre plis branchiaux de chaque côté et 2 à 4 gonades du côté gauche et 5 à 8 du côté droit. Le tube digestif est longitudinal avec une boucle en forme de U (2; 3).

Les petits spécimens de moins de 3 cm de long peuvent ne pas avoir de pédoncule et sont susceptibles d'être confondus avec d'autres espèces du genre *Styela*. La tunique de *S. clava* est semblable à du cuir et la boucle du tube digestif est simple et longitudinale, alors que la tunique de *Styela plicata* est blanchâtre, presque nue, dure mais elle ne ressemble pas à du cuir et le tube digestif est très incurvé (5).

BIOLOGIE ECOLOGIE

Reproduction – Cycle de vie :

Styela clava est hermaphrodite simultané, à fertilisation interne dans la cavité générale de l'ascidie. La maturation des gonades mâles et femelles est décalée dans le temps, ce qui empêche l'autofécondation (2). Le déclenchement de la ponte dépend de la température, qui doit être d'au minimum 15°C. La reproduction a donc lieu d'août à septembre. Les spermatozoïdes éjectés dans l'eau sont inhalés pour féconder les ovules présents dans la cavité générale d'une femelle. Le développement est ovipare, les œufs éclosent au bout de 12 à 15h à des températures comprises entre 16 et 20°C et donnent naissance à une larve qui s'échappe par le siphon exhalant. La larve ressemble à un têtard et peut nager à des vitesses de 8 mm/s pendant un court instant, et ne se déplace que de quelques centimètres durant l'activité de nage. Elle est active pendant environ 12h (6). Les larves sont planctoniques pendant un à trois jours selon les températures (2), et entre 24 à 28h à 20°C (7). Une fois la phase planctonique achevée, les larves se fixent sur un substrat et se métamorphosent en adultes sessiles. La durée de développement entre la fécondation et la métamorphose de la larve est d'un à trois jours. *Styela clava* atteint la maturité sexuelle à environ 10 mois et peut vivre entre 2 et 3 ans (1; 2; 8).

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

Ecosystème : estuaire / côte / large

Compartiment : • benthique / pélagique (phase larvaire planctonique)
• épifaune (accroché aux bivalves ou aux algues) / endofaune / fixée / sessile / vagile (phase larvaire planctonique)

Zone : subtidale / intertidale

Substrat : • meuble / dur
• naturel / artificiel
• vase / sable / graviers / débris coquilliers / rocheux / biogénique (récifs d'huîtres et de moules) / infrastructures.

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

Styela clava est présente en zone côtière assez abritée à des profondeurs allant jusque 25 m (2; 3), mais certains auteurs rapportent qu'elle peut être trouvée à 40 m (9), voire à 100 m de profondeur (10). En

tant qu'espèce « fouling », elle est communément trouvée sur les rochers et les infrastructures artificielles (béton, ponton, bois, ciment, coques de navire et bouées). On la retrouve également attachée sur d'autres organismes tels que *Magallana gigas*, *Mytilus edulis* et *Sargassum muticum* (2; 11). Les colonies présentent des densités relativement faibles sur les substrats naturels, de l'ordre de 50 à 100 individus par m², mais peuvent atteindre des densités beaucoup plus élevées sur des substrats artificiels, de 500 à 1500 spécimens par m² (9; 12).

Styela clava est un filtreur suspensivore, qui capte les micro-organismes végétaux et animaux (protozoaires flagellés, crustacés...) présents dans le courant d'eau créé par le siphon inhalant. Le courant d'eau aspiré par le siphon inhalant passe dans le sac branchial puis par les fentes du filtre et ensuite via la cavité péribranchiale avant de ressortir par le siphon exhalant. Les particules alimentaires retenues par les fentes du filtre, sont ensuite enrobées de mucus avant d'être emmenées sous la forme d'un agrégat vers l'estomac. Une fois la digestion effectuée, les déchets sont évacués par le siphon exhalant (1; 2).

Styela clava supporte de larges variations de températures (de -2 à au moins 23°C) (9; 13), et de salinité (mortalité observée en dessous de 18g/l pour les larves et 10g/l pour les adultes) avec des taux compris entre 22 et 34,5 pour le recrutement des larves (14). Cette espèce est capable de survivre en dehors de l'eau dans des conditions fraîches et humides pendant presque 3 jours (15).

INTRODUCTION

Distribution globale :

Distribution native : Pacifique Nord-Ouest (Japon et Russie).

Distribution dans son aire d'introduction : Etats-Unis (Californie, Connecticut, Maine, Oregon, Washington), Canada (Québec, New Brunswick), Nouvelle Zélande, Belgique, Danemark, France, Allemagne, Irlande, Pays Bas, Norvège, Royaume Uni, Turquie, Roumanie.

Distribution européenne : Belgique, Danemark, France, Allemagne, Irlande, Pays Bas, Royaume Uni, Roumanie.

Distribution en France métropolitaine :

	Manche – Mer du Nord	Mers Celtiques	Golfe de Gascogne Nord	Golfe de Gascogne Sud	Méditerranée Occidentale
Date de première observation	1963				2004-2005
Date de premier signalement	1969 (16; 17)	1975 (18)		1980 (19)	2008 (20)
Lieu	Dieppe (Seine-Maritime)	Dinard (Ille-et-Vilaine)		Arcachon	Etang de Thau

Distribution actuelle	Dieppe, Calais, Cherbourg, Le Havre, Dunkerque	Dinard, Saint-Malo, Lézardrieux, Morlaix, Brest	Pornichet, Pornic, Les Sables d'Olonne	La Rochelle, Arcachon	Etang de Thau, Sète
------------------------------	--	---	--	-----------------------	---------------------

Voie d'introduction (probable / certain) :

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

Vecteur (probable / certain) :

- Eau et/ou sédiment de ballast
- Salissures de coques
- Aquaculture, ostréiculture
- Appâts
- Canal de Suez
- Inconnu

Introduction et propagation :

Styela clava est originaire du Pacifique nord-ouest, où elle est retrouvée du Japon à la Sibérie (Japon, Chine, Corée du nord, Corée du sud, Taiwan, Russie) (21). Aujourd'hui, cette ascidie est présente dans toutes les eaux marines tempérées incluant les côtes ouest et est des Etats-Unis, le Royaume Uni, l'Europe, l'Asie et l'Australie. La plus ancienne observation de l'introduction de *S. clava* remonte à 1933 en Californie (USA), mais sa première introduction pourrait probablement dater de la fin des années 1920 (22). Sur la côte ouest américaine, on la retrouve actuellement de Baja (au nord du Mexique) à l'Etat de Washington (USA) jusqu'au sud de la Colombie Britannique (23).

Sur la côte est américaine, *S. clava* a été trouvée pour la première fois en 1970 dans la marina de Beverly, Massachusetts (USA) (24). Elle fût ensuite retrouvée en 1972 à New York et en 1980 à Rhode Island (USA) (25). Dans l'état du New Hampshire, cette espèce a été observée pour la première fois en 1985 dans le port de Portsmouth (USA) (24), puis en 1988 dans les états du Connecticut et du Maine (25). Sur les côtes atlantiques canadiennes, la première observation de *S. clava* date de 1998 dans les baies de Montague/Brudenell/St Mary sur l'île du Prince Edward (7). Le détail des différents sites où *S. clava* a été observé au Canada est disponible dans Clarke & Therriault (2007) (7).

Dans l'hémisphère sud, les populations sont actuellement restreintes aux grands ports où les activités commerciales sont importantes. Une population isolée a été observée en 1972 dans la baie d'Hobson en Australie (26). En 1997, cette espèce a été signalée à Auckland et Christchurch en Nouvelle Zélande (9; 27).

A la fin de la guerre de Corée en 1951, les navires de guerre revenant en Angleterre ont ramené sur leur coque des spécimens de *S. clava* en Angleterre (28). De cette manière, *S. clava* a été introduit en 1952 à Plymouth (identifiée comme *Styela mamiculata*) et en 1953 à Devon au Royaume Uni (29; 30). Son extension fût rapide ensuite puisqu'on retrouve cette ascidie à Southampton et Milford Haven en 1959 (16). En France, la première population isolée de *S. clava* a été observée 1963 à Dieppe (Seine-Maritime) (17). En 1968, elle est observée pour la première fois au Havre (Seine-Maritime) (16; 31). En 1972, elle est retrouvée dans le port de Cork en Irlande (32). Dans les 15 ans qui ont suivis la découverte de *S. clava* sur les côtes anglaises, on l'a retrouvée à Poole, Portsmouth, Heysham, Brixham, Weymouth, Falmouth, Holyhead, Fleetwood, Ardrossan, Brighton, Dover, Ramsgate, Sheerness, West Mersea, Harwich, Lowestoft, Grimsby (33) et dans les ports de Shoreham (34), de Langstone (30) et Chichester (35). Des populations sont également trouvées sur les îles britanniques de Jersey et Guernesey (33). Sur les côtes françaises, on la retrouve à Saint Malo (33), Dinard (18), Lézardrieux (36), Roscoff (37), Brest

(28), Dunkerque (38), Cherbourg, Calais, Pornichet, Pornic, La Rochelle, les Sables d'Olonne (33) et Arcachon (19). Son extension sur les côtes anglaises et françaises est probablement dû au transport maritime sur les coques des navires ou via le transfert d'huîtres.

Au milieu des années 1960, *S. clava* s'est étendue au Danemark à Limjford (15; 39), puis à Kattegat (9). Au Pays Bas, elle est signalée pour la première fois en 1974 dans le port de Den Helder (40), et ensuite à Oosterschelde (41) puis à Breskens (33). En Espagne, sur les côtes atlantiques, elle est signalée pour la première fois en 1981 à Cambados, Ría de Arosa, Figueras, Ría del Eo (42), puis à Ría de Ferrol (43), Santander, Gijon, Muros et Sada (33). En Belgique, elle est signalée pour la première fois en 1986 à Zeebrugge (44), puis à Ostend (45). En Allemagne, elle fût retrouvée en 1997, notamment à Wilhelmshaven, les îles de Sylt et de Föhr (9; 46; 47), et plus tard sur l'île de Helgoland-Düne (48). Le Portugal n'est pas épargné puisque *S. clava* est observé à Leixões (Porto), Cascais et Lisbonne (11). Pour un détail complet de toutes les localités où *S. clava* a été répertoriée entre 1997 et 2005, voir Davis et al. (2007) (47).

Sur les côtes méditerranéennes, *S. clava* a été retrouvée seulement dans quelques localités. En effet, cette espèce a été observée en 2002 en mer Noire sur la côte sud de Roumanie (49). Sa présence sur les côtes méditerranéennes françaises n'est pas confirmée jusqu'en 2004-2005. En effet, 50 ports différents ont été échantillonnés et *S. clava* n'y a pas été trouvé (47). Pourtant en 2004, un pêcheur d'huîtres de l'étang de Thau voit des photographies de *S. clava* et ajoute que bien que cette ascidie soit présente sur les cordes de culture d'huîtres, celle-ci ne représente pas une menace sérieuse (47). En juin 2005, 6 spécimens de *S. clava* ont été collectés dans l'étang de Thau à Sète (20). En juin 2007, quelques spécimens furent collectés dans le canal de Sète dans le centre de Sète (50). Depuis, elle fût également trouvée en 2012 dans la baie d'Izmit en Turquie (mer de Marmara) (51).

Des analyses génétiques ont été réalisées en 2010 pour étudier la structure génétique et la diversité de 21 populations de *S. clava* en Europe et deux populations issues de la région native de cette ascidie au Japon (52). Ces analyses indiquent qu'au moins deux événements d'introduction différents ont eu lieu en Europe, correspondant à deux clusters génétiques différents : les populations les plus au nord au Danemark qui ressemblent à une population japonaise, et le reste des populations européennes (52). Un troisième événement d'introduction est probable et concerne la population de Shoreham (UK) (52). Cela suggère que l'arrivée de *S. clava* au Danemark correspond à une introduction primaire ; elle arriva dans cette région directement de sa région native (52). Les populations de la côte atlantique américaine sont génétiquement similaires aux populations européennes, ce qui suggère que les populations atlantiques américaines ont pour origine les populations européennes. Enfin, les populations de la côte pacifique américaine ressemblent plus à une des populations japonaises et à la population danoise, ce qui suggère une origine japonaise pour les populations des côtes pacifiques américaines (52).

IMPACTS

Impact(s) mis en évidence en France métropolitaine :

Styela clava pourrait avoir un impact sur les cultures de coquillages dans le bassin de Thau, mais pour l'instant aucun impact a été mis en évidence (53).

Impact(s) mis en évidence ailleurs :

Impacts écologiques

L'impact de *S. clava* sur les fonds meubles sont négligeables à Port Philip Bay (Australie) (54). Cependant, au Canada, *S. clava* affecte la faune native en entrant en compétition avec les espèces natives dominantes de la communauté benthique (7). La présence de *S. clava* réduit largement le recrutement

local de la plupart des autres espèces, excepté les balanes, et les polychètes de la famille des Spirobidae (55). Des expériences ont démontré que le recrutement des huîtres ne fait pas exception puisque l'ascidie se nourrit des larves planctoniques (56). Au Royaume Uni, l'introduction et l'établissement de populations denses de *S. clava* sont associés à un déclin massif des populations de l'ascidie locale : *Ciona intestinalis* (9). De la même manière, dans le sud de la Californie, *S. clava* a effectivement remplacé les ascidies indigènes : *Pyura haustor* et *Ascidia ceratodes*, qui étaient dominantes auparavant (57). *Styela clava* est capable de coloniser les surfaces libérées par la mort des ascidies natives comme *Ascidiella aspersa* (34). Pourtant, en mer méditerranée dans l'étang de Thau, les populations de *S. clava* n'ont pas augmenté dans les trois années suivant sa découverte (50). L'hypothèse avancée pour expliquer ce fait est que les températures de l'eau durant l'été qui peuvent atteindre 29,1°C et la salinité (maximum de 40,4 psu) dans cet étang pourraient tuer une grande proportion des individus de *S. clava* (50). Lorsque les populations de *S. clava* explosent, elles sont en concurrence avec beaucoup d'espèces natives notamment pour l'espace et la nourriture en consommant les items dont les espèces natives pourraient se nourrir mais en se nourrissant aussi directement des larves de ces espèces natives. En effet, *S. clava* peut atteindre des densités de 500 à 1500 individus par mètre carré (7).

Les pressions de prédatations qui s'exercent sur *S. clava* varient selon l'ontogénie et la taille des individus (7). Les larves sont consommées par plusieurs prédateurs planctivores. Les juvéniles de *S. clava* qui viennent de s'installer sur un substrat deviennent la proie des invertébrés carnivores et omnivores et des poissons (58). Par exemple, au Royaume Uni, presque 100 % des juvéniles de *S. clava* sont consommés par les escargots tels que *Mitrella lunata* et par les poissons comme *Tautoglabrus adspersus* (55). La présence de ces prédateurs semble empêcher l'établissement de populations de *S. clava* dans ces endroits (59). Les adultes de *S. clava* ont une tunique très dure qui ressemble à du cuir et aucun prédateur n'a été observé en Europe du nord-ouest pour ce stade (9; 25). L'épaississement de la tunique et la présence de tubercules permet la colonisation du tégument de *S. clava* par d'autres espèces « fouling », ce qui la rend cryptique (58).

Impacts économiques

Styela clava est un organisme « fouling » qui colonise les encres, les coques des navires, les équipements de pêche ainsi que les autres infrastructures artificielles humaines. Cela augmente le temps de nettoyage de ces équipements, réduit la vitesse des navires tout en augmentant la consommation de carburant. Au Danemark, *S. clava* cause de nombreux problèmes en encrassant les équipements dédiés à la pisciculture de morue, de flets, et d'anguilles (7).

Au Canada sur l'île du Prince Edward, *S. clava* cause des pertes de production de moules *Mytilus edulis* en colonisant de manière dense les cordes de cultures (60). Presque 500 000 kg de *S. clava* sont enlevés chaque année. L'impact économique de cette espèce sur la production de moules au Canada a été estimée entre 34 000 et 88 000 \$ par an au Canada (61).

Impacts sur la santé humaine

En plus des coûts directs engendrés par *S. clava* à la filière conchylicole, des coûts indirects ont été rapportés, notamment sur la santé des employés travaillant dans ses fermes conchylicoles. En effet, la prolifération de *S. clava* sur les cordes de conchylicultures augmentent énormément le poids de ces dernières, ce qui cause des problèmes de dos aux employés. Au Japon, *S. clava* entrainerait l'apparition d'asthme chez les travailleurs qui ouvrent les huîtres, car ces derniers inhaleraient des particules fines de *S. clava* (62).

Utilisation humaine :

Styela clava est un met très apprécié en Corée du Sud, consommé sous le nom local de “mideuduck » (62). Des cultures de *S. clava* existent en Corée, et une partie est exportée en Europe et en Amérique du nord pour la consommation humaine (58).

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	X	X	X	?
Cryptogénique					

Rédaction : Anne Lizé (UMS 2006 Patrimoine naturel (AFB/CNRS/MNHN)) – novembre 2019

Contribution : Cécile Massé

Mise à jour le :

(1) **Ader D., André F., Maran V. 2014.** *Styela clava* Herdman, 1881, in : DORIS, 01/05/2014.

<https://doris.ffessm.fr/ref/specie/397>

(2) **CABI 2019.** *Styela clava* [original text by Cohen A.N. 23/03/2006]. In *Invasive Species Compendium*. Wallingford, UK: CAB International. www.cabi.org/isc.

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

(4) **Davis M.H., Davis M.E. 2008.** *Styela clava* (Tunicata, Ascidiacea) – first record in the Mediterranean region. *Aquatic Invasions* 3: 125–132.

(5) **Kott P. 1985.** The Australian Ascidiacea part 1, Phlebobranchia and Stolidobranchia. *Memoirs of the Queensland Museum* 23: 1-440. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/40652925#page/10/mode/1up>

(6) **Davis M.H. 1997.** Physical factors influencing larval behaviour in three species of solitary ascidian. PhD thesis, Open University, pp. 360.

(7) **Clarke C.L., Therriault T.W. 2007.** Biological Synopsis of the Invasive Tunicate *Styela clava* (Herdman 1881). *Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences* 2807.

(8) **Parker L.E., Culloty S., O'Riordan R.M., Kelleher B., Steele S., Van der Velde G. 1999.** Preliminary study on the gonad development of the exotic ascidian *Styela clava* in Cork Harbour, Ireland. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 79: 1141-1142.

- (9) **Lützen J. 1999.** *Styela clava* Herdman (Urochordata, Ascidiacea) a successful immigrant to northwest Europe: ecology, propagation and chronology of spread. *Helgoländer Meeresunters* 52: 383–391.
- (10) **Kott P. 2008.** Ascidiacea (Tunicata) from deep waters of the continental shelf of Western Australia. *Journal of Natural History* 42: 1103–1217.
- (11) **Davis M.H., Davis M.E. 2005.** *Styela clava* (Tunicata, Ascidiacea) – a new addition to the fauna of the Portuguese coast. *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 85: 403–404.
- (12) **Sandee A.J.J., De Koeyer P., Bogaards R.H. 1980.** Inventarisatie van een aantal sublittorale dier- en plantensoorten van de Oosterschelde in de zomer 1979. *DIHO rapporten en verslagen, 1980-4. Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek: Yerseke*, pp. 114.
- (13) **Buizer D.A.G. 1980.** Explosive development of *Styela clava* Herdman 1882, in the Netherlands after its introduction (Tunicata Ascidiacea). *Bulletin Zoologisch Museum Universiteit van Amsterdam* 7: 181–187.
- (14) **Kashenko S.D. 1996.** Effects of desalination on the larval settlement and metamorphosis of the ascidian *Styela clava*. *Biologiya Morya, Vladivostok* 2: 174–178.
- (15) **Lützen J., Sørensen V. 1993.** Ecology, reproduction and further spread of the immigrant East-Asiatic ascidian *Styela clava* Herdman in Danish waters. *Flora og Fauna* 99: 75–79.
- (16) **Coughlan J. 1969.** The leathery sea squirt - a new ascidian from Milford Haven. *Nature in Wales* 11: 192-193.
- (17) **Monniot C. 1970.** Sur quatre ascidies rares ou mal connues des côtes de la Manche. *Cahiers de Biologie Marine* 11: 145–152.
- (18) **Huwae P.H.M., Lavaleye M.S.S. 1975.** *Styela clava* Herdman, 1882, (Tunicata Ascidiacea) nieuw voor Nederland. *Zoologische Bijdragen* 17: 79-81.
- (19) **Bachelet G., Cazaux C., Gantes H., Labourg P.J. 1980.** Contribution à l'étude de la faune marine de la région d'Arcachon. *Bulletin du Centre d'Etude et de Recherche Scientifique de Biarritz* 13: 45– 64.
- (20) **Davis M.H., Davis M.E. 2008.** First record of *Styela clava* (Tunicata, Ascidiacea) in the Mediterranean region. *Aquatic Invasions* 3: 125–132.
- (21) **Millar R.H. 1960.** The identity of the ascidians *Styela mammiculata* Carlisle and *Styela clava* Herdman. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 39: 509-511.
- (22) **Abbott D.P., Johnson J.V. 1972.** The ascidians *Styela barnharti*, *S. plicata*, *S. clava*, and *S. montereyensis* in Californian waters. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 71: 95-105.
- (23) **Lambert C.C., Lambert G. 2003.** Persistence and differential distribution of nonindigenous ascidians in harbors of the Southern California Bight. *Marine Ecology Progress Series* 259: 145-161.
- (24) **Berman J., Harris L., Lambert W., Buttrick M., Dufresne M. 1992.** Recent invasions of the Gulf of Maine: Three contrasting ecological histories. *Conservation Biology* 6: 435-441.
- (25) **Cohen A.N. 2005.** *Styela clava* Herdman, 1881. Guide to the Exotic Species of San Francisco Bay. Oakland, CA, San Francisco Estuary Institute.
- (26) **Holmes N.J. 1976.** Occurrence of the ascidian *Styela clava* Herdman in Hobson's Bay, Victoria: a new record from the southern hemisphere. *Proceedings of the Royal Society of Victoria* 88: 115-116.
- (27) **Eno N.C., Clark R.A., Sanderson W.G. 1997.** Non-native marine species in British waters: a review and directory. *Peterborough, UK, Joint Nature Conservation Committee*: 133-134.
- (28) **Minchin D., Duggan C.B. 1988.** The distribution of the exotic ascidian, *Styela clava* Herdman, in Cork Harbour. *Irish Naturalists' Journal* 22: 388-393.
- (29) **Carlisle D. B. 1954.** *Styela mammiculata* n. sp. a new species of ascidian from the Plymouth area. *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 33: 329–334.

- (30) **Houghton D.R., Millar R.H. 1960.** Spread of the ascidian *Styela mammiculata* Carlisle. *Nature* 185: 862.
- (31) **Breton G., Dupont W. 1978.** *Styela clava* Herdman, ascidia nouvelle pour les côtes de la baie de Seine, abondé dans le port du Havre. *Bulletin Trimestriel de la Société Géologique de Normandie et des Amis du Muséum du Havre* 65: 51.
- (32) **Guiry G.M., Guiry M.D. 1973.** Spread of an introduced ascidian to Ireland. *Marine Pollution Bulletin* 4: 127.
- (33) **Davis M.H., Davis M.E. 2004.** New records of *Styela clava* Herdman, 1882 (Tunicata, Ascidiacea) in Europe. *Porcupine Marine Natural History Society Newsletter* 14: 24–28.
- (34) **Holmes N.J. 1969.** Aspects of the biology of *Styela clava* Herdman. PhD thesis, University of Southampton, pp. 176.
- (35) **Stubbings H.G., Houghton D.R. 1964.** The ecology of Chichester Harbour, S. England, with special reference to some fouling species. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 49: 233–279.
- (36) **Monniot F., Giannesini P.-J., Oudot J., Richard M.-L. 1986.** Ascidiées : « salissures » marines et indicateurs biologiques (métaux, hydrocarbures). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris* 8: 215-245.
- (37) **Dauvin J.-C., Iglesias A., Gentil F. 1991.** Nouvelles espèces pour l'inventaire de la faune marine de Roscoff – crustacés amphipodes, cumacés et décapodes, mollusques gastéropodes et ascidies. *Cahiers de Biologie Marine* 32: 121-128.
- (38) **Davoult D., Dewarumez J.-M., Glacon R. 1993.** Nouvelles signalisations d'espèces macrobenthiques sur les côtes françaises de la Manche orientale et de la Mer du Nord. IV. Groupes divers. *Cahiers de Biologie Marine* 34: 55– 64.
- (39) **Christiansen J., Thomsen J. C. 1981.** *Styela clava* Herdman 1882, a species new to the Danish fauna (Tunicata Ascidiacea). *Steenstrupia* 7: 15–24.
- (40) **Huwae P.H.M. 1974.** *Styela clava* Herdman, 1882, (Tunicata Ascidiacea) nieuw voor Nederland. *Zeepaard* 34: 28.
- (41) **Westerweel H. 1975.** *Styela clava* Herdman, 1882, nu ook in Zeeland. *Zeepaard* 35: 99.
- (42) **Ortea J., Vizcaino A. 1981.** Primera cita *Styela clava* Herdman, 1882, (Tunicata Ascidiacea) para el litoral Iberico. *Boletín de Ciencias de la Naturaleza I.D.E.A.* No. 27.
- (43) **Vázquez E., Urgorri V. 1992.** Ascidiáceos del «fouling» de la ensenada de A Graña, Ría de Ferrol (Galicia, España). *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)* 3: 161-167.
- (44) **d'Udekem d'Acoz C. 1986.** Étude sur la faune de Knokke-Heist, III: présence de *Styela clava* Herdman, 1882 en Belgique. *De Strandvlo* 6: 86.
- (45) **Eneman E. 1995.** Knotszakpijp of Japanse zakpijp *Styela clava* (Herdman, 1882) in de Spuikom van Oostende. *De Strandvlo* 15: 113.
- (46) **Davis M.H., Davis M.E. 2007.** The distribution of *Styela clava* (Tunicata, Ascidiacea) in European waters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 342: 182-184.
- (47) **Davis M.H., Lützen J., Davis M.E. 2007.** The spread of *Styela clava* Herdman, 1882 (Tunicata, Ascidiacea) in European waters. *Aquatic Invasions* 2: 378–390.
- (48) **Krone R., Wanke C., Schröder A. 2007.** A new record of *Styela clava* Herdman, 1882 (Urochordata, Ascidiacea) from the central German Bight. *Aquatic Invasions* 2: 442-444.
- (49) **Micu D., Micu S. 2004.** A new type of macrozoobenthic community from the rocky bottoms of the Black Sea. International Workshop on Black Sea Benthos, 18–23 April 2004, Istanbul, Turkey, pp. 70–83.

- (50) **Davis M.H., Davis M.E. 2009.** *Styela clava* (Tunicata, Ascidiacea) – a new threat to the Mediterranean shellfish industry? *Aquatic Invasions* 4: 283–289.
- (51) **Çinar M.E. 2016.** The alien ascidian *Styela clava* now invading the Sea of Marmara (Tunicata: Ascidiacea). *ZooKeys* 563: 1–10.
- (52) **Dupont L., Viard F., Davis M.H., Nishikawa T., Bishop J.D.D. 2010.** Pathways of spread of the introduced ascidian *Styela clava* (Tunicata) in Northern Europe as revealed by microsatellite markers. *Biological Invasions* 12: 2707-2721.
- (53) **Davis M.H., Davis M.E. 2010.** The impact of the ascidian *Styela clava* Herdman on shellfish farming in the Bassin de Thau, France. *Journal of Applied Ichthyology* 26(s2): 12–18.
- (54) **Ross D.J., Keough M.J., Longmore A.R., Knott N.A. 2007.** Impacts of two introduced suspension feeders in Port Phillip Bay, Australia. *Marine Ecology Progress Series* 340: 41–53.
- (55) **Osman R.W., Whitlatch R.B. 1999.** Ecological interactions of invading ascidians within epifaunal communities of Southern New England. In *Abstracts: First National Conference on Marine Bioinvasions*, January 24 -27, 1999. Massachusetts Institute of Technology, Cambridge, MA.
- (56) **Osman R.W., Whitlatch R.B., Zajac R.N. 1989.** Effects of resident species on recruitment into a community: larval settlement versus post-settlement mortality in the oyster *Crassostrea virginica*. *Marine Ecology Progress Series* 54: 61-73.
- (57) **Lambert C.C., Lambert G. 1998.** Non-indigenous ascidians in southern California harbors and marinas. *Marine Biology* 130: 675-688.
- (58) **Lambert G. 2005.** Ecology and natural history of the protochordates. *Canadian Journal of Zoology* 83: 34-50.
- (59) **Osman R.W., Whitlatch R.B. 1995.** Ecological factors controlling the successful invasion of three species of ascidians into marine subtidal habitats of New England. Northeast conference on nonindigenous aquatic species, Connecticut Seagrass College Program, pp. 49-60.
- (60) **Bourque D., MacNaair N., LeBlanc A., Landry T., Miron G. 2005.** Preliminary study of the diel variation of ascidian larvae concentrations in Prince Edward Island. *Canadian Technical Report on Fisheries and Aquatic Sciences* no. 2571, pp. 23.
- (61) **Colautti R.I., Bailey S.A., van Overdijk C.D.A., Amundsen K., MacIsaac H.J. 2006.** Characterised and projected costs of nonindigenous species in Canada. *Biological Invasions* 8: 45-59.
- (62) **Morris R.H., Abbott D.P., Haderlie E.C. 1980.** *Intertidal Invertebrates of California*. Stanford, California, Stanford University Press, pp. 690.