



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

Tesis Doctoral en Biología

**BIOECOLOGÍA DE LA COMUNIDAD DE MACROALGAS
BENTÓNICAS DE LOS ARRECIFES DE OSTRAS EN BAHÍA
ANEGADA (BUENOS AIRES): POTENCIALIDADES DE
EXPLOTACIÓN Y CULTIVO ALGAL**

Lic. María Emilia Croce

Bahía Blanca

Argentina

2013



PREFACIO

Esta Tesis es presentada como parte de los requisitos para optar al grado Académico de Doctor en Biología de la Universidad Nacional del Sur y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad u otras. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en el Laboratorio de Ficología Aplicada del Área de Biología Marina del Instituto Argentino de Oceanografía (IADO) y en el Laboratorio de Ecología Acuática del Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia (UNS) durante el período comprendido entre el 8/7/2008 y el 27/11/2012, bajo la dirección de la Doctora Elisa R. Parodi, Profesora Asociada de Ecología Acuática e Investigadora Independiente del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

María Emilia Croce



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR
Secretaría General de Posgrado y Educación Continua

La presente tesis ha sido aprobada el / / , mereciendo la calificación de (.....)

AGRADECIMIENTOS

A mi directora, la Dra. Elisa R. Parodi por darme la oportunidad de trabajar bajo su dirección y guiarme en lo académico y en lo personal, enriqueciendo esta tesis.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICET), por otorgarme las becas de posgrado que me permitieron desarrollar esta tesis doctoral.

Al Instituto Argentino de Oceanografía (IADO) y al Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia de la UNS, por permitirme trabajar en sus instalaciones.

A Ceci Gauna, Caro Fernández, Ami Siniscalchi, Vani Estrada y Coty DaRodda por brindarme su amistad durante todos estos años. Gracias Ceci y Caro por su gran colaboración durante el trabajo de campo y la dedicación de su tiempo en el laboratorio que enriquecieron mi trabajo.

A Juan Pablo Almeida, por su esfuerzo y desinteresada colaboración en el desarrollo de muchos trabajos de campo y su gran disposición en todo momento.

Al personal técnico del Laboratorio de Química Marina del IADO, por la asistencia en los análisis de nutrientes.

A mis padres, a quienes recuerdo diariamente con amor y admiración.

A mi familia, en especial a mis hermanos Pablo y Sergio y a mi abuela por estar siempre a mi lado, brindándome su cariño y apoyo en cada paso que doy.

A Juanma, mi amor y mi compañero en todos los aspectos de la vida. Gracias por el amor incondicional que me brindas día a día. Estoy inmensamente agradecida por tu colaboración en los trabajos de campo y los consejos profesionales.

A Mabel, Nelly, Ale, Facu, Ceci, Nora y Joaco por el cariño y apoyo que me brindan día a día.

A mis amigos de la vida, Sila, Ceci, Marti, Fla, Luciano, Pablo, Guille, Damu, Sofi, Tincho, Mely y Seba, y a los “salseros”, por enseñarme a disfrutar de cada momento de la vida y por compartir conmigo inolvidables recuerdos.

A mis colegas del IADO por su amistad y compañerismo.

RESUMEN

Las macroalgas marinas son organismos frecuentes en las piletas de marea, donde juegan un rol fundamental como productores primarios. La costa atlántica Argentina ofrece un amplio gradiente ambiental para el establecimiento de poblaciones de macroalgas, sin embargo la flora macroalgal bonaerense ha sido históricamente poco estudiada. En esta tesis doctoral se describen por primera vez la composición y la dinámica de la comunidad de macroalgas bentónicas que habita los ambientes modificados por el asentamiento de la ostra exótica *Crassostrea gigas* en Bahía Anegada. El objetivo principal fue caracterizar biológica y ecológicamente la comunidad de macroalgas bentónicas, explorando alternativas de cultivo de las mismas. Se realizaron estudios morfológicos para identificar y describir las especies, y se incorporaron al herbario BBB de la UNS y al Programa iBOL. La distribución de las macroalgas se evaluó en base a variables categóricas y continuas y se determinaron los principales factores estructuradores. Se realizaron estudios fenológicos de la especie dominante y cultivos *in vitro* de las especies agarófitas. Se aplicaron métodos de estadística descriptiva y analítica como análisis multivariado y de medidas repetidas. La comunidad de macroalgas marinas estuvo conformada por especies de Rhodophyta, Phaeophyceae y Chlorophyta, de las cuales nueve fueron nuevas para Bahía Anegada, tres fueron nuevas para el sudoeste bonaerense, y una fue primera cita para el Océano Atlántico Sur. Se detectó por primera vez la presencia de *Polysiphonia morrowii* de origen asiático, la cuarta macroalga marina introducida en Argentina y la primera especie introducida asociada al establecimiento de *Crassostrea gigas*. Considerando la importancia ecológica de su introducción, el presente trabajo de tesis enfatizó en el estudio de *P. morrowii*. El estudio morfológico reveló dos caracteres taxonómicos significativos: rámulas axilares endógenas y ápices puntiagudos de las ramas determinadas. La riqueza fue baja en comparación con otras costas argentinas y hubo una baja frecuencia de reproducción sexual de Rhodophyta. Hubo una marcada estacionalidad en la composición específica de las piletas, siendo monoespecíficas en otoño, biespecíficas en verano y diversas en invierno y primavera. Las especies más abundantes fueron *Gelidium crinale* y *P. morrowii*, esta última perenne. La temperatura estructuró la composición y abundancia, mientras que la elevación estructuró la distribución espacial de la comunidad. Las temperaturas bajas y templadas favorecieron

el crecimiento de *P. morrowii*, mientras que las temperaturas altas fueron limitantes de manera indirecta. El largo y el grosor de los talos de *P. morrowii* explicaron la variabilidad mensual del peso seco. Hubo evidencia de ciclos de vida completos en *P. morrowii* y la proporción de talos fértiles: talos vegetativos fue alta, aunque no se hallaron gametofitos masculinos fértiles. El crecimiento de *G. crinale* a partir de ápices presentó tasas altas y se observó un gran desarrollo de proliferaciones, además de una alta tasa de regeneración con cortos periodos de aclimatación. La respuesta de crecimiento de *P. morrowii* en cultivo *in vitro* fue dependiente del tamaño y del origen del explante. Es indispensable determinar las condiciones óptimas para determinar su potencial como especie integradora de policultivos con *C. gigas*.

ABSTRACT

Macroalgae are frequently found in tidal pools, where they play a key role as primary producers. The great diversity of the Atlantic coast of Argentina offers a wide gradient for the establishment of macroalgae populations; however macroalgal flora of the coast of Buenos Aires has historically been scarcely studied. This doctoral thesis describes for the first time, the composition and dynamics of benthic macroalgal flora of the habitats modified by the establishment of introduced *Crassostrea gigas* in Anegada bay. The main objective was to characterize the biology and ecology of the benthic macroalgae community, exploring alternatives for cultivation of certain species. Morphological studies were performed in order to identify and describe macroalgal species, which were incorporated to the BBB herbarium of UNS and iBOL program. Macroalgae distribution was evaluated based on categorical and continuous variables and the key structuring factors were identified. Phenological studies were done on the dominant species, as well as *in vitro* cultures of the agarophyte ones. Descriptive and analytical statistical methods were applied such as multivariate analysis and repeated measures. The macroalgal community of tidal pools included species of Rhodophyta, Chlorophyta and Phaeophyceae. Nine species were new for Anegada bay; three were new for the southwest of Buenos Aires; and one was the first record for the South Atlantic Ocean. It was detected for the first time, the presence of the Asian macroalgae *Polysiphonia morrowii*, giving rise to the fourth introduced marine macroalgae in Argentina, as well as the first record of an introduced marine species associated with the establishment of *Crassostrea gigas*. Given the ecological importance of this introduction, this thesis emphasized on the study of *P. morrowii*. The morphological study revealed two significant taxonomic characters: endogenous axillary branches and sharply pointed apices of ultimate branches. Richness was low compared with other Argentinean coasts, and low frequency of sexual reproduction of Rhodophyta was evidenced. Tide pools showed a marked seasonality in their specific composition being mono-specific in autumn, bi-specific in summer and diverse in winter and spring. The more abundant species were *Gelidium crinale* and *P. morrowii*, the latter showing a perennial habit. Temperature structured the community composition and macroalgae abundance, whereas pool elevation structured the spatial distribution of macroalgae.

Low and temperate temperature favored the growth of *P. morrowii*, while high temperature became an indirect constraint. Length and thickness of *P. morrowii* thalli explained the monthly variability of thallus dried weight. There was evidence of complete life cycles of *P. morrowii*, in addition to high fertile thalli: vegetative thalli ratio, however no fertile male specimens were found. The vegetative growth of *G. crinale* from apices cultured *in vitro* showed high relative rates and there was a great development of proliferations, as well as high regeneration rates in short acclimatization periods. The growth response of *P. morrowii* cultured *in vitro* was dependent on the size and the origin of the explant. It is necessary to determine the optimum conditions in order to determine the potential as a polyculture integrator with *C. gigas*.

INDICE

INTRODUCCION

1. Ambientes marinos costeros	1
1.1. Planicies de marea y marismas	1
1.2. Piletas de marea	2
2. Ecosistemas marinos bentónicos	3
2.1. Los gradientes abióticos en las comunidades bentónicas intermareales	4
2.2. Ecosistemas bentónicos naturales y modificados	4
2.3. Especies marinas nativas, exóticas e invasoras	4
2.4. Las ostras como especies ingenieras de ecosistemas	5
3. Algas marinas	6
3.1. El rol de las macroalgas en las comunidades bentónicas marinas	7
3.2. Fenología de macroalgas marinas	8
3.3. Usos y aplicaciones de las macroalgas marinas	8
3.4. Explotación y cultivo de macroalgas marinas	9
3.5. Macroalgas marinas de Argentina	11
4. Objetivos	12
4.1. Objetivos generales	12
4.2. Objetivos específicos	12

MATERIALES Y MÉTODOS

1. Área de estudio	13
1.1. Descripción del área de estudio	13
1.2. Arrecifes de ostras en Bahía Anegada	14
2. Métodos de campo	15
2.1. Muestreos preliminares para la selección del sitio de estudio	15
2.2. Muestreos estacionales de la comunidad de macroalgas	15
2.2.1. Diseño de los muestreos	15
2.2.2. Caracterización de las piletas de marea	16
2.2.3. Nutrientes y Materia Orgánica Particulada (MOP)	17
2.2.4. Estimaciones de cobertura y cosechas de biomasa	17
2.3. Obtención de muestras para estudios fenológicos	17

2.4. Recolección de algas para el desarrollo de cultivos <i>in vitro</i>	18
3. Métodos de laboratorio	18
3.1. Limpieza de las macroalgas	18
3.2. Preservación de muestras	18
3.2.1. Elaboración de herbarios	18
3.2.2. Fijación del material de estudio	19
3.2.3. Preparados semipermanentes	19
3.3. Biomasa	20
3.4. Estudios morfológicos y reproductivos de las macroalgas	20
3.4.1. Observaciones con microscopía fotónica: Microscopía Óptica (MO) y Microscopía Estereoscópica (ME)	20
3.4.2. Microscopía Electrónica de Barrido (MEB)	20
3.5. Caracterización morfológica y reproductiva de las macroalgas	21
3.6. Identificación y descripción de las especies	22
3.7. Estudios fenológicos de <i>Polysiphonia morrowii</i>	22
3.7.1. Morfometría de los talos	22
3.7.2. Fecundidad	22
3.8. Cultivos	23
3.8.1. Preparación del material para cultivo	24
3.8.1.1. Agua de mar	24
3.8.1.2. Recipientes y otros materiales	24
3.8.1.3. Medios de enriquecimiento	24
3.8.1.4. Prevención de la contaminación de cultivos	25
3.8.1.5. Homogeneización de los cultivos	25
3.8.1.6. Sala de cultivo	25
3.8.2. Cultivo de <i>Gelidium crinale</i>	26
3.8.2.1. Mantenimiento de talos <i>stock</i>	26
3.8.2.2. Aislamiento unialgal e incubación de ápices	26
3.8.2.3. Inicio de los cultivos	26
3.8.2.4. Mantenimiento de los cultivos	27
3.8.2.5. Obtención de medidas	27
3.8.3. Cultivo de <i>Polysiphonia morrowii</i>	27
3.8.3.1. Cultivo de talos enteros	28

3.8.3.2. Cultivo de fragmentos apicales y basales	29
3.8.3.3. Cultivo de explantes	29
4. Análisis de los datos	30
4.1. Muestreos preliminares	30
4.2. Caracterización de la comunidad de macroalgas	30
4.2.1. Caracterización de las piletas de marea	31
4.2.2. Distribución estacional y espacial de las macroalgas: variables categóricas	32
4.2.3. Distribución estacional y espacial de las macroalgas: variables continuas	33
4.3. Fenología de <i>Polysiphonia morrowii</i>	33
4.3.1. Variables morfométricas	33
4.3.2. Fenología reproductiva y fecundidad	35
4.3.3. Variables abióticas	36
4.4. Cultivos	36
4.4.1. Cálculo de la tasa de crecimiento relativa (RGR)	36
4.4.2. Evaluación de las variables de crecimiento	37
4.4.3. Análisis de medidas repetidas	37
<i>Figuras 1-11</i>	
<i>Tablas 1 y 2</i>	

RESULTADOS

1. Selección del sitio de estudio	52
<i>Figuras 12-15</i>	
<i>Tabla 3</i>	
2. Caracterización físico-química de las piletas de marea	58
2.1. Área superficial y categorías de tamaño	58
2.2. Profundidad	58
2.3. Elevación sobre el nivel del mar	58
2.4. Temperatura y salinidad	58
2.5. Correlaciones y regresiones entre variables abióticas	59
<i>Figuras 16-21</i>	
<i>Tabla 4</i>	

3. Composición específica de la comunidad de macroalgas bentónicas	66
3.1. Descripción de las especies	69
3.1.1. <i>Ectocarpus siliculosus</i> (Dillwyn) Lyngbye	69
3.1.2. <i>Punctaria latifolia</i> Greville	73
3.1.3. <i>Scytosiphon lomentaria</i> (Lyngbye) Link	77
3.1.4. <i>Ceramium strictum</i> Roth	81
3.1.5. <i>Polysiphonia morrowii</i> Harvey	84
3.1.6. <i>Gelidium crinale</i> (Hare ex Turner) Gaillon	92
3.1.7. <i>Cladophora albida</i> Nees (Kutzing)	100
3.1.8. <i>Ulva linza</i> Linnaeus	104
3.1.9. <i>Ulva compressa</i> Linnaeus	107
3.1.10. <i>Blidingia marginata</i> (J. Agardh) P.J.L. Dangeard	109
3.1.11. <i>Bryopsis plumosa</i> (Hudson) C. Agardh	111
<i>Figuras 22-45</i>	
<i>Tabla 5</i>	
4. Características bio-ecológicas de la comunidad de macroalgas	113
4.1. Riqueza específica	113
4.2. Abundancia espacio-temporal de las macroalgas	113
4.3. Distribución espacio-temporal de las macroalgas	114
4.4. Riqueza y abundancia de macroalgas en relación a variables abióticas	115
4.5. Nutrientes y materia orgánica particulada (MOP)	116
<i>Figuras 46-57</i>	
<i>Tablas 6-11</i>	
4.6. Fenología de la especie dominante: <i>Polysiphonia morrowii</i>	132
4.6.1. Aspecto de los talos	132
4.6.2. Morfometría de los talos	132
4.6.3. Nutrientes, temperatura y fotoperiodo	134
4.6.4. Fenología reproductiva y fecundidad	134
<i>Figuras 58-73</i>	
<i>Tablas 12-16</i>	
5. Crecimiento de especies agarófitas en cultivo <i>in vitro</i>	155
5.1. Crecimiento de <i>Gelidium crinale</i>	155
5.1.1. Desarrollo de los cultivos	155

5.1.2. Largo y ancho de los explantes	155
5.1.3. Tasas de crecimiento relativas de los explantes	156
5.1.4. Proliferación de ramas	156
5.1.5. Tasas de crecimiento relativas de las ramas	157
<i>Figuras 74-86</i>	
<i>Tabla 17-19</i>	
5.2. Crecimiento de <i>Polysiphonia morrowii</i>	173
5.2.1. Cultivo de talos enteros	173
5.2.2. Cultivo de fragmentos apicales y basales	173
5.2.2.1. Desempeño de los cultivos	173
5.2.2.2. Crecimiento de los fragmentos	174
5.2.3. Cultivo de explantes	176
<i>Figura 87-99</i>	
<i>Tabla 20-21</i>	
DISCUSIÓN	191
CONCLUSIONES	219
BIBLIOGRAFÍA	221
ANEXO	

INTRODUCCION

1. Ambientes marinos costeros

Las costas marinas presentan distintos tipos de ambientes que están determinados por procesos geológicos y físicos como la intensidad del oleaje, el movimiento de los sedimentos y las corrientes de marea, entre otros (Carter 1988, Fairbridge 2004, Cagnoni 1999). Según el tipo de sustrato característico de cada ecosistema costero, las costas se pueden clasificar en: *costas no consolidadas*, aquellas formadas por sedimento suelto, y *costas consolidadas*, aquellas formadas por un sustrato duro. A su vez, las costas consolidadas pueden diferenciarse según la disposición del sustrato en: costas de acantilado, donde la superficie del sustrato es vertical y empinada, y costas de plataforma, donde la superficie del sustrato es horizontal. Otra forma de clasificar las costas marinas es en base a la granulometría del sedimento dominante en su composición. Las *costas de arena*, por ejemplo, contienen en el sedimento una gran proporción de partículas de grano mediano a grueso en relación a otros componentes. Este tipo de costas constituye alrededor del 20% de las costas del mundo. Las costas de *fondos blandos*, por el contrario, contienen en el sedimento una mayor proporción de partículas de grano pequeño como el limo y la arcilla (Carter 1988, Fairbridge 2004).

Para habitar un determinado ambiente, los organismos necesitan adaptar sus funciones metabólicas y fisiológicas para soportar el estrés que este ambiente impone sobre ellos. Un ejemplo de esto es el efecto que producen los ciclos de marea sobre los organismos sésiles que colonizan las zonas intermareales (Druehl & Green 1982, Cagnoni 1999). En este contexto, los distintos tipos de costas y los factores asociados a ellas determinan en gran medida las comunidades bentónicas que se desarrollan allí (Dawes 1998).

1.1. Planicies de marea y marismas

Las planicies de marea se definen como amplias superficies localizadas entre las líneas de baja y alta marea, es decir intermareales, y que suelen ocurrir en ambientes marinos de baja energía (Dyer *et al.* 2000). Por encima de la línea máxima de alta marea, estas planicies se hallan rodeadas por un cinturón de vegetación halófila que suele formar asociaciones especiales denominadas marismas (Adam 1990, Dyer *et al.* 2000, Bortolus *et al.* 2009).

El sedimento característico de estos ambientes tiene gran movilidad y está generalmente constituido por partículas orgánicas e inorgánicas muy finas por lo cual, estos ambientes reciben el nombre de *fondos blandos* (Barnes & Mann 1980).

El sustrato que compone las planicies de marea constituye un hábitat ideal para los organismos excavadores de fondos blandos como los poliquetos, los cangrejos y algunos moluscos bivalvos (Barnes & Mann 1980, Bortolus & Iribarne 1999). Además, las amplias planicies de marea soportan grandes poblaciones de aves y constituyen áreas de alimentación y de cría de peces.

1.2. Piletas de marea

Las *piletas de marea* son hábitats muy frecuentes en los ambientes marinos costeros y han sido objeto de estudio durante varias décadas (Johnson & Skutch 1928, Underwood 1976, Underwood & Jernakoff 1984, Metaxas *et al.* 1994, Nielsen 2001). Aun así, la cantidad de información sobre piletas de marea es mucho más limitada que aquella sobre el sustrato expuesto (Metaxas & Scheibling 1993).

Las piletas de marea se forman en aquellas zonas donde el sustrato consolidado queda expuesto en el intermareal (Griggs 2007). La formación de estas piletas depende de diferentes factores, entre los cuales se incluyen el tipo de sustrato, el régimen de marea, la intensidad del oleaje y la perforación del sustrato por parte de los organismos intermareales. Dos elementos fundamentales son necesarios para la formación de piletas de marea en una región costera, por un lado, el sustrato debe ser relativamente resistente y por otro lado, debe existir un rango mínimo de marea sobre la costa en cuestión (Griggs 2007).

La principal diferencia entre el ambiente submareal y las piletas de marea es que estas últimas se encuentran aisladas durante los periodos de regresión marina o marea baja y por lo tanto representan hábitats restringidos para los organismos marinos que viven en ellas. A pesar de ello, las piletas mantienen algunas de las características del ambiente sumergido en comparación con los ambientes expuestos al aire. En las piletas, los cambios de temperatura se atenúan debido a la baja capacidad de conducción de calor del agua, evitando la radiación directa sobre los organismos. De esta forma, el agua de las piletas constituye un amortiguador natural de los cambios de temperatura del intermareal (Barnes & Mann 1980, Dudley 2007).

Las algas, junto con los hongos y líquenes son organismos pioneros en la colonización de las piletas de marea. Las macroalgas son frecuentemente halladas en estos hábitats y juegan en ellos un rol fundamental como productores primarios (Valiela 1991). Sus ciclos de vida están fuertemente relacionados con las características de las piletas de marea, debido a que los cambios en las condiciones bióticas y abióticas pueden estimular la formación de fases reproductivas y la subsecuente dispersión de sus propágulos (Dring 1974).

Como sugieren De Meester *et al.* (2005), los estanques y las piletas, ampliamente definidos como cuerpos de agua pequeños y poco profundos, constituyen sistemas adecuados para modelar comunidades debido a sus diversas respuestas a los gradientes ecológicos. Este concepto es aplicable a las piletas de marea, debido a que se hallan influenciadas por los gradientes ecológicos del ambiente costero.

2. Ecosistemas marinos bentónicos

Los ecosistemas marinos están formados por tres tipos de comunidades: la *comunidad pelágica* en el mar abierto, la *comunidad marginal* localizada donde el nivel de agua es bajo y la *comunidad bentónica*, aquella que vive sobre o dentro de un sustrato (Mann 1980). Los organismos que forman parte de la comunidad bentónica incluyen una gran variedad de formas tanto sésiles como móviles, entre ellos, mejillones, ostras, cirripedios, anémonas, cangrejos, anfípodos, erizos, peces, esponjas, microalgas, algas crustosas y macroalgas (Barnes & Mann 1980).

En el ambiente marino costero, las comunidades bentónicas habitan la zona que se encuentra entre el mar abierto y la tierra, la cual se halla dividida en tres sectores definidos en función del alcance de las mareas (Round 1984). El sector costero más lejano de la tierra se denomina *submareal* y es la región que se encuentra debajo de línea máxima de baja marea, nunca expuesta al aire. El sector más lejano del mar y más cercano a la tierra se denomina *supramareal* y es la región más expuesta de la costa, sujeta únicamente al spray de las olas o a las tormentas. Por último, el sector intermedio entre estos extremos se denomina *intermareal* y se define como el sector de la costa que se encuentra sujeto a las ingresiones y las regresiones del mar sobre la costa como resultado del ciclo de mareas. El periodo de tiempo que este sector de la costa permanece cubierto o descubierto de agua depende casi exclusivamente de ciclo de mareas. Los organismos que habitan este sector de la costa conforman la comunidad

intermareal, y están por lo tanto sujetos a una serie de condiciones ambientales fluctuantes.

2.1. Los gradientes abióticos en las comunidades bentónicas intermareales

El intermareal costero se encuentra sujeto a las variaciones de diversos factores de origen físico y biológico (Stephenson & Stephenson 1949, Druehl & Green 1982). Entre los factores más importantes se encuentran: el tipo de sustrato, el régimen de marea, la radiación solar, la intensidad del oleaje y la presencia de organismos autótrofos y heterótrofos (Lüning 1990). La variabilidad de estos factores da lugar a variaciones en las características del agua que dependen de ellos, como por ejemplo la salinidad, la temperatura, la concentración de nutrientes, el balance de gases disueltos, el pH, etc. Sumados a estos factores se hallan otros de gran importancia como la disponibilidad de nutrientes y el movimiento del agua, que habitualmente determinan la distribución de los organismos productores primarios en la columna de agua (Lobban & Harrison 1997, Doty 1946).

2.2. Ecosistemas bentónicos naturales y modificados

Como sostienen Sodhi & Ehrlich (2010), la biodiversidad alrededor del mundo está viéndose deteriorada debido a la pérdida de los hábitats nativos, por lo cual resulta cada vez más importante conocer y comprender la composición de las nuevas comunidades que ocurren en los hábitats modificados.

2.3. Especies marinas nativas, exóticas e invasoras

Se denominan especies nativas a aquellas especies halladas dentro de su rango nativo, y especies no nativas o exóticas, a aquellas especies introducidas tanto accidentalmente como intencionalmente, fuera de su rango nativo como resultado de actividades humanas (Richardson *et al.* 2000, Kolar & Lodge 2001).

Existe abundante evidencia alrededor del mundo de que las especies marinas introducidas son capaces de producir disturbios en las comunidades recipientes modificando los factores físicos y abióticos y consecuentemente, la estructura de las comunidades (Commito *et al.* 2008, Lang & Buschbaum 2010).

Muchas especies marinas facilitan el aumento de la diversidad específica, entre ellas, las macroalgas marinas *Sargassum muticum* y *Gracilaria vermiculophylla*, el tunicado *Pyura praeputialis*, el poliqueto *Ficopomatus enigmaticus* y la ostra del Pacífico *Crassostrea gigas* (Thomsen *et al.* 2006, Castilla *et al.* 2004, Schwindt *et al.* 2001, Wernberg *et al.* 2004). Cuando estos individuos se introducen en conjunto, la diversidad local puede incrementar rápida y significativamente (Ruiz *et al.* 1997, 1999, Simberloff & Von Holle 1999).

Las invasiones de organismos exóticos pueden ser consecuencia de dos procesos diferentes: por un lado, de su dispersión natural y por otro, de la introducción como consecuencia de la actividad humana (Carlton 1996). Este último es uno de los mecanismos por el cual se han introducido muchas especies de macroalgas marinas en hábitats localizados fuera de la distribución original de la especie.

En la costa atlántica argentina se han registrado hasta la fecha varias introducciones de organismos marinos entre los cuales se pueden citar: los cirripedios *Balanus amphitrite*, *B. glandula* y *B. trigonus*; el mejillón dorado *Limnoperna fortunei*; los poliquetos *Ficopotamus enigmaticus*, *Boccardiella ligerica*, *Hydroides elegans*, *H. dianthus*; los gasterópodos *Rapana venosa* y *Myosotella myosotis*; la ostra japonesa *Crassostrea gigas*; la macroalga japonesa *Undaria pinnatifida*; el cangrejo verde *Carcinus maenas*; el anfípodo *Monocorophium insidiosu*; los isópodos *Ligia exótica*, *Idotea metallica*, *Halophiloscia couchii*, *Synidotea laevidorsalis* y *Sphaeroma serratum*; las ascidias *Molgula robusta*, *M. manhattensis*, *Botryllus schlosseri*, *Ciona robusta* y *C. intestinalis*; el decápodo *Pyromaia tuberculata*; los briozoos *Bugula flabellata*, *B. neritina*, *B. simple* y *B. stolonifera* y *Crypstosula pallasiana* (Orensanz *et al.* 2002).

2.4. Las ostras como especies ingenieras de ecosistemas

Las ostras son conocidas mundialmente como organismos ingenieros de los ecosistemas costeros ya que son capaces de formar arrecifes de gran densidad de individuos, creando nuevos hábitats cuando se asientan sobre fondos blandos (Ruesink *et al.* 2005, Bouma *et al.* 2009, Lang & Buschbaum 2010). Particularmente, la ostra del Pacífico *C. gigas* Thunberg se encuentra entre las especies de ostras más importantes como ingenieras en los ambientes marinos (Klinger *et al.* 2006, McKindsey *et al.* 2007).

Crassostrea gigas fue introducida en las costas atlánticas del norte patagónico de Argentina, más precisamente en la Bahía Anegada. En estas costas ha desarrollado amplias poblaciones que son comúnmente llamadas *camas* y que han dado lugar a la

formación de piletas de marea poco profundas entre las ostras. Estudios recientes han confirmado que estas piletas constituyen hábitats apropiados para el establecimiento de poblaciones de macroalgas (Borges 2006).

El asentamiento, la supervivencia y la muerte de los individuos de ostras pueden tener una influencia directa en la configuración de estas piletas, que puede sumarse a los ya conocidos factores físicos y bióticos propios de las piletas de marea, que combinados constituyen aspectos estructuradores significativos de las comunidades de estos hábitats (Kooistra *et al.* 1989, Metaxas *et al.* 1994, van Tamelen 1996, Methratta 2004, Araujo *et al.* 2006). Varios autores han destacado la importancia de las interacciones entre los factores en la estructuración de la riqueza específica, abundancia y diversidad de las especies de macroalgas, llegando a ser posible predecir la biota de las piletas de marea en base a la estimación de algunos parámetros (Zhuang 2006, Dethier 1984).

3. Algas marinas

Las algas constituyen un grupo polifilético altamente diverso que incluye a las cianobacterias procariotas y a todos los organismos eucarióticos fotosintéticos que carecen de las estructuras típicas de las plantas vasculares (Nielsen 2007). Entre estos últimos se hallan las *macroalgas marinas*, en inglés *seaweeds*, que incluyen una amplia diversidad de especies pertenecientes a tres grandes linajes: Rhodophyta, Chlorophyta y Ochrophyta (Lee 2008). De acuerdo al color que presentan sus talos como consecuencia de los pigmentos fotosintéticos, reciben los nombres vulgares de algas rojas, verdes y pardas, respectivamente. Este grupo diverso incluye especies con distintas formas y arquitecturas como por ejemplo, formas filamentosas, laminares, globosas, tubulares, saculiformes, etc. La distribución espacial de las distintas especies de macroalgas en el ambiente acuático depende de muchos factores, pero principalmente, de la intensidad lumínica, que limita el proceso fotosintético (Falkowski & Raven 1997, Franklin & Forster 1997). Las macroalgas bentónicas viven fijas al sustrato desde la zona más alta del intermareal hasta las máximas profundidades donde penetra la luz adecuada para el crecimiento (Lobban y Harrison 1997). Las macroalgas rojas y pardas suelen hallarse en aguas más profundas que las algas verdes debido a que poseen pigmentos accesorios como la ficoeritrina y la fucoxantina, respectivamente, además de la clorofila presente en todas las especies de macroalgas (Lee 2008).

Las macroalgas marinas forman uno de los grupos dominantes de la vegetación oceánica junto con el fitoplancton (Lobban & Harrison 1997). Las costas rocosas se hallan generalmente cubiertas de vegetación formada casi exclusivamente por macroalgas. Las costas de fondos blandos y de arena, por el contrario presentan menor abundancia de macroalgas, principalmente porque la mayoría de las especies no logran anclarse al sustrato (Dawes 1998).

3.1. El rol de las macroalgas en las comunidades bentónicas marinas

Las macroalgas constituyen uno de los elementos más importantes en las comunidades bentónicas marinas (Round 1984). En primer lugar, porque son los principales productores primarios de estos ambientes costeros y por lo tanto, además de constituir una fuente de alimento, influyen en el balance de oxígeno, dióxido de carbono y nutrientes disueltos en el agua. Y en segundo lugar, porque son organismos creadores de hábitat, es decir que proporcionan sustrato para el asentamiento de especies sésiles, como briozoos, microalgas, macroalgas y cirripedios, y proveen refugio para especies móviles como los anfípodos, decápodos, gasterópodos, equinodermos y peces, entre otros (Duggins & Eckman 1994, Bustamante & Branch 1996).

Las macroalgas marinas juegan un papel crítico en la estructuración y funcionamiento de los ecosistemas costeros (Nielsen 2007). La productividad primaria neta de las comunidades de macroalgas marinas se encuentra entre 500 y 4000 g peso seco m⁻² por año, con un promedio de 2500 g peso seco m⁻² por año, constituyendo así los mayores productores primarios de los ecosistemas costeros (Whittaker 1975, Barnes & Mann 1980).

En algunos ambientes costeros, las macroalgas bentónicas, al igual que otros organismos sésiles, forman distribuciones verticales definidas ubicadas a distancias específicas y paralelas a la línea de costa, un fenómeno denominado comúnmente como zonación (Stephenson & Stephenson 1949). Se ha visto que algunos patrones de zonación suelen repetirse en distintos intermareales, por lo cual se ha usado como criterio para definir niveles del intermareal en función de los organismos que habitan esas zonas (Alveal & Romo 1995). La zonación es un fenómeno que ha sido y sigue siendo ampliamente estudiado en distintos tipos de costas alrededor del mundo (Lawson 1957, Lubchenco 1980, Stephenson & Stephenson 1961, Danovaro y Fraschetti 2002).

3.2. Fenología de macroalgas marinas

La fenología se define como el estudio de la temporalidad de los eventos biológicos recurrentes y las causas de su equilibrio temporal con respecto a factores bióticos y abióticos (Dougherty *et al.* 1994). El estudio en conjunto de los eventos fenológicos y demográficos en las macroalgas marinas es una herramienta muy útil ya que puede conducir a un mejor conocimiento de la ecología de las especies (Espinoza-Avalos 2005) y por lo tanto puede permitir predecir cambios en las comunidades.

El estudio de los eventos fenológicos en las macroalgas marinas se realiza mediante la observación, medición y análisis de algunos parámetros con cierta periodicidad. Las variables que generalmente se incluyen en estudios fenológicos son variables biológicas como la densidad de talos por unidad de superficie (Pickering *et al.* 1990, Avila *et al.* 1997), el tamaño de los talos (Prince & O'Neal 1979, Ang 1985, Pickering *et al.* 1990, Carter 1985, DeWreede 1978), la proporción de gametofitos y esporofitos (Schoschina *et al.* 1996, DeWreede 1978) y el reclutamiento de propágulos (Kinlan *et al.* 2003).

Dado que los procesos de distribución y reproducción de las macroalgas marinas se hallan fuertemente influenciados por los factores abióticos, los estudios fenológicos deben tener en cuenta factores ambientales como la temperatura y salinidad del agua, el fotoperíodo, la disponibilidad de nutrientes, la intensidad de la radiación solar, el pH, el tipo de sustrato, la incidencia de las olas, el movimiento del agua, la profundidad y la altura de marea, entre otros (Espinoza-Avalos 2005).

3.3. Usos y aplicaciones de las macroalgas marinas

Son muchas las propiedades que se conocen de las macroalgas marinas las cuales son factibles de aprovechamiento. Desde hace mucho tiempo se conocen los beneficios y aplicaciones que poseen las macroalgas y varias especies han sido estudiadas, procesadas e industrializadas a lo largo de los años con fines comerciales. En el continente asiático, las algas son consumidas y utilizadas para distintos fines desde el siglo IV (McConnico 2007). Algunos de los géneros de importante interés comercial son: *Porphyra* (nori), *Laminaria* (kombu), *Undaria* (wakame), *Gracilaria*, *Eucheuma*, *Palmaria* (dulce) y *Gelidium*. La cosecha de macroalgas se practica desde el siglo IV, mientras que el cultivo data desde el siglo XVII (McConnico 2007).

Las macroalgas marinas se utilizan para una gran multiplicidad de usos y proveen de una gran variedad de bio-productos con amplia aplicación en distintas áreas e industrias.

Algunos de los productos más conocidos mundialmente que producen las macroalgas marinas son el agar, los carragenanos y los alginatos, los dos primeros son polisacáridos producidos por algas rojas y los últimos son polisacáridos producidos por algas pardas. Entre las aplicaciones más importantes de las macroalgas marinas se pueden mencionar las siguientes:

- Industria farmacéutica y cosmética: productos con acción antioxidante, antitumoral, antiinflamatoria, antiviral, antimicrobiana y anticoagulante; hidrogeles para la liberación controlada de drogas.
- Agricultura y ganadería: forraje; compost; fertilizantes; mejoradores de suelo. Los géneros más usados para estos fines son *Laminaria*, *Ascophyllum* y *Sargassum*.
- Industria alimenticia y biotecnología: harinas; gelificantes; endurecedores; estabilizadores; pigmentos. Los géneros más importantes son *Porphyra*, *Laminaria*, *Undaria*, *Ascophyllum*, *Gelidium*, *Gracilaria*, *Gelidiella* y *Pterocladia*.
- Acuicultura: alimento para peces; biofiltro de nutrientes.
- Otros usos no menos importantes incluyen la producción de biocombustibles y la utilización de las macroalgas como biofiltros para el manejo sustentable del agua y remediación de ecosistemas acuáticos.

3.4. Explotación y cultivo de macroalgas marinas

El cultivo de macroalgas marinas se ha desarrollado como alternativa a la cosecha directa de algas desde su stock natural y esencialmente en respuesta a la fuerte demanda mundial de algas marinas y sus productos. Algunas de las macroalgas con capacidad de ser cultivadas son: *Eucheuma*, *Gelidium*, *Palmaria palmata*, *Gracilaria*, *Kappaphycus*, *Gigartina*, *Laminaria* y *Chondrus crispus*.

De la producción mundial de plantas acuáticas, un 99,6% corresponde a las algas, siendo los países asiáticos los mayores productores (China, Indonesia, Filipinas, Corea, y Japón) (FAO 2010). Casi todas las especies de algas que se cultivan en Asia se destinan al consumo, si bien algunas también se emplean para la extracción de alginatos y carragenanos. Fuera de Asia, el país productor de algas más importante es Chile, el cual produjo en 2008 unas 21.700 toneladas, le siguen en importancia Tanzania, Sudáfrica y Madagascar (FAO 2010).

En Argentina, existe actualmente una sola empresa localizada en Gaiman (Chubut), que desde hace aproximadamente 50 años procesa varios géneros de algas presentes en la costa atlántica argentina como *Gracilaria*, *Gigartina*, *Macrocystis* y *Lessonia*, para la obtención de agar, carragenina y alginatos. Las algas que se utilizan para la obtención de ficocoloides por parte de esta empresa, son en parte importadas y en parte cosechadas en las localidades de Bahía Bustamante, Camarones y Cabo Raso, de la Provincia del Chubut. La modalidad de cosecha es a través de la recolección de ejemplares depositados en la playa durante marea baja, llamados arribazones. Las playas donde estos arribazones ocurren en un nivel importante están distantes de los lugares poblados y el acceso no siempre es posible, tampoco la radicación de recolectores. Este coloide nacional tiene buena aplicación en la industria de derivados lácteos como gelificante (Piriz 1996). De la producción mundial de *Gracilaria*, Argentina participa con el 10,4%, (Zertuche González 1993).

La diversidad de métodos de cultivo de macroalgas marinas es muy amplia y los requerimientos dependen en gran medida de las especies a cultivar y de los objetivos de cultivo. El principal objetivo del cultivo de macroalgas marinas consiste en aumentar la producción de biomasa en función de diferentes propósitos: en algunos casos para satisfacer la demanda de especies que presentan escaso crecimiento en el hábitat natural, en otros casos para mejorar la calidad del alga o de los productos que extraen de ella, y en otros casos los cultivos se realizan para mejorar la sustentabilidad de otros sistemas, como por ejemplo, cultivos para biorremediación y/o policultivos. Estos últimos se definen como sistemas integrados de acuicultura, y constituyen uno de los métodos de cultivo de algas marinas de gran trascendencia debido a su sustentabilidad. En estos sistemas que integran macroalgas y organismos heterótrofos (peces, moluscos, bivalvos, crustáceos, etc.), los procesos se retroalimentan de manera muy eficiente. Las algas producen oxígeno mediante fotosíntesis, el cual es consumido por los organismos heterótrofos a través de la respiración y estos a su vez mediante la excreción proveen de dióxido de carbono CO_2 y nutrientes (nitrógeno en forma de amonio NH_4^+ y fósforo en forma de fosfato HPO_4^{2-}) que son aprovechados por las macroalgas para su metabolismo y crecimiento.

3.5. Macroalgas marinas de Argentina

Los primeros conocimientos sobre las macroalgas marinas de Argentina surgieron a partir de las expediciones llevadas a cabo por botánicos, zoólogos y naturalistas europeos que estudiaron las costas de América del Sur en el siglo XIX desde 1828 hasta la década del 60 (Boraso de Zaixso & Quartino 1993). Estas expediciones estudiaron material recolectado en las costas más australes de Argentina, la Antártida e islas subantárticas.

A comienzos de la década del 60 se iniciaron los primeros estudios de macroalgas de Argentina a través de organismos gubernamentales como el INTI y CONICET. La mayoría de los estudios ficológicos en Argentina han sido llevados a cabo principalmente en las provincias de Santa Cruz, Tierra del Fuego y Chubut, y han sido enfocados a especies de interés comercial, mientras que las contribuciones sobre las macroalgas de las costas Atlánticas del Norte Patagónico son escasas (Mendoza & Nizovoy 2000, Bremec & Roux 1997, Casas *et al.* 2004).

La extensa costa atlántica argentina abarca un amplio rango de latitudes a lo largo del cual se hallan una gran variedad de climas y accidentes geográficos, que determinan a su vez una gran diversidad de ecosistemas costeros (estuarios, playas de arena, restingas, marismas y acantilados rocosos). Esta diversidad de ambientes costeros ofrece para las distintas especies de macroalgas un gradiente de ambientes propicios para su establecimiento.

La distribución de las macroalgas marinas en Argentina se halla principalmente limitada por la temperatura, la incidencia de luz y la disponibilidad de sustrato apropiado para el asentamiento de los propágulos. Las regiones patagónica, subantártica y antártica se caracterizan por una baja diversidad y una dominancia de especies de gran porte con poblaciones abundantes, lo cual es característico de las regiones de aguas frías (South & Cardinal 1970, Rindi & Guiry 2004, Mendoza & Nizovoy 2000). Por el contrario, en la región norpatagónica, las costas de las provincias de Río Negro y Buenos Aires presentan aguas templadas, en las cuales se desarrollan especies de menor tamaño (Sar *et al.* 1984). Esto ha dado lugar a un mayor interés y esfuerzo dirigido hacia el estudio de las comunidades de macroalgas marinas bentónicas de las regiones costeras del sur patagónico y las costas bonaerenses siguen aún poco estudiadas (Boraso *et al.* 2004). En este contexto, las piletas de marea localizadas entre los arrecifes de *Crassostrea gigas* en Bahía Anegada, constituyen un hábitat de prioridad para estudios de biodiversidad.

4. Objetivos

4.1. Objetivos generales

- **Bio-ecológico:** caracterizar biológica y ecológicamente la comunidad de macroalgas bentónicas que habita Bahía Anegada con el fin de garantizar la conservación del sistema a largo plazo.
- **Socio-económico:** explorar alternativas de uso y/o cultivo de las macroalgas que permitan diversificar los ingresos de los pobladores lugareños sin agredir al ambiente.

4.2. Objetivos específicos

- Analizar de manera cualitativa y cuantitativa la comunidad macroalgal que habita en las piletas de marea localizadas en los arrecifes de la ostra *Crassostrea gigas*.
- Determinar la dinámica espacio-temporal de la riqueza de la comunidad de macroalgas, la distribución y la abundancia de las especies presentes, en relación con los principales factores abióticos que la estructuran.
- Evaluar las potencialidades de uso de las especies de macroalgas aptas para desarrollar emprendimientos de maricultura, determinando las tasas de crecimiento *in vitro*.
- Seleccionar las especies con potencialidades de uso para la obtención de bioproductos y para desarrollar emprendimientos de maricultura.

MATERIALES Y MÉTODOS

1. Área de estudio

Los estudios se desarrollaron en Los Pocitos (40°25' S y 62°25' O), una pequeña localidad donde viven alrededor de 20 habitantes, ubicada en la porción más interna de la Bahía Anegada, Partido de Patagones, Provincia de Buenos Aires sobre la costa atlántica norpatagónica de Argentina (Fig. 1).

Esta localidad se halla ubicada dentro de la zona delimitada para uso sustentable controlado de La Reserva Natural de Uso Múltiple Bahía San Blas la cual comprende la franja costera continental, islas y aguas adyacentes entre la Bahía San Blas, la Bahía Unión y la Bahía Anegada.

Las actividades económicas que se realizan en la zona están fuertemente ligadas a la explotación de los recursos naturales y las más importantes son la pesca artesanal y deportiva, sin embargo, en los últimos años se han delimitado parques ostrícolas, no sólo para la explotación sino también para el cultivo de ostras, generándose un grupo humano capacitado en tareas inherentes a la maricultura (Borges 2006).

1.1. Descripción del área de estudio

Si bien la información oceanográfica y biológica disponible sobre el ecosistema de Bahía Anegada es escasa e incompleta (Álvarez & Ríos 1988, Borges 1996), algunos estudios recientes han contribuido con información actualizada (Bordino *et al.* 1999, Escapa *et al.* 2004, Fiori *et al.* 2004, Borges 2005, 2006, Colautti *et al.* 2010, Molina & López Cazorla 2011).

La región está dominada por el clima árido de estepa con una precipitación anual de 300 mm en la costa. El régimen de marea en esta costa es de tipo semi-diurno y la pleamar alcanza los 2,40 m. Dado que la mayor parte de la Bahía Anegada es de agua someras, las grandes planicies de marea se cubren en cada pleamar a través de los canales Bahía San Blas y Canal Culebra comunicados con el mar abierto (Borges 2006).

Los valores medios de salinidad del agua varían entre 27 y 35 ‰ y su temperatura entre 9°C y 22,5°C (Borges 2006, Álvarez & Ríos 1988). La bahía recibe una sola y escasa descarga de agua dulce proveniente del Riacho Azul, localizado en su extremo noroeste. Las corrientes de marea producen una importante mezcla de agua dulce y salada en esta región, por lo cual el agua presenta homogeneidad vertical de temperatura y salinidad (Álvarez & Ríos 1988).

La costa de Los Pocitos es un ambiente de aguas tranquilas que se halla protegido del oleaje dado que se halla poco comunicado con el mar abierto, lo cual es evidenciado por la colmatación de sedimentos (Codignotto & Weiler 1980). Está formada por praderas costeras de *Spartina* spp. conocidas como *espartillares* y por planicies de marea extensas y de baja profundidad interrumpidas por afloramientos de arena consolidada, las *restingas* (Fig. 2) (dos Santos & Borges 1995). El sedimento en esta costa es fino, conformado principalmente por limo y arcilla y tiene gran movilidad (Spalleti 1980) (Fig. 2f).

1.2. Arrecifes de ostras en Bahía Anegada

En la década de los 90 se detectó por primera vez en las costas de Bahía Anegada la presencia de la ostra del Pacífico u ostra japonesa *Crassostrea gigas* Thunberg (Borges 2005), introducida sin controles oficiales en el año 1982 con fines de cultivo.

Las larvas de ostras se asientan sobre la arena consolidada y crecen adoptando la forma del sustrato; nuevas larvas se asientan sobre ellas y subsecuentemente forman un arrecife, el cual aumenta en complejidad a medida que la densidad de ostras es mayor.

Años más tarde se hallaron arrecifes de ostras establecidos tanto en el submareal como en el intermareal (Fig. 3). La extensión promedio de estos arrecifes ha alcanzado ya los 127.982 m², con una densidad de ostras promedio de 11 individuos por m² (Borges 2006).

Debido a estos antecedentes, en los últimos años se han delimitado parques ostrícolas (Figs. 3e y 3f), no sólo para la explotación sino también para el cultivo de ostras (Borges 2006).

El establecimiento de los arrecifes de ostras ha modificado el ambiente natural en tal medida que ha dado lugar a la formación de piletas de marea entre los individuos de ostras tanto en las *restingas* como en las planicies de marea, originando hábitats apropiados para el establecimiento de poblaciones de macroalgas (Borges 2005).

2. Métodos de campo

2.1. Muestreos preliminares para la selección del sitio de estudio

Se llevaron a cabo dos campañas preliminares en primavera (septiembre 2008) y en verano (marzo 2009). Durante estas campañas se realizaron muestreos exploratorios para obtener una perspectiva general de la distribución de las macroalgas en el intermareal y seleccionar el área adecuada de muestreo que resultara representativa de las poblaciones macroalgales (Israel 1995).

Se establecieron dos transectas perpendiculares a la costa siguiendo los métodos sugeridos por Alveal & Romo (1995) y Vásquez & Gonzales (1995). Cada 1 m de distancia sobre la transecta se colocaron cuadrículas de 0,25 m² de área, en las cuales se reconocieron los géneros de macroalgas presentes, se estimó visualmente el porcentaje de cobertura de cada uno y se recolectaron algunos especímenes para su identificación. El traslado de los especímenes al laboratorio se realizó mediante bolsas de plástico y dentro de recipientes refrigerados.

2.2. Muestreos estacionales de la comunidad de macroalgas

2.2.1. Diseño de los muestreos

En función de la distribución espacial de las macroalgas observada durante los muestreos preliminares y evaluando las metodologías sugeridas por el material bibliográfico consultado (Alveal & Romo 1995, Vásquez & Gonzales 1995, Yoccoz *et al.* 2001, Niell 1977, Cox & Reid 2000), se decidió focalizar el esfuerzo de muestreo en las piletas de marea, para lo cual se diseñó un muestreo de tipo aleatorio estratificado. Debido a la ausencia de patrones de zonación en los arrecifes de ostras, los niveles del intermareal se establecieron arbitrariamente en función de la distancia a la línea de costa (Fig. 4a).

Las fechas de muestreos se establecieron a partir de las predicciones de marea proporcionadas por el Servicio de Hidrografía Naval (SHN 2009) y el sitio web www.tablasdemarea.com.

Cuatro conjuntos de 18 piletas diferentes fueron muestreadas durante un periodo de un año (Fig. 4b). Cada conjunto de piletas fue muestreado durante la marea más baja de cada estación del año: 18 piletas en invierno (julio 2009), 18 piletas en primavera (noviembre 2009), 18 piletas en verano (marzo 2010) y 18 piletas en otoño (junio 2010).

Las piletas fueron seleccionadas aleatoriamente a lo largo de transectas localizadas al azar y perpendicularmente a la línea de costa sobre el intermareal, entre el agua y el comienzo de las praderas de *Spartina* sp.

2.2.2. Caracterización de las piletas de marea

Con el fin de caracterizar las piletas de marea en base a parámetros abióticos, se registraron en ellas las siguientes variables:

Temperatura y salinidad (variables continuas): se registraron mediante un multisensor HORIBA-U10 (Kyoto, Japón) al inicio del periodo de aislamiento de las piletas durante marea baja (Fig. 5a).

Profundidad (variable continua): se estableció como la profundidad medida en el sector más profundo de la pileta y se obtuvo sumergiendo en ellas una cinta métrica (Fig. 5d).

Área (variable continua): se estimó a través del área superficial mediante fotografías tomadas horizontalmente por encima de la pileta, las cuales fueron analizadas usando el software UTHSCSA Image tool version 3.00 (desarrollado por la Universidad de Texas, Health Science Center of San Antonio, Texas, <ftp://maxrad6.uthscsa.edu>, 2010).

Elevación (msnm) (variable continua): fue estimada siguiendo la metodología utilizada para la medición de perfiles de costa (Emery 1961), utilizando dos reglas graduadas con las cuales se midió la diferencia en altura desde un punto fijo en el margen de la pileta y relativa a la línea de costa, alineando la regla con el horizonte (Figs. 5c y 6).

Localización en el intermareal (variable categórica): se establecieron arbitrariamente tres sectores del intermareal: inferior, medio y superior. Esto se realizó midiendo el largo total de la zona intermareal (perpendicular a la línea de costa), desde la orilla del agua hasta el inicio de las praderas de *Spartina* y luego dividiendo el largo en tres sectores iguales. El inicio y la finalización de cada sector se señaló utilizando estacas de hierro fijadas al sustrato y demarcadas con cintas de color en las puntas (Fig. 5b). La localización de cada pileta en cada sector fue luego registrada. Esta variable se utilizó posteriormente para clasificar las piletas según su cercanía a la línea de costa en: piletas cercanas a la costa (C), de localización intermedia en el intermareal (I) y piletas lejanas a la costa (L).

2.2.3. Nutrientes y Materia Orgánica Particulada (MOP)

Durante cada campaña estacional se recolectaron muestras de agua en frascos plásticos, las cuales se utilizaron para obtener valores de concentración de los siguientes iones en el agua:

- Nitritos (NO_2^-)
- Nitratos (NO_3^-)
- Fosfatos (PO_4^{3-})
- Silicatos (SiO_4^{4-})

Además se recolectaron muestras de agua en tubos de ensayo adicionados con preservativo de ácido sulfúrico (H_2SO_4) para obtener valores de concentración en el agua del ion amonio (NH_4^+).

Por otro lado, se recolectó agua de mar en bidones de 2 litros para estimar los niveles de materia orgánica particulada (MOP) en el agua.

Todas las determinaciones químicas fueron realizadas por personal del Laboratorio de Química Marina del Instituto Argentino de Oceanografía (IADO), perteneciente al Centro Científico Tecnológico de la ciudad de Bahía Blanca (CCT-BBca).

2.2.4. Estimaciones de cobertura y cosechas de biomasa

Dentro de cada pileta de marea se registró la presencia de las macroalgas a nivel de género o especie y se estimó su porcentaje de cobertura. Para ello se utilizaron cuadrículas de $0,25 \text{ m}^2$ subdivididas en cuadrados de $5 \text{ cm} \times 5 \text{ cm}$ de lado (Fig. 5e). Posteriormente toda la biomasa de cada macroalga presente en la pileta se cosechó y se colocó en bolsas plásticas con su correspondiente rótulo, las cuales fueron trasladadas al laboratorio dentro de recipientes refrigerados.

2.3. Obtención de muestras para estudios fenológicos

Con el fin de evaluar la morfometría de los talos y la fenología reproductiva de la población de *Polysiphonia morrowii* en función de algunas condiciones ambientales, se realizaron recolecciones mensuales de esta especie desde junio a octubre de 2010.

La recolección de los talos fue manual, removiendo el talo completo con una espátula para incluir el talo postrado. Se recolectaron entre 18 y 30 talos al azar de las piletas de marea (Fig. 7a). Al momento de la recolección se seleccionaron aquellos talos que se hallaran lo suficientemente aislados de los talos contiguos, de manera de coleccionar

unidades discretas. Se eliminó el exceso de agua de los talos y se transportaron al laboratorio en bolsas plásticas dentro de recipientes refrigerados (Fig. 7b).

Durante cada recolección se registró la temperatura del agua de mar y se recolectó agua en botellas de 250 ml para determinar la concentración de nitrito, nitrato, fosfato y silicato en el agua de mar, al igual que en los muestreos estacionales. Se obtuvieron además valores de parámetros oceanográficos y ambientales.

2.4. Recolección de algas para el desarrollo de cultivos *in vitro*

Con el fin de evaluar el crecimiento y la potencialidad de cultivo de las especies de Rhodophyta se recolectaron varios talos de *Polysiphonia morrowii* y de *Gelidium crinale* de las piletas de marea durante las campañas de julio (2009), noviembre (2010) y agosto (2011).

3. Métodos de laboratorio

3.1. Limpieza de las macroalgas

Para remover el sedimento y los organismos epífitos depositados sobre las macroalgas se realizaron sucesivos enjuagues con agua de mar filtrada y remoción manual con pinzas y pinceles (Fig. 5f).

3.2. Preservación de muestras

Se seleccionaron algunos especímenes de las algas recolectadas para preservarlos bajo diferentes métodos de conservación.

3.2.1. Elaboración de herbarios

Se prepararon ejemplares de herbario de todas las especies halladas siguiendo la metodología sugerida por Ramírez (1995). Para ello se utilizaron hojas blancas de 120 g, retazos de tela de nylon, papel absorbente, prensas de madera y etiquetas de herbario. Estos ejemplares, junto a otras muestras preservadas en bolsas plásticas con silica gel para futuros estudios a nivel molecular, fueron luego incorporados al herbario BBB de

la Universidad Nacional del Sur, respondiendo a los requisitos del Programa iBOL (International Barcode of Life).

3.2.2. Fijación del material de estudio

Para preservar los ejemplares de las especies de macroalgas frecuentes en las piletas se realizaron fijaciones químicas de algunos especímenes con glutaraldehído para ser observados al MEB (ver 3.4.2) y con una solución de formaldehído para MO y ME. Para esto último los especímenes se colocaron en frascos de vidrio que se llenaron con un volumen determinado de solución de formol y agua de mar en una concentración de 5% (3% para algas más delicadas). Para obtener los volúmenes finales de la solución fijadora se aplicó la siguiente fórmula (Ramírez 1995):

$$V1 \times C1 = V2 \times C2$$

donde, V1 es el volumen de formaldehído comercial; C1 es la concentración del formaldehído comercial, V2 es el volumen final de la solución a preparar y C2 es la concentración final de la solución a preparar.

3.2.3. Preparados semipermanentes

Para estudiar la anatomía interna de las algas foliosas y filamentosas se realizaron preparados semipermanentes a través de cortes histológicos realizados a mano alzada, utilizando hojas de bisturí de acero inoxidable, que fueron montados en portaobjetos.

Algunas de estos preparados microscópicos fueron teñidos con la coloración carmín-acético preparada según la siguiente fórmula (Jensen, 1963):

0,5 g de carmín + 45 ml de ácido acético + 55 ml de agua destilada

Posteriormente fueron montados en portaobjetos usando como medio de montaje la miel de maíz incolora Karo® Corn Syrup.

3.3. Biomasa

Para obtener los valores de biomasa en los distintos estudios estacionales y mensuales, las macroalgas se pesaron en balanza analítica de 0,001 g precisión. Se obtuvieron valores de biomasa de dos tipos:

- **Peso húmedo (PH):** las macroalgas se dejaron reposar a temperatura ambiente sobre papel secante entre 1 y 2 horas para drenar el exceso de agua y luego fueron pesadas.
- **Peso seco (PS):** las macroalgas se colocaron en recipientes de aluminio, los cuales se situaron en una estufa a una temperatura de 60°C y se dejaron durante 24 o 48 hs según el tiempo necesario para cada muestra hasta obtener un peso constante (Fig. 5g).

3.4. Estudios morfológicos y reproductivos de las macroalgas

3.4.1. Observaciones con microscopía fotónica: Microscopía Óptica (MO) y Microscopía Estereoscópica (ME)

Los especímenes fueron examinados mediante de microscopía fotónica para realizar la identificación de los géneros y especies. El análisis de la morfología, el registro de medidas y el reconocimiento de estadios reproductivos se realizaron mediante un microscopio estereoscópico Nikon SMZ1500 y microscopio óptico Nikon Eclipse 80i con cámara digital acoplada marca Nikon y a través de fotografías utilizando el software UTHSCSA Image tool version 3.00 (desarrollado por University of Texas Health Science Center of San Antonio, Texas, <ftp://maxrad6.uthscsa.edu>, 2011).

3.4.2. Microscopía Electrónica de Barrido (MEB)

Con el fin de observar detalles de algunas estructuras de carácter taxonómico para algunas de las especies, se aplicaron las técnicas correspondientes para la preparación del material para su observación mediante microscopio electrónico de barrido (MEB) y obtención de fotografías. Para ello, primero se seleccionaron las estructuras de interés realizando cortes a mano alzada con bisturí.

Fijación: El material seleccionado fue primeramente fijado mediante una solución de glutaraldehído 2,5% en tubos Eppendorf y se conservó en heladera a una temperatura de 6,5°C hasta el momento de utilización. El lavado del material previo a la sujeción física fue realizado mediante tres enjuagues de 10 minutos cada uno, con buffer cacodilato 0,001 M.

Montaje del material: El material se montó sobre una lámina de polyester Melinex® de 5 x 5 cm de lado sobre la cual se extendió una capa delgada y uniforme de Poly-D-Lysina 0,5% que actuó como agente adhesivo del material algal. Posteriormente y mediante una pipeta Pasteur se colocaron las porciones de alga sobre la lámina y se eliminó el exceso de agua utilizando papel de filtro.

Deshidratación del material: Cada trozo de Melinex® fue colocado en un tubo Eppendorf rotulado, en los cuales se realizaron enjuagues sucesivos con acetona en concentración creciente (10% a 80%) para reemplazar la solución buffer.

Secado y metalizado: Se aplicó el secado por punto crítico durante una hora y se metalizó con oro en un Sputter Coater 9100 mod. 3, siguiendo la metodología de Lozano y Morales (1986), realizado por personal del Centro de Microscopía Electrónica del Centro Científico Tecnológico de Bahía Blanca (CCT-Bahía Blanca).

Observación del material: Las observaciones y fotografías se realizaron en el microscopio electrónico de barrido Leo Evo 40 del Centro de Microscopía Electrónica del Centro Científico Tecnológico de Bahía Blanca (CCT-Bahía Blanca).

3.5. Caracterización morfológica y reproductiva de las macroalgas

Para realizar la caracterización morfológica y reproductiva de las macroalgas se siguió el esquema de la figura 8 y se aplicaron las técnicas descriptas en la sección 3.4. A partir de las macroalgas recolectadas, se seleccionaron algunos especímenes para realizar cultivos *in vitro* durante 4 meses (West 2005) con el fin de observar el desarrollo de estructuras reproductivas (*ver* 3.8).

3.6. Identificación y descripción de las especies

En base a las morfologías vegetativas y reproductivas, las especies halladas se identificaron utilizando bibliografía tradicional, claves para la identificación de especies regionales y algunas claves internacionales para la identificación de géneros y especies como: Dixon (1961), Fan (1961), van den Hoek *et al.* (1963, 1995), Asensi (1966), Kapraun & Rueness (1983), Akatsuka (1986), Yoon (1986), Burrows (1987), Adams (1991), Norris (1992), Freshwater & Rueness (1994), Santelices (1977, 1990a), Kim *et al.* (2000), Kim (2003), Mendoza & Nizovoy (2000), Boraso (2004), Millar & Freshwater (2005), Perrone *et al.* (2006), Stuercke & Freshwater (2008), Choi *et al.* (2001).

3.7. Estudios fenológicos de *Polysiphonia morrowii*

3.7.1. Morfometría de los talos

Para cada talo se obtuvieron las siguientes variables morfológicas:

- *Largo máximo*: desde la base de fijación hasta el ápice (Fig. 7c).
- *Grosor máximo*: en sección transversal, se empleó un trozo de hilo que se envolvió alrededor de la porción más gruesa del talo (Fig. 7d).
- *Diámetro del talo postrado*: diámetro máximo transversal de la base postrada del talo (Fig. 7e).
- *Peso húmedo (PH)*: cada talo se dejó reposar sobre papel absorbente durante dos horas para eliminar el excedente de agua, y luego se pesó en una balanza analítica de precisión 0.001 g.
- *Peso seco (PS)*: cada talo se secó en una estufa a 60°C durante 48 horas o hasta que el peso se mantuviera constante y luego se pesó en una balanza analítica de precisión 0.001 g.

3.7.2. Fecundidad

Se observaron los talos a través de ME en busca de estructuras reproductivas y se clasificaron según su estadio reproductivo en: talos vegetativos y talos fértiles, y estos últimos en tetrasporofito, carposporofito, gametofito femenino fértil, gametofito masculino fértil.

Se evaluó la fenología reproductiva mensual de la población mediante conteos de las distintas fases fértiles y vegetativas del ciclo de vida y se calculó la proporción de cada una de ellas en las muestras.

Para evaluar la fecundidad mensual de la población, a partir de cada ejemplar analizado en 3.7.1 se cortaron al azar varios trozos del talo apicales, de 2 cm de longitud. A partir de esos trozos, se cortaron al azar un total de 10 ramas laterales determinadas de aproximadamente 5 mm de largo. Se definió y estimó la fecundidad mensual a través de dos parámetros:

Nº de rámulas fértiles por rama lateral: cada una de las ramas laterales cortadas de los talos se observó al MO y se cuantificó el número de rámulas fértiles, es decir, el número de rámulas portadoras de estructuras reproductivas.

Nº de estructuras reproductivas por rámula fértil: en los talos tetrasporofíticos se cuantificó el número de tetrasporangios en 75 ramas fértiles. Debido a la escasez de talos carposporofíticos, no se cuantificó del número de estructuras reproductivas en los mismos.

3.8. Cultivos

A partir de especímenes colectados durante las tareas de campo, se llevaron a cabo una serie de cultivos *in vitro* con diferentes metodologías y condiciones, dependiendo de los objetivos:

Cultivos crudos: para estudiar la morfología vegetativa y reproductiva necesaria para la identificación de algunas especies.

Cultivos unialgales no axénicos: para evaluar el crecimiento de las especies potencialmente cultivables.

Para el desarrollo de todos los cultivos se siguieron los procedimientos detallados en varios manuales de cultivo acerca de la preparación del material y soluciones enriquecedoras y de mantenimiento de los mismos (Alveal *et al.* 1995, Akatsuka 1990, Andersen 2005).

3.8.1. Preparación del material para cultivo

3.8.1.1. Agua de mar

El agua de mar fue recolectada en el área de estudio y filtrada para eliminar la materia particulada (McLachlan 1980). Para ello se utilizó una bomba de vacío y un kit de filtración Millipore® de membrana de fibra de vidrio, además de un disco de nylon de 5 µm.

El agua de mar filtrada se colocó en botellas de Nalguene® y luego fue esterilizada en autoclave durante 20 min (Fig. 9a). Una vez esterilizada, se almacenó en heladera a una temperatura de 4°C (±1°C) hasta el momento de su uso.

3.8.1.2. Recipientes y otros materiales

Los cultivos se realizaron en frascos de vidrio o en cajas de acrílico según el objetivo del cultivo. Para minimizar la contaminación de los cultivos por bacterias, hongos y demás microorganismos, todos los recipientes y el material necesario para la elaboración de los cultivos fue lavado y esterilizado. Los lavados se realizaron mediante enjuagues en detergente no iónico Noión Wiener lab® para eliminar la materia orgánica adherida a los recipientes y enjuagados con agua destilada. La esterilización se realizó por medio de autoclave durante 20 minutos para el material de vidrio y de una cámara con luz UV para el material de plástico (Hamilton 1980).

3.8.1.3. Medios de enriquecimiento

Para fortalecer el agua de mar destinada a los cultivos se elaboraron dos medios líquidos de enriquecimiento (McLachlan 1980, Oliveira *et al.*, 1995; Harrison & Berges, 2005):

- **Medio ES:** descrito por Provasoli (1968). Este medio se utilizó para estudiar la morfología de las especies de Phaeophyceae y Chlorophyta.

Preparación: se elaboró una solución stock con 900 mL de agua destilada y agregando los componentes detallados en la tabla 1 hasta alcanzar un volumen final de 1L con agua destilada. Esta solución stock se esterilizó en autoclave (20 min) en botellas de vidrio Duran® y se almacenó en un freezer hasta el momento de su uso.

- **Medio von Stosch (Grund):** originalmente descrito por Von Stosch (1963) y modificado por Guiry y Cunningham (1984). Este medio se utilizó sólo para los cultivos de especies de Rhodophyta.

Preparación: se elaboró una solución stock con 940 mL de agua de mar filtrada y esterilizada y agregando 10 mL de cada una de las soluciones descritas en la tabla 2 hasta alcanzar un volumen final de 1L con agua destilada. Esta solución stock se esterilizó en autoclave (20 min) en botellas de vidrio Duran[®] y se almacenó en freezer hasta el momento de su uso. Para iniciar los cultivos y cada vez que el agua de los mismos fue renovada, las soluciones stock se agregaron al agua de mar en las proporciones: 20: 1000 (ES: agua de mar) y 1: 1000 (von Stosch: agua de mar).

3.8.1.4. Prevención de la contaminación de cultivos

Para evitar el crecimiento de diatomeas, se preparó una solución de dióxido de germanio (GeO₂) (Chapman 1980). Esta se preparó agregando 100 mg de GeO₂ en 80 ml de solución de NaOH 1 N y calentando hasta hervir. Luego se enfrió y se completó el volumen a 100 ml (Lewin 1966). La dosis utilizada en los cultivos fue de 1-5 ml de esta solución por cada litro de medio de cultivo. Cuando las diatomeas se eliminaron de los cultivos, el uso de GeO₂ se suspendió.

3.8.1.5. Homogeneización de los cultivos

Para favorecer el intercambio de gases y nutrientes disueltos en el agua de los cultivos (Oliveira *et al.* 1995), estos se homogeneizaron mediante burbujeo de aire con bombas ATMAN[®] AT-702 (China) de 3,5 W de potencia.

3.8.1.6. Sala de cultivo

Todos los cultivos se llevaron a cabo en una sala con fotoperiodo y temperatura controlados (Fig. 9b). La temperatura en la sala de cultivo se mantuvo entre 7°C y 17°C. Los cultivos fueron iluminados a través de lámparas fluorescentes de luz blanca-fría de 40 Watts (Fig. 9d). El fotoperíodo fue de 18:6 (luz: oscuridad) controlado mediante un temporizador DIEHL multimat[®]. La radiación fotosintéticamente activa (PAR) se calculó a través de la fórmula:

$$PAR = (z \times 1000) \div 2,02$$

donde, z es la medición obtenida mediante el luxómetro y 2,02 es un factor de corrección para mediciones realizadas dentro del agua. Se obtuvieron así valores de entre 3.74 y 11.24 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ de PAR.

3.8.2. Cultivo de *Gelidium crinale*

Para evaluar el crecimiento y las potencialidades de cultivo de *Gelidium crinale* en laboratorio, se llevó a cabo un ensayo utilizando trozos de tejido apicales siguiendo la metodología sugerida por Collantes y Melo (1995) para algas marinas y los trabajos realizados por Titlyanov y Titlyanova (2006) y Titlyanov *et al.* (2006) con especies del género *Gelidium* (Fig. 10).

3.8.2.1. Mantenimiento de talos *stock*

Los talos de *G. crinale* se mantuvieron durante 2 semanas en peceras de 20 L con agua de mar filtrada en sala de cultivo.

3.8.2.2. Aislamiento unialgal e incubación de ápices

A partir de los talos *stock*, se seleccionaron aquellos que presentaron a simple vista una buena pigmentación y no epifitados, y se examinaron en busca de proliferaciones nuevas. Se seccionaron 5 mm de la zona apical de las proliferaciones nuevas de 75 talos diferentes, se remojaron en agua de mar y luego se trasladaron a un frasco Erlenmeyer de 100mL con agua de mar enriquecida. Estos ápices se incubaron durante siete días y luego se seleccionaron aquellos que sobrevivieron para iniciar el experimento.

3.8.2.3. Inicio de los cultivos

De los ápices incubados se seleccionaron 35 al azar y se cortaron pequeños trozos apicales de 2 mm de largo, de ahora en adelante llamados *explantes*. Con estos explantes se iniciaron los ensayos de cultivo.

Los explantes se colocaron en cajas de acrílico de pocillos múltiples (multiwell plates). En cada pocillo de 6,5 ml se colocó un explante y se cubrió con agua de mar enriquecida. Las cajas tapadas se sumergieron en una pecera rectangular colmada de agua de mar enriquecida.

3.8.2.4. Mantenimiento de los cultivos

Los ensayos se realizaron durante un periodo de dos meses durante el cual el agua de cultivo de las cajas se renovó cada siete días aproximadamente.

Para reducir el desarrollo de microorganismos sobre la superficie de los explantes, en cada etapa de renovación del agua de cultivo los explantes se sumergieron y arrastraron en agar sólido estéril, siguiendo la metodología sugerida por Andersen (2005).

3.8.2.5. Obtención de medidas

Durante cada renovación del agua de cultivo, los explantes fueron fotografiados y las fotografías fueron analizadas mediante el software UTHSCSA Image tool versión 3.00 (desarrollado por la Universidad de Texas, Health Science Center of San Antonio, Texas, <ftp://maxrad6.uthscsa.edu>, 2010) para obtener estimaciones las siguientes variables cuantitativas y cualitativas:

- Largo de explante: distancia entre los extremos del eje más largo del explante.
- Ancho de explante: distancia entre los extremos del eje más corto del explante.
- Tipo de rama:
 - i. Ramas primarias: se inician sobre el explante inicial.
 - ii. Ramas secundarias: se inician sobre las ramas primarias.
 - iii. Ramas terciarias: se inician sobre las ramas secundarias.
 - iv. Ramas cuaternarias: se inician sobre las ramas terciarias.
 - v. Ramas despigmentadas: con una coloración blanquecina.
- N° de ramas de cada tipo.
- Largo de rama: distancia desde la base hasta el ápice de la rama.

3.8.3. Cultivo de *Polysiphonia morrowii*

Para evaluar el crecimiento y las potencialidades de cultivo de *Polysiphonia morrowii* en laboratorio, se llevaron a cabo tres ensayos de cultivo a tres escalas diferentes (Fig. 11):

- i. Talos enteros.
- ii. Fragmentos apicales y basales del talo (llamados en adelante *fragmentos*).
- iii. Filamentos erectos y postrados del talo (llamados en adelante *explantes*).

Los cultivos de *fragmentos* se evaluaron bajo tres condiciones de aireación:

- a. *Sin aireación* (SA): los recipientes de cultivo se mantuvieron cerrados con tapas de plástico sin conexión con el ambiente exterior (Fig. 9f). Este tratamiento no permitió la homogeneización del agua de cultivo, ni el movimiento de los fragmentos en el agua.
- b. *Con aireación moderada* (AM): los recipientes de cultivo se mantuvieron cubiertos con una tapa conectada a un sistema de aireación. En el extremo del sistema de aireación que quedó dentro del frasco se colocó un difusor para reducir el burbujeo dentro del recipiente (Fig. 9e). Volumen de aire: 4,29 ml/s. Este tratamiento permitió la homogeneización del agua de cultivo y un leve movimiento de los fragmentos.
- c. *Con aireación fuerte* (AF): los recipientes de cultivo se mantuvieron cerrados con una tapa conectada a un sistema de aireación, pero en este caso sin difusor (Fig. 9g). Volumen de aire: 7 ml/s. Este tratamiento permitió la homogeneización del agua de cultivo y un enérgico movimiento de los fragmentos.

Los cultivos de *explantes* se evaluaron bajo dos condiciones de aireación:

- a. *Sin aireación* (SA): los recipientes de cultivo se mantuvieron cerrados sin conexión con el ambiente exterior. Este tratamiento no permitió la homogeneización del agua de cultivo, ni el movimiento de los explantes.
- b. *Con aireación* (CA): los recipientes de cultivo se sumergieron en peceras con agua de mar esterilizada con mangueras conectadas a un sistema de burbujeo de aire. Volumen de aireación: 7 ml/s. Este tratamiento permitió la homogeneización del agua de cultivo pero no permitió el movimiento de los explantes.

3.8.3.1. Cultivo de talos enteros

Se seleccionaron al azar seis talos con buena pigmentación y no epifitados a simple vista. Estos talos se limpiaron mediante enjuagues sucesivos con agua de mar y en un sonicador Bandelin SONOREX[®] TK52 (Dreieich, Alemania).

Al inicio del ensayo y cada 7 (± 1) días cuando se renovó el agua de cultivo, los talos se dejaron escurrir sobre papel absorbente durante dos horas y luego se registró el peso

húmedo (PH) de cada uno. Cada talo se colocó en un frasco de vidrio de 1L con 900 ml de agua de mar enriquecida con burbujeo de aire constante.

3.8.3.2. Cultivo de fragmentos apicales y basales

Se seleccionaron al azar nueve talos y de cada uno de ellos se seccionó un fragmento de la parte apical del talo y un fragmento de la parte basal del mismo incluyendo filamentos postrados. Ambos tipos de fragmentos fueron de tamaño similar.

Al inicio del ensayo y cada 7 (± 1) días cuando se renovó el agua de cultivo cada fragmento fue fotografiado, se registró su peso húmedo (PH) y se determinó su volumen por desplazamiento de agua usando una probeta graduada.

Los fragmentos se sometieron a los tres tratamientos de aireación previamente descritos en la sección 7.3 (Fig. 9c). El burbujeo de aire en los cultivos se controló mediante un temporizador haciendo coincidir el burbujeo con los periodos de luz para favorecer la disponibilidad de nutrientes en el proceso fotosintético.

El número total de fragmentos fue de N=18 (dos niveles de fragmento, tres tratamientos de aireación y tres réplicas).

3.8.3.3. Cultivo de explantes

A partir de los talos colectados, se seccionaron filamentos de aproximadamente 1 cm de largo (explantes), uno de ellos se obtuvo del talo erecto y el otro del talo postrado.

Al inicio del ensayo y cada 15 días (± 1) cuando se renovó el agua de cultivo, cada explante se observó bajo lupa y fue fotografiado.

Cada explante se colocó en una cámara incubadora de Plexiglás[®]. Un total de 16 explantes (8 erectos y 8 postrados) por tratamiento se sumergieron en dos recipientes llenos de agua de mar enriquecida a los que se les adicionó burbujeo de aire según correspondiera (CA y SA).

El número total de explantes fue de N=32 (dos niveles de explante, dos tratamientos de aireación y ocho réplicas).

4. Análisis de los datos

4.1. Muestreos preliminares

Se calculó la cobertura relativa promedio por transecta y por estación del año, para cada género hallado.

4.2. Caracterización de la comunidad de macroalgas

A partir de las medidas de abundancia estacionales se calcularon los siguientes índices ecológicos (Begon *et al.* 1999, Krebs 1999):

- **Riqueza de cada pileta y riqueza total de la comunidad** (medida como número de especies).
- **Frecuencia de ocurrencia de cada especie en las piletas** mediante la fórmula:

$$FO_i(\%) = \frac{n_i}{N} * 100$$

donde n es el número de piletas en las que aparece la especie i y N es el número total de piletas. La frecuencia se expresó como porcentaje.

- **Porcentaje de cobertura de cada especie (%)** relativo al área de la pileta.
- **Biomasa relativa de cada especie ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$)**, utilizando los datos de área superficial de las piletas y los datos de PH y PS transformados a través de $\ln(x + 1)$.
- **Biomasa relativa de los grupos taxonómicos (Chlorophyta, Rhodophyta y Phaeophyceae)**, utilizando los datos de área superficial de las piletas y los datos de PH y PS transformados a $\ln(x + 1)$.
- **Diversidad de especies**, mediante el índice de Shannon:

$$H' = - \sum_{i=1}^s (p_i \cdot \log_2 p_i)$$

donde S es el número total de especies y p_i es la abundancia proporcional de la especie i (Shannon y Weaver 1949). Como medida de abundancia para este índice se utilizaron los valores de PS de cada especie.

- **Valor teórico máximo de la diversidad de Shannon**, mediante la siguiente fórmula:

$$H'_{m\acute{a}x} = \frac{1}{S}$$

donde S es el número total de especies.

- **Número de especies efectivo**, utilizando los valores de diversidad de Shannon y la transformación a número de especies efectivo sugerida por Jost (2006) mediante la siguiente fórmula:

$${}^1D = \exp(H')$$

donde 1D es la diversidad de orden 1 en número efectivo de especies y H' es el índice de Shannon.

- **Valor teórico máximo del número de especies efectivo**, sugerido por la transformación de Jost (2006):

$${}^1D_{m\acute{a}x} = S$$

donde S es el número total de especies (Shannon y Weaver 1949).

- **Uniformidad**, mediante la siguiente fórmula:

$$U' = \frac{{}^1D}{S}$$

donde 1D es el índice de diversidad y S es el número de especies.

4.2.1. Caracterización de las piletas de marea

Se realizó a través de los datos obtenidos para las variables abióticas de las piletas de marea. Se calcularon medidas resumen (promedio, desvío estándar, máximo y mínimo) para cada variable abiótica de las piletas, excepto para los datos de nutrientes y MOP. Se analizaron:

- **Variación estacional de los valores medios de las variables abióticas**, mediante análisis de la varianza (ANOVA) para aquellas variables que cumplieron con los supuestos de normalidad y homoscedasticidad y mediante el test de Kruskal Wallis para las variables que no cumplieron con los supuestos de normalidad y homoscedasticidad (Zuur *et al.* 2007). Para las variables que presentaron diferencias significativas entre estaciones del año, se realizaron comparaciones de medias mediante la prueba estadística *a priori* de DMS de Fisher (Zuur *et al.* 2007).

- **Variación espacial de los valores de elevación**, mediante ANOVA para determinar la existencia de diferencias en la elevación de las piletas entre las distintas localizaciones establecidas.
- **Correlación entre las variables continuas**, utilizando el coeficiente de correlación por rangos de Spearman y su significación mediante el test para la correlación entre pares de muestras (Hollander & Wolfe 1973).

Además, para las variables que cumplieron con los supuestos de normalidad y homoscedasticidad se realizaron análisis de regresión simple y múltiple para determinar la relación entre las mismas (Zuur *et al.* 2007). En los casos donde la variable temperatura estuvo involucrada, estos análisis se desdoblaron en dos análisis separados, uno para las estaciones frías (otoño e invierno) y otro para las estaciones cálidas (primavera y verano).

Los análisis estadísticos se realizaron con el software R (R Development Core Team 2011).

4.2.2. Distribución estacional y espacial de las macroalgas: variables categóricas

Para evaluar la variación estacional de las especies de macroalgas y su distribución en las piletas de marea se realizaron una serie de análisis estadísticos y representaciones gráficas usando las variables bióticas riqueza, diversidad, ocurrencia, cobertura y biomasa relativa y las variables categóricas estación, tamaño y localización.

Con el fin de analizar la variación estacional en la abundancia de las especies de macroalgas dominantes, se llevaron a cabo ANOVA y test Kruskal Wallis usando los datos de PS transformados a $\ln(x + 1)$.

Para seleccionar los métodos estadísticos adecuados (Crawley 2007) se realizaron primeramente los correspondientes test de normalidad, utilizando la prueba de Shapiro-Wilk (Royston 1982).

Debido a la falta de normalidad de las variables riqueza y biomasa relativa, se condujo el análisis no paramétrico denominado Análisis de Permutación de Varianza (PERMANOVA) con el fin de evaluar la relación de las variables riqueza, PS total y PS de los grupos taxonómicos con las variables categóricas estación, tamaño y localización (Anderson 2001).

Las piletas fueron clasificadas en base al índice de disimilitud de Jaccard para la ocurrencia de especies y se realizó la ordenación no paramétrica multidimensional

denominada Non-metric Multidimensional Scaling (NMDS). El resultado de la ordenación fue volcado en un gráfico donde se representan conjuntamente las piletas de marea y las especies presentes en ellas.

A partir de esta clasificación de las piletas se realizó un análisis de agrupamiento de las piletas (cluster analysis) utilizando el método de agrupamiento de Ward.

Los análisis estadísticos se realizaron con el software R (R Development Core Team 2011).

4.2.3. Distribución estacional y espacial de las macroalgas: variables continuas

Se calcularon los coeficientes de correlación entre las variables bióticas y abióticas y entre las variables bióticas entre sí, utilizando el coeficiente de correlación por rangos de Spearman y se analizó su significación mediante el test para la correlación entre pares de muestras (Hollander & Wolfe 1973).

Con el fin de determinar cuáles son las variables abióticas que estructuran la comunidad de macroalgas de las piletas de marea se llevó a cabo un análisis de componentes principales (ACP). Este método se utilizó para evaluar la relación de las variables riqueza, PS de Phaeophyceae, PS de Chlorophyta y PS de las especies dominantes con las variables continuas temperatura, salinidad, elevación y profundidad.

Los análisis estadísticos se realizaron con el software R (R Development Core Team 2011).

4.3. Fenología de *Polysiphonia morrowii*

4.3.1. Variables morfométricas

A partir de los datos de PH y PS se determinó el contenido relativo de humedad mensual de los talos, mediante la siguiente fórmula:

$$\text{Contenido de humedad (\%)} = \frac{PH - PS}{PH} \times 100$$

donde, *PH* es el peso húmedo del talo y *PS* es el peso seco del talo.

Utilizando los datos de largo, grosor y diámetro del talo postrado, se calcularon las relaciones largo/diámetro (L/D) y grosor/diámetro (G/D) para estimar la proporción del sistema postrado y la proporción del sistema erecto en cada talo.

La variación mensual de cada una de las variables morfométricas se analizó mediante ANOVA y se realizaron comparaciones múltiples utilizando la prueba *a priori* DMS de Fisher (Fisher 1970).

Por otro lado, se analizó la variación del PS de los talos en función de las variables categóricas: estación, mes, estadio del ciclo de vida y temperatura mensual, mediante ANOVA.

Los datos obtenidos a partir de las variables de tamaño y peso se utilizaron para determinar las relaciones morfométricas de la especie. Para ello, primeramente se realizaron gráficos de dispersión de los distintos pares de variables:

- Largo del talo erecto vs. grosor del talo erecto
- Diámetro del talo postrado vs. grosor de talo erecto
- Largo del talo erecto vs. diámetro del talo postrado
- ln PH vs. largo del talo
- ln PS vs. largo del talo
- ln PH vs. grosor del talo
- ln PS vs. grosor del talo
- ln PS vs. ln PH
- ln PS/ln PH vs. largo del talo
- ln PS/ln PH vs. grosor del talo
- ln PS/ln PH vs. ln PH
- ln PS/ln PH vs. ln PS

A partir de los gráficos de dispersión se seleccionaron aquellos pares de variables que mostraron una dispersión relativamente lineal, se calcularon los coeficientes de correlación y se realizaron análisis de regresión simple para determinar la relación entre las variables, analizando posteriormente los residuos de los modelos para determinar el cumplimiento de los supuestos. Además se calculó el valor de R^2 del modelo y se testeó la significación de cada regresión (Crawley 2007).

Se realizó un análisis de regresión múltiple para explicar la variación del PS del talo en función de las demás variables morfométricas. Luego de construir el modelo, este se evaluó mediante el análisis de los residuos para determinar el cumplimiento de los supuestos, se calculó el R^2 y se testeó la significación (Crawley 2007). A continuación, se realizaron modelos generalizados aditivos (Generalized Additive Models, GAM) para

describir el comportamiento de las variables morfológicas explicatorias del PS: largo grosor y diámetro, y luego se ajustó un modelo de tipo árbol para determinar la existencia de interacciones complejas entre las variables explicatorias (Crawley 2007).

Para explicar la variación del PS del talo en función de las variables abióticas se realizó un análisis de regresión múltiple. Luego de construir el modelo, se procedió a la simplificación para obtener el modelo mínimo adecuado eliminando los términos no significativos y una vez obtenido el modelo mínimo, este se evaluó mediante el análisis de los residuos para determinar el cumplimiento de los supuestos, se calculó el R^2 y se testeó la significación.

Los análisis estadísticos se realizaron con el software R (R Development Core Team 2011).

4.3.2. Fenología reproductiva y fecundidad

Se realizaron observaciones cualitativas sobre el estado reproductivo de cada ejemplar y se determinó la proporción mensual de talos fértiles y vegetativos, así como la proporción de gametofitos femeninos, masculinos, carposporofitos y esporofitos. Se realizaron además, histogramas de frecuencia mensual de cada estadio y se evaluó la bondad de ajuste con χ^2 para determinar la existencia de diferencias significativas en el número mensual de talos fértiles.

La fecundidad de la especie en los distintos meses estudiados, se analizó con los datos obtenidos a partir de los conteos de rámulas fértiles y de estructuras reproductivas. Se calcularon promedios y se realizaron histogramas de frecuencia. La variación mensual de estos parámetros se analizaron mediante análisis de la devianza utilizando modelos lineales generalizados (Generalized Linear Models, GLM) con errores de tipo quasipoisson y se seleccionó el modelo mínimo adecuado (Crawley 2007). El número promedio de rámulas fértiles por rama terminal en los distintos meses analizados se evaluó mediante comparaciones de Tukey.

La variación mensual de los datos de conteos de tetrasporangios por rámula fértil se analizó mediante comparación de la distribución de frecuencias de los datos con distribuciones de tipo Poisson mediante la función *dpois* del software R (Crawley 2007).

Los datos de frecuencias de número de tetrasporangios se utilizaron para construir modelos GLM con las variables explicatorias. Los modelos fueron posteriormente evaluados para elegir el más adecuad, mediante análisis de los residuos, simplificación

de modelos y cálculo de la devianza de los modelos obtenidos utilizando la siguiente fórmula:

$$D^2 = \frac{\text{Devianza modelo nulo} - \text{Devianza residual}}{\text{Devianza modelo nulo}} \times 100$$

donde D^2 es la devianza del modelo, es decir, la cantidad de varianza explicada por el modelo (Cayuela 2010).

Se realizó el análisis de Tukey para comparar la frecuencia promedio mensual de tetrasporangios. Se calcularon y graficaron los intervalos de confianza al 95% de las comparaciones realizadas.

Los análisis estadísticos se realizaron con el software R (R Development Core Team 2011).

4.3.3. Variables abióticas

El comportamiento de todas las variables de fenología reproductiva y fecundidad se analizaron en el marco de las variaciones mensuales de temperatura, concentración de nutrientes en el agua y fotoperíodo. Se realizaron correlaciones que fueron testeadas mediante el test para las correlaciones entre pares de medias (Hollander y Wolfe 1973).

Los análisis estadísticos se realizaron con el software R (R Development Core Team 2011).

4.4. Cultivos

4.4.1. Cálculo de la tasa de crecimiento relativa (RGR)

El crecimiento de las algas en cultivo se estimó como el incremento de la variable proporcional al tamaño y se expresó como la tasa de crecimiento relativa (RGR) del inglés *Relative Growth Rate*, mediante la siguiente fórmula:

$$RGR (\%) = \frac{100 \times \ln (t_f / t_0)}{T}$$

donde RGR es la tasa de crecimiento relativa, t_0 es la medida inicial de la variable, t_f es la medida final de la variable y T es el número de días entre las dos mediciones.

4.4.2. Evaluación de las variables de crecimiento

A partir de los datos obtenidos en los cultivos de *G. crinale*, se calcularon en cada etapa de medición los promedios y desvíos estándares de las variables *largo* y *ancho* de explante, y se calculó además, el número promedio y la frecuencia de ocurrencia de cada tipo de rama. Por otro lado, se calculó el incremento en número de ramas para cada etapa de medición.

Se calculo la tasa de crecimiento RGR a través de las variables largo y ancho, y la RGR de cada tipo de rama a través de la variable *largo de rama*. Para las variables largo, ancho y RGR_{largo} se ajustaron líneas de tendencia y se obtuvieron los valores de R^2 . Para cada etapa de medición se calculó el porcentaje de explantes con RGR iguales a cero y el porcentaje de explantes con RGR negativas. Se determinó además el porcentaje de explantes epifitados a lo largo de todo el experimento.

A partir de los datos obtenidos en los cultivos de *P. morrowii*, se calcularon en cada etapa de medición los promedios y desvíos estándares de las variables PH, largo y volumen según la variable utilizada en cada ensayo. Se calculo la RGR para cada ensayo de cultivo según la variable analizada. En el cultivo de talos enteros y de fragmentos, la RGR se calculo a través de la variable PH, mientras que en el cultivo de explantes la RGR se calculo a través de la variable *largo*.

4.4.3. Análisis de medidas repetidas

Los datos obtenidos durante los diferentes ensayos de cultivo fueron analizados mediante análisis de medidas repetidas. Las medidas repetidas presentan errores que no son independientes entre sí, debido a que las particularidades de cada individuo se ven reflejadas en todas las mediciones realizadas en él, por ende, las medidas repetidas se hallan temporalmente correlacionadas unas con otras, lo cual también se conoce como *pseudoreplicación* (Crawley 2007).

Para eliminar la pseudoreplicación de los datos, las RGR de los explantes de *Gelidium crinale* se promediaron de manera de resumir las medidas repetidas a través de una medida estadística resumen. Luego se compararon mediante ANOVA y se realizaron comparaciones múltiples DMS de Fisher entre los valores de RGR que presentaron diferencias significativas en distintas fechas de medición.

Para analizar el crecimiento de los explantes y fragmentos de *Polysiphonia morrowii* se utilizó la metodología de ajuste de modelos lineales con efectos mixtos (LME) sugerida

por Crawley (2007), con el fin de eliminar la pseudoreplicación. Para ello se establecieron dos tipos de factores: factores fijos (aquellos que influyen la media de y) y factores aleatorios (aquellos que afectan la varianza de y). Se consideraron como factores fijos a los siguientes factores:

- ~ Tipo de fragmento o explante, con dos niveles: apical y basal.
- ~ Tipo de aireación, con dos o tres niveles según el ensayo de cultivo: CA y SA (cultivo de explantes) y AF, AM y SA (cultivo de fragmentos)

y se consideró como factor aleatorio la etapa de medición (de 1 a 8).

Se diseñó el modelo máximo con el cual se realizó el ajuste del modelo a los datos, se eliminaron los términos no significativos y luego se volvieron a ajustar los modelos simplificados hasta alcanzar el modelo mínimo adecuado para explicar las respuestas de la distintas variables estudiadas en cultivo (Crawley 2007). En caso de hallar varios modelos mínimos, para poder elegir el modelo más adecuado se compararon con ANOVA utilizando el método de máxima similitud (ML) y se eligió el modelo de menor Criterio de Información de Akaike (AIC) (Crawley 2007).

Los análisis estadísticos se realizaron con el software R (R Development Core Team 2011).

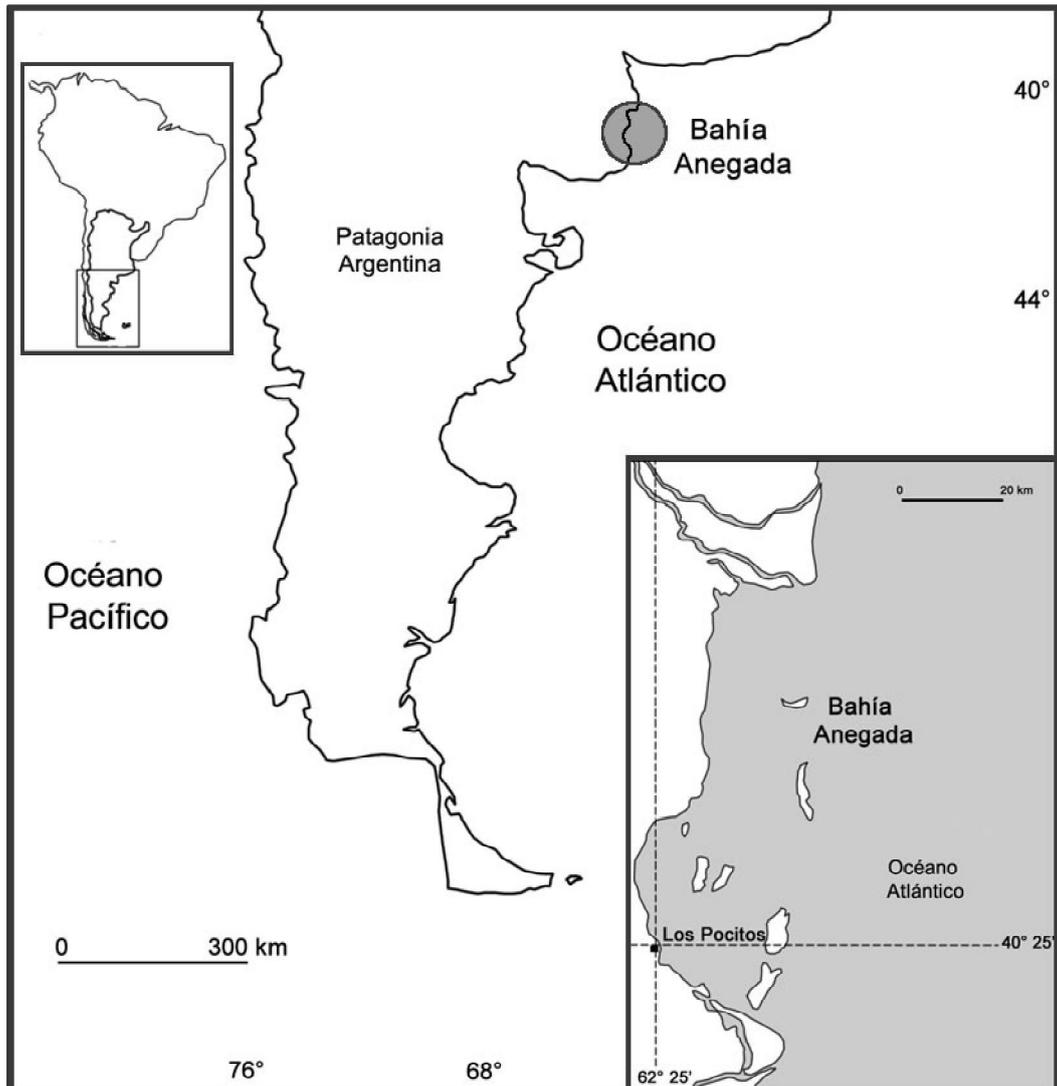


Figura 1. Localización geográfica del área de estudio. Bahía Anegada en la Patagonia argentina.

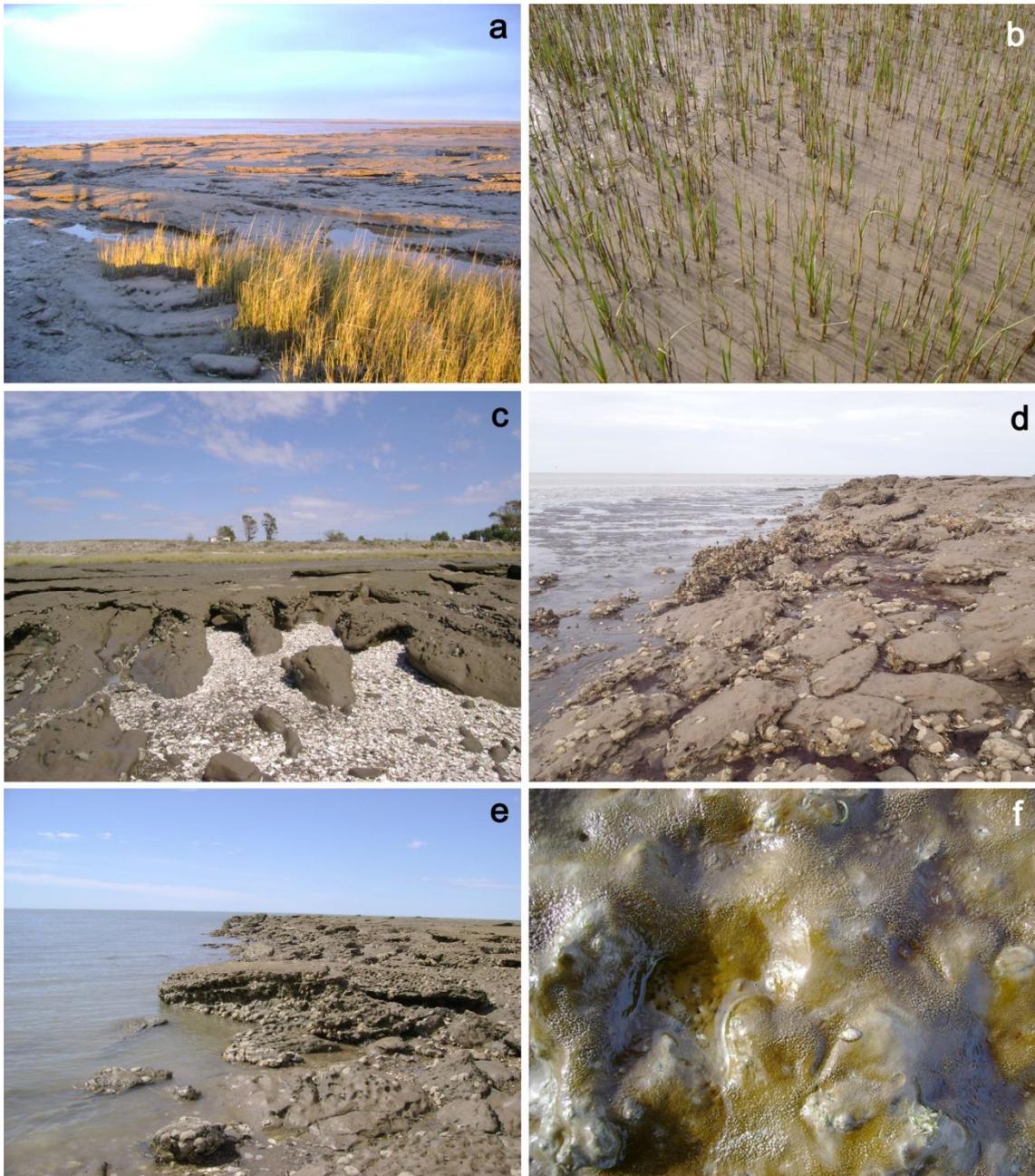


Figura 2. Características del sitio de estudio. a: Praderas costeras de *Spartina* spp.; **b:** individuos de *Spartina* spp.; **c-e:** afloramientos rocosos sobre las planicies de marea; **f:** detalle del sedimento limo-arcilloso.

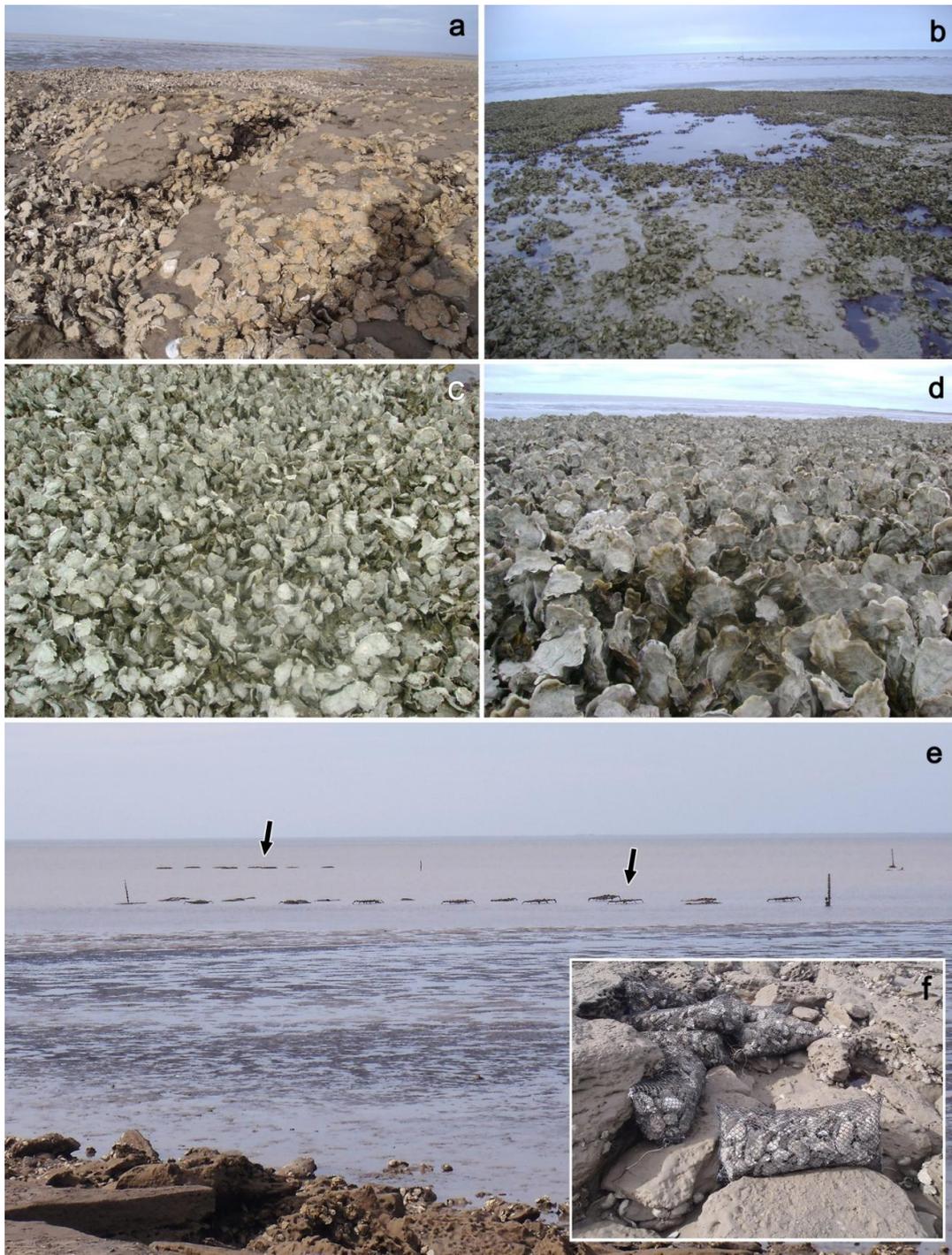


Figura 3. Área de estudio. a y b: Vistas panorámicas de las planicies de marea y restingas invadidas por *Crassostrea gigas*; c: detalle de los arrecifes de ostras; d: detalle de los individuos de *C. gigas* densamente agrupados; e: vista panorámica de los parques ostrícolas (flechas); f: detalle de las bolsas de cultivo.

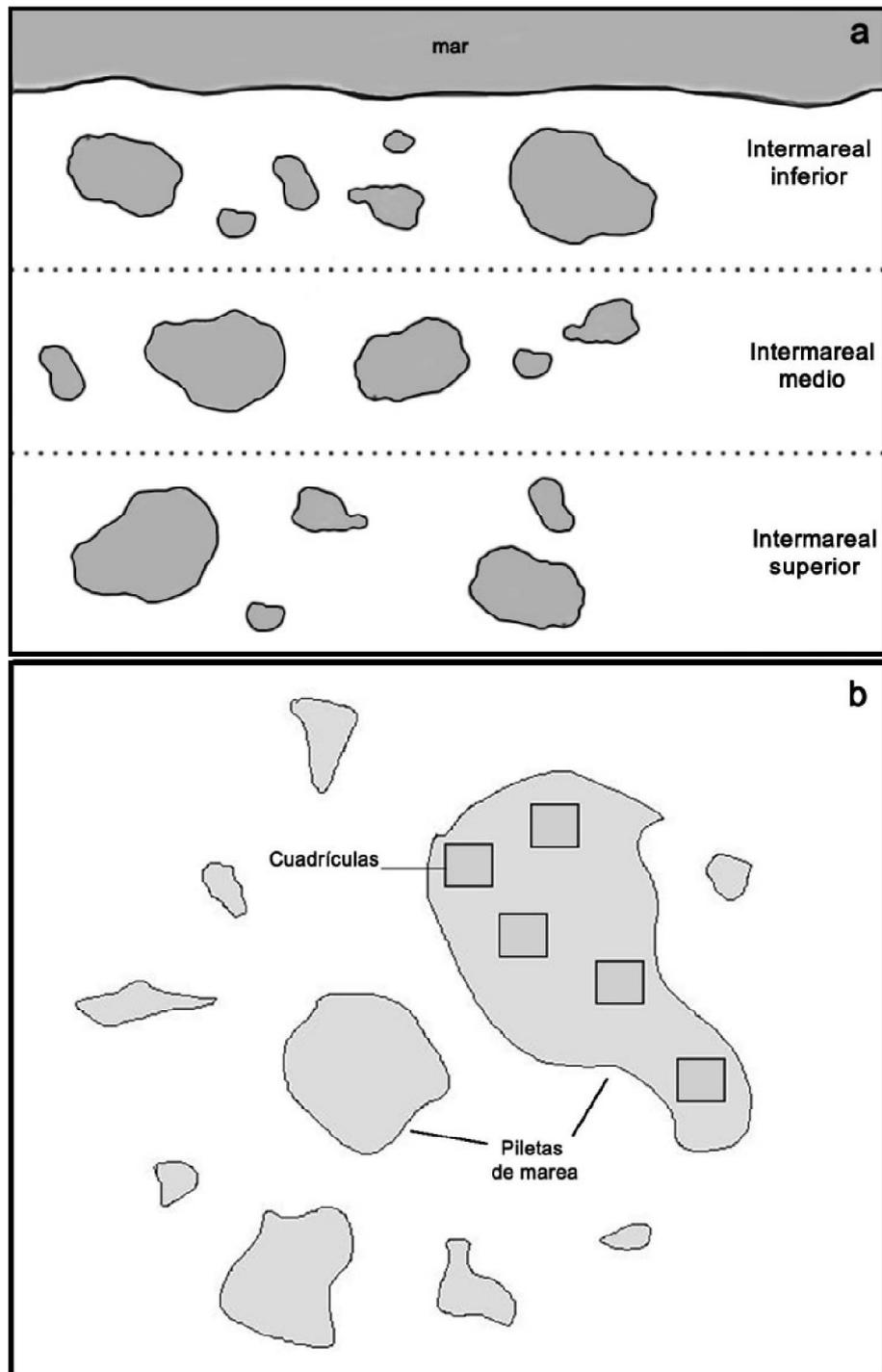


Figura 4. Representación gráfica del diseño de muestreo estacional. a: Diseño aleatorio-estratificado; **b:** estimación de la cobertura dentro de las piletas.



Figura 5. Metodología de muestreo en las piletas de marea. **a:** Medición de temperatura y salinidad con multisensor HORIBA-U10; **b:** señalización de los sectores del intermareal; **c:** determinación de la elevación de las piletas mediante método de Emery; **d:** medición de la profundidad; **e:** estimación de la cobertura de las especies de macroalgas; **f:** limpieza de la biomasa cosechada; **g:** secado en estufa de la biomasa colectada.

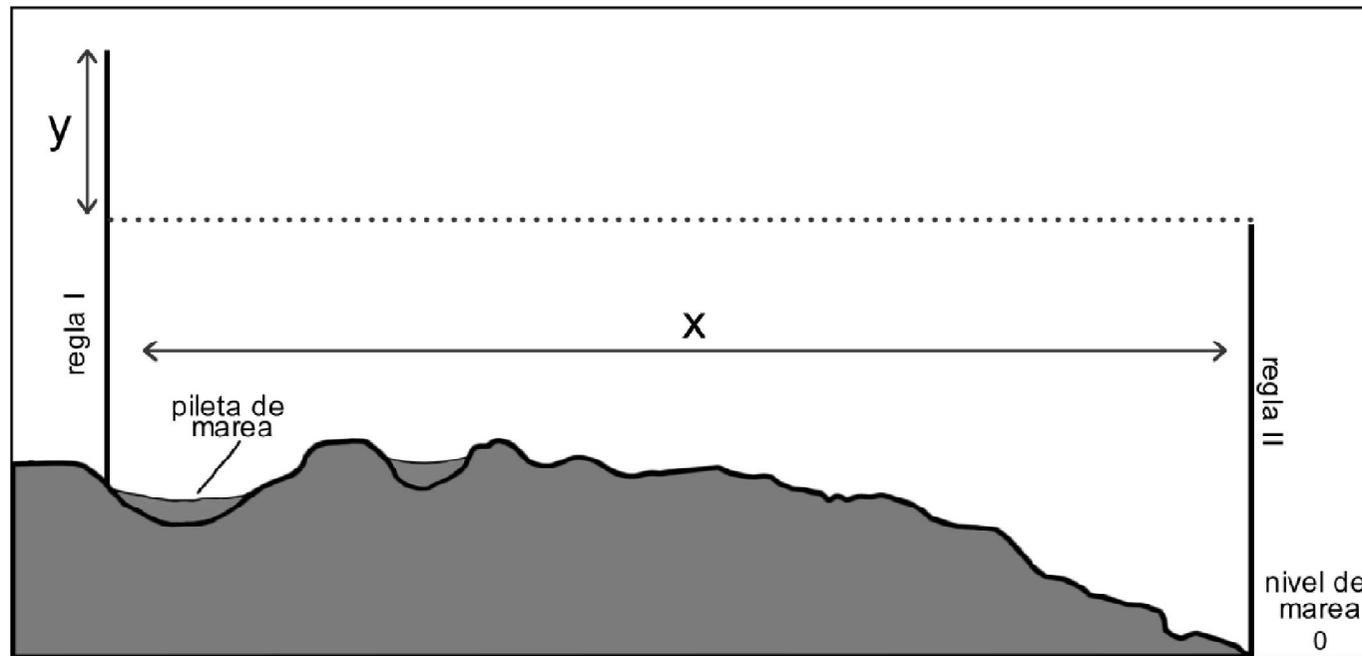


Figura 6. Procedimiento utilizado para estimar la altura de la pileta sobre el nivel del mar. x : distancia horizontal entre las reglas desde la pileta de marea a la línea de costa; y : cambio de elevación entre las reglas.



Figura 7. Recolección de talos de *Polysiphonia morrowii* y obtención de variables morfométricas. a: Selección de especímenes; **b:** reposo de los talos para drenar exceso de agua; **c:** obtención de la medida largo total; **d:** obtención de la medida grosor; **e:** obtención de la medida diámetro del talo postrado.

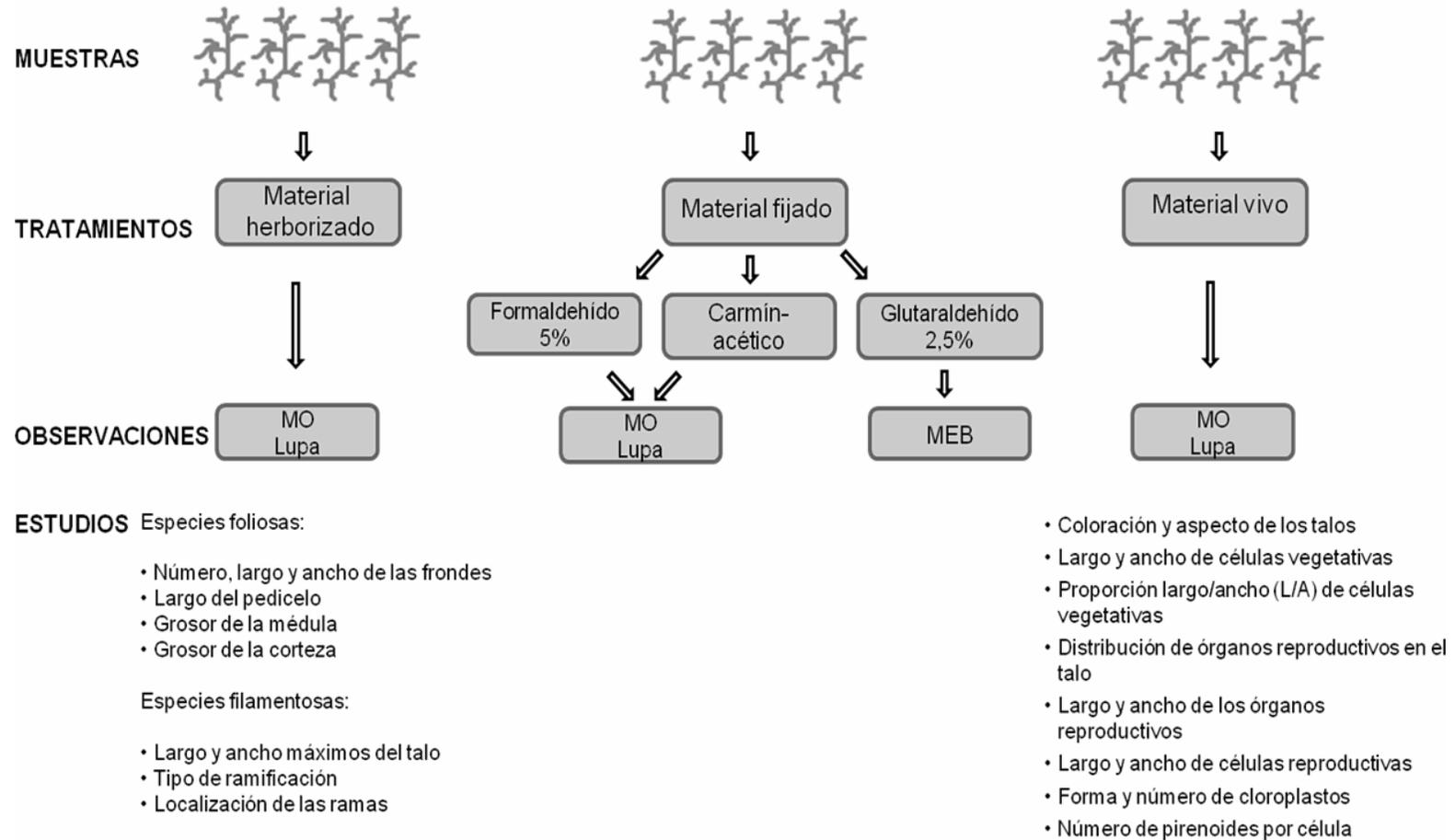


Figura 8. Caracterización morfológica y reproductiva de las macroalgas. Diagrama del estudio de los especímenes colectados.



Figura 9. Materiales y metodología de cultivo. a: Autoclave utilizado para la esterilización del material de vidrio; b: sala de cultivo con fotoperiodo y temperatura controlados; c y d: sistema de cultivo de fragmentos de *Polysiphonia morrowii*; e: cultivo de fragmentos de *P. morrowii* bajo condiciones de aireación moderada (AM); f: cultivo de fragmentos de *P. morrowii* bajo condiciones sin aireación (SA); g: cultivo de fragmentos de *P. morrowii* bajo condiciones de aireación fuerte (AF).

Solución stock			
Componente	Solución stock (g.L ⁻¹ dH ₂ O)	Cantidad a usar	Concentración final en el medio
Tris base	-	5 g	8,26 x 10 ⁻⁴
NaNO ₃	-	3,5 g	8,24 x 10 ⁻⁴
Na ₂ beta-glycerofosfato • H ₂ O	-	0,5 g	4,63 x 10 ⁻⁵
solución Fe-EDTA	(Ver receta siguiente)	250 mL	-
Solución de metales traza	(Ver receta siguiente)	25 mL	-
Tiamina • HCl (Vitamina B ₁)	-	0,5 mg	2,96 x 10 ⁻⁸
Biotina (Vitamina H)	0,005	1 mL	4,09 x 10 ⁻¹⁰
Cyanocobalamina (Vitamina B ₁₂)	0,010	1 mL	1,48 x 10 ⁻¹⁰
Solución Fe-EDTA			
Componente	Solución stock (g.L ⁻¹ dH ₂ O)	Cantidad a usar	Concentración final en el medio
Na ₂ EDTA • 2H ₂ O	-	0,84 g	1,13 x 10 ⁻⁵
Fe(NH ₄) ₂ (SO ₄) ₂ • 6H ₂ O	-	0,70 g	8,95 x 10 ⁻⁶
Solución de metales traza			
Componentes	Solución stock (g.L ⁻¹ dH ₂ O)	Cantidad a usar	Concentración final en el medio
Na ₂ EDTA • 2H ₂ O	-	12,74 g	1,71 x 10 ⁻⁴
FeCl ₃ • 6H ₂ O	-	0,48 g	8,95 x 10 ⁻⁶
H ₃ BO ₃	-	11,44 g	9,25 x 10 ⁻⁵
MnSO ₄ • 4H ₂ O	-	1,62 g	3,64 x 10 ⁻⁵
ZnSO ₄ • 7H ₂ O	-	0,22 g	3,82 x 10 ⁻⁶
CoSO ₄ • 7H ₂ O	-	0,05 g	8,48 x 10 ⁻⁷

Tabla 1. Composición del medio enriquecedor de cultivo ES (Provasoli 1968), tomado de Andersen (2005). dH₂O: agua destilada.

Solución stock			
Componente	Solución stock (g.L ⁻¹ sH ₂ O)	Cantidad a usar	Concentración final en el medio
Na ₂ β-glicerofosfato	5,36	10 mL	2,48 x 10 ⁻⁴
NaNO ₃	42,52	10 mL	5 x 10 ⁻³
FeSO ₄ • 7H ₂ O	0,28	10 mL	1 x 10 ⁻⁵
MnCl ₂ • 4H ₂ O	1,96	10 mL	1 x 10 ⁻⁴
Na ₂ EDTA • 2H ₂ O	3,72	10 mL	1 x 10 ⁻⁴
Solución stock de vitaminas	(ver receta siguiente)	10 mL	-
Solución stock de vitaminas			
Componente	Solución stock (g.L ⁻¹ dH ₂ O)	Cantidad a usar	Concentración final en el medio
Tiamina • HCl (vitamina B ₁)	-	200 mg	5,93 x 10 ⁻⁶
Biotina (vitamina H)	0,1	1 mL	4,09 x 10 ⁻⁹
Cyanocobalamina (vitamina B ₁₂)	0,2	1 mL	1,48 x 10 ⁻⁹

Tabla 2. Composición del medio enriquecedor de cultivo von Stosch (Guiry & Cunningham 1984), tomado de Andersen (2005). dH₂O: agua destilada.

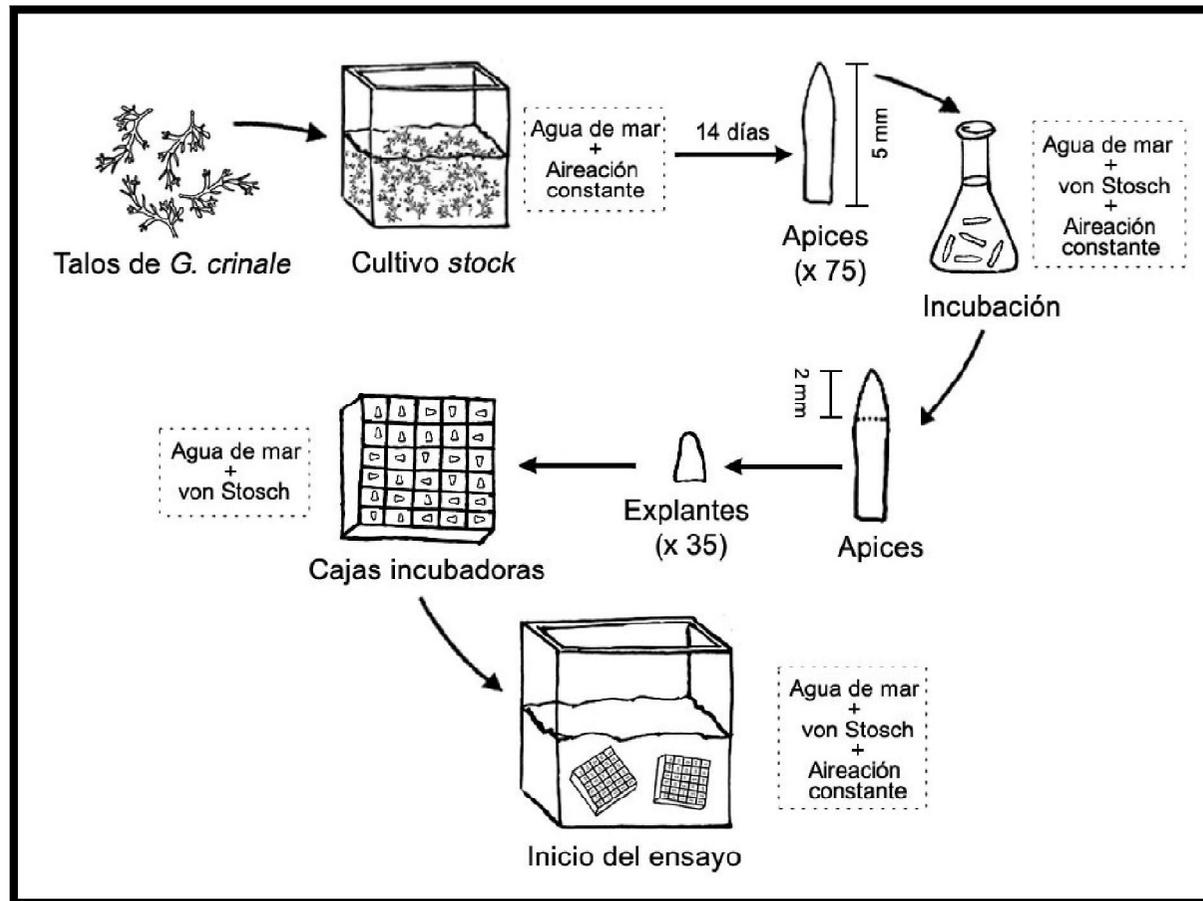


Figura 10. Cultivos *in vitro* de *Gelidium crinale*. Diseño experimental de los cultivos.

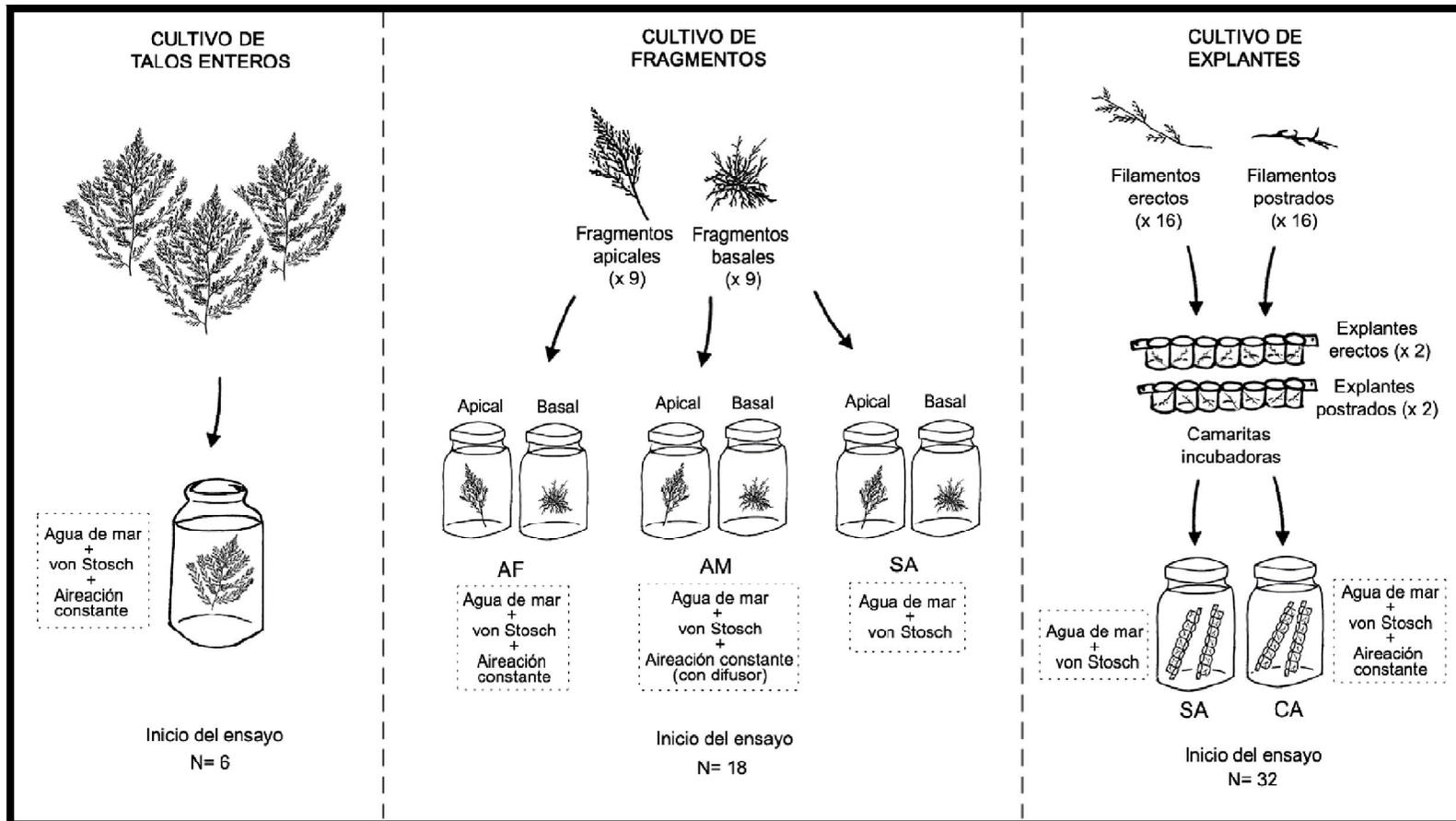


Figura 11. Cultivos *in vitro* de *Polysiphonia morrowii*. Diseño experimental de los cultivos.

RESULTADOS

1. Selección del sitio de estudio

En los arrecifes de ostras se observaron piletas de marea, depresiones originadas por la irregularidad de la disposición de los individuos de *C. gigas* sobre el sustrato, las cuales se encontraban llenas de agua durante la marea baja y que se cubrieron por completo durante pleamar (Fig. 12).

En ellas se registraron seis géneros de macroalgas: dos representantes de Phaeophyceae: *Punctaria* Greville y *Scytosiphon* C. Agardh; dos de Rhodophyta: *Polysiphonia* Greville y *Gelidium* J.V. Lamouroux y por último dos de Chlorophyta: *Ulva* Linnaeus y *Blidingia* Kylin.

Los únicos dos géneros presentes durante ambas estaciones del año fueron *Ulva* y *Polysiphonia*. *Gelidium* estuvo presente sólo en verano y los demás géneros se hallaron sólo en primavera. La riqueza de géneros fue mayor en primavera que en verano. *Polysiphonia* fue el género más frecuente en las transectas de ambas estaciones (Figs. 13 y 14). Los demás géneros fueron poco frecuentes excepto *Blidingia* que fue frecuente en las cuadrículas de primavera (Fig. 13). La presencia de *Scytosiphon* en primavera fue ocasional así como la de *Ulva* en verano, apareciendo ambos géneros en una sola cuadrícula (Fig. 13 y 14).

En las transectas de primavera, *Punctaria* fue frecuente en las cuadrículas del intermareal inferior, mientras que *Blidingia* fue más frecuente en las del intermareal superior (Fig. 13).

Los géneros de Rhodophyta presentaron alta cobertura en las dos estaciones del año, aunque *Punctaria* presentó la máxima cobertura en primavera (Fig. 15). Por otro lado, *Polysiphonia* y *Ulva* sumaron una cobertura total de casi 5% en verano (Fig. 15).

La superficie total muestreada fue de 7,25 m² en primavera y de 4,25 m² en verano. La mayor parte del sustrato estuvo conformado por barro y el resto por ostras. Sólo unas pocas cuadrículas presentaron agua al momento del muestreo durante la marea baja (Tabla 3).

En base a los resultados obtenidos se diseñaron los muestreos en las piletas de marea.

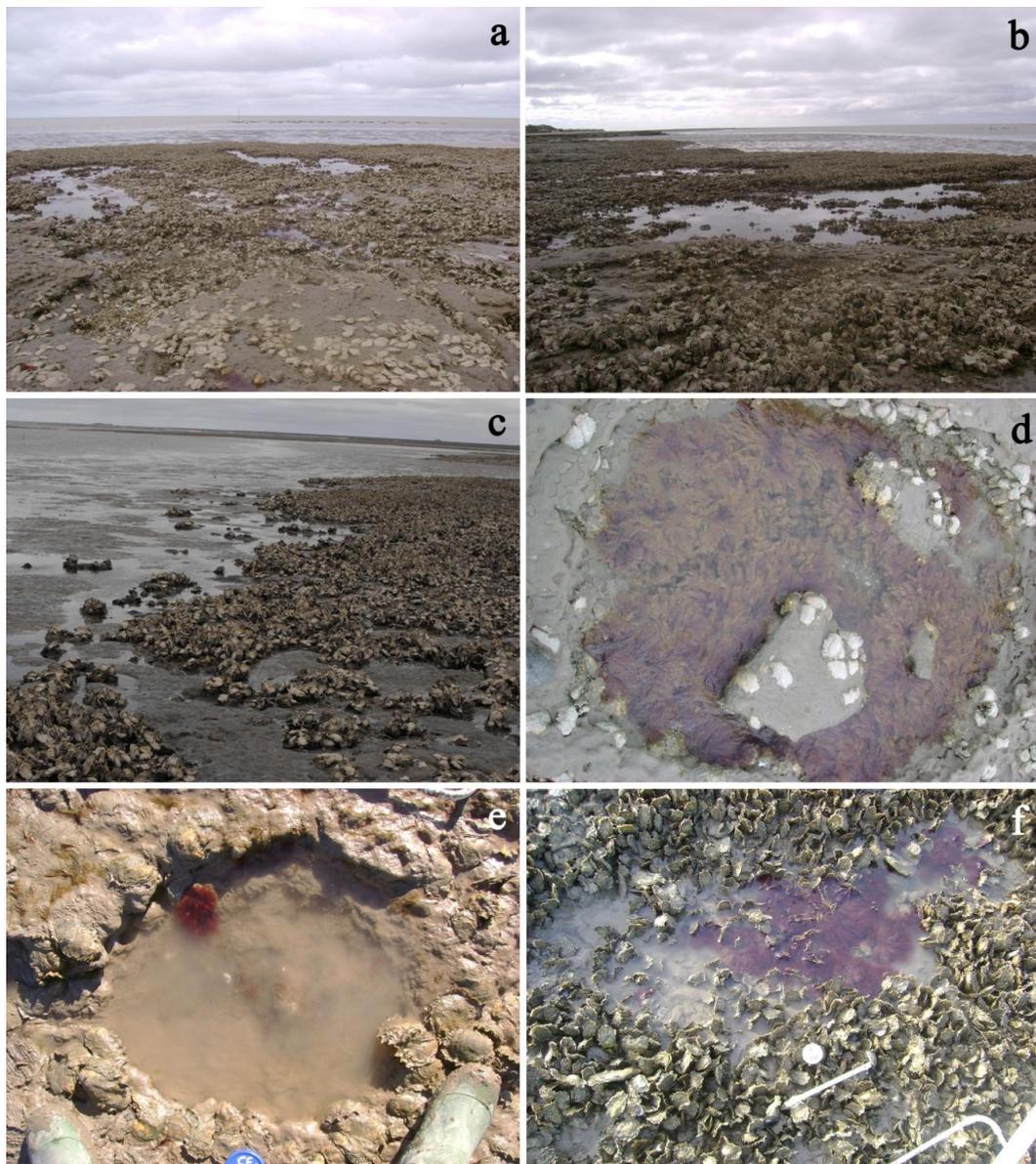


Figura 12. Arrecifes de ostras sobre el intermareal. a-c: Aspecto general; **d-f:** detalle de las piletas de marea originadas sobre los mismos.

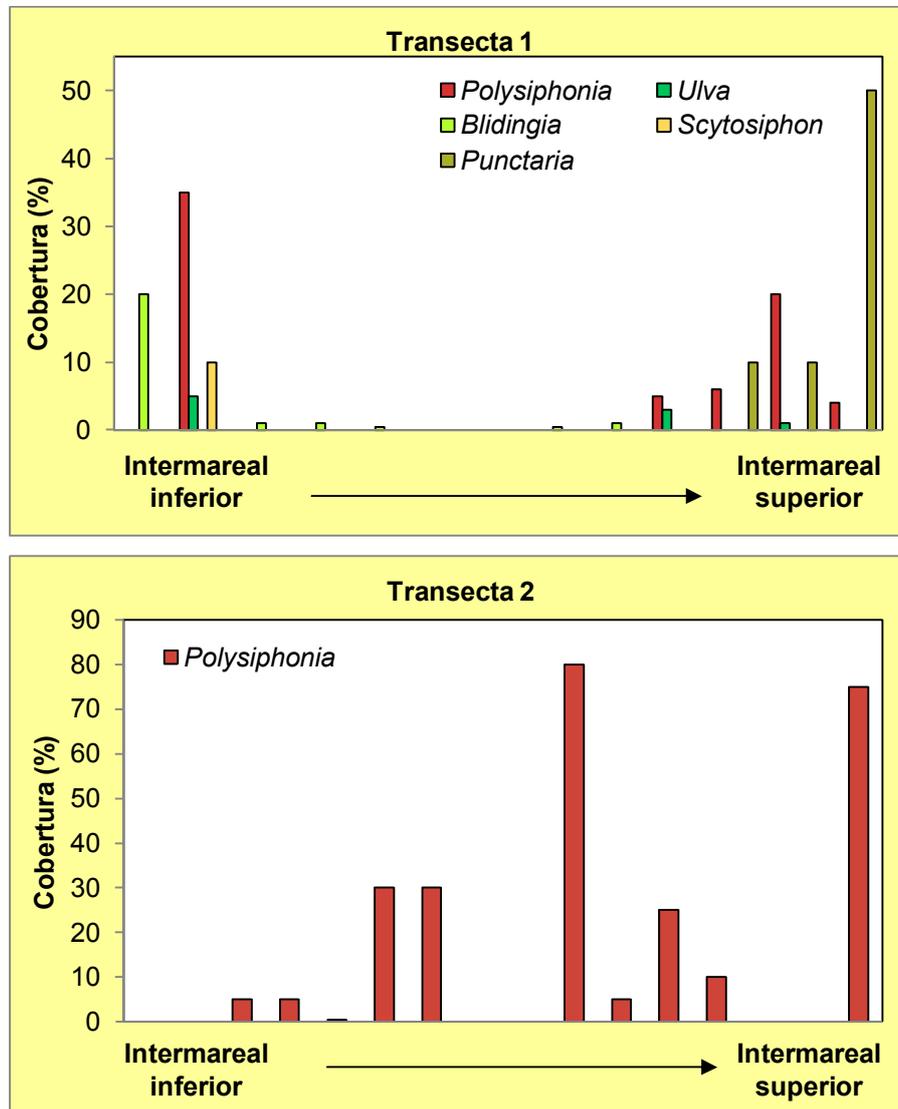


Figura 13. Cobertura relativa de los géneros de macroalgas hallados. Transectas 1 y 2 de primavera.

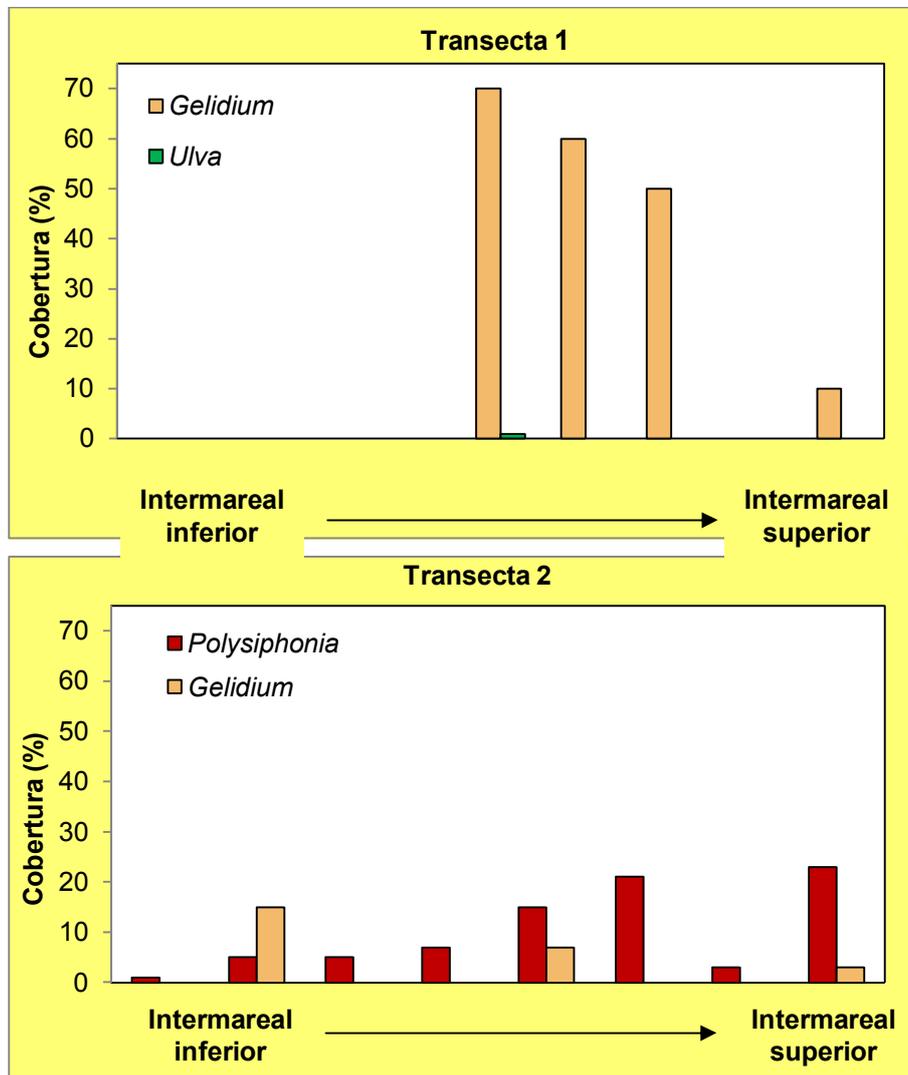


Figura 14. Cobertura relativa de los géneros de macroalgas hallados. Transectas 1 y 2 de verano.

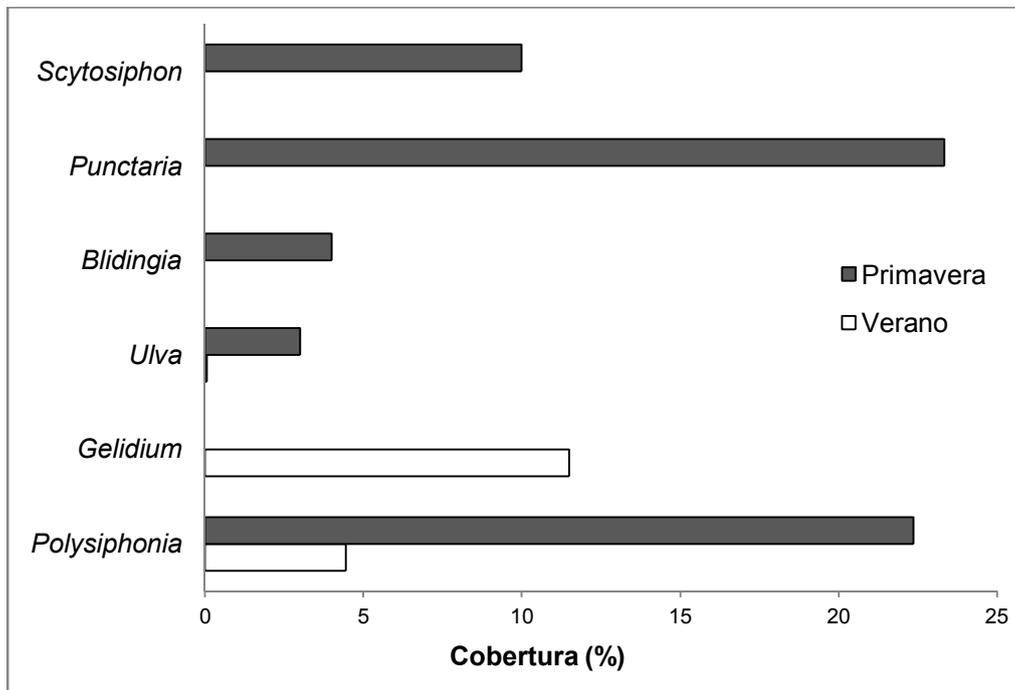


Figura 15. Cobertura relativa de cada género de macroalga. Expresado como promedio por estación.

Transecta 1				
Cobertura (%)				
Cuadrante	Agua	Barro	Ostra	Barro + ostra
1	25	0	0	75
2	55	45	0	0
3	0	100	0	0
4	0	100	0	0
5	0	100	0	0
6	0	100	0	0
7	0	100	0	0
8	0	0	100	0
9	0	0	0	100
10	0	100	0	0
11	0	0	0	100
12	0	100	0	0
13	0	0	0	100

Transecta 2				
Cobertura (%)				
Cuadrante	Agua	Barro	Ostra	Barro + ostra
1	0	100	0	0
2	0	100	0	0
3	0	100	0	0
4	0	100	0	0
5	0	100	0	0
6	25	75	0	0
7	0	0	100	0
8	0	0	0	100
9	0	0	100	0
10	80	20	0	0
11	0	80	20	0
12	65	0	0	35
13	0	0	100	0
14	0	0	100	0
15	0	0	100	0
16	0	0	100	0

Tabla 3. Cobertura de cada tipo de sustrato. Expresado en porcentaje cubierto de cada cuadrante en las transectas de primavera.

2. Caracterización físico-química de las piletas de marea

2.1. Área superficial y categorías de tamaño

El área total de piletas muestreadas fue de 74,82 m². El tamaño de las piletas varió entre 0,046 m² y 6,446 m² de área superficial y el promedio total fue de 1,04 m². El área promedio de las piletas fue diferente entre estaciones del año siendo mayor en otoño (F=4,77; g.l.=71; p=0,004) (Fig. 16a). Dado que el área superficial de las piletas no estuvo correlacionada con las demás variables abióticas, ésta fue utilizada como variable categórica organizando las piletas por rangos de tamaño. Las piletas se clasificaron en tres categorías: piletas pequeñas (P) menores a 0,5 m²; piletas medianas (M) entre 0,5 y 1 m²; y piletas grandes (G) mayores a 1m².

2.2. Profundidad

La profundidad de las piletas varió entre 3 cm y 36 cm y el promedio total fue de 10,48 cm. (Fig. 16b). Esta variable fue significativamente diferente entre las piletas de distintas estaciones del año (F=3,06; g.l.=71; p=0,034) siendo mayor en verano. Las diferencias significativas se dieron entre los valores de primavera y verano, y entre los valores de verano y otoño.

2.3. Elevación sobre el nivel del mar

La elevación varió entre 1,12 cm y 141 cm y el promedio total fue de 52,4 cm. Las piletas de primavera fueron las que presentaron mayor elevación promedio (Fig. 17a). Hubo diferencias significativas en la elevación promedio entre estaciones del año (F=8,84; g.l.=71; p<<0,001) la cual fue menor en otoño. La elevación de las piletas de las demás estaciones fue similar. La elevación fue significativamente diferente entre localizaciones del intermareal (F=37,03; g.l.=2; p<<0,01) (Fig. 17b).

2.4. Temperatura y salinidad

La temperatura varió entre 5,6°C y 24,8°C y el promedio anual fue de 14,8°C. La temperatura promedio fue distinta entre las estaciones (F=653,27; g.l.=71; p<<0,01), siendo mayor en primavera y menor en otoño (Fig. 18). La salinidad de las piletas varió entre 24,1 y 39,8 y el promedio anual fue de 30,9. La salinidad promedio fue diferente

entre estaciones, siendo mayor en primavera y menor en otoño ($F=220$; g.l.=71; $p \ll 0,01$) (Fig. 18).

2.5. Correlaciones y regresiones entre variables abióticas

La temperatura estuvo positivamente correlacionada con la salinidad así como con la elevación, y negativamente correlacionada con el área superficial (Tabla 4). La salinidad también estuvo positivamente correlacionada con la elevación. La profundidad no estuvo correlacionada con ninguna variable abiótica.

El modelo de regresión múltiple entre la salinidad y las variables temperatura y elevación fue altamente significativo con un R^2 de 0,69. La elevación fue significativa ($F=69,41$; g.l.=69; $p \ll 0,001$) al igual que la temperatura ($F=81,97$; g.l.=69; $p \ll 0,001$) y no hubo interacción entre ellas. La regresión simple entre la salinidad y la temperatura fue significativa para las estaciones frías (otoño e invierno) ($p \ll 0,001$; g.l.=34; $F=69,6$) y también para las estaciones cálidas (primavera y verano) ($p \ll 0,007$; g.l.=34; $F=8,18$), con un R^2 de 0,67 y 0,19 respectivamente (Fig. 19a y 19b).

La regresión simple entre la temperatura y la elevación fue altamente significativa para las estaciones frías ($p \ll 0,001$; g.l.=34; $F=14,7$) con un R^2 de 0,3 y altamente significativa para las estaciones cálidas ($F=28,6$; g.l.=34; $p \ll 0,001$) con un R^2 de 0,46 (Figs. 20a y 20b). La figura 10 muestra la regresión entre la salinidad y la elevación.

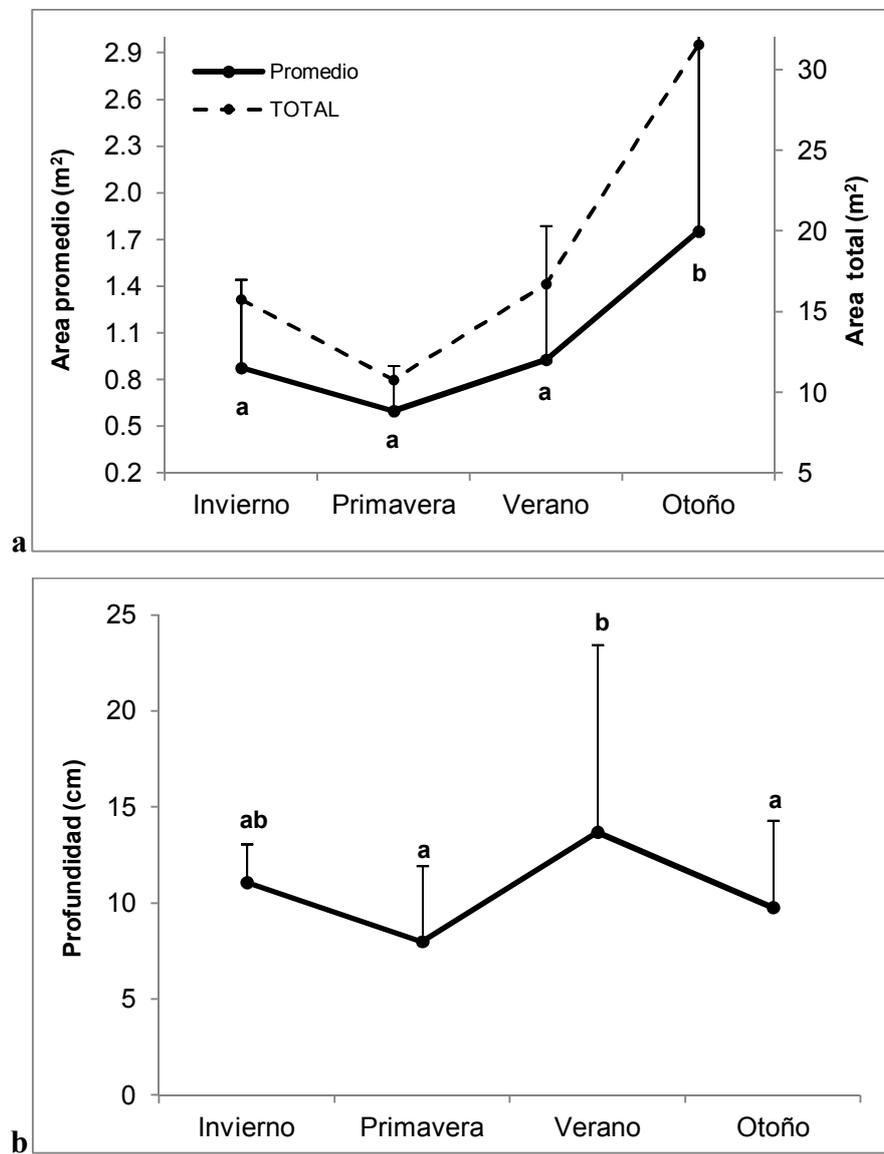


Figura 16. Caracterización físico-química de las piletas de marea. a: Área superficial promedio y área superficial total; b: profundidad promedio. Las letras en negrita indican los resultados del análisis DMS de Fisher.

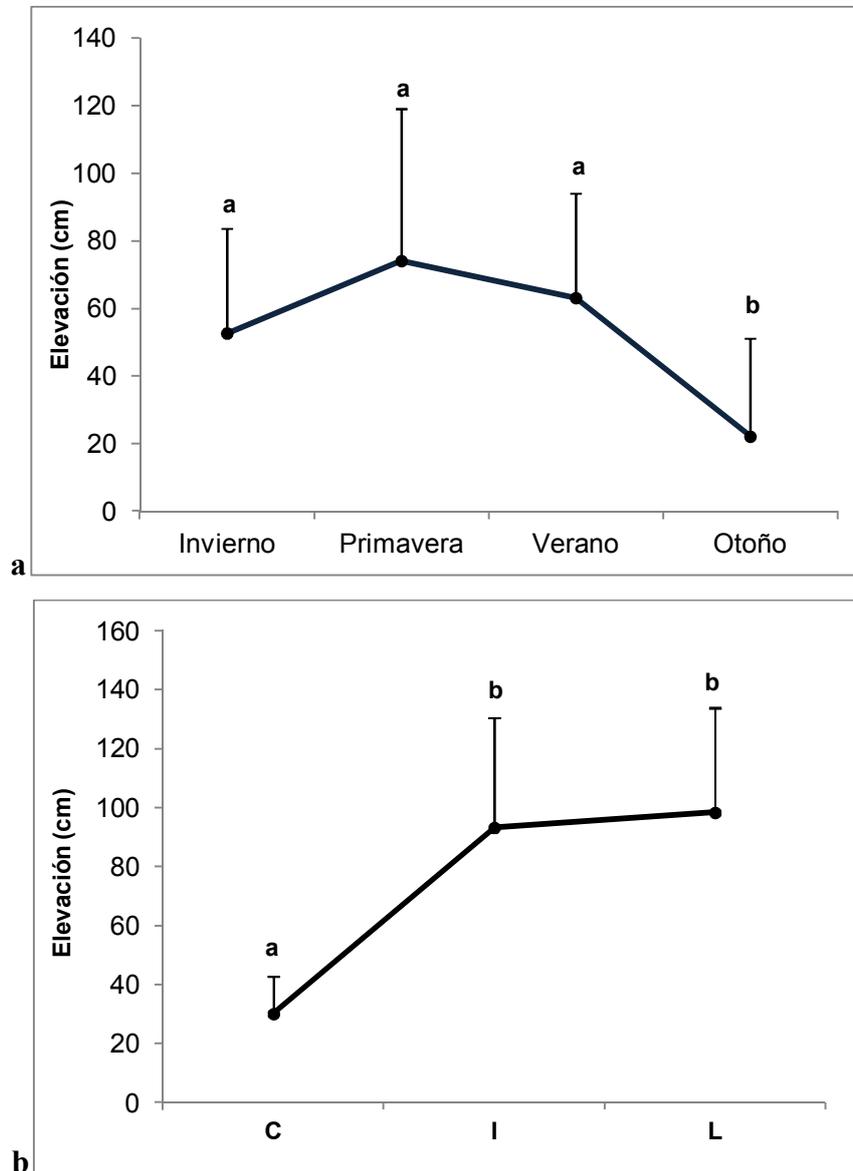


Figura 17. Caracterización físico-química de las piletas de marea. a: Elevación promedio de las piletas sobre el nivel del mar para cada estación del año; **b:** elevación promedio de las piletas sobre el nivel del mar para cada localización en el intermareal. Las letras en negrita indican los resultados del análisis DMS de Fisher.

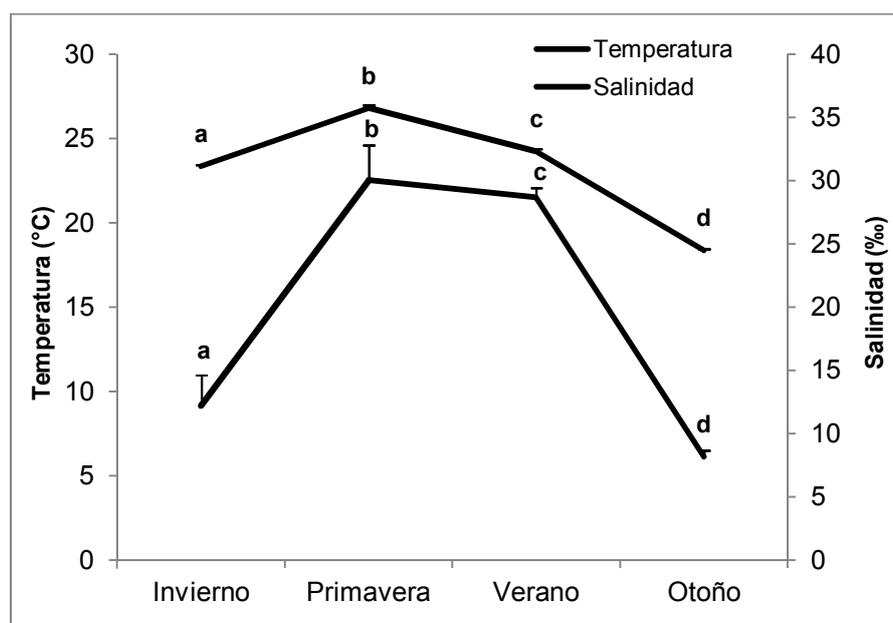


Figura 18. Caracterización físico-química de las piletas de marea. Variación estacional de la temperatura y la salinidad promedio de las piletas de marea. Las letras en negrita indican los resultados del análisis DMS de Fisher.

	Coefficiente de correlación	<i>p</i>
salinidad vs. temperatura	0.87	<<0,1**
salinidad vs. elevación	0.54	<<0,1**
temperatura vs. elevación	0.66	<<0,1**
temperatura vs. área	-0.24	0.041*

Tabla 4. Coeficientes de correlación significativos entre las variables abióticas de las piletas de marea. El nivel de significación se indica con asteriscos: (*) significativo, (**) altamente significativo.

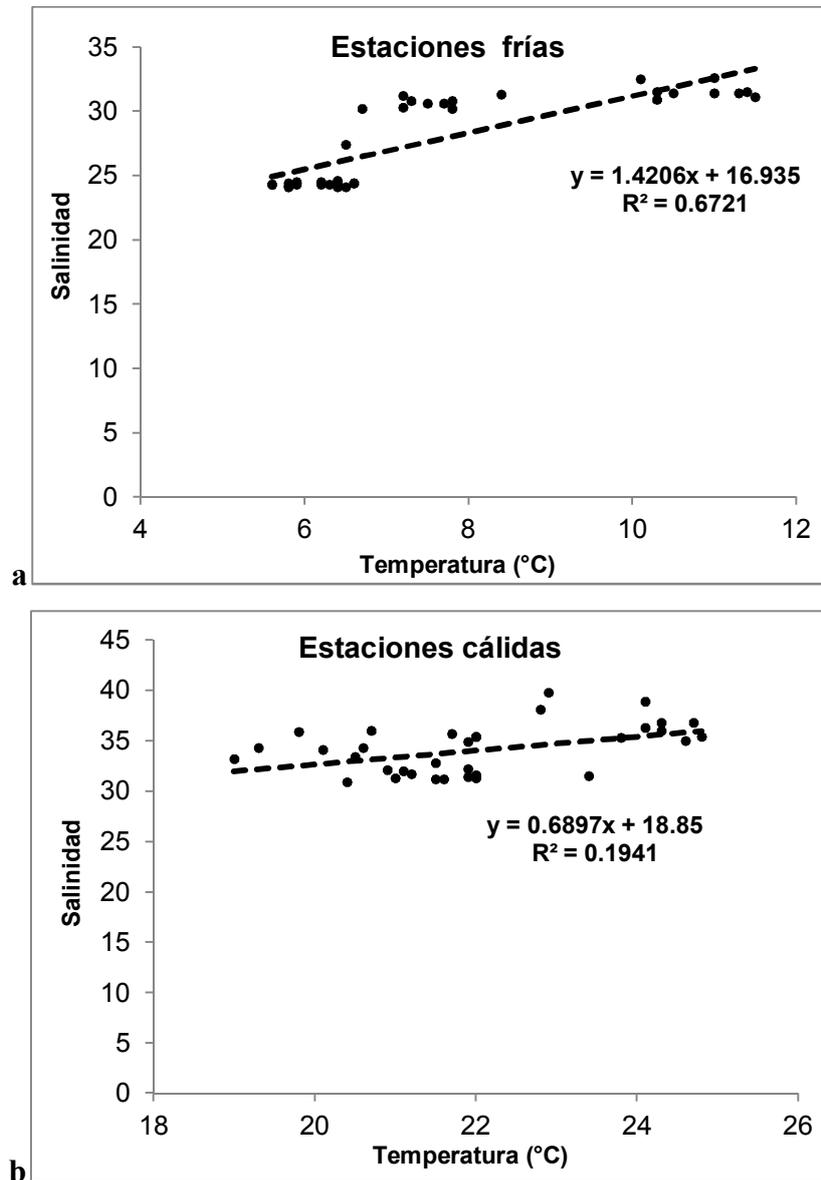


Figura 19. Caracterización físico-química de las piletas de marea. Regresión simple entre las variables salinidad y temperatura. **a:** Estaciones frías (otoño e invierno); **b:** estaciones cálidas (primavera y verano).

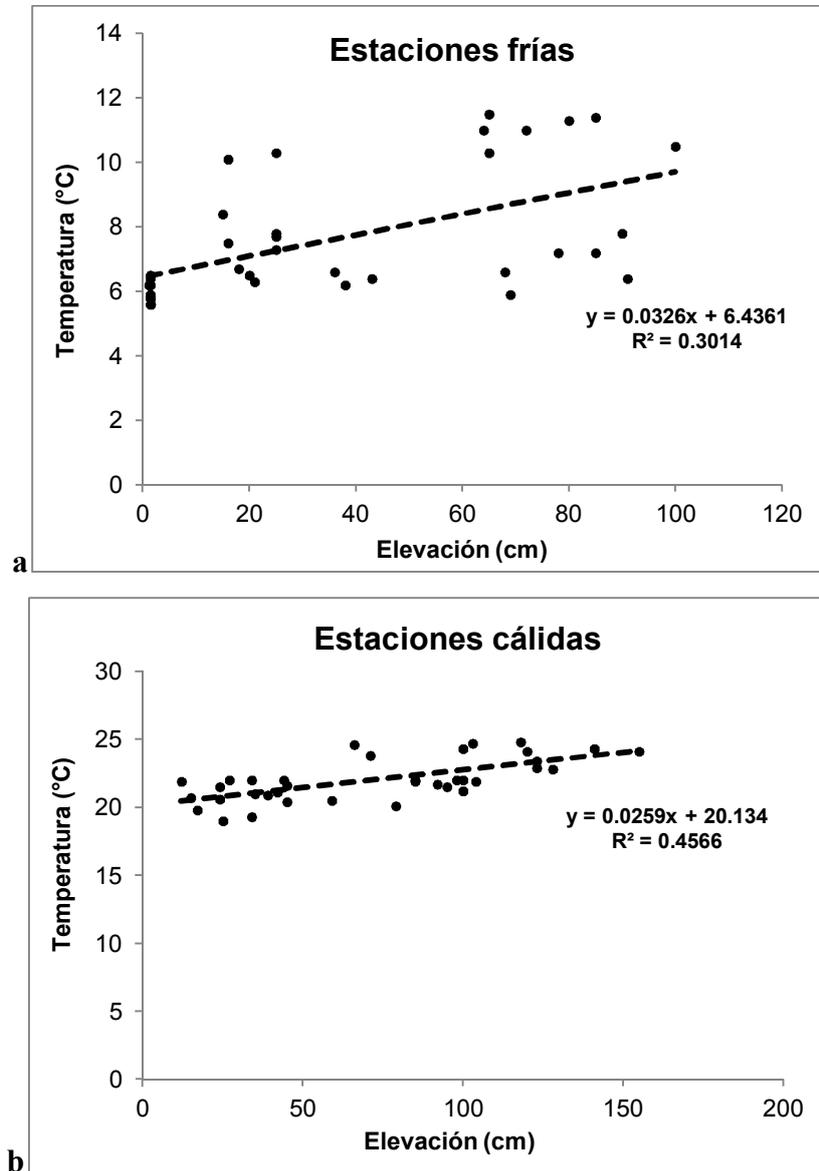


Figura 20. Caracterización físico-química de las piletas de marea. Regresión simple entre las variables elevación y temperatura. a: Estaciones frías (otoño e invierno); **b:** estaciones cálidas (primavera y verano).

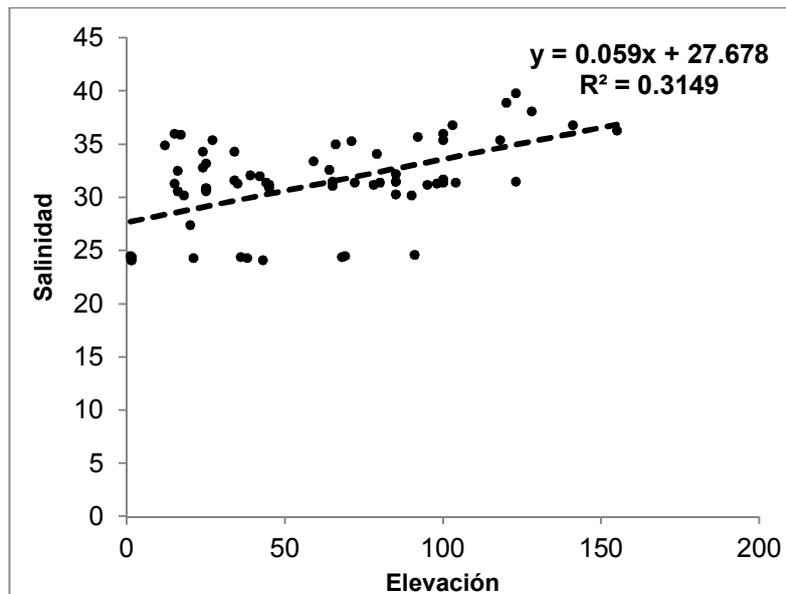


Figura 21. Caracterización físico-química de las piletas de marea. Regresión simple entre las variables salinidad y elevación.

3. Composición específica de la comunidad de macroalgas

La comunidad de macroalgas bentónicas que habita las piletas de marea de Los Pocitos estuvo conformada por un total de 11 especies de macroalgas (Tabla 5), las cuales pertenecieron a Rhodophyta, Chlorophyta y Phaeophyceae (Fig. 22). Rhodophyta estuvo representado por tres especies: *Ceramium strictum* Roth, *Polysiphonia morrowii* Harvey y *Gelidium crinale* (Hare ex Turner) Gaillon; Phaeophyceae por tres especies: *Ectocarpus siliculosus* (Dillwyn) Lyngbye, *Punctaria latifolia* Greville y *Scytosiphon lomentaria* (Lyngbye) Endlicher; y Chlorophyta por cinco especies: *Cladophora albida* Nees (Kutzing), *Ulva linza* Linnaeus, *Ulva compressa* Linnaeus, *Blidingia marginata* (J.Agardh) P.J.L. Dangeard y *Bryopsis plumosa* (Hudson) C. Agardh.

PHYLUM RHODOPHYTA	
Clase Florideophyceae	<p>Orden Ceramiales</p> <p>Familia Ceramiaceae <i>Ceramium strictum</i> Roth</p> <p>Familia Rhodomelaceae <i>Polysiphonia morrowii</i> Harvey</p>
	<p>Orden Gelidiales</p> <p>Familia Gelidiaceae <i>Gelidium crinale</i> (Hare ex Turner) Gaillon</p>
PHYLUM HETEROKONTOPHYTA	
Clase Phaeophyceae	<p>Orden Ectocarpales</p> <p>Familia Ectocarpaceae <i>Ectocarpus siliculosus</i> Dillwyn (Lyngbye)</p> <p>Familia Chordariaceae <i>Punctaria latifolia</i> Greville</p> <p>Familia Scytosiphoneaceae <i>Scytosiphon lomentaria</i> (Lyngbye) Link</p>
PHYLUM CHLOROPHYTA	
Clase Siphonocladophyceae	<p>Orden Cladophorales</p> <p>Familia Cladophoraceae <i>Cladophora albida</i> Nees (Kützing)</p>
Clase Ulvophyceae	<p>Orden Ulvales</p> <p>Familia Ulvaceae <i>Ulva linza</i> Linnaeus <i>Ulva compressa</i> Linnaeus</p> <p>Familia Kornmanniaceae <i>Blidingia marginata</i> (J. Agardh) P.J.L. Dangeard</p>
Clase Bryopsidophyceae	<p>Orden Bryopsidales</p> <p>Familia Bryopsidaceae <i>Bryopsis plumosa</i> (Hudson) C. Agardh</p>

Tabla 5. Lista de las especies que componen la comunidad de macroalgas bentónicas de las piletas de marea de Los Pocitos.

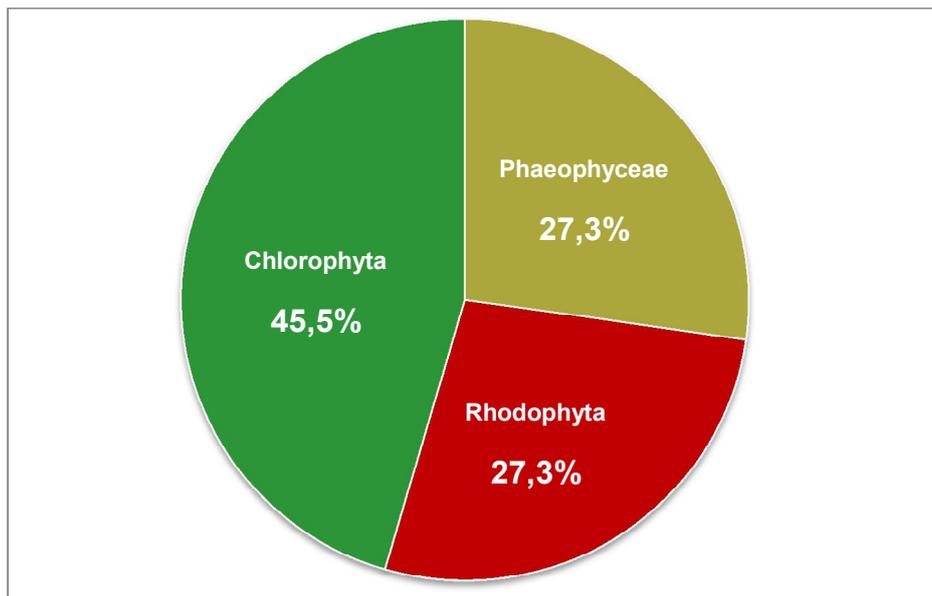


Figura 22. Composición específica de la comunidad de macroalgas. Representación gráfica del porcentaje de especies de Chlorophyta, Rhodophyta y Phaeophyceae.

3.1. Descripción de las especies

3.1.1. *Ectocarpus siliculosus* (Dillwyn) Lyngbye

(Figuras 23 y 24)

Phylum: Ochrophyta

Clase: Phaeophyceae

Orden: Ectocarpales

Familia: Ectocarpaceae

Género: *Ectocarpus* Lyngbye

Especie tipo del género: *Ectocarpus siliculosus* (Dillwyn) Lyngbye

Aspecto externo: talos muy delicados de color pardo-amarillento, de textura setácea, ramificados y algo enredados (Fig. 23a y b).

Morfología vegetativa: talo erecto bien desarrollado alcanzando un largo máximo de 10 cm en los ejemplares observados. Filamentos erectos uniseriados de 33,93 μm de ancho promedio (12,95 μm – 51,99 μm) (Fig. 23c y d). Ramificación abundante, de tipo pseudodicotómica, presentando algunas ramas laterales cortas alternadas. Células vegetativas de los filamentos erectos de forma cuadrangular a cilíndrica, desde 0,71 hasta 2,96 veces más largas que anchas. En algunos casos estas células presentaron constricciones en las paredes transversales (Fig. 23f). El largo promedio de las células fue de 47,16 μm (18,76 μm – 83,19 μm), y el ancho promedio fue de 32,47 μm (11,69 μm – 52,35 μm). Cloroplastos irregulares, en forma de bandas ramificadas con varios pirenoides (Fig. 23c-e). Talo postrado conformado por filamentos uniseriados de ramificación irregular, células cuadrangulares a globosas e irregulares desde 1,18 hasta 1,97 veces más largas de que anchas. El largo promedio fue de 20,90 μm (17,56 μm – 23,34 μm) y el ancho promedio de 12,55 μm (11,83 μm – 14,9 μm).

Morfología reproductiva: esporangios pluriloculares ubicados terminalmente sobre ramas laterales cortas o lateralmente sobre los filamentos, sostenidos por pedicelos de 1 a 4 células de largo (Fig. 24a-d y f). Esporangios pluriloculares cónicos, anchos en la base y afinados hacia el ápice. Terminación de los esporangios en una célula apical redondeada (Fig. 24e). El largo promedio de los esporangios pluriloculares fue de 120

μm (81,93 μm – 168,31 μm) y el ancho promedio fue de 35 μm (22,76 μm – 53,45 μm). No se observaron pelos hialinos terminales en los ápices de esporangios, ni en las terminaciones de las ramas, pero si lateralmente sobre las células vegetativas y los esporangios pluriloculares.

Zoosporogénesis: luego de una hora de exposición de los esporangios pluriloculares a una fuente de luz cálida, estos liberaron zoósporas biflageladas ovoides que presentaron un cloroplasto alargado ocupando la mayor parte de la célula, varios pirenoides y mancha ocular evidente (Fig. 24g-i). El largo promedio de estas zoósporas fue de 8,77 μm (7,15 μm – 9,9 μm) y el ancho promedio fue de 7,10 μm (5,87 μm – 8,25 μm). Las zoósporas liberadas se agruparon en puñados en respuesta fototáctica positiva (Fig. 24h e i).

Germinación de zoósporas: las zoósporas biflageladas se asentaron, se fijaron al sustrato de vidrio y desarrollaron un tubo germinal de 1 a 4 células de largo (Fig. 24j). Se observó coalescencia de plántulas (Fig. 23k) y luego el desarrollo de los filamentos postrados (Fig. 24l y m).

Los gametofitos fértiles se mantuvieron en cultivo durante algunos días, luego de los cuales se observó la germinación de zoósporas dentro de los esporangios pluriloculares (Fig. 24g y h).

Observaciones: no se observaron esporangios uniloculares en el mismo talo.

Modo de vida: talos solitarios.

Distribución geográfica: especie cosmopolita, ampliamente distribuida por todos los continentes, excepto Oceanía (fuente ALGABASE <http://www.algaebase.org/>).

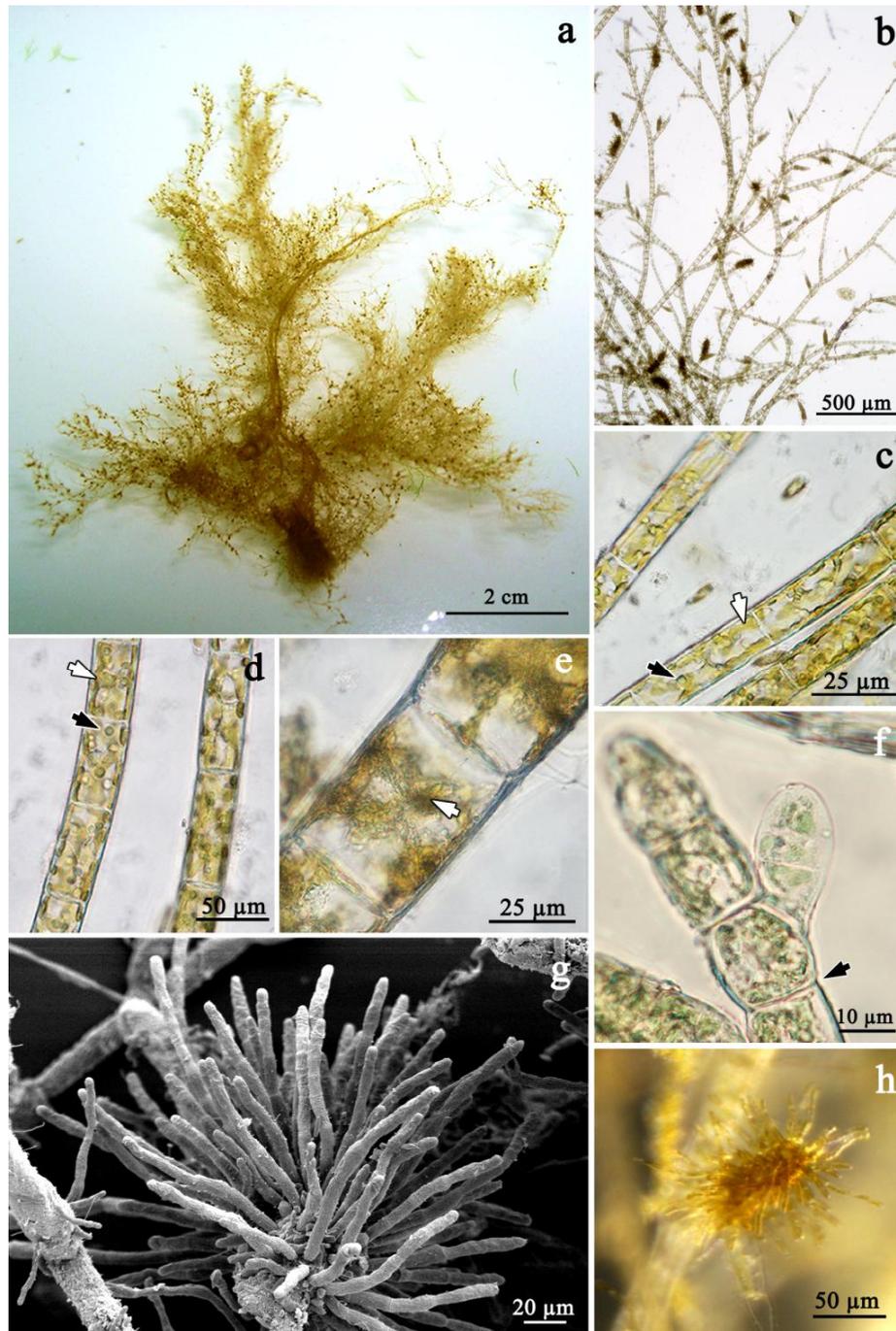


Figura 23. *Ectocarpus siliculosus*. Aspecto externo y morfología vegetativa del gametofito. **a:** aspecto general del talo; **b:** ramificación; **c** y **d:** filamentos erectos, nótense los cloroplastos en forma de bandas irregulares (flechas blancas) y los pirenoides (flechas negras); **e:** detalle del cloroplasto de forma irregular (flecha); **f:** detalle de una ramificación incipiente, nótense la constricción celular (flecha negra); **g:** germinación de zoósporas sobre el esporangio plurilocular (MEB); **h:** germinación de zoósporas sobre un esporangio plurilocular (vista en lupa).

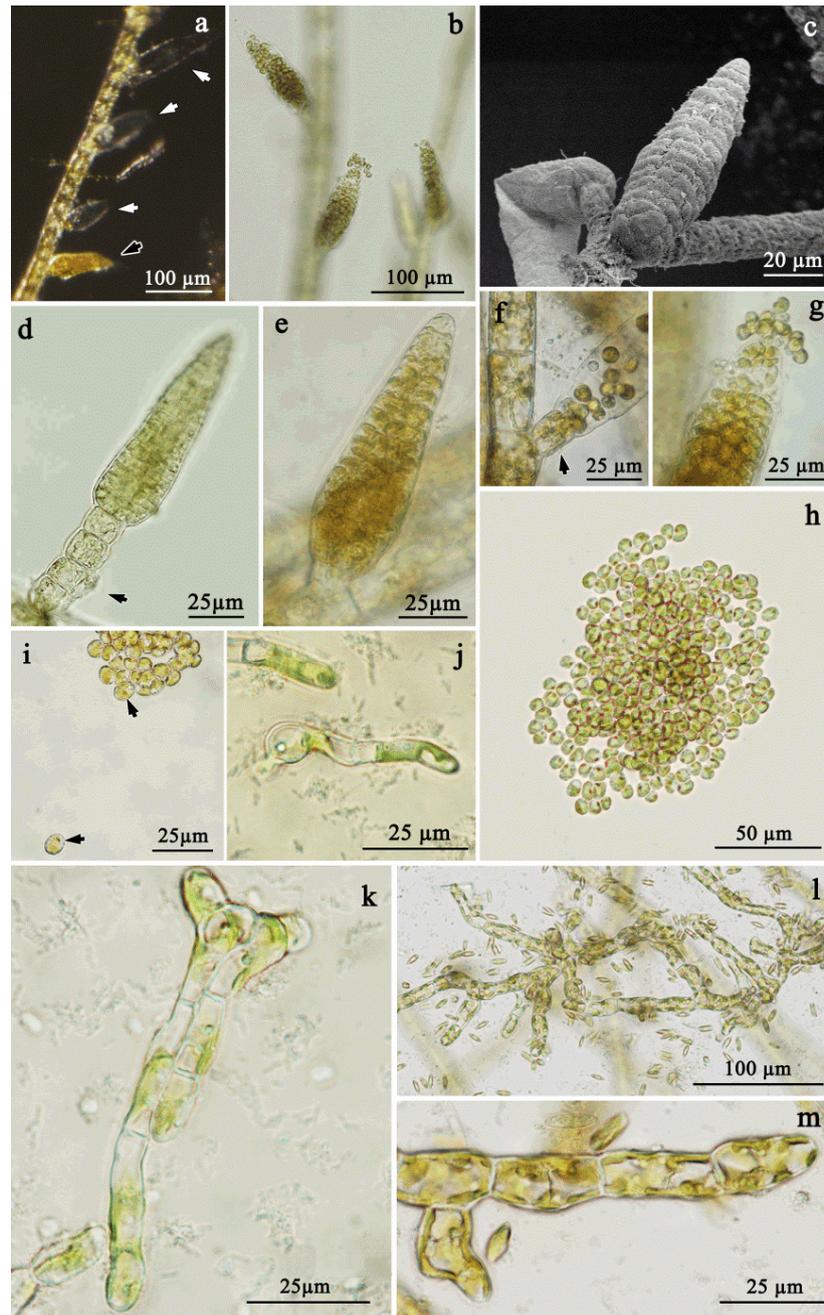


Figura 24. *Ectocarpus siliculosus*. Morfología reproductiva del gametofito y reproducción asexual. **a:** esporangio maduro (flecha negra) y esporangios vacíos (flechas blancas); **b:** esporangios liberando zoósporas; **c:** vista de un esporangio plurilocular (MEB); **d:** detalle de un esporangio plurilocular con pedicelo largo (flecha); **e:** aspecto de un esporangio plurilocular donde se observa la célula apical redondeada; **f:** esporangio plurilocular con pedicelo corto (flecha); **g:** detalle de la liberación de zoósporas desde un esporangio plurilocular; **h:** agrupación de zoósporas; **i:** detalle de las zoósporas, nótese la mancha ocular (flechas); **j:** germinación de una zoóspora; **k:** coalescencia de zoósporas; **l:** talo postrado en formación; **m:** detalle de un filamento postrado.

3.1.2. *Punctaria latifolia* Greville

(Figuras 25 y 26)

Phylum: Ochrophyta

Clase: Phaeophyceae

Orden: Ectocarpales

Familia: Chordariaceae

Género: *Punctaria* Greville

Especie tipo del género: *Punctaria plantaginea* (Roth) Greville

Aspecto externo: talos macroscópicos de aspecto laminar y color pardo-amarillentos, de tonalidad verdosa en los talos envejecidos. Talos compuestos por frondes no ramificados que se inician en pedicelos basales cortos y delgados, unidos en la base a un pequeño disco de adhesión (Fig. 25a y b). El número de frondes por talo fue variable, en los ejemplares analizados varió entre dos y 16. Las frondes presentaron los márgenes ondulados, y una textura foliosa y delicada.

Morfología vegetativa: el ancho promedio de las frondes fue de 1,01 cm (0,2 cm – 2,5 cm), y el largo promedio fue de 5,89 cm (1,1 cm – 15,5 cm). El diámetro promedio de los pedicelos fue de 267 μm y el largo promedio fue de 22 mm. Talos de estructura parenquimatosa formados por una corteza y una médula. Se observó la presencia de pelos hialinos multicelulares agrupados en manojos a lo largo de la superficie de las láminas (Fig. 25c-e). En vista superficial las frondes estuvieron formadas por células epidérmicas cuadrangulares a redondeadas desde 0,98 hasta 2,48 veces más largas que anchas (Fig. 25c y f). Las células epidérmicas presentaron entre tres y nueve cloroplastos de forma irregular distribuidos en toda la célula con pirenoides evidentes (Fig. 25g). El largo promedio de las células epidérmicas fue de 29,14 μm y el ancho promedio fue de 22,04 μm (14,10 μm – 32,73 μm). En corte transversal, las frondes estuvieron formadas por una corteza de una o dos células de grosor y una médula de dos a tres células de grosor de forma cuadrangular a globosa (Fig. 25h-j). El diámetro promedio de las células medulares en vista transversal fue de 44,52 μm (23,72 μm – 81,87 μm). El ancho promedio de las frondes en corte transversal fue de 145,39 μm (87,84 μm – 195 μm).

Morfología reproductiva: se hallaron esporangios uniloculares y pluriloculares en el mismo talo. Los esporangios uniloculares en vista superficial, estuvieron dispersos entre las células vegetativas epidérmicas (Fig. 26a y b). Estos fueron redondeados a ovalados con pared celular gruesa (Fig. 26c y d). El largo promedio fue de 53,19 μm (48,68 μm – 68,91 μm) y ancho promedio fue de 46,90 μm (42,49 μm – 57,27 μm). La relación largo/ancho promedio de los esporangios uniloculares fue de 1,14 μm . Los esporangios pluriloculares tuvieron forma cuadrangular a ovalada y estuvieron agrupados en soros sobre la superficie del fronde (Fig. 26e-g).

Modo de vida: talos solitarios.

Distribución geográfica: especie cosmopolita, ampliamente distribuida por todos los continentes (Fuente ALGABASE <http://www.algaebase.org/>).

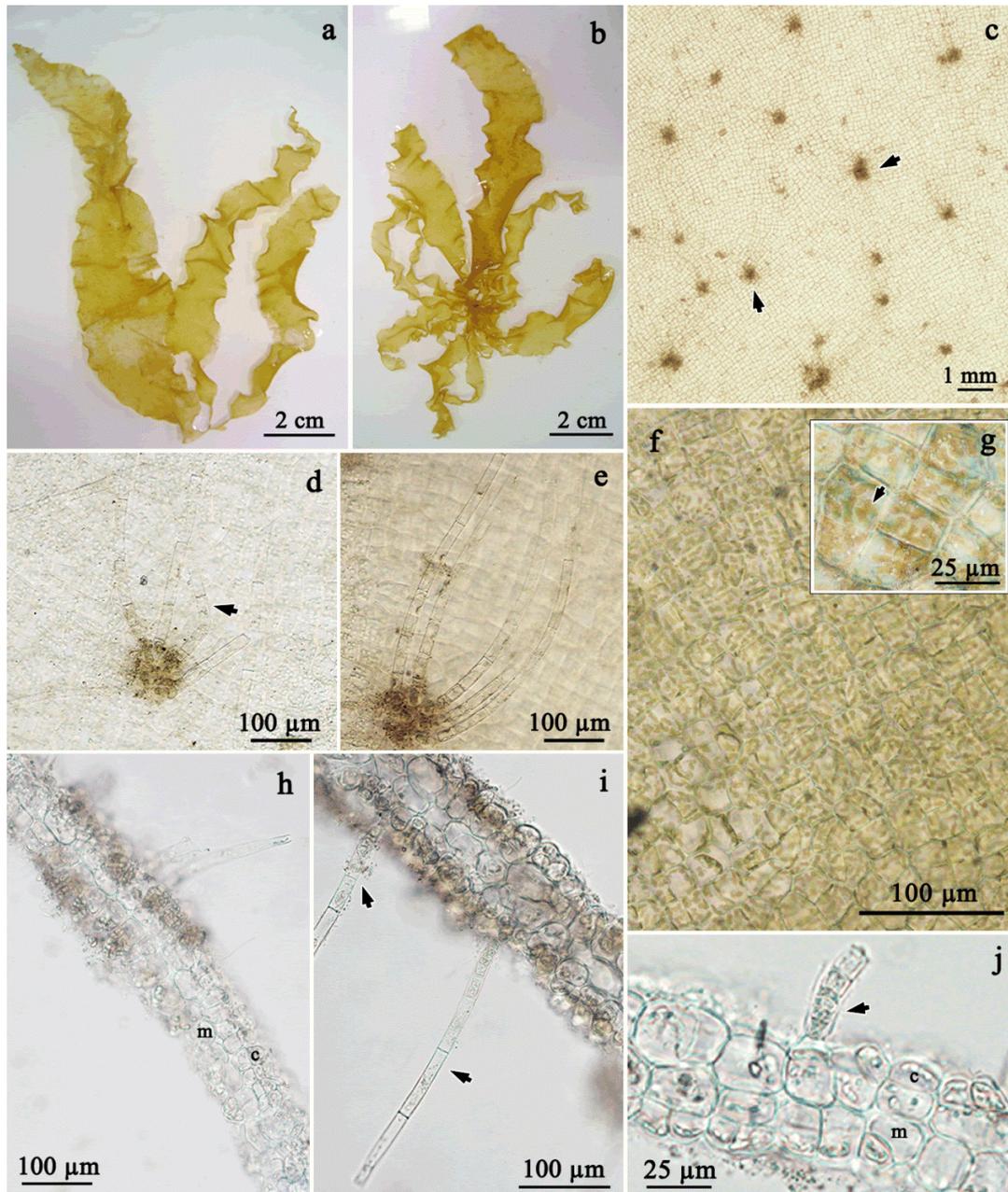


Figura 25. *Punctaria latifolia*. Aspecto externo y morfología vegetativa del esporofito. **a** y **b**: aspecto general de los talos; **c**: vista superficial de la lámina de un fronde, las manchas más oscuras corresponden a grupos de pelos (flechas); **d** y **e**: detalle de los grupos de pelos en la superficie del fronde (flecha); **f**: vista superficial de las células corticales; **g**: detalle las células corticales donde se observan los cloroplastos irregulares (flecha); **h**: corte transversal de un fronde donde se observan las células medulares (m) y las corticales (c); **i** y **j**: cortes transversales de los frondes donde se observan pelos multicelulares sobre la superficie de la lámina (flechas) además de las células medulares (m) y corticales (c).

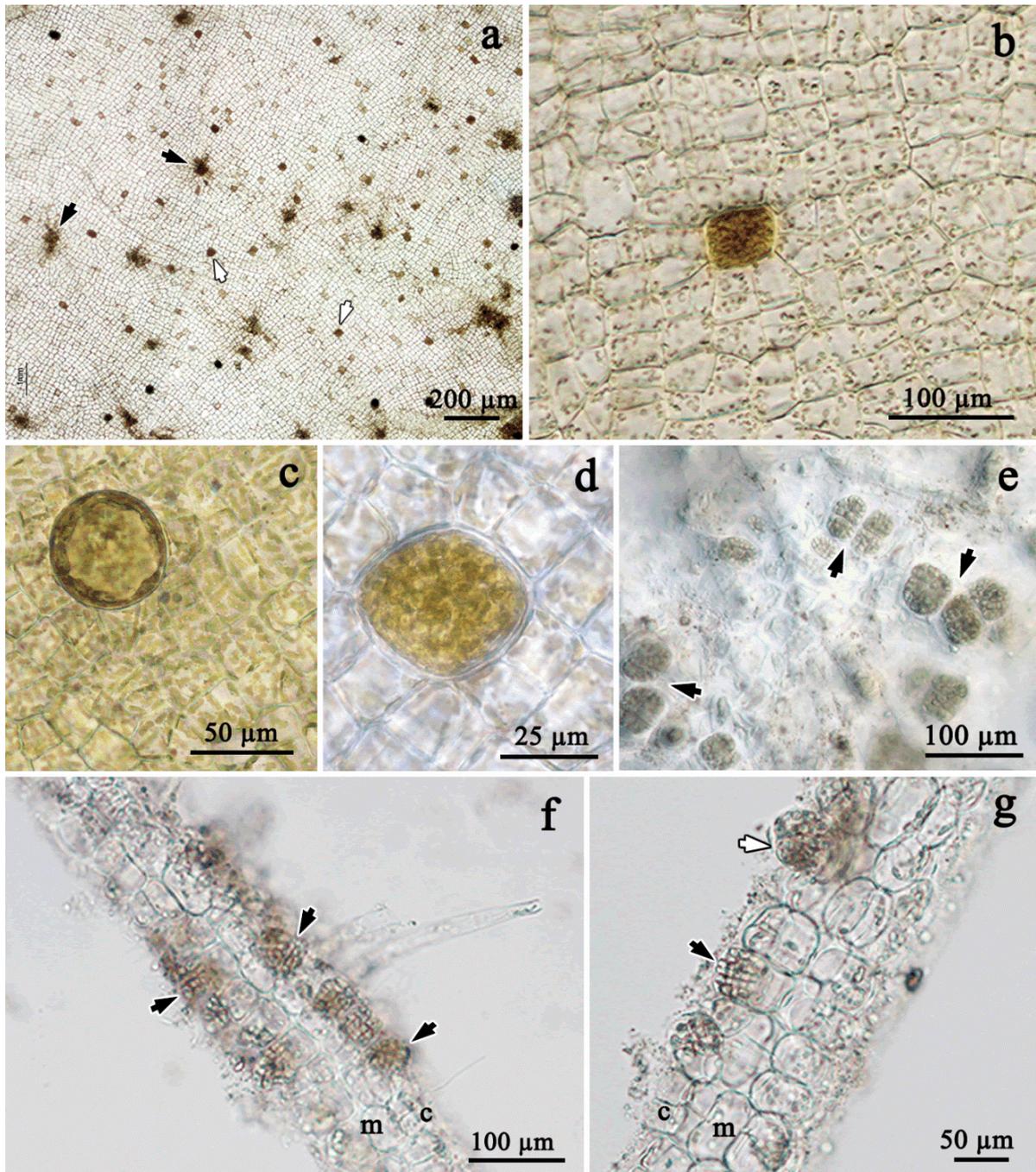


Figura 26. *Punctaria latifolia*. Morfología reproductiva del esporofito. **a:** vista superficial de un fronde fértil, nótese la diferencia entre los grupos de pelos (flechas negras) y los esporangios (flechas blancas); **b:** detalle de un esporangio unilocular rodeado de células vegetativas; **c:** detalle de un esporangio en formación; **d:** detalle de un esporangio maduro; **e:** vista superficial de una fronde con esporangios pluriloculares agrupados es soros (flechas); **f** y **g:** cortes transversales de las frondes donde se observan los esporangios pluriloculares (flechas negras) y uniloculares (flecha blanca). c= corteza; m= médula.

3.1.3. *Scytosiphon lomentaria* (Lyngbye) Link

(Figuras 27 y 28)

Phylum: Ochrophyta

Clase: Phaeophyceae

Orden: Ectocarpales

Familia: Scytosiphoneaceae

Género: *Scytosiphon* C. Agardh

Especie tipo: *Scytosiphon lomentaria* (Lyngbye) Link

Aspecto externo: talos macroscópicos de aspecto filiforme y color pardo oliváceos (Fig. 27a y b). Talos formados por una o más frondes huecas y no ramificadas (Fig. 27a y b), unidas en su base a un pequeño disco de fijación (Fig. 27c). El número de frondes por talo varió entre 15 y 34.

Morfología vegetativa: el largo promedio de las frondes fue de 8,30 cm (0,8 cm – 22,5 cm) y el diámetro promedio en corte transversal fue de 737,39 μm (333,38 μm – 1342,34 μm). Disco de adhesión formado por numerosos rizoides multicelulares e incoloros (Fig. 27d-f). Frondes formadas por una médula de hasta cinco células de espesor y una corteza de células más pequeñas de una o dos células de espesor (Fig. 27g, l y m). Células corticales muy pequeñas en relación a las medulares, de forma cuadrangular a ovalada, con un cloroplasto parietal evidente ocupando casi toda la pared celular (Fig. 27h e i). El diámetro promedio de las células corticales fue de 7,74 μm (3,63 μm – 12,53 μm) en vista superficial. Células medulares incoloras, fusiformes, con un pequeño cloroplasto parietal alargado y uno o dos pirenoides evidentes (Fig. 27j). Las células medulares fueron desde 0,78 hasta 7,93 veces más largas que anchas en vista longitudinal. Se observaron pelos multicelulares hialinos agrupados en manojos a lo largo de la superficie de las frondes (Fig. 27k). En corte transversal, las células medulares presentaron forma globosa e irregular, siendo de mayor tamaño en las capas más internas y de menor tamaño en las capas contiguas a la corteza (Fig. 27l y m). Largo promedio de las células medulares en vista longitudinal 88,87 μm (40,63 μm – 179,9 μm). Diámetro promedio de las células medulares en vista transversal 29,84 μm (11,07 μm – 60,41 μm).

Morfología reproductiva: los talos macroscópicos presentaron esporangios pluriloculares uniseriados y biseriados con alrededor de ocho lóculos (Fig. 28d-f). El largo promedio de los esporangios fue de 51,68 μm (38,32 μm – 63,98 μm). Entre los esporangios se hallaron abundantes ascosistos piriformes y prominentes, de color pardo-anaranjado (Fig. 28a-c). En vista superficial fueron muy abundantes e irregularmente dispersos en la superficie del fronde (Fig. 28a). En sección transversal estuvieron localizados entre los esporangios pluriloculares y a veces sobresaliendo por encima de los mismos (Fig. 28e-g).

Observaciones: la apariencia de los talos fue variable en los distintos ejemplares. Algunos ejemplares presentaron frondes cilíndricos de gran grosor y con constricciones marcadas y regulares, mientras que otros ejemplares presentaron frondes más delgados y largos, con escasas o ninguna constricción y algo retorcidos hacia el ápice. Además, la coloración de los ejemplares en estado reproductivo fue más intensa.

Modo de vida: talos solitarios.

Distribución geográfica: especie cosmopolita, ampliamente distribuida por todos los continentes (Fuente ALGABASE <http://www.algaebase.org/>).

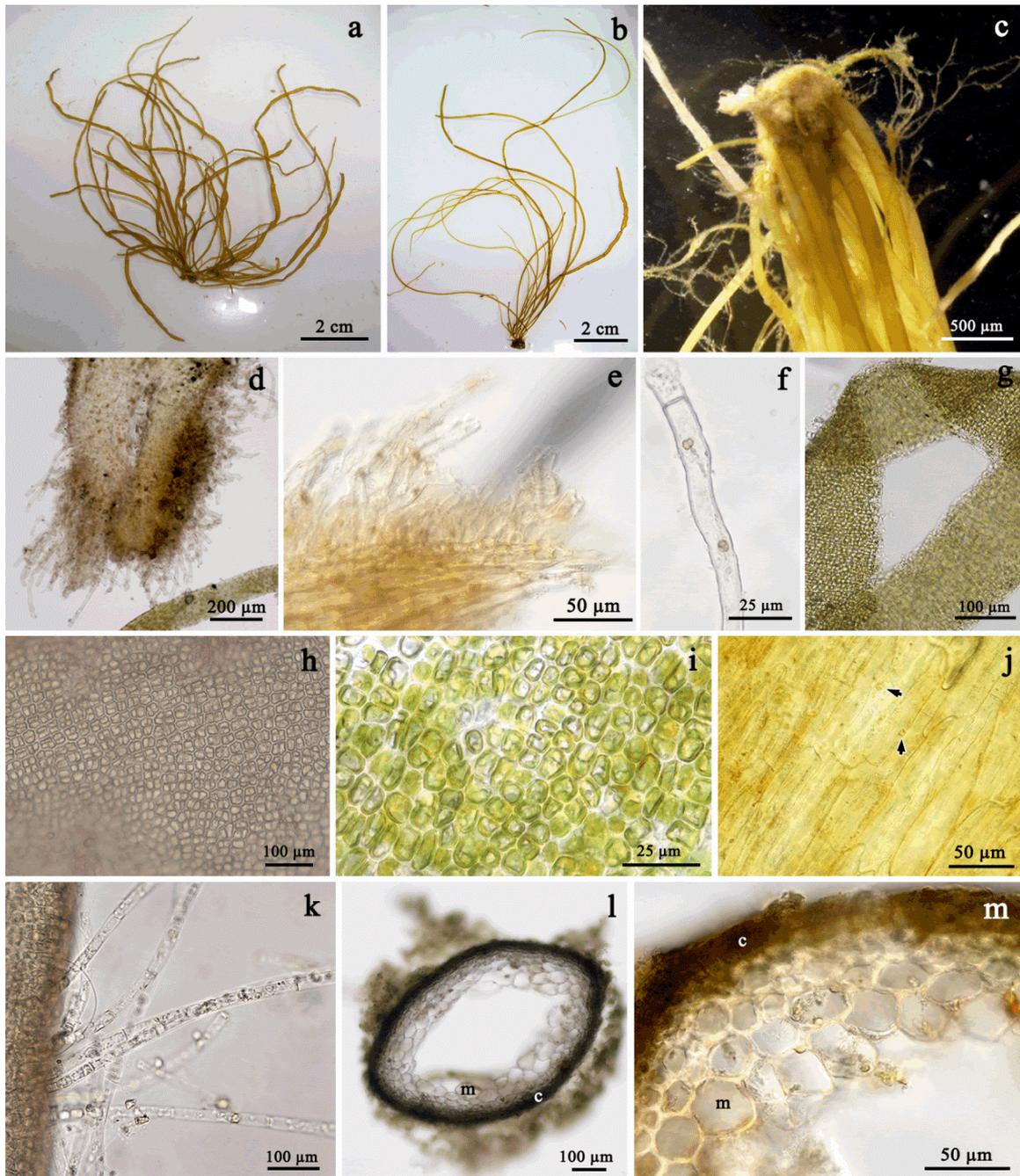


Figura 27. *Scytosiphon lomentaria*. Morfología vegetativa de los talos macroscópicos. **a** y **b**: aspecto general de los talos; **c**: disco de fijación; **d**: vista microscópica de un trozo del disco de fijación; **e**: detalle de los rizoides que forman el disco de fijación; **f**: rizoides multicelulares; **g**: corte transversal de una fronde hueca; **h**: vista superficial de la corteza de una fronde; **i**: detalle de las células corticales donde se observan los cloroplastos parietales; **j**: vista superficial de las células medulares donde se ven los pirenoides (flechas); **k**: grupo de pelos superficiales; **l**: corte transversal de una fronde hueca donde se observan la médula (m) y la corteza (c); **m**: detalle de un corte transversal de una fronde donde se observan células medulares (m) y células corticales (c).

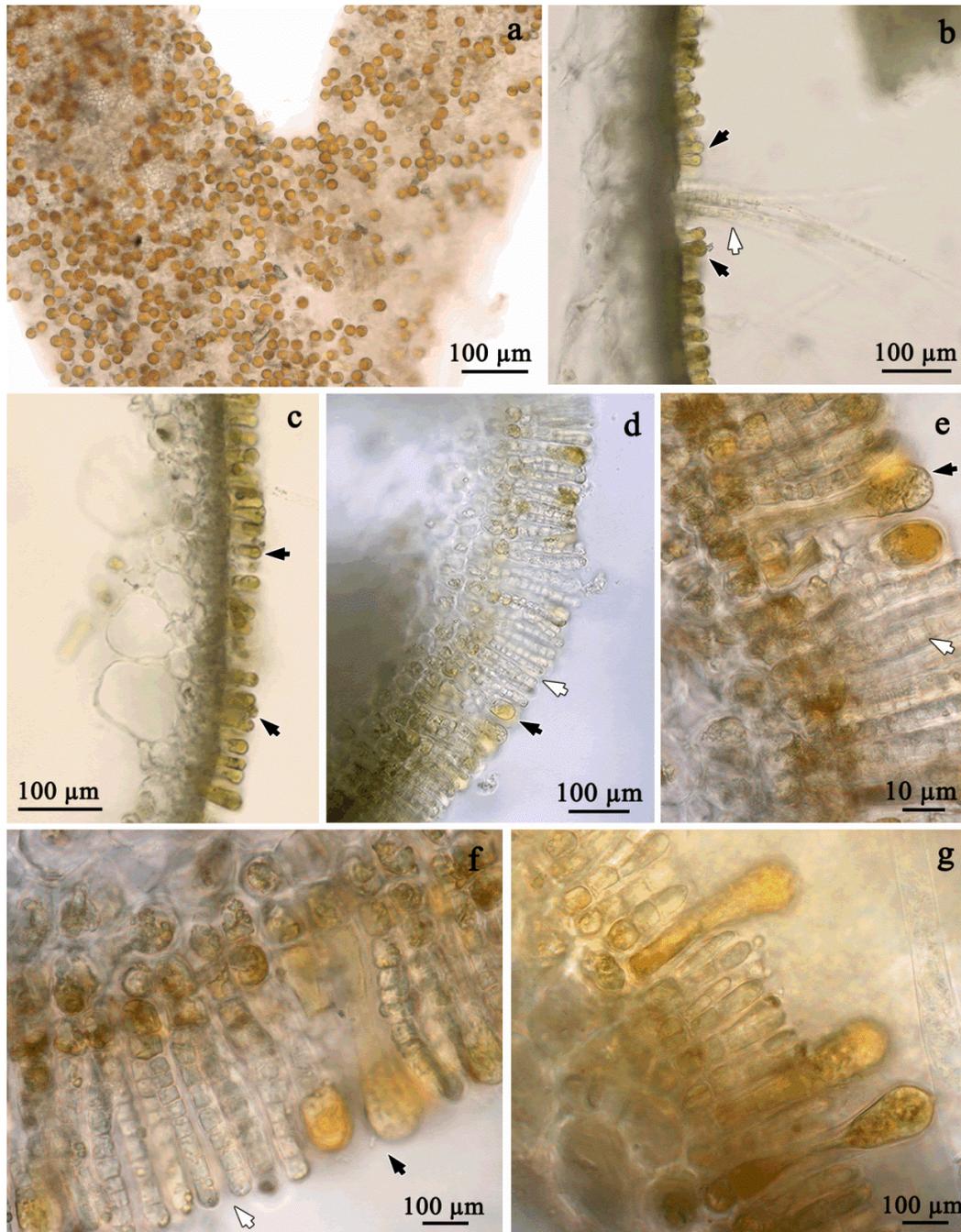


Figura 28. *Scytosiphon lomentaria*. Morfología reproductiva de los talos macroscópicos. **a:** vista superficial de una fronde fértil donde se observan los ascocistos; **b** y **c:** cortes transversales de una fronde donde se observan los ascocistos (flechas negras), y un grupo de pelos hialinos (flecha blanca); **d:** corte transversal de una fronde donde se observan los esporangios pluriloculares (flecha blanca) rodeados de ascocistos (flecha negra); **e** y **f:** detalle de los esporangios pluriloculares (flechas blancas) y los ascocistos (flechas negras); **g:** detalle de los ascocistos protruyendo encima de los esporangios pluriloculares.

3.1.4. *Ceramium strictum* Roth

(Figura 29)

Phylum: Rhodophyta

Clase: Florideophyceae

Orden: Ceramiales

Familia: Ceramiaceae

Género: *Ceramium* Roth

Especie tipo: *Ceramium virgatum* Roth

Aspecto externo: talos pequeños de color rosado a púrpura y delicados, hasta 2 cm de largo (Fig. 29 a-c). Ramificación dicotómica hasta 6^{to} orden, en algunos casos con ramas laterales cortas (*cladomas*) (Fig. 29d). Ápice de las ramas ligeramente recurvado hacia adentro (Fig. 29c y j).

Morfología vegetativa: filamentos uniseriados de 33,93 μm de ancho promedio (12,95 μm – 51,99 μm). Filamentos uniaxiales y cilíndricos muy delicados, formados por células axiales y provistos de una corteza discontinuada de células corticales localizadas en las uniones de las células axiales, dando lugar a la formación de nodos de coloración más intensa e internodos casi incoloros (Fig. 29e y f). Células axiales cuadrangulares, desde 0,71 hasta 1,81 veces más anchas que largas (Fig. 29f y g). El ancho promedio de las células axiales fue de 117,22 μm (73,03 μm – 153,19 μm) y el largo promedio fue de 109,06 μm (46,61 μm – 169,72 μm). Células corticales pequeñas desde 0,98 hasta 2,12 veces más largas que anchas, las cuales fueron mayores en la parte basal del nodo y de menor tamaño en la parte distal del mismo (Fig. 29g y h). El largo promedio de las células corticales fue de 27,83 μm (14,93 μm – 38,08 μm) y el ancho promedio fue de 19,85 μm (11,85 μm – 33,33 μm). Cloroplastos de las células axiales de forma acintada o filiformes irregulares, levemente pigmentados (Fig. 29i). El ángulo de divergencia promedio de las ramas fue de 69° (45° – 92°).

Morfología reproductiva: se observaron las estructuras reproductivas del carposporofito en escasa cantidad. Los cistocarpos fueron globosos y estuvieron localizados en las axilas de las ramas, rodeados y hasta cubiertos por ramas cortas (Fig. 29k-m).

Modo de vida: talos solitarios.

Distribución geográfica: especie registrada sólo en el continente americano (fuente ALGABASE <http://www.algaebase.org/>).

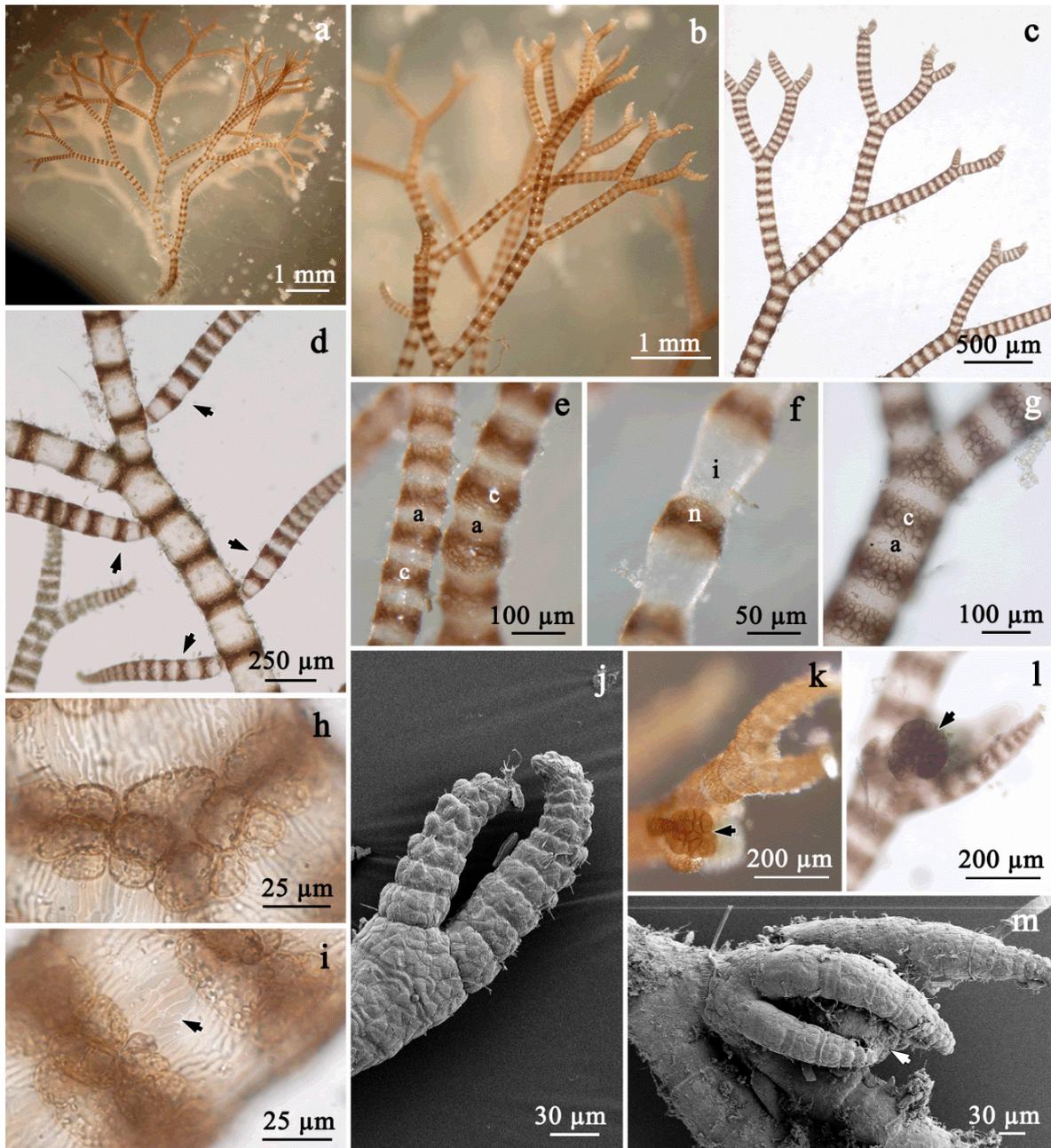


Figura 29. *Ceramium strictum*. Morfología vegetativa y reproductiva. **a** y **b**: aspecto general del talo. **c**: ramificación dicotómica; **d**: cladomas (flechas) naciendo de los nodos; **e**: ejes formados por células axiales (a) y corticales (c); **f**: detalle de la estructura uniaxial con nodos (n) e internodos (i); **g**: detalle de las células axiales (a) y corticales (c); **h**: células corticales de diferentes tamaños; **i**: cloroplastos filiformes (flecha); **j**: ápice de una rama (MEB); **k** y **l**: cistocarpos globulares (flechas); **m**: vista de un cistocarpio (flecha) cubierto por ramas (MEB).

3.1.5. *Polysiphonia morrowii* Harvey

(Figuras 30, 31, 32, 33 y 34)

Phylum: Rhodophyta

Clase: Florideophyceae

Orden: Ceramiales

Familia: Rhodomelaceae

Género: *Polysiphonia* Greville

Especie tipo: *Polysiphonia urceolata* (Lightfoot ex Dillwyn)

Aspecto externo: talos filamentosos densamente fasciculados, de color rojo oscuro y textura setácea (Fig. 30a-c). Largo del talo entre 4 y 26 cm. Talos formados por un sistema de ejes postrados adheridos al sustrato, de los cuales se levantan los ejes erectos de mayor desarrollo que la porción postrada (Fig. 30). Ramificación de tipo pseudodicotómica a alterna, en un patrón espiralado (Fig. 30d y e). La frecuencia de las ramificaciones fue entre dos y cuatro segmentos. Las partes basales de los ejes erectos presentaron ramas cortas determinadas y a veces recurvadas, mientras que las partes medias y apicales fueron profusamente ramificadas formando fascículos conspicuos.

Morfología vegetativa: Filamentos ecorticados de organización uniaxial formados por una célula central rodeada de cuatro células pericentrales a veces espiraladas (Fig. 30f-h). El diámetro de los ejes postrados varió entre 52,02 y 118,43 μm , y el diámetro de los ejes erectos varió entre 46,41 y 223,71 μm . Diámetro de la célula central entre 19,52 y 38,14 μm . Las células pericentrales fueron largas en los filamentos erectos y más cortas en los postrados (Fig. 30f y g). El largo de las células pericentrales en los ejes postrados varió entre 21,53 y 96,25 μm , y el ancho entre 16,76 y 63,27 μm . En los ejes erectos, el largo de las células pericentrales varió entre 45,15 y 947,05 μm y el ancho entre 23,49 y 103,57 μm . La relación largo/ancho de los segmentos fue entre uno y 11. Cloroplastos en forma de pequeños discos densamente agrupados formando una red (Fig. 30i). Los ápices presentaron crecimiento de tipo corimbo (Fig. 30j). Las células apicales fueron conspicuas y espinosas en las ramas determinadas, y redondeadas en los ápices en crecimiento (Fig. 30k y l). La división apical fue levemente oblicua. Tricoblastos escasos, localizados cerca de los ápices de los ejes erectos, incoloros y hasta tres veces ramificados (Fig. 31a). Células cicatriciales escasas pero conspicuas sin arreglo evidente

(Fig. 31b). Ramas no relacionadas con los tricoblastos. Los ejes postrados estuvieron adheridos al sustrato por varios rizoides unicelulares originados del centro o de la terminación proximal de la célula pericentral, siempre en conexión abierta con ella (Fig. 31c). Rizoides terminados en un disco de fijación altamente digitado (Fig. 31d). El largo de los rizoides varió entre 170 μm y 1000 μm . La forma de las ramas terminales fue lanceolada a puntiaguda (Fig. 31e-g). Unos pocos especímenes presentaron r mulas axilares end genas (Fig. 31h e i).

Morfolog a reproductiva: los tetrasporofitos presentaron r mulas tetrasporangiales distribuidas a lo largo de todo el talo, siendo m s numerosas cerca del  pice del talo (Fig. 32a). Los tetrasporangios se localizaron en los segmentos f rtils de ramas tetrasporangiales determinadas cortas, las cuales presentaron  pices puntiagudos y c lulas apicales piramidales (Fig. 32b-f). En algunos ejemplares, los tetrasporangios se desarrollaron en r mulas tetrasporangiales axilares end genas en grupos de dos y tres (Fig. 32b y d). Tetrasporangios dispuestos en las ramas en series derechas en n mero de uno por segmento (Fig. 32f y g). El n mero de segmentos f rtils en las ramas tetrasporangiales fue entre uno y nueve y estuvieron a veces intercalados por segmentos no f rtils (Fig. 32g). Tetrasporangios maduros tripartidos entre 90 μm y 110 μm de ancho (Fig. 32g). Las tetr sporas fueron discoideas (Fig. 32h). Algunos tetrasporofitos presentaron esporangios productores de polisporas, de estructura similar a los tetrasporangios (Fig. 32i-k). Los gametofitos f rtils presentaron carposporofitos en distinto grado de maduraci n (Fig. 33a-c). Los procarpos j venes presentaron tric ginas desarrolladas protruyendo de ellos (Fig. 33 d). Los cistocarpos inmaduros presentaron finos pelos bifurcados superpuestos (Fig. 33 e). Los cistocarpos maduros se localizaron lateralmente sobre los ejes erectos y ramas, sostenidos por un corto pedicelo de una sola c lula (Fig. 33 f y g). Cistocarpos maduros urceolados, con cuello angosto y amplio ostiolo (Fig. 33g-i). Largo de los cistocarpos entre 270 μm y 655 μm , y di metro entre 200 μm y 590 μm . Carposporas clavadas entre 104 μm y 107 μm de largo (Fig. 33j). En la figura 34 se detalla el ciclo de vida de *P. morrowi*.

Observaciones: no se hallaron gametofitos masculinos f rtils.

Modo de vida: formando densos manojos de gran extensi n.

Distribución geográfica: especie originaria de Asia, pero se ha encontrado como especie introducida en Europa, Chile y Australia y Nueva Zelanda, (fuente ALGABASE <http://www.algaebase.org/>). Esta constituye la primera cita de la especie para Argentina y para el sur del Océano Atlántico.

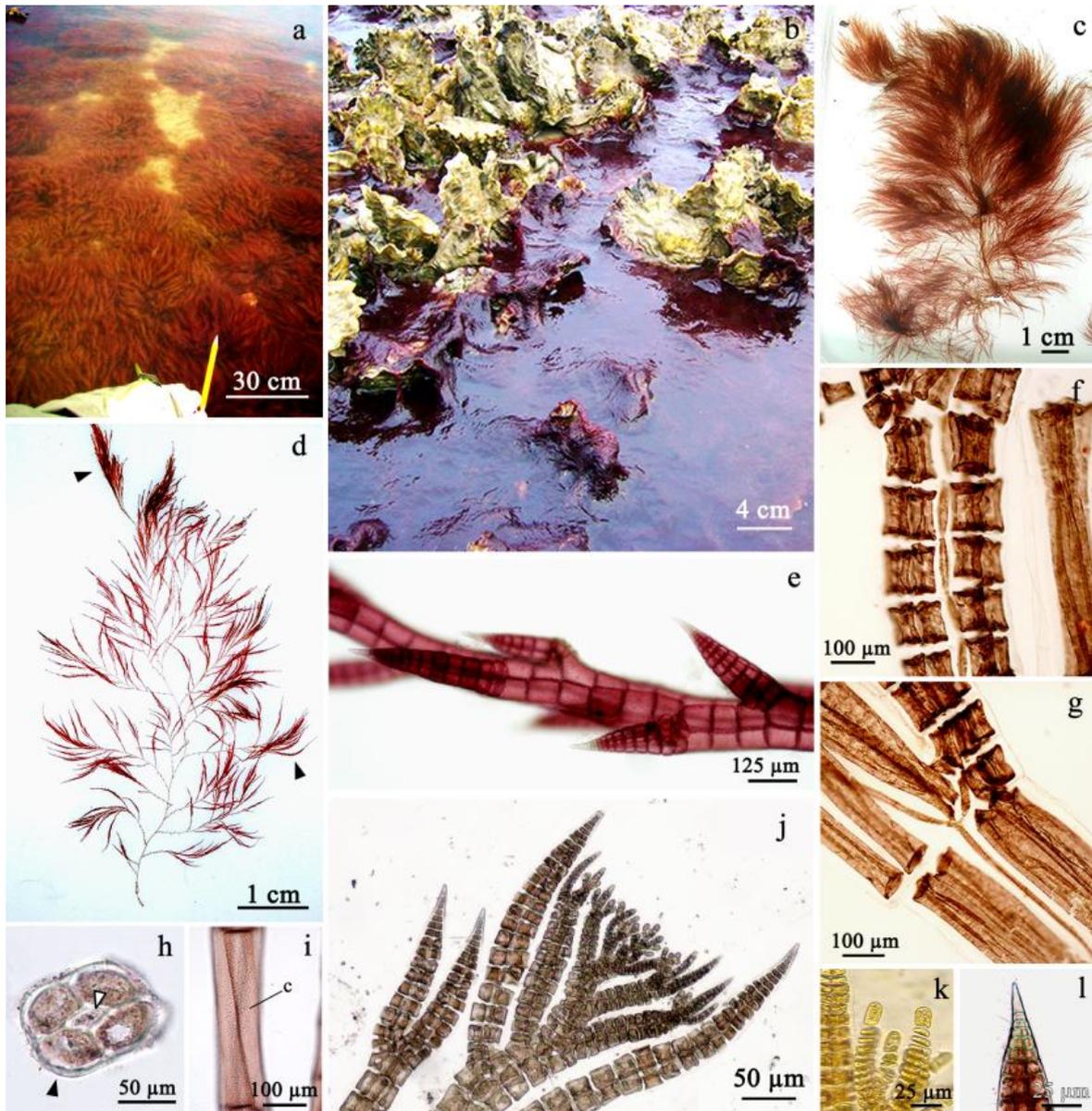


Figura 30. *Polysiphonia morrowii*. Aspecto externo y morfología vegetativa. **a:** población intermareal; **b:** talos habitando las piletas de marea entre individuos de *Crassotrea gigas*; **c:** aspecto general del talo; **d:** patrón de ramificación con ramas en fascículos (flechas); **e:** detalle de la ramificación espiralada; **f:** células centrales y pericentrales de los ejes postrados; **g:** células centrales y pericentrales de los ejes erectos; **h:** corte transversal de un eje erecto, nótese la célula central (flecha blanca) rodeada de cuatro células pericentrales (flecha negra); **i:** detalle de un segmento con arreglo espiral de las células pericentrales, nótese los cloroplastos discoides (c); **j:** ápice de crecimiento corimboso; **k:** detalle de las células redondeadas en los ápices en crecimiento; **l:** célula apical espinosa en una rama determinada.

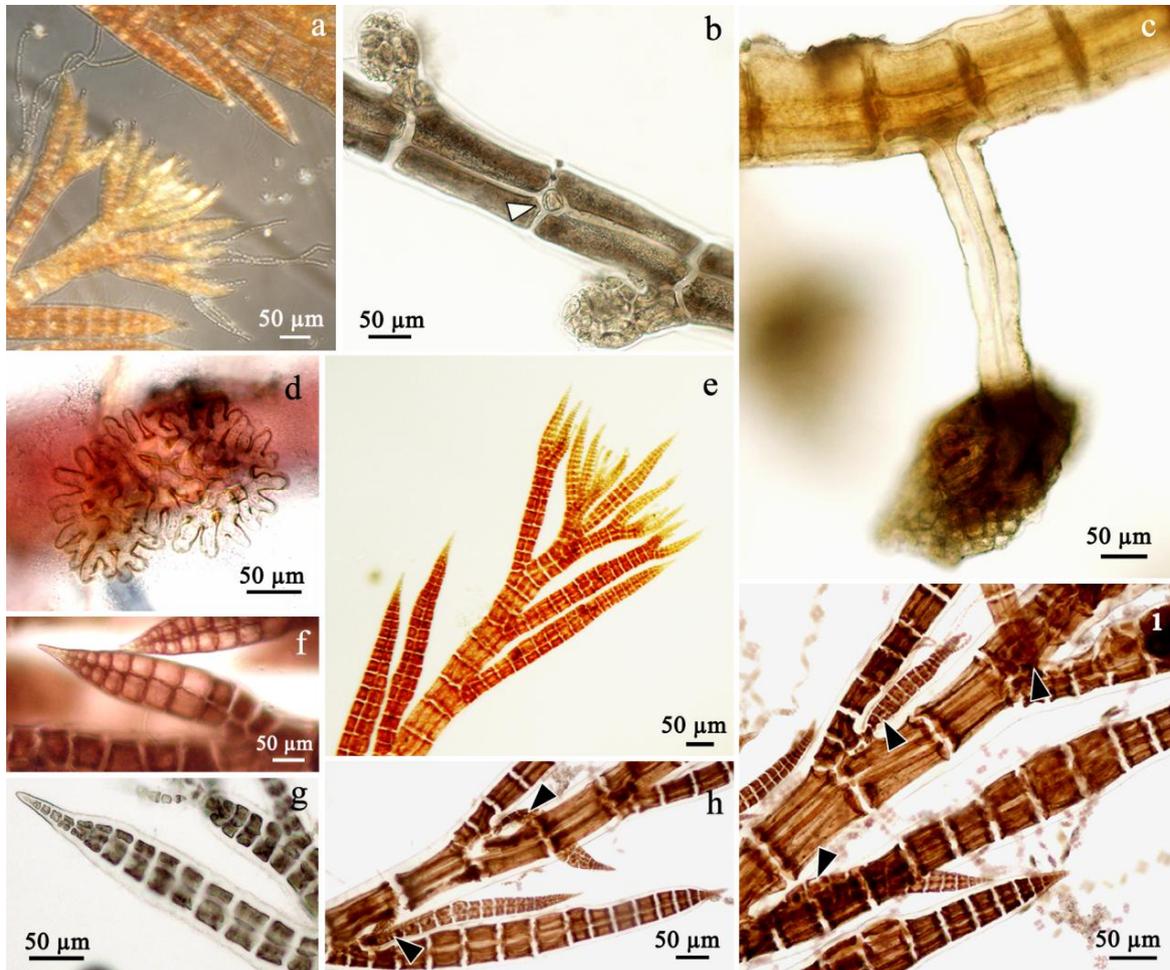


Figura 31. *Polysiphonia morrowii*. Morfología vegetativa. **a:** ápice de un talo portando tricoblastos bifurcados; **b:** célula cicatricial (cabeza de flecha); **c:** rizoides mostrando la conexión abierta con la célula pericentral; **d:** detalle de un disco de fijación digitado; **e:** forma puntiaguda de las últimas ramas; **f** y **g:** detalle de las ramas puntiagudas; **h** e **i:** ramas endógenas axilares (cabeza de flecha).



Figura 32. *Polysiphonia morrowii*. Morfología reproductiva de los tetrasporofitos. **a:** aspecto de los talos; **b:** ramas tetrasporangiales determinadas; **c:** detalle de una rama tetrasporangial determinada (MEB); **d:** ramas tetrasporangiales endógenas axiliares portando tetrasporangios (cabezas de flecha negras), nótese el extremo ramificado (cabeza de flecha); **e:** detalle de una rama tetrasporangial mostrando las puntas agudas, las cabezas de flecha blancas señalan los tricoblastos; **f:** series de tetrasporangios de diferentes largos; **g:** arreglo de los tetrasporangios maduros, la cabeza de flecha señala un segmento no fértil; **h:** forma de las tetrásporas liberadas; **i y j:** esporangios portando polisporas (cabezas de flecha).

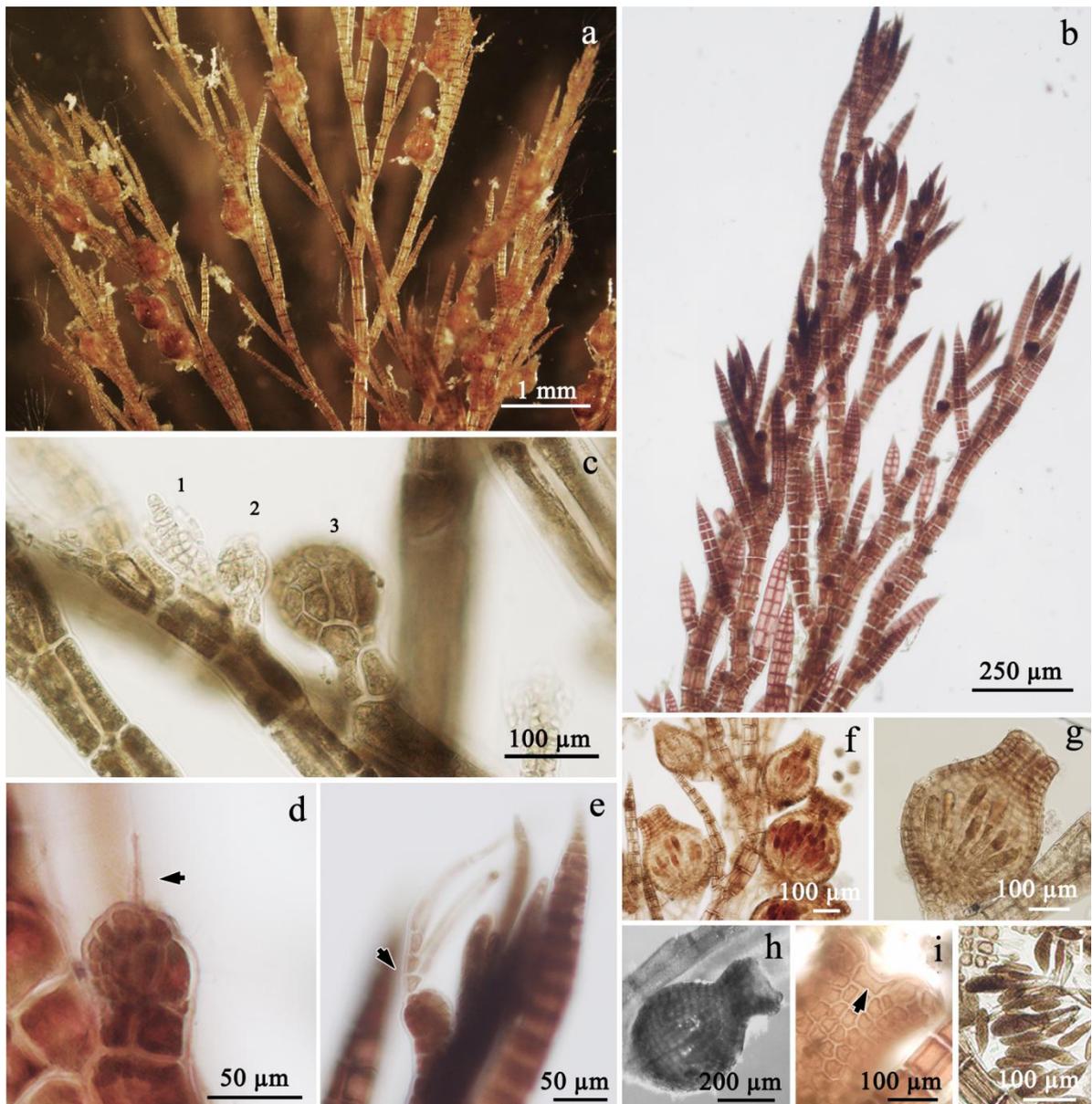


Figura 33. *Polysiphonia morrowii*. Morfología reproductiva de los gametofitos femeninos y carposporofitos. **a:** aspecto general de un gametofito con cistocarpos; **b:** aspecto de un gametofito fértil; **c:** estadios de maduración progresivos de los cistocarpos (1 a 3); **d:** detalle de una tricógina (flecha); **e:** detalle de un cistocarpio joven con un pelo furcado (flecha); **f:** cistocarpos maduros; **g:** forma urceolada de un cistocarpio maduro; **h:** vista superficial de un cistocarpio maduro; **i:** detalle del cuello y ostiolo (flecha) de un cistocarpio maduro; **j:** carposporas liberadas.

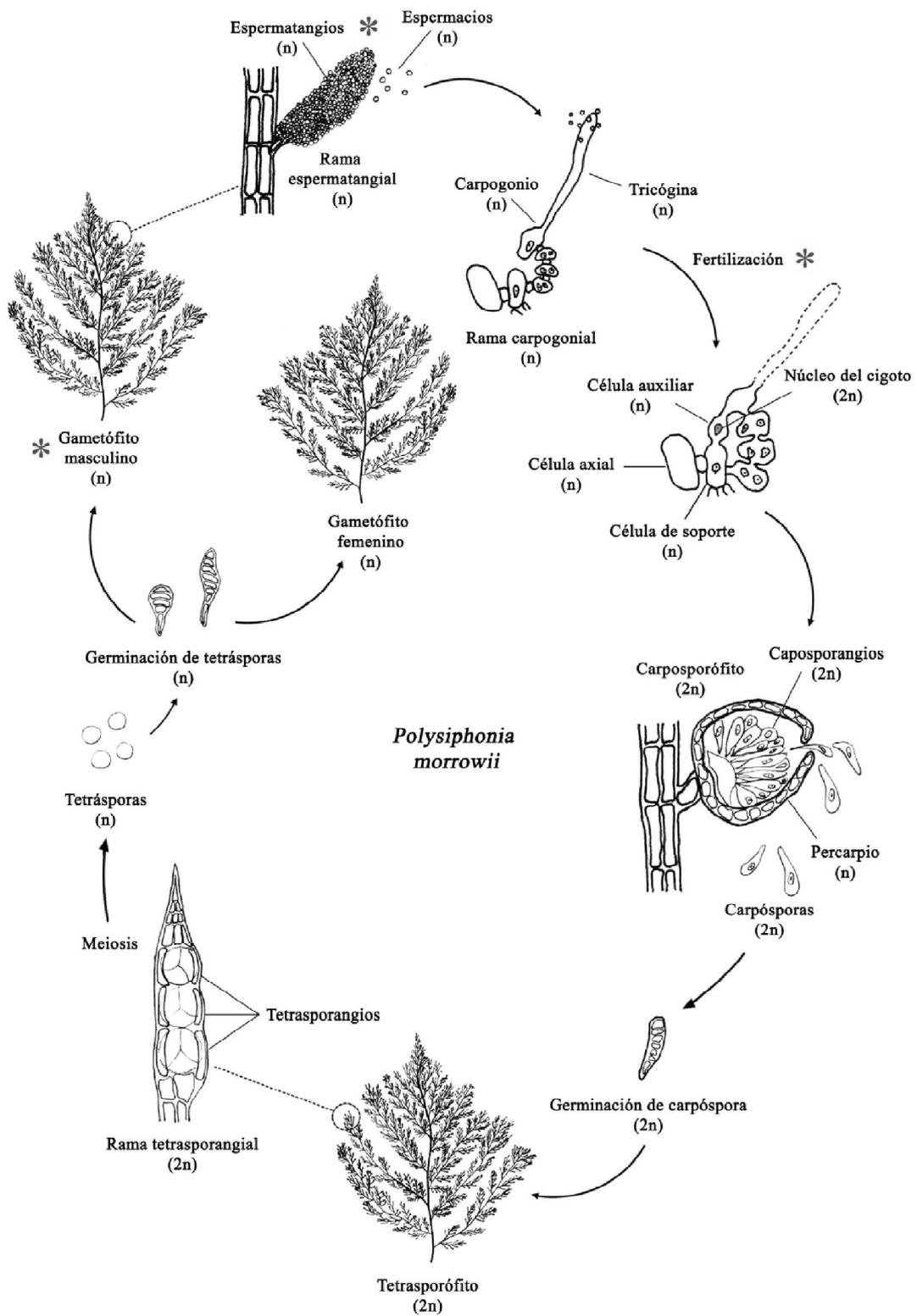


Figura 34. Ciclo de vida de *Polysiphonia morrowii*. Los asteriscos indican las etapas del ciclo de vida que no fueron observadas en los ejemplares recolectados ni en los cultivos crudos y fueron tomados de Yoon (1986) y de Kudo y Masuda (1992).

3.1.6. *Gelidium crinale* (Hare ex Turner) Gaillon

(Figuras 35, 36, 37, 38 y 39)

Phylum: Rhodophyta

Clase: Florideophyceae

Orden: Gelidiales

Familia: Gelidiaceae

Género: *Gelidium* J.V.F. Lamouroux

Especie tipo: *Gelidium corneum* (Hudson) J.V.F. Lamouroux

Aspecto externo: talos pequeños de color rojo negruzco, relativamente rígidos y textura coriácea de hasta 3 cm de altura, formados por ejes erectos que surgen de ejes rastreros (estolones) (Fig. 35a y b). Largo promedio de los talos 1,9 cm (1 cm – 3,1 cm). La ramificación fue irregular y hasta cuarto nivel en las partes basales del talo, y fue alterna a opuesta en las partes apicales (Fig. 35c y l). La porción rastrera del talo presentó gran desarrollo y la misma consistencia que la porción erecta pero fue de color rojo claro a rosado (Fig. 35d y e). Porciones apicales de los talos más ramificadas que las basales. Se observaron discontinuidades en el grosor de los ejes erectos y zonas de regeneración de porciones truncadas (Fig. 35e y f).

Morfología vegetativa: las terminaciones de las ramas y ejes presentaron una única célula apical prominente, en forma de domo, visible fácilmente bajo microscopio óptico (Fig. 35g). Estolones cilíndricos y ejes erectos cilíndricos a comprimidos en algunas porciones de las frondes, generalmente en los ápices (Fig. 35h-k). El diámetro promedio de los ejes cilíndricos en sección transversal fue de 213,33 μm (184,76 μm – 263,3 μm). El diámetro más corto promedio de los ejes comprimidos en sección transversal fue de 128,6 μm (108,06 μm – 165,41 μm). Porción postrada del talo formada por estolones fijos al sustrato mediante estructuras de adhesión en forma de cepillos, cuya posición en el estolón fue coincidente con la posición de los ejes erectos (Fig. 35m y n). Estas estructuras estuvieron formadas por manojos de rizoides (Fig. 35o y p). El ancho promedio de las estructuras de fijación fue de 0,48 mm (0,18 mm – 1,05 mm).

Ejes compuestos por una corteza de células pequeñas y fuertemente pigmentadas de una a tres células de grosor y una médula formada por células de mayor tamaño e incoloras de hasta seis células de grosor (Fig. 36a, d y e). Las células corticales fueron pequeñas, ovoides a ovaladas pigmentadas, con cloroplastos parietales (Fig. 36b). El diámetro

promedio de las células corticales en vista superficial fue de 11,57 μm (7,66 μm – 16,45 μm). Las células medulares fueron cilíndricas y alargadas (Fig. 36c). El largo promedio de las células medulares en sección longitudinal fue de 90,52 μm (48,33 μm – 185,03 μm) y el diámetro promedio en sección transversal fue de 17,47 μm (11,1 μm -28,47 μm). Se observaron filamentos rizoidales (hifas) intercalados irregularmente entre las células medulares (Fig. 36f-j).

Morfología reproductiva: tetrasporangios en ramas laterales aplanadas con forma de “espátula” o en las porciones terminales comprimidas de los ejes (Fig. 37a). Ramas tetrasporangiales usualmente trilobuladas con desarrollo de tetrasporangios en su porción distal (Fig. 37b y c). El largo promedio de las ramas tetrasporangiales fue de 5,75 mm (1,95 mm – 12,52 mm) y el ancho promedio fue de 2,20 mm (1,32 mm – 3,3 mm). Tetrasporangios dispuestos irregularmente sobre las ramas (Fig. 37d-f). El diámetro promedio de los tetrasporangios en vista superficial fue de 33,08 μm (9,53 μm – 77,69 μm). Tetrásporas esféricas, dejando un poro en el tetrasporangio luego de su liberación (Fig. 37g y h).

Las regiones fértiles de las ramas carpogoniales femeninas se observaron como zonas de color claro (Fig. 38a y c). Los carpogonios estuvieron ubicados en posición subterminal sobre las ramas carpogoniales (Fig. 38b). Cistocarpos globosos, biloculares desarrollados sobre ambas caras de la fronde (Fig. 38d-f). Cada cistocarpo presentó hasta dos ostiolas en cada lóculo (Fig. 38g y h). El grosor promedio de los cistocarpos en sección transversal y medido entre ostiolas fue de 445,135 μm (356,07 μm – 545,44 μm). En corte transversal se observó placentación axial, con carposporas desarrollándose a ambos lados de la placenta (Fig. 37i). Entre las carposporas se desarrollaron filamentos nutritivos incoloros (Fig. 38i). Las carposporas fueron alargadas y piriformes, con pigmentación intensa (Fig. 38j). Largo promedio de las carposporas 47,55 μm (31,20 μm - 80,65 μm). En la figura 39 se detalla el ciclo de vida de *G. crinale*.

Observaciones: no se hallaron estructuras reproductivas masculinas (espermatangios) en los ejemplares examinados.

Modo de vida: formando matas o céspedes compactos (*turfs*), generalmente epibionte de valvas de *Crassostrea gigas* y *Brachiodontes rodriguezii*, cubriendo completamente

la superficie de los bivalvos. A veces aparecieron entremezclados con talos de *Polysiphonia morrowii*. En Los Pocitos fue característico hallar los turfs cubiertos por grandes cantidades de sedimento.

Distribución geográfica: especie cosmopolita, ampliamente distribuida por todos los continentes (fuente ALGABASE <http://www.algaebase.org/>).



Figura 35. *Gelidium crinale*. Aspecto externo y morfología vegetativa. **a**: Hábito de los talos sobre conchas de *C. gigas*; **b-d**: aspecto general del talo; **e**: detalle de los ejes erectos y postrados (estolones), las flechas indican los ejes truncados y las ramas regeneradas; **f**: detalle de una rama regenerada; **g**: ápice de un eje erecto mostrando la célula apical prominente con forma de domo; **h-k**: corte transversal de (**h**) eje erecto cilíndrico, (**i**) eje erecto comprimido, (**j**) eje erecto aplanado, y (**k**) estolón; **l**: detalle de la ramificación; **m** y **n**: detalle de estolón mostrando las estructuras de fijación (cabezas de flechas) y los inicios de los ejes erectos (flechas); **o** y **p**: aspecto de los hapterios de tipo cepillo y los filamentos rizoidales internos (cabeza de flechas) protruyendo de las células corticales; **p**: detalle de los hapterios (MEB). 1= células corticales.

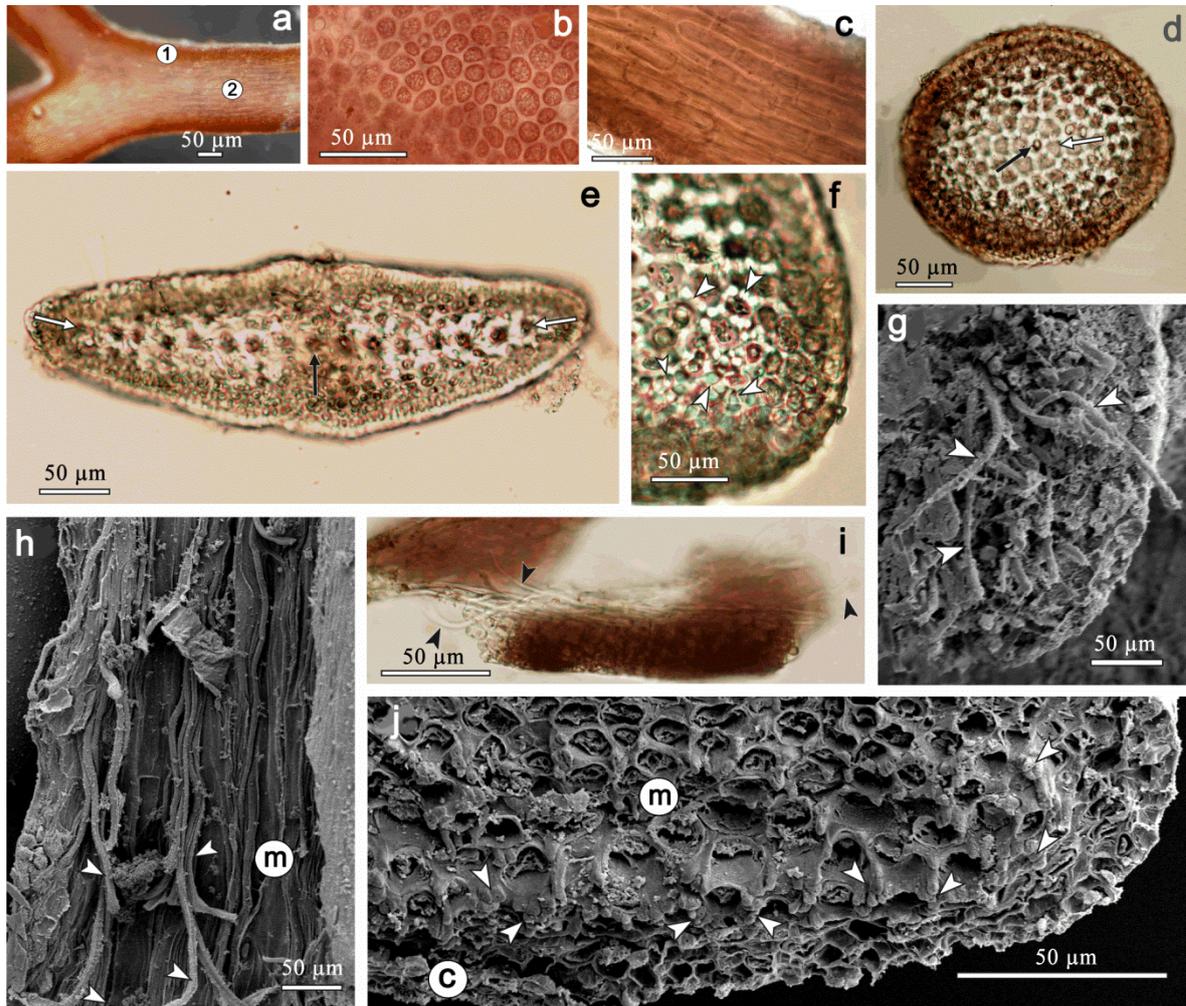


Figura 36. *Gelidium crinale*. Anatomía interna de los talos. **a:** Corte longitudinal de un eje erecto, 1= corteza y 2= médula. **b:** células corticales en vista superficial. **c:** células medulares en vista longitudinal. **d:** arreglo de las células medulares en el eje cilíndrico en corte transversal, la flecha negra señala la célula central y la flechas blancas señala las células pericentrales. **e:** arreglo de las células medulares en los ejes comprimidos, nótese la distribución de la célula central (flecha negra) y de las células pericentrales (flechas blancas) en hilera. **f y g:** corte transversal del eje erecto mostrando la distribución de los filamentos internos rizoidales (cabezas de flecha). **h e i:** corte longitudinal del eje erecto mostrando la distribución de los filamentos internos rizoidales (cabezas de flecha). **j:** corte transversal de un eje erecto (MEB), detalle de los filamentos internos rizoidales en grupos localizados en toda la médula (cabezas de flecha). **c=** células corticales, **m=** células medulares.

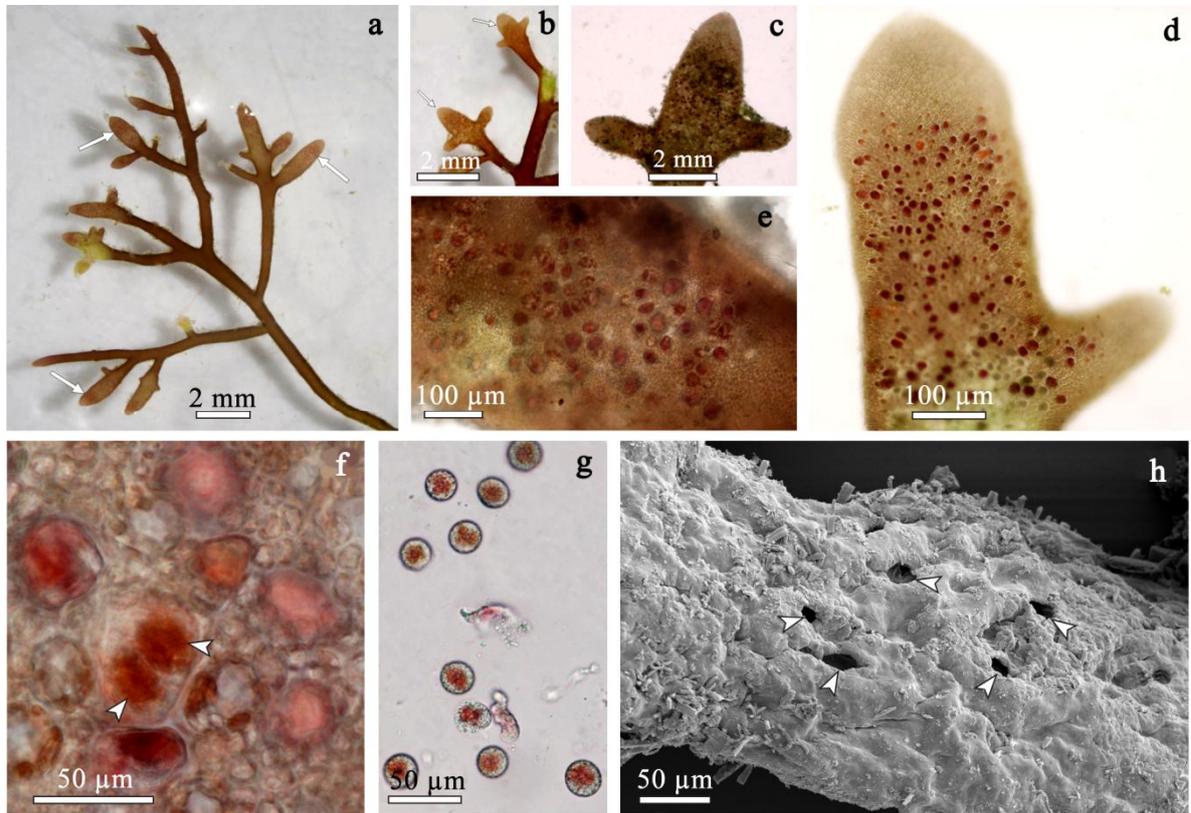


Figura 37. *Gelidium crinale*. Morfología reproductiva de los tetrasporofitos. **a**: aspecto externo de un tetrasporofito maduro, las flechas señalan las ramas tetrasporangiales. **b** y **c**: detalle de las ramas tetrasporangiales trilobuladas (flechas). **d** y **e**: vista superficial de una rama tetrasporangial. **f**: detalle de los tetrasporangios cruciados, las cabezas de flechas señalan las tetrásporas. **g**: tetrásporas esféricas liberadas. **h**: vista superficial en microscopio de barrido (MEB) de la rama tetrasporangial luego de la liberación de las tetrásporas, las cabezas de flecha señalan los tetrasporangios vacíos.



Figura 38. *Gelidium crinale*. Morfología reproductiva de los gametofitos femeninos y carposporofitos. **a:** gametofito femenino con ramas fértiles (flechas), los números 1-3 indican la secuencia de desarrollo de los carposporofitos. **b:** gametofitos femeninos con carposporofitos desarrollados (flechas). **c:** detalle de las ramas fértiles. **d** y **e:** lóbulos multifurcados sobre los ejes terminales portando cistocarpos (flechas). **f:** vista superficial de un cistocarpio donde se ven las carposporas (flechas). **g:** corte transversal de un cistocarpio maduro, las flechas indican la localización de los ostiolas. **h:** corte transversal de un cistocarpio con tres ostiolas (flechas). **i:** estructura interna de un cistocarpio con carposporas desarrolladas a ambos lados de la placenta (flecha), nótese el septo longitudinal (cabezas de flecha blancas) y los filamentos nutritivos (cabezas de flecha negras). **j:** detalle de las carposporas claviformes.

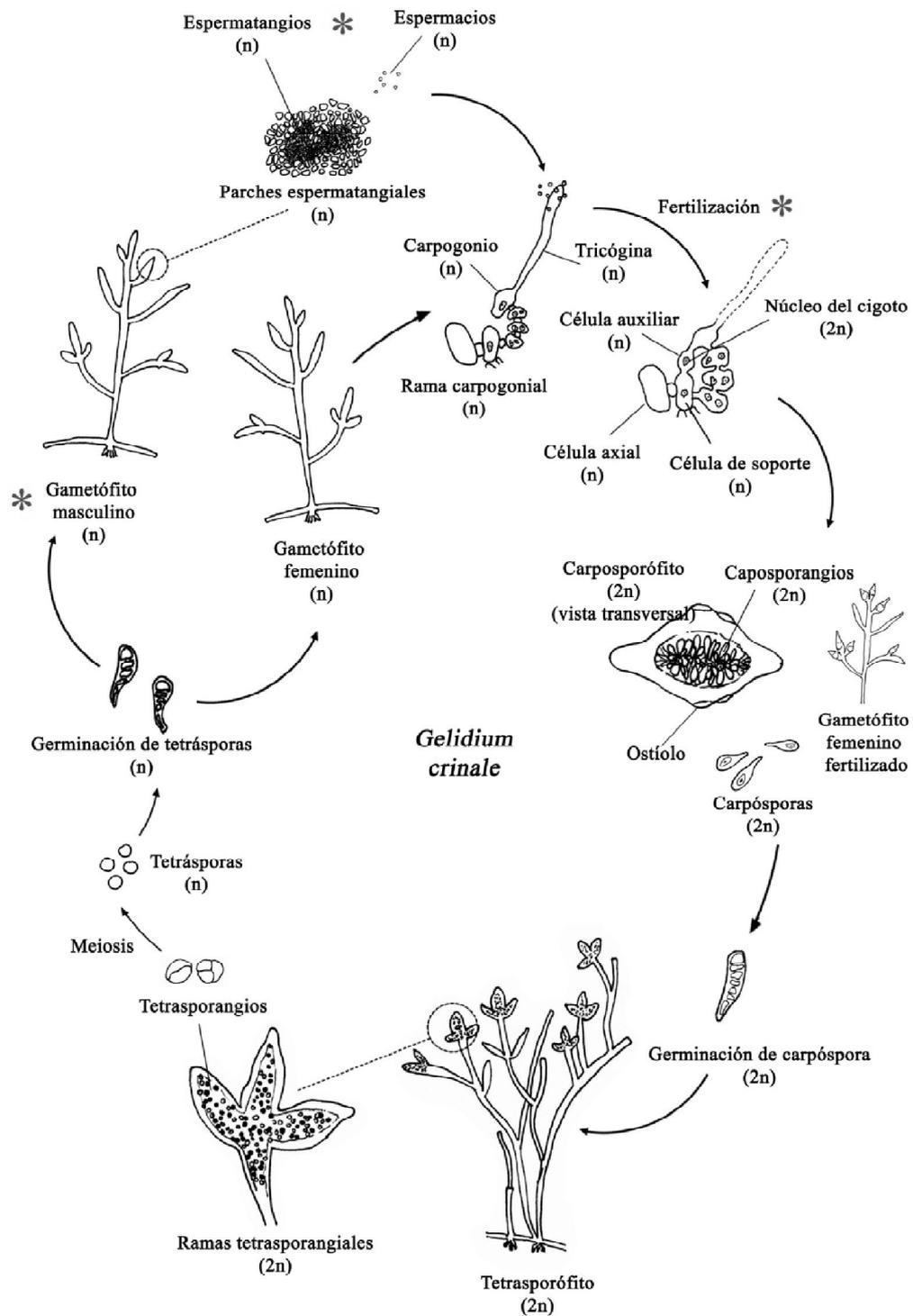


Figura 39. Ciclo de vida de *Gelidium crinale*. Los asteriscos indican las etapas del ciclo de vida que no fueron observadas en los ejemplares recolectados ni en los cultivos crudos y fueron tomados de Chapman (1969) y Maggs y Guiry (1987).

3.1.7. *Cladophora albida* Nees (Kützing)

(Figuras 40 y 41)

Phylum: Chlorophyta

Clase: Siphonocladophyceae

Orden: Cladophorales

Familia: Cladophoraceae

Género: *Cladophora* Kützing

Sección: *Rupestres*

Especie tipo del género: *Cladophora oligoclona* (Kützing) Kützing

Aspecto externo: talos filamentosos, de color verde claro brillante, abundantemente ramificados y de textura esponjosa (Fig. 40a). Largo del talo entre 4 cm y 7 cm en los ejemplares analizados. Ramificación seriada y en las porciones apicales las ramas cortas salen del mismo lado, de tipo pectinadas (Fig. 40b y c).

Morfología vegetativa: talos de organización simpodial, con filamentos uniseriados, de pared celular gruesa con un valor promedio de 13,43 μm (2,95 μm – 53,46 μm) (Fig. 40d y e). Talos fijos al sustrato por medio de un grupo de rizoides ramificados incoloros. La organización del talo fue acropétala pero hubo evidencia de crecimiento intercalar, resultando en una organización acropétala modificada (Fig. 40f). Ramas de tipo apical, insertas en la porción apical de la célula originaria, en posición oblicua respecto a la célula originaria, formando septos oblicuos y a veces ortogonales (Fig. 40g y h). Angulo promedio de inserción de las ramas 48° (30°–70°). Se observaron pseudodicotomías, evidenciando el fenómeno de evección (Fig. 40d). Células multinucleadas cilíndricas y alargadas, algunas veces ensanchadas en el ápice dando una forma de clava desde 1,33 hasta 8,16 veces más largas que anchas (Fig. 40e). El largo promedio de las células fue de 199,75 μm (107,3 μm – 454,23 μm) y el ancho promedio fue de 48,89 μm (23,44 μm – 141,97 μm). Células apicales de forma alargada y acuminada de ancho promedio 24,70 μm (20,98 μm – 30,04 μm). Cloroplastos discoides, pequeños y muy abundantes, distribuidos por toda la célula y unidos por una estructura reticular con numerosos pirenoides (Fig. 40i y j). Diámetro promedio de cloroplasto 6,62 μm (3,72 μm – 10,89 μm).

Morfología reproductiva: los ejemplares en cultivo desarrollaron esporangios pluriloculares luego de algunos días. Esporangios pluriloculares originados en células vegetativas transformadas, y localizados terminal o subterminalmente en ramas laterales o en los filamentos centrales (Fig. 41a-c). Largo máximo promedio de esporangios pluriloculares 183,89 μm (130,54 μm – 290,16 μm) y ancho máximo promedio 39,29 μm (26,95 μm – 47,89 μm). La relación largo/ancho de los esporangios pluriloculares fue de 4,82 μm (3,11 μm – 10,77 μm). Zoósporas biflageladas globosas cuando inmaduras (Fig. 41d y e) y piriformes cuando maduras (Fig. 41f). Las zoósporas presentaron cloroplastos discoides y pirenoides, ocupando la mayor parte de la célula (Fig. 41f). Mancha ocular pequeña de color anaranjada. El largo promedio de las zoósporas fue de 10,33 μm (8,17 μm – 14,26 μm).

Modo de vida: talos solitarios.

Distribución geográfica: especie cosmopolita, ampliamente distribuida por todos los continentes (fuente ALGABASE <http://www.algaebase.org/>).

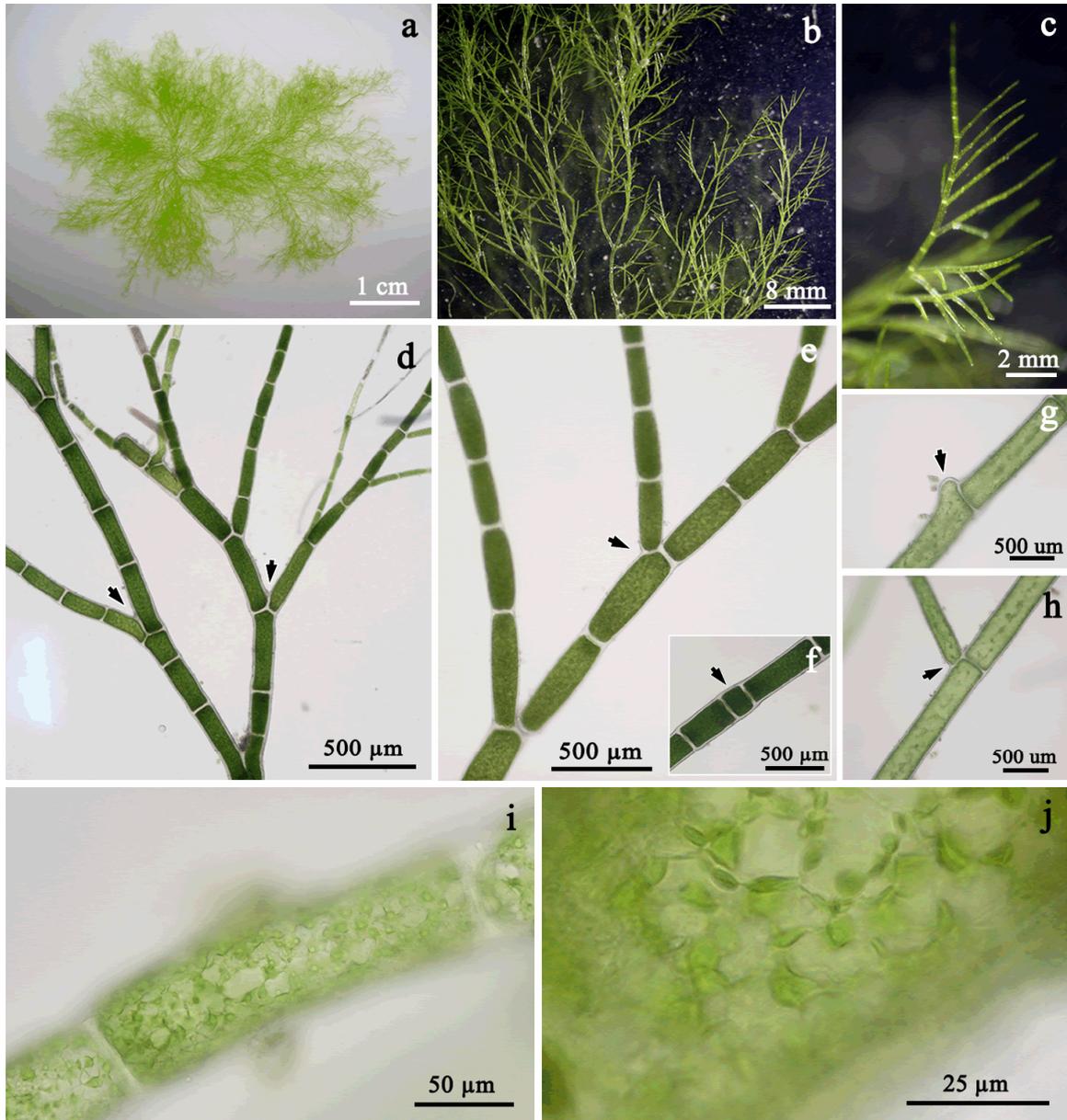


Figura 40. *Cladophora albida*. Aspecto general del talo y morfología vegetativa. **a:** aspecto general del talo; **b:** ramificación; **c:** ramas apicales pectinadas; **d:** ramificación pseudodicotómica por fenómeno de evección (flechas); **e:** forma de las células vegetativas, nótese el septo oblicuo de la rama lateral (flecha); **f:** detalle del crecimiento intercalar (flecha); **g:** ramificación incipiente (flecha); **h:** detalle de un septo ortogonal (flecha); **i:** detalle de una célula vegetativa; **j:** cloroplastos unidos por la estructura reticular.

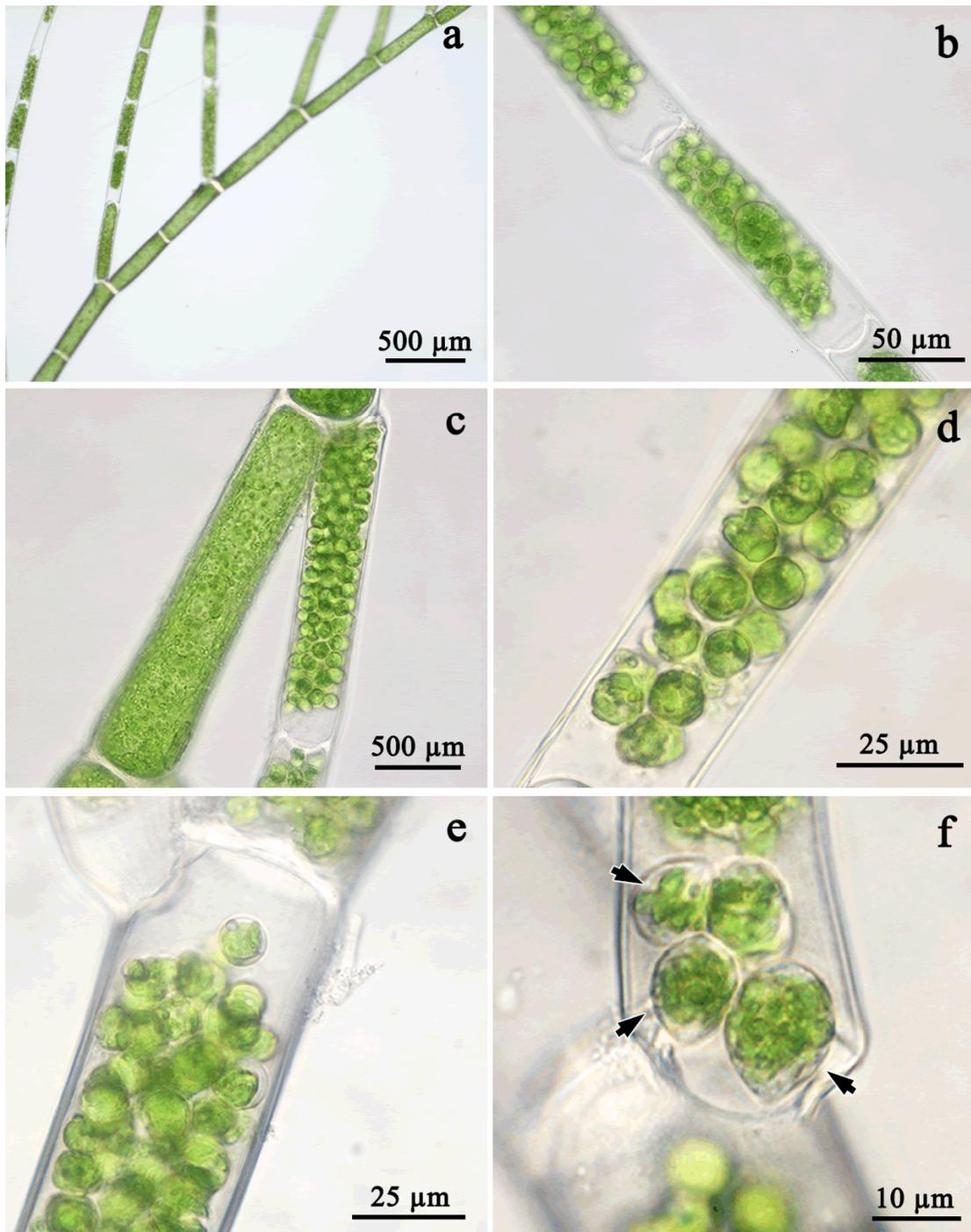


Figura 41. *Cladophora albida*. Morfología reproductiva. **a:** vista general de filamentos fértiles; **b:** esporangio unilocular en formación; **c:** comparación entre una célula fértil y una célula vegetativa; **d:** detalle de esporangio unilocular inmaduro; **e:** esporangio unilocular maduro; **f:** detalle de las zoósporas maduras (flechas).

3.1.8. *Ulva linza* Linnaeus

(Figura 42)

Phylum: Chlorophyta

Clase: Ulvophyceae

Orden: Ulvales

Familia: Ulvaceae

Género: *Ulva* Linnaeus

Especie tipo del género: *Ulva lactuca* Linnaeus

Aspecto externo: talos laminares de color verde brillante (Fig. 42a y b). Talos formados por varias frondes laminares y angostas de márgenes ondulados, a veces enroscadas que disminuyen en grosor hasta formar un estipe discreto y unidas en la base a un disco de fijación (Fig. 42c y d). El número de frondes en los ejemplares analizados vario entre 1 y 21.

Morfología vegetativa: frondes tubulares, huecas en la base y ensanchadas y comprimidas en el ápice formando una lámina angosta hasta 1,5 cm de ancho. Largo promedio de las frondes 4,09 cm (1,6 cm - 9,2 cm). Las frondes fueron distromáticas, y presentaron las ambas láminas unidas en el centro y separadas en los márgenes de las regiones media y apical de la misma (Fig. 42e y f), mientras que estuvieron separadas en la región basal de la fronde (Fig. 42g). La forma de las células fue variable en vista superficial. En la región basal, las frondes presentaron células alargadas, que se ensancharon en dirección apical (Fig. 42h-j). En la región media y apical, las frondes presentaron células cuadrangulares a redondeadas (Fig. 42k y l). Células vegetativas organizadas en filas cortas en vista superficial y con un cloroplasto parietal y uno o dos pirenoides evidentes (Fig. 42m). En vista transversal, las células presentaron forma rectangular y un cloroplasto ocupando la mitad apical de la célula (Fig. 42n).

Morfología reproductiva: no se hallaron especímenes fértiles.

Modo de vida: talos solitarios.

Distribución geográfica: especie cosmopolita, ampliamente distribuida por todos los continentes. Europa, Islas Atlánticas, América del Norte, América central, América del Sur, Islas del Caribe, Oeste Atlántico, África, Asia, Sud-oeste de Asia, Australia y Nueva Zelanda (ALGABASE <http://www.algaebase.org>).

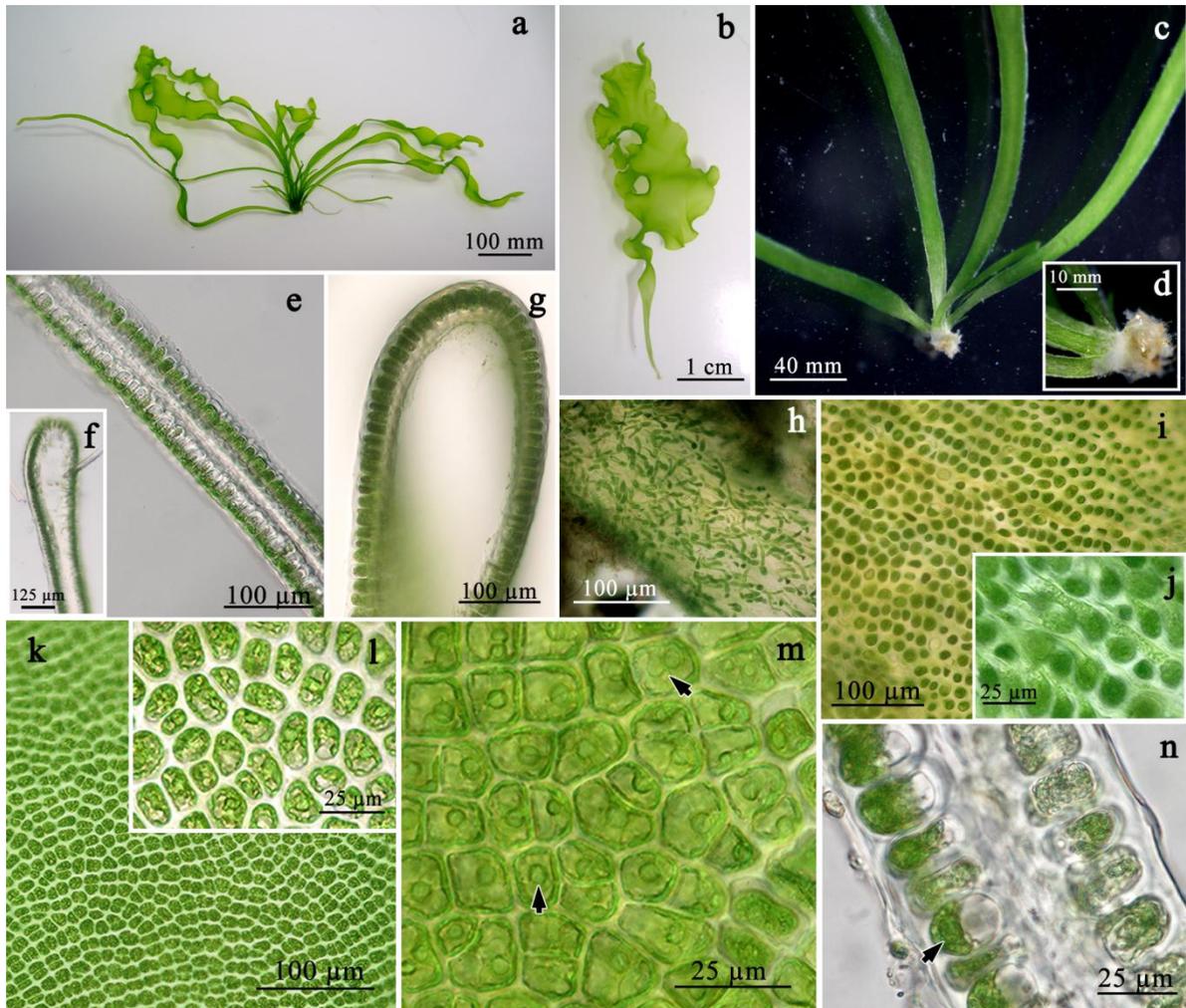


Figura 42. *Ulva linza*. Morfología vegetativa. **a** y **b**: aspecto general de los talos; **c**: parte basal de las frondes unidas al disco de fijación; **d**: detalle del disco de fijación; **e** y **f**: cortes transversales de una fronde distromática en la región media de la lámina; **g**: corte transversal de la región basal de una fronde; **h**: vista superficial de la lámina en la región basal de una fronde; **i**: vista superficial de la lámina en la región media de una fronde; **j**: detalle de las células de la región media de la fronde; **k**: vista superficial de la lámina en la región apical de una fronde; **l**: detalle de las células de la región apical de la fronde; **m**: vista superficial de las células cuadrangulares, detalle de los cloroplastos con uno y dos pirenoides (flechas); **n**: corte transversal de una fronde, detalle de los cloroplastos localizados en el extremo apical de la célula.

3.1.9. *Ulva compressa* Linnaeus

(Figura 43)

Phylum: Chlorophyta

Clase: Ulvophyceae

Orden: Ulvales

Familia: Ulvaceae

Género: *Ulva* Linnaeus

Especie tipo del género: *Ulva lactuca* Linnaeus

Aspecto externo: talos de color verde brillante formados por ejes tubulares ramificados, algo comprimidos y unidos en la base a un disco de fijación (Fig. 43a y b). Generalmente un eje central a partir del cual surgen otros ejes a veces ramificados. El número de ejes por talo en los ejemplares analizados varió entre 11 y 14.

Morfología vegetativa: largo promedio de los ejes 2,35 cm (1 cm - 4 cm) y ancho promedio de los ejes 0,13 cm (0,05 cm - 0,42 cm). Talos distromáticos huecos (Fig. 43c). Células poligonales a redondeadas en vista superficial, irregularmente distribuidas en el talo (Fig. 43d). Diámetro promedio de las células vegetativas 10,44 μm (7,15 μm - 13,66 μm). Cloroplastos cupuliformes ubicados en la parte apical de la célula, con un pirenoide (Fig. 43e).

Morfología reproductiva: no se hallaron especímenes fértiles.

Modo de vida: talos solitarios.

Distribución geográfica: Irlanda, Europa, Islas Atlánticas, América del Norte, América central, América del Sur, Islas del Caribe, Oeste Atlántico, África, Asia, Sud-oeste de Asia, Sud-este de Asia, Australia y Nueva Zelanda, Islas del Pacífico (Fuente ALGABASE <http://www.algaebase.org>).

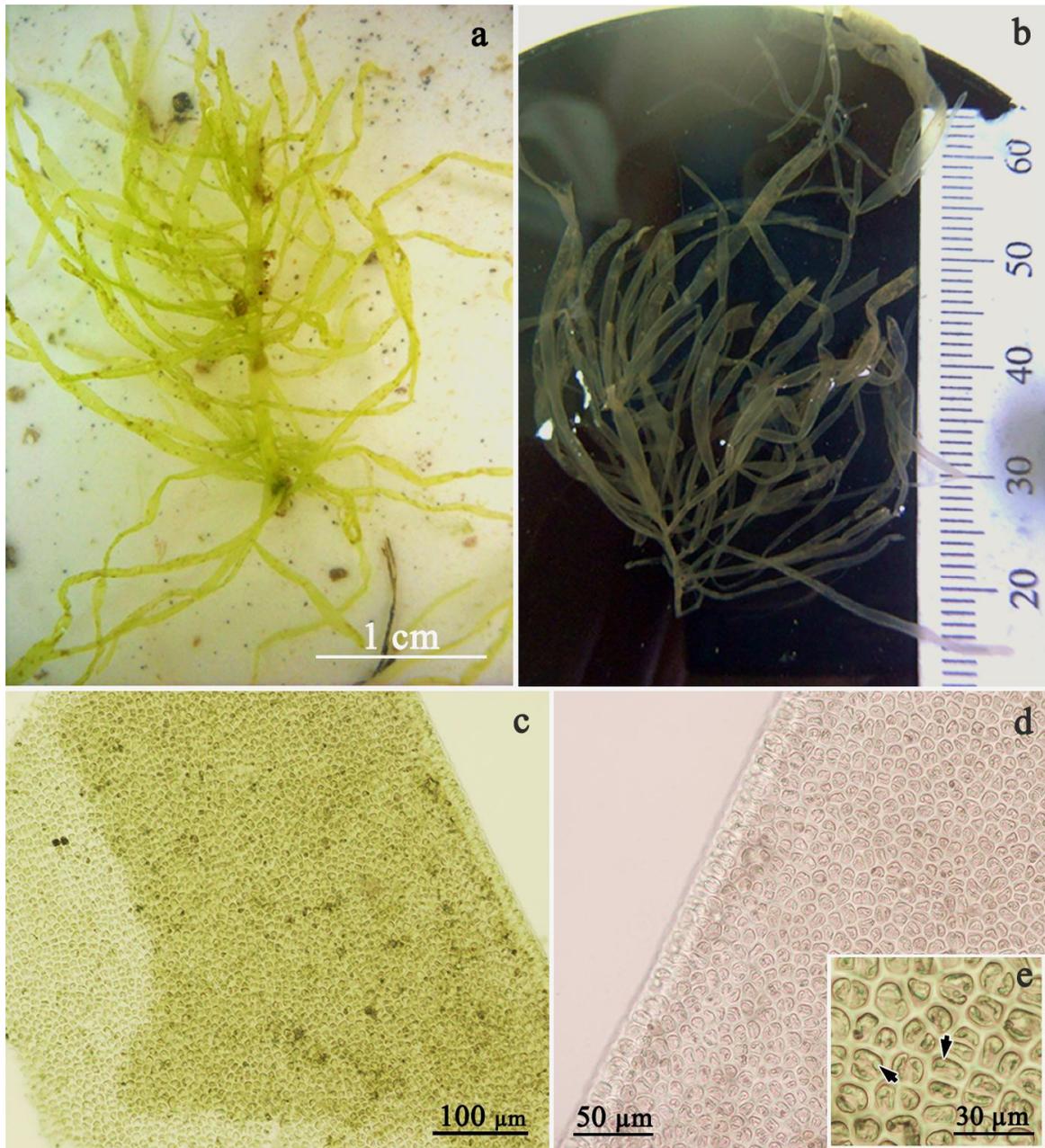


Figura 43. *Ulva compressa*. Morfología vegetativa. **a** y **b**: aspecto general de los talos; **c**: vista superficial de una porción de un eje; **d**: vista superficial de la región marginal de un eje; **e**: detalle de las células con cloroplastos cupuliformes (cabezas de flechas).

3.1.10. *Blidingia marginata* (J.Agardh) P.J.L. Dangeard
(Figura 44)

Phylum: Chlorophyta

Clase: Ulvophyceae

Orden: Ulvales

Familia: Kornmanniaceae

Género: *Blidingia* Kylin

Especie tipo del género: *Blidingia minima* (Nägeli ex Kützinger) Kylin

Aspecto externo: talos tubulares de color verde claro formados por ejes angostos cilíndricos o aplanados en las partes más anchas y algo enroscados en algunas partes (Fig. 44a y b). Ramificaciones escasas presentes en la porción basal de algunos ejes. Ejes surgiendo en grupos desde de un cojín de células o disco basal parenquimatoso (Fig. 44c).

Morfología vegetativa: largo promedio de los ejes 601,26 μm (405,45 μm - 942,11 μm) y ancho promedio 29,5 μm (8,69 μm - 95,18 μm). Disco basal parenquimatoso con algunos rizoides incoloros (Fig. 44d y f). Ejes biseriados hacia la base y multiseriados hacia el ápice. Células vegetativas pequeñas, rectangulares a redondeadas en vista superficial, organizadas en hileras longitudinales discretas (Fig. 44e). Largo promedio de las células vegetativas de 14,34 μm (10,8 μm - 18,82 μm). Diámetro promedio de las células vegetativas de 9,24 μm (5,77 μm - 15,09 μm). Cloroplastos ocupando toda la célula en vista superficial, con un gran pirenoide central (Fig. 44g).

Morfología reproductiva: no se hallaron ejemplares fértiles.

Modo de vida: talos solitarios.

Distribución geográfica: Europa, Islas Atlánticas, América del Norte, Islas del Caribe, África, Asia, Ártico, América del Sur, Australia y Nueva Zelanda (Fuente ALGABASE <http://www.algaebase.org>).

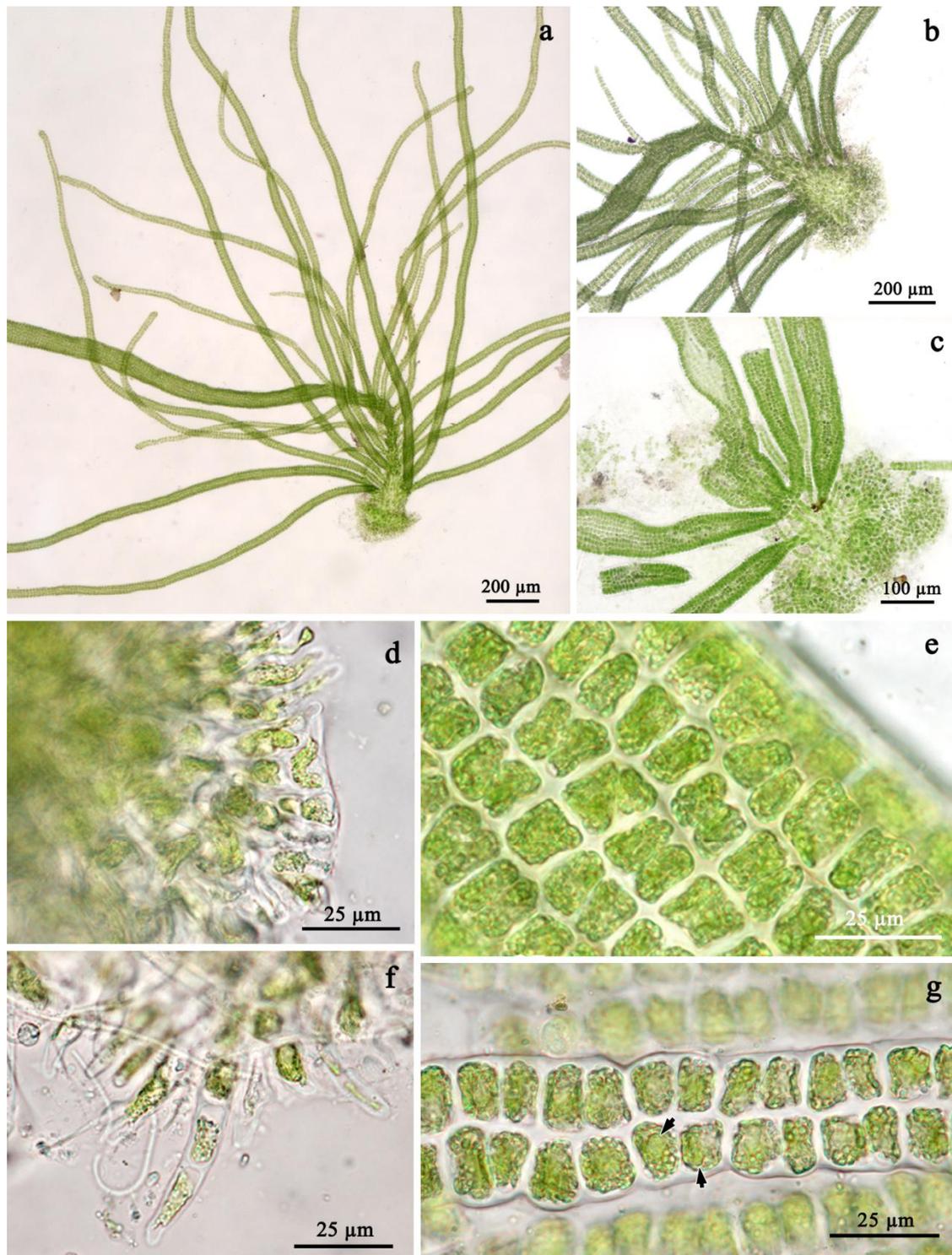


Figura 44. *Blidingia marginata*. Morfología vegetativa. **a:** aspecto general del talo; **b** y **c:** parte basal de las frondes unidas al disco de fijación parenquimatoso; **d:** detalle del disco de adhesión; **e:** vista superficial de un eje; **f:** detalle de los rizoides; **g:** detalle de las células en vista superficial, nótese el cloroplasto ocupando toda la célula y el pirenoide (flechas).

3.1.11. *Bryopsis plumosa* (Hudson) C. Agardh

(Figura 45)

Phylum: Chlorophyta

Clase: Bryopsidophyceae

Orden: Bryopsidales

Familia: Bryopsidaceae

Género: *Bryopsis* Kützing

Especie tipo del género: *Bryopsis pennata* J. V. Lamouroux

Aspecto externo: talos erectos de color verde oscuro, de aspecto plumoso, formados por ejes de ramificación de tipo dística y muy abundante (Fig. 45a y b). Largo del talo menor a 3 cm en los ejemplares analizados.

Morfología vegetativa: talos formados por frondes uniaxiales, sifonales (Fig. 45c) y fijos al sustrato por medio de un disco de fijación rizoidal. Ramificación dística (Fig. 45c). En dirección apical el tamaño de las ramas fue cada vez menor dando lugar a ápices de forma piramidal (Fig. 45d y g). Largo promedio de las ramas 1,28 mm (0,62 mm – 2,59 mm) y ancho promedio de las ramas 0,126 mm (0,08 mm – 0,19 mm). Ramas constrictas en la base donde se insertan, separadas por un engrosamiento de la pared celular (Fig. 45e-h). Ápice de las ramas de coloración más intensa que el resto de la rama (Fig. 45i). Cloroplastos muy abundantes, distribuidos por todo el fronde y agrupados en las zonas en crecimiento (Fig. 45i). Cloroplastos de forma ahusada con uno o dos pirenoides centrales evidentes (Fig. 45j). Largo promedio del cloroplasto 19,45 μm (12,23 μm – 30,56 μm).

Morfología reproductiva: no se hallaron especímenes fértiles.

Modo de vida: talos solitarios.

Distribución geográfica: especie cosmopolita, ampliamente distribuida por todos los continentes (fuente ALGABASE <http://www.algaebase.org>).



Figura 45. *Bryopsis plumosa*. Morfología vegetativa. **a** y **b**: aspecto general del talo; **c**: detalle de la ramificación dística; **d**: inserción de las ramas; **e**: detalle de la inserción de las ramas con engrosamientos de pared celular (flecha); **f** y **g**: ápice del talo; **h**: detalle de la estructura sifonal; **i**: agrupación apical de cloroplastos en los ápices en crecimiento (flechas); **j**: detalle de los cloroplastos libres en el espacio sifonal.

4. Características bio-ecológicas de la comunidad de macroalgas

4.1. Riqueza específica

La riqueza de especies por pileta varió entre uno y cinco. La mayoría de las piletas presentaron una sola especie y una sola pileta, localizada en el sector más alejado de la costa, presentó la máxima riqueza en invierno (Fig. 46). La figura 47 representa la curva de acumulación de especies en base al número de piletas.

En otoño se hallaron sólo dos taxa: *Polysiphonia morrowii*, que estuvo presente en todas las piletas analizadas y una especie de Ulvales que se halló en una sola pileta (Tabla 6). En invierno, además de las especies de Rhodophyta y Chlorophyta aparecieron especies de Phaeophyceae (Tabla 7). En primavera y en verano Rhodophyta estuvo representado por las especies: *P. morrowii*, *G. crinale* y *C. strictum*; las especies de Chlorophyta fueron frecuentes, mientras que no se hallaron especies de Phaeophyceae (Tablas 8 y 9). La riqueza de especies fue máxima en invierno y mínima en otoño. La diversidad estimada con ambos índices fue mínima en otoño, sin embargo fue máxima en primavera. En ninguna de las estaciones se alcanzó el valor teórico máximo de diversidad. La tendencia anual de la diversidad fue en aumento hacia las estaciones cálidas (Fig. 48). La uniformidad alcanzó un 50% tanto en otoño como en verano, fue mínima en invierno y máxima en primavera (Tabla 10).

4.2. Abundancia espacio-temporal de las macroalgas

La biomasa relativa de macroalgas cosechada a lo largo del año fue de 38556,01 g.m⁻² de PH y 5388,56 g.m⁻² de PS, de la cual el 97% y el 99% correspondieron al PH y PS de Rhodophyta, respectivamente. La biomasa relativa estacional fue de 2482,05 g.m⁻² de PH (449,07 g.m⁻² PS) en otoño; 31457,44 g.m⁻² de PH (4226,14 g.m⁻² PS) en invierno; 561,63 g.m⁻² de PH (137,08 g.m⁻² PS) en primavera y 3640,61 g.m⁻² de PH (703,78 g.m⁻² PS) en verano. La biomasa total anual fue mayor para Rhodophyta, seguido de Chlorophyta y por último Phaeophyceae (Fig. 49). Al igual que la biomasa, la cobertura total anual fue máxima para Rhodophyta y mayor para Phaeophyceae que para Chlorophyta.

Polysiphonia morrowii fue la especie más abundante en todas las estaciones del año, con un PH promedio de 137,8 g.m⁻² (24,9 g.m⁻² PS) en otoño; 1850,3 g.m⁻² (248,9 g.m⁻² PS) en invierno; 35,6 g.m⁻² (8,4 g.m⁻² PS) en primavera y 205 g.m⁻² (939 g.m⁻² PS) en verano. La segunda especie más abundante fue *G. crinale* con una biomasa total anual de

235 g.m⁻² de PH (60,3 g.m⁻² PS) (Fig. 50). Las diferencias estacionales en la biomasa fueron significativas para *P. morrowii* (F=4,41; g.l.=3; p=0,007), mientras que no lo fueron para *G. crinale* ($\chi^2=0,008$; g.l.=1; p=0,93) (Fig. 51) (*ver anexo*).

La figura 52a muestra que el peso seco (PS) de Rhodophyta fue mayor en las piletas de tamaño pequeño, mientras que el PS de Phaeophyceae y de Chlorophyta fue mayor en las piletas de tamaño mediano, sin embargo estas diferencias fueron sólo significativas para el PS de Phaeophyceae ($\chi^2=5,77$; g.l.=2; p=0,05), (Rhodophyta: $\chi^2=0,74$; g.l.=2; p=0,68 y Chlorophyta: $\chi^2=1,2$; g.l.=2; p=0,54).

No hubo diferencias significativas en la cobertura relativa de los grupos taxonómicos entre tamaños de piletas (Rhodophyta: $\chi^2=1,09$; g.l.=2; p=0,58 ; Chlorophyta: $\chi^2=2,96$; g.l.=2; p=0,23 y Phaeophyceae: $\chi^2=4,79$; g.l.=2; p=0,09) (Fig. 52b).

La biomasa relativa de Rhodophyta se distribuyó uniformemente en las tres localizaciones del intermareal y fue mayor en las piletas cercanas a la costa, sin embargo la cobertura relativa fue similar en las tres localizaciones (Figs. 53a y 53b). Por otro lado, la biomasa relativa de Chlorophyta fue similar en las localizaciones intermedia y lejana (Fig. 53a).

Los resultados del análisis de PERMANOVA mostraron diferencias altamente significativas entre las estaciones y las localizaciones, tanto para la biomasa como para la cobertura relativa (*ver anexo*). Además, para la variable biomasa hubo interacción entre los factores estación y localización, y para la variable cobertura la hubo entre los factores estación y tamaño. No hubo diferencias significativas entre tamaños de pileta, para ninguna de las dos variables bióticas.

4.3. Distribución espacio-temporal de las macroalgas

El análisis de ordenación bidimensional (NMDS) generó una segregación estacional de las piletas relacionado con la temperatura de las mismas, por un lado las piletas de estaciones frías (otoño e invierno) y por otro las de estaciones cálidas (primavera y verano) (Fig. 54). Se reconocieron dos grupos evidentes, por un lado todas las piletas de otoño e invierno junto a unas pocas de primavera y verano, y por el otro lado, la mayoría de las piletas de primavera y de verano. En la figura 54 se observa que tanto las elipses de invierno y otoño como las de verano y primavera se hallaron superpuestas indicando la similitud entre estos pares de estaciones. Las elipses de las estaciones cálidas y frías no presentaron superposición.

La ordenación de las especies de macroalgas en la figura NMDS mostró una segregación estacional de las mismas. *Punctaria latifolia*, *E. siliculosus*, *S. lomentaria*, *C. albida* y *Ulva* spp. se asociaron a las piletas de invierno. Por otro lado, *B. plumosa*, *G. crinale* y *C. strictum* se asociaron a la mayoría de las piletas de primavera y verano. La localización de *P. morrowii* en el centro de la figura se debe a la alta frecuencia de esta especie a lo largo del año, por lo cual se asoció tanto a las piletas de estaciones frías como a las de estaciones cálidas. Además, esta especie estuvo muy asociada a las piletas de otoño (letra A).

El análisis de agrupamiento formó principalmente tres grupos (Fig. 55). El más grande agrupó a todas las piletas donde la única especie presente fue *P. morrowii*. Se formaron además, dos grupos relativamente grandes, uno de ellos agrupó a las piletas de primavera y verano con dos y tres especies de Rhodophyta y/o *B. plumosa*, y el otro agrupó sólo piletas de invierno y primavera donde estuvieron presentes especies de Phaeophyceae y de Chlorophyta excepto *B. plumosa*.

4.4. Riqueza y abundancia de macroalgas en relación a variables abióticas

El área de las piletas no estuvo correlacionada con ninguna variable biótica. Las demás las variables abióticas estuvieron negativamente correlacionadas con las variables $PS_{Rhodophyta}$ y PS_{total} , excepto la profundidad que se correlacionó positivamente con ambas (*ver anexo*). Tanto la salinidad como la temperatura estuvieron positivamente correlacionadas con la riqueza de especies, y además, la temperatura estuvo positivamente correlacionada con $PH_{Chlorophyta}$.

Todas las correlaciones significativas entre las variables bióticas fueron positivas (*ver anexo*). La riqueza de especies estuvo correlacionada con la cobertura y con $PS_{Chlorophyta}$ y $PS_{Phaeophyceae}$. Tanto la cobertura como el $PH_{Chlorophyta}$ y $PH_{Phaeophyceae}$ estuvieron correlacionados en los dos grupos. La cobertura y $PS_{Rhodophyta}$ estuvieron correlacionados con el PS_{total} .

La figura 56 representa la ordenación gráfica de las piletas de marea en relación a las variables ambientales más importantes y la biomasa de los grupos taxonómicos. Las variables salinidad, temperatura y elevación se correlacionaron negativamente con el CP1 al igual que la biomasa de Chlorophyta y de *Ceramium strictum* + *Gelidium crinale*. Por otro lado, las variables profundidad y biomasa de Phaeophyceae estuvieron correlacionadas positivamente con el CP2, mientras que la biomasa de *P. morrowii* y

Ceramium strictum + *Gelidium crinale* estuvieron correlacionadas negativamente con esta componente.

La mayoría de las piletas de verano y primavera presentaron mayores valores de salinidad, temperatura, elevación y biomasa de Chlorophyta, *Ceramium strictum*, *Gelidium crinale* que el promedio, mientras que las de otoño e invierno presentaron valores menores que el promedio para estas variables. La mayoría de las piletas de otoño e invierno presentaron mayores valores de biomasa de *P. morrowii* que el promedio, mientras que la mayoría de las piletas de primavera y verano presentaron menores valores que el promedio para esta variable. Las piletas de otoño e invierno, así como algunas de verano presentaron mayores valores de profundidad respecto al promedio.

4.5. Nutrientes y materia orgánica particulada (MOP)

La tabla 11 resume los niveles de nutrientes y MOP para las distintas estaciones del año. De los nutrientes nitrogenados, los valores de nitrito y nitrato fueron los más bajos. Los primeros presentaron escasa variación a lo largo del año. Los niveles de nitrato fueron máximos en primavera, similares en invierno y verano, y mínimos en otoño. Los niveles de amonio fueron bajos durante primavera y aumentaron en verano y otoño, donde alcanzaron su valor máximo (Figs. 57a y 57b).

Los niveles de fosfato presentaron picos de mayor concentración en invierno y en verano, y fueron muy bajos en primavera y otoño (Fig. 57a).

Los niveles de silicato fueron mayores en las estaciones cálidas, presentando su máximo valor en verano y disminuyeron en el otoño (Fig. 57b).

Los valores de MOP fueron mínimos en primavera, aumentaron en verano y disminuyeron en otoño (Fig. 57b).

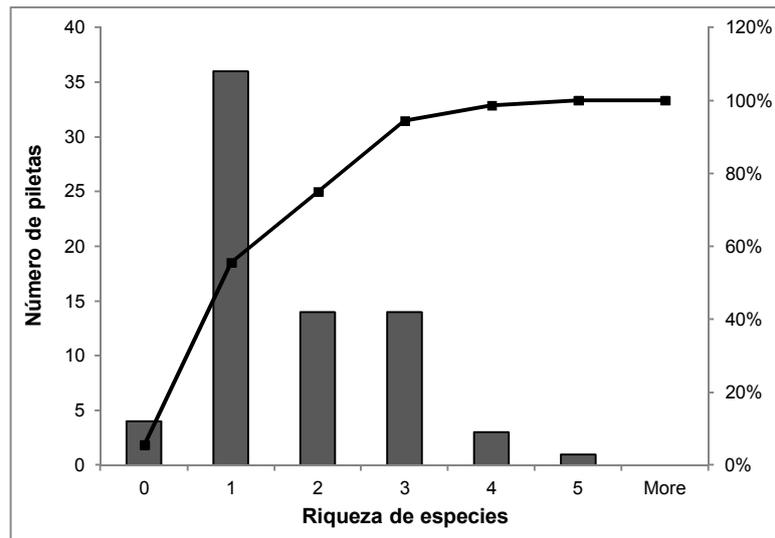


Figura 46. Características bio-ecológicas de la comunidad de macroalgas. Histograma de frecuencias de la riqueza específica en las pilas. Las barras representan la frecuencia y la curva representa la frecuencia acumulada en porcentaje.

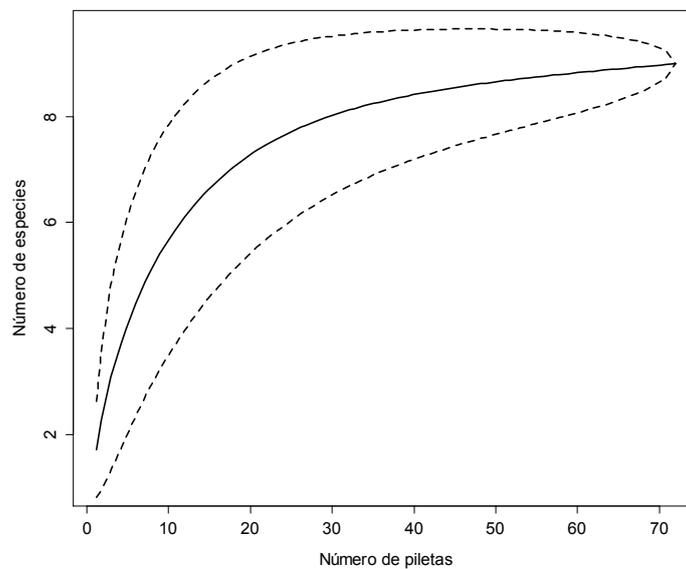


Figura 47. Características bio-ecológicas de la comunidad de macroalgas. Curva de acumulación de especies. La asíntota de la curva indica el número mínimo de pilas que describen adecuadamente la riqueza de especies hallada en la comunidad.

Especie	Piletas de otoño																		FO (%)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	
<i>Polysiphonia morrowii</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	100
<i>Gelidium crinale</i>																			0
<i>Ceramium strictum</i>																			0
<i>Ectocarpus siliculosus</i>																			0
<i>Punctaria latifolia</i>																			0
<i>Scytosiphon lomentaria</i>																			0
<i>Cladophora albida</i>																			0
<i>Bryopsis plumosa</i>																			0
Ulvaes					x														5.56
Riqueza	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	

Tabla 6. Características bio-ecológicas de la comunidad de macroalgas. Ocurrencia (x) de las especies de macroalgas halladas en las piletas en otoño. FO: frecuencia de ocurrencia de la especie.

Especie	Piletas de invierno																		FO (%)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	
<i>Polysiphonia morrowii</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x		x	x	x	x		77.78
<i>Gelidium crinale</i>																			0
<i>Ceramium strictum</i>																			0
<i>Ectocarpus siliculosus</i>												x							5.56
<i>Punctaria latifolia</i>				x	x					x	x						x		27.78
<i>Scytosiphon lomentaria</i>					x					x	x					x			22.22
<i>Cladophora albida</i>		x		x			x			x	x								27.78
<i>Bryopsis plumosa</i>																			0
Ulvaes				x						x	x					x			22.22
Riqueza	2	1	4	3	1	2	1	1	3	5	3	0	1	1	1	4	0	0	

Tabla 7. Características bio-ecológicas de la comunidad de macroalgas. Ocurrencia (x) de las especies de macroalgas halladas en las piletas en invierno. FO: frecuencia de ocurrencia de la especie.

Especie	Piletas de primavera																		FO (%)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	
<i>Polysiphonia morrowii</i>		x	x	x			x	x	x			x	x	x	x	x			61.11
<i>Gelidium crinale</i>	x						x	x	x		x	x	x	x		x	x	x	61.11
<i>Ceramium strictum</i>							x	x					x	x				x	27.78
<i>Ectocarpus siliculosus</i>																			0
<i>Punctaria latifolia</i>																			0
<i>Scytosiphon lomentaria</i>																			0
<i>Cladophora albida</i>					x	x				x							x	x	27.78
<i>Bryopsis plumosa</i>																			0
Ulvaes										x					x		x		16.67
Riqueza	1	1	1	1	1	1	3	3	2	0	3	2	3	3	2	2	3	3	

Tabla 8. Características bio-ecológicas de la comunidad de macroalgas. Ocurrencia (x) de las especies de macroalgas halladas en las piletas en primavera. FO: frecuencia de ocurrencia de la especie.

Especies	Piletas de verano																		FO (%)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	
<i>Polysiphonia morrowii</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x		x	x	x	x	x	x	88.89
<i>Gelidium crinale</i>	x	x				x	x	x	x		x	x	x	x				x	66.67
<i>Ceramium strictum</i>								x	x					x					16.67
<i>Ectocarpus siliculosus</i>																			0
<i>Punctaria latifolia</i>																			0
<i>Scytosiphon lomentaria</i>																			0
<i>Cladophora albida</i>																			0
<i>Bryopsis plumosa</i>					x		x			x									16.67
Ulvaes																			0
Riqueza	2	2	1	2	2	3	3	3	0	3	1	2	3	1	1	1	2	2	

Tabla 9. Características bio-ecológicas de la comunidad de macroalgas. Ocurrencia (x) de las especies de macroalgas halladas en las piletas en verano. FO: frecuencia de ocurrencia de la especie.

	Otoño	Invierno	Primavera	Verano
Area (m ²)	1,75 (±1,6)	0,88 (± 0,57)	0,59 (± 0,29)	0,93 (± 0,86)
Elevación (cm)	22,2 (± 28,93)	52,72 (± 30,96)	74,12 (± 45,01)	63,22 (± 30,93)
Profundidad (cm)	9,77 (± 4,52)	11,07 (± 1,98)	7,99 (± 3,93)	13,68 (± 9,74)
Temperatura (°C)	6,15 (± 0,33)	9,17 (± 1,77)	22,52 (± 2,05)	21,51 (± 0,53)
Salinidad	24,5 (± 0,07)	31,1 (± 0,7)	35,73 (± 0,19)	32,3 (± 1,5)
Riqueza	2	6	5	4
H'	0,003	0,27	1,4	0,7
$H'_{máx}$	1	2,59	2,32	2
1D	1,003	1,303	4,05	2,003
${}^1D_{máx}$	2	6	5	4
U'	0,5	0,2	0,8	0,5

Tabla 10. Características bio-ecológicas de la comunidad de macroalgas. Promedio estacional de las variables abióticas de las piletas, de la riqueza, de la diversidad de Shannon, del número efectivo de especies y de la uniformidad. Los valores entre paréntesis son los desvíos estándar. H' : diversidad de Shannon; $H'_{máx}$: valor teórico máximo de H' ; 1D : número efectivo de especies; ${}^1D_{máx}$: valor teórico máximo de 1D ; U' : uniformidad.

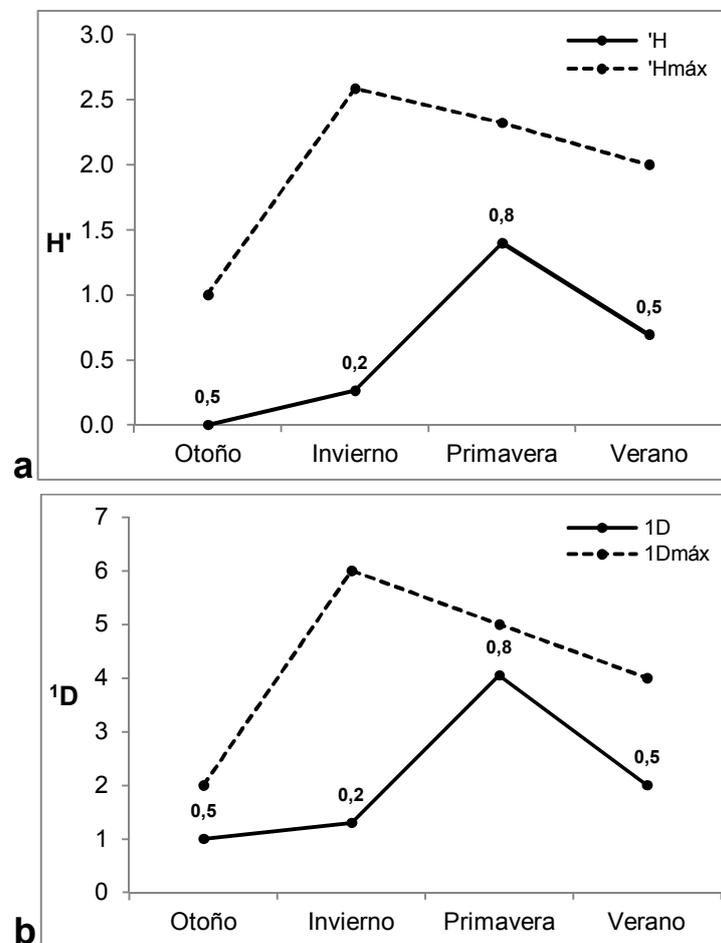


Figura 48. Características bio-ecológicas de la comunidad de macroalgas. Variación estacional de la diversidad. **a:** Estimación con el índice de Shannon (H') y valor teórico máximo ($H'_{m\acute{a}x}$) y **b:** estimación a través del número efectivo de especies (1D) y valor teórico máximo (${}^1D_{m\acute{a}x}$). Los valores arriba de la línea corresponden a la uniformidad.

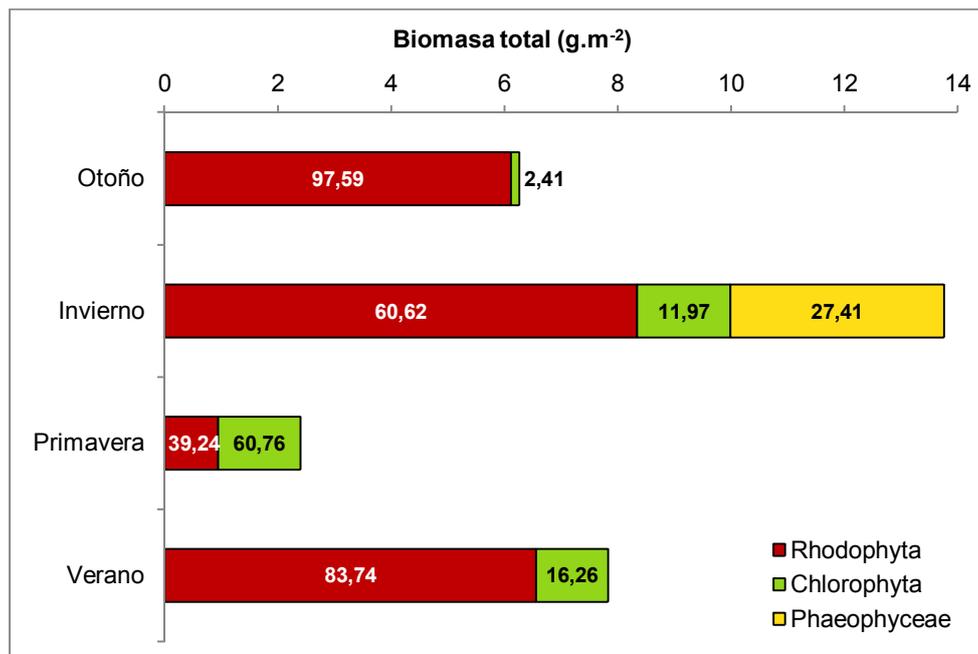


Figura 49. Características bio-ecológicas de la comunidad de macroalgas. Biomasa total en peso seco (PS) de los grupos taxonómicos de macroalgas en las distintas estaciones del año. Los valores se hallan transformados a $\ln(x+1)$. Los números sobre las barras indican el porcentaje de PS respecto al total.

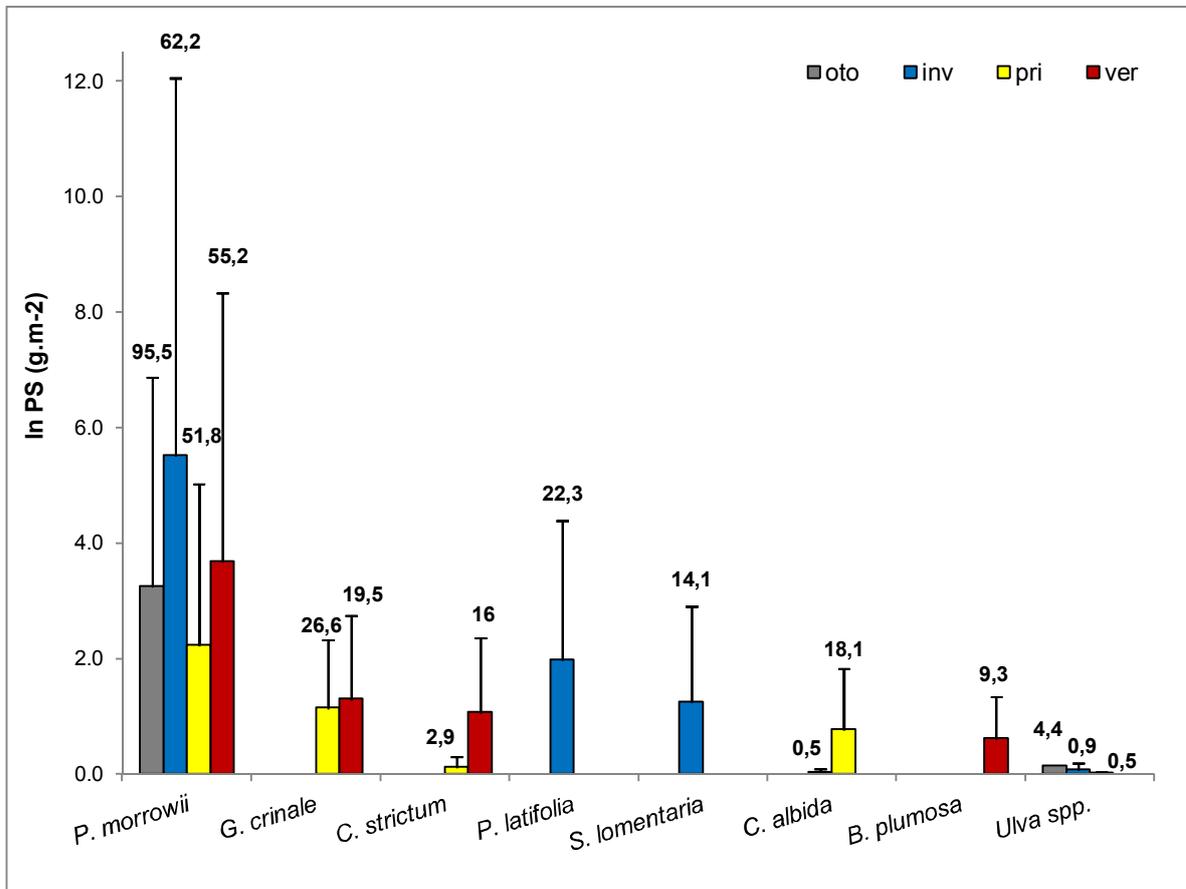


Figura 50. Características bio-ecológicas de la comunidad de macroalgas. Abundancia promedio de las especies en las diferentes estaciones del año. Los porcentajes arriba de las barras indican el porcentaje del PS total de biomasa. Debido a la baja biomasa de *Ectocarpus siliculosus*, esta no fue incluido en el gráfico. Oto: otoño, inv: invierno, pri: primavera, ver: verano.

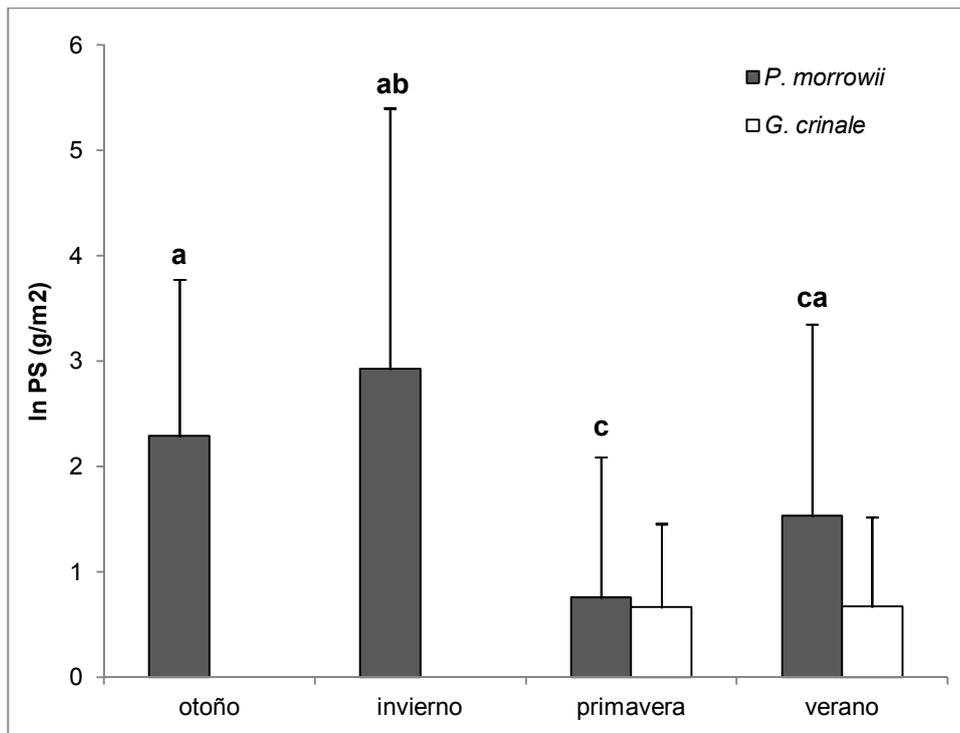


Figura 51. Características bio-ecológicas de la comunidad de macroalgas. Biomasa promedio estimada en PS de las Rhodophyta más abundantes. Las letras arriba de las barras representan las diferencias significativas entre las estaciones.

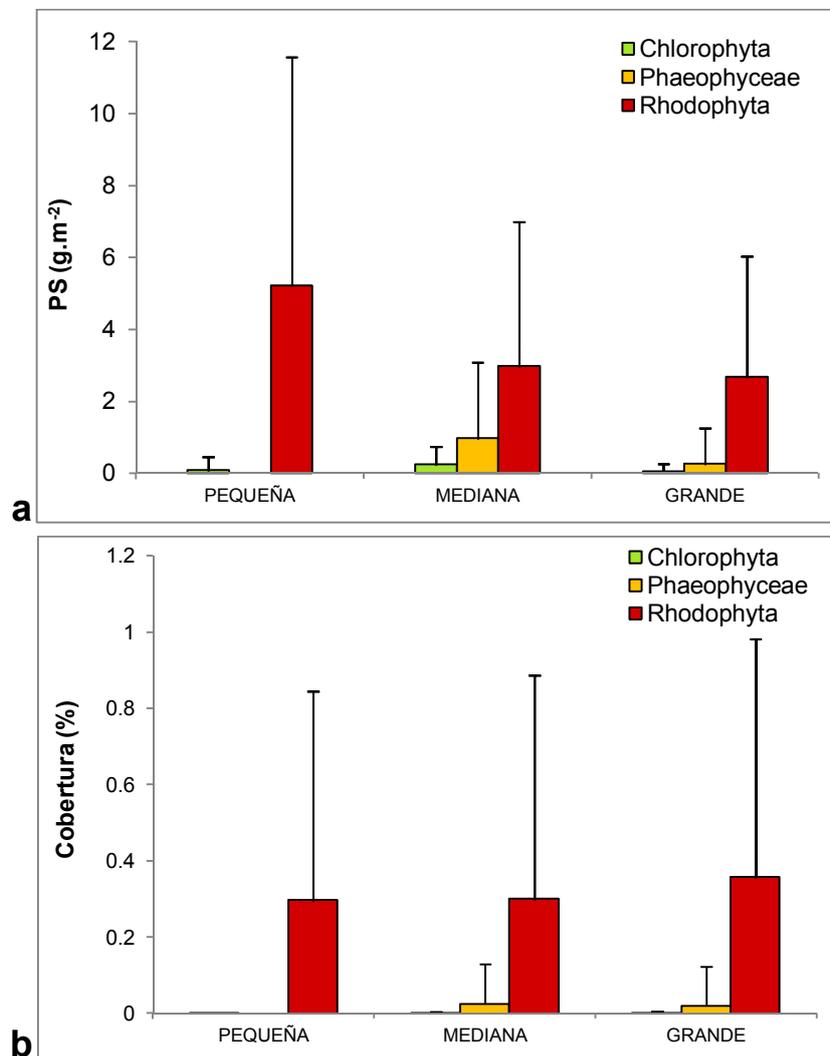


Figura 52. Características bio-ecológicas de la comunidad de macroalgas. Abundancia de los grupos taxonómicos en los distintos tamaños de piletas. **a:** Peso seco (PS) promedio expresado como $\ln(x+1)$; **b:** cobertura relativa promedio.

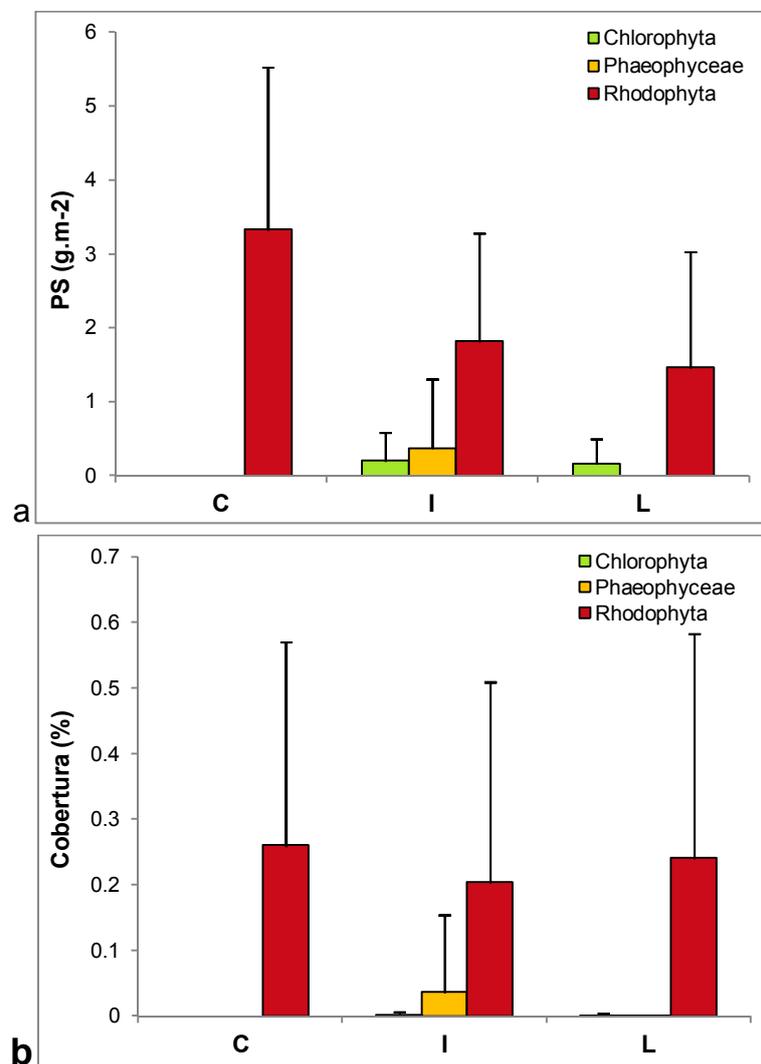


Figura 53. Características bio-ecológicas de la comunidad de macroalgas. Abundancia de los grupos taxonómicos en las distintas localizaciones del intermareal. **a:** Peso seco (PS) promedio expresado como $\ln(x+1)$; **b:** cobertura relativa promedio. C: piletas cercanas a la costa; I: piletas de localización intermedias; L: piletas lejanas a la costa.

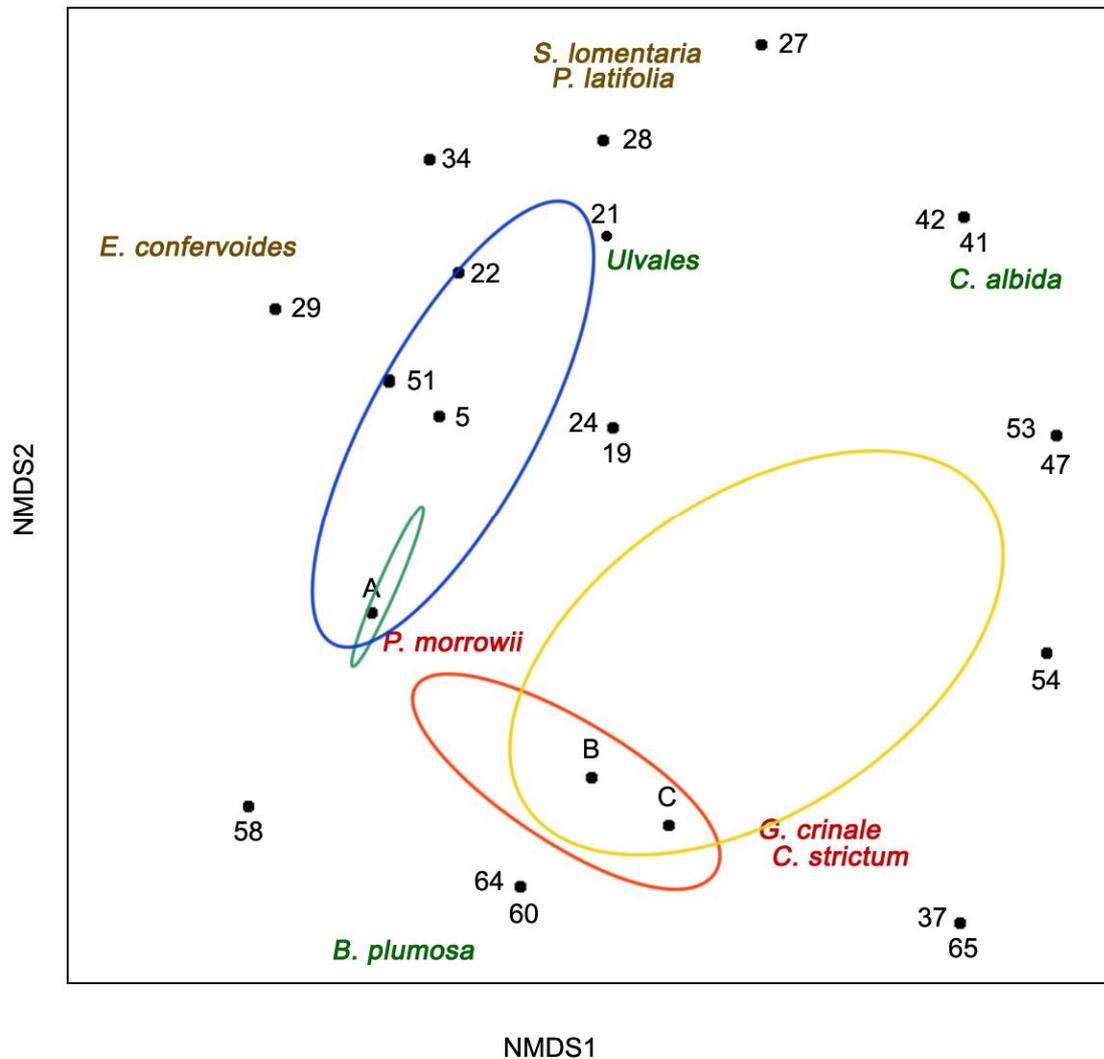


Figura 54. Características bio-ecológicas de la comunidad de macroalgas. Ordenación bidimensional NMDS de las piletas de marea basado en las disimilitudes de Jaccard en la ocurrencia de especies de macroalgas (valor de estrés=0.06). Las elipses indican el centro de cada estación del año y el intervalo de confianza (verde=otoño, azul= invierno, amarillo=primavera, rojo= verano). A: piletas 1 a 4; 6 a 18; 20; 23; 25; 26; 31 a 33; 38 a 40; 57 y 68 a 70. B: piletas 45; 48; 52; 55; 56; 59; 66; 71 y 72. C: piletas 43; 44; 49; 50; 61; 62 y 67. Las especies se graficaron de acuerdo a su máxima correlación con la configuración de las piletas en la ordenación. 1 a 18 piletas de otoño; 19 a 36 piletas de invierno; 37 a 54 piletas de primavera y 55 a 72 piletas de verano.

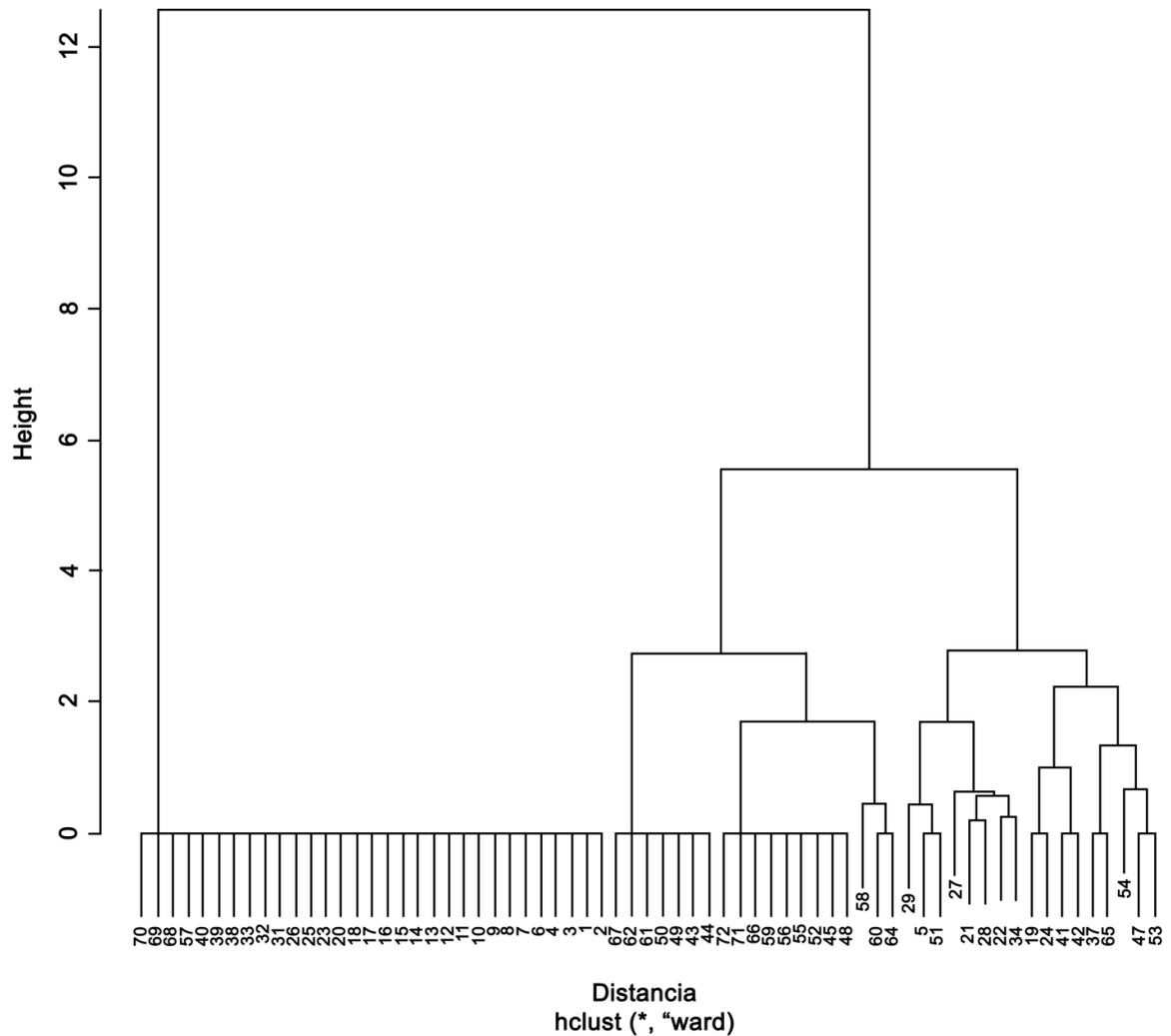


Figura 55. Características bio-ecológicas de la comunidad de macroalgas. Análisis de agrupamiento de las piletas de marea en base a la presencia-ausencia de las especies, utilizando el índice de similitud de Jaccard y el método de agrupamiento de Ward. 1 a 18: piletas de otoño; 19 a 36: piletas de invierno; 37 a 54: piletas de primavera y 55 a 72: piletas de verano.

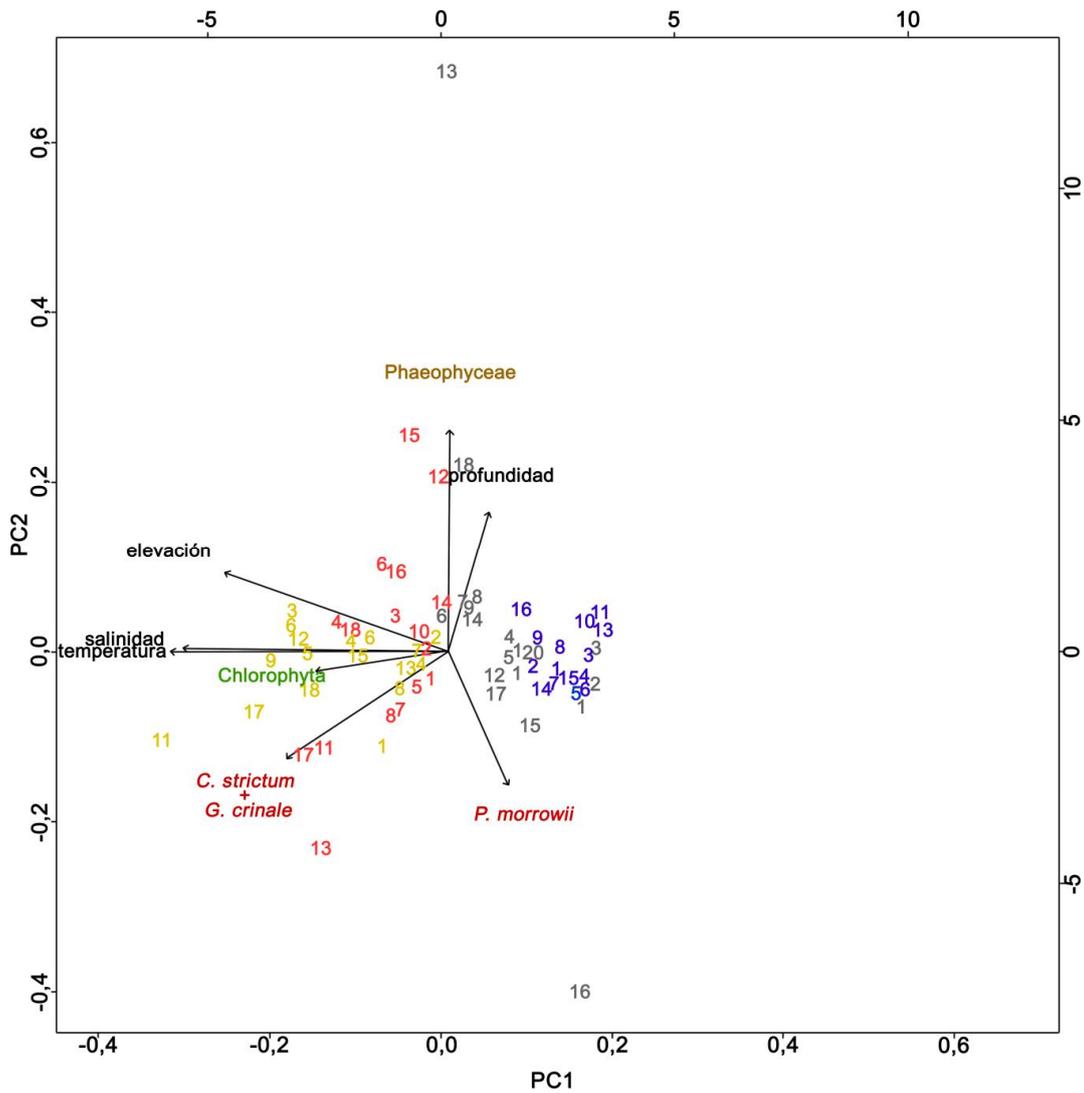


Figura 56. Características bio-ecológicas de la comunidad de macroalgas. Gráfico de dispersión para los ejes 1 y 2 del análisis de componentes principales (ACP) para las piletas, las variables ambientales más importantes, y la biomasa de Chlorophyta, Phaeophyceae, *Ceramium strictum* + *Gelidium crinale* y *Polysiphonia morrowii*. Los ejes explican el 60% de la variabilidad total.

	Nitrito ($\mu\text{moles/L}$)	Nitrato ($\mu\text{moles/L}$)	Fosfato ($\mu\text{moles/L}$)	Silicato ($\mu\text{moles/L}$)	Amonio ($\mu\text{moles/L}$)	M.O.P. (mgC/m^3)
Otoño	0,36	0,87	1,13	16,23	58	2598,76
Invierno	0,10	1,64	2,19	11,43	-	-
Primavera	0,07	2,29	0,72	29,51	8,02	396,88
Verano	0,24	1,68	1,60	42,87	40,63	5722,01

Tabla 11. Características bio-ecológicas de la comunidad de macroalgas. Concentración de nutrientes y materia orgánica particulada (MOP) en el agua de mar, durante los muestreos estacionales.

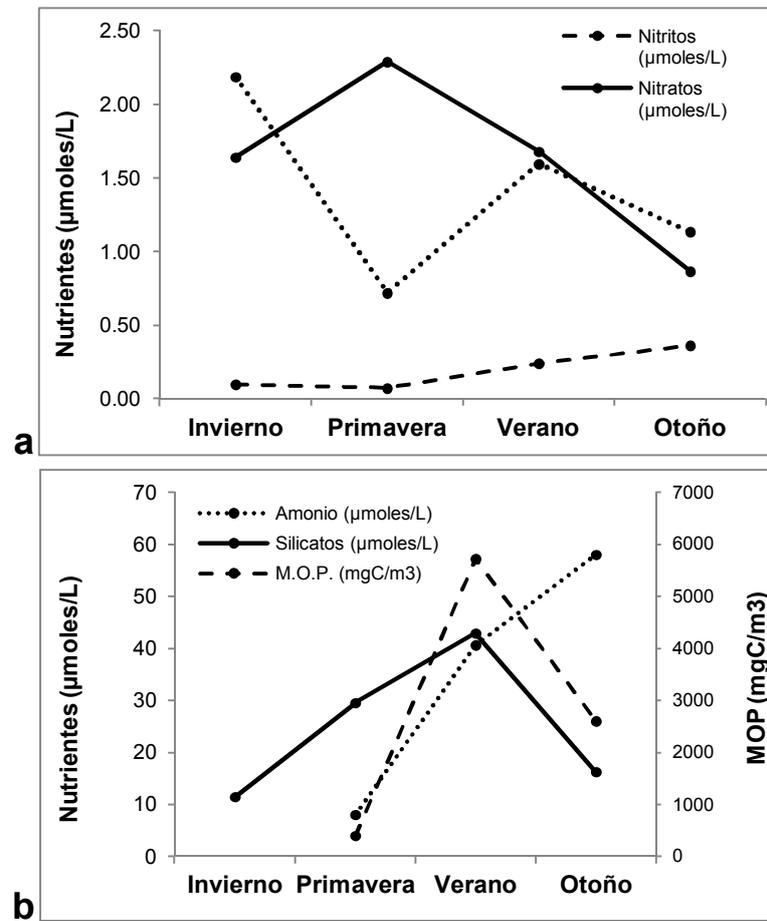


Figura 57. Características bio-ecológicas de la comunidad de macroalgas. Variación estacional de los nutrientes y de la materia orgánica particulada (MOP). a: Nitritos, nitratos y fosfatos; **b:** silicatos, amonio y MOP.

4.6. Fenología de la especie dominante: *Polysiphonia morrowii*

4.6.1. Aspecto de los talos

Los talos colectados en los meses fríos fueron esbeltos y presentaron coloración roja intensa, mientras que los talos en los meses más cálidos fueron anaranjados o castaños. Estos talos además, presentaron aglomeraciones de sedimento entre filamentos enredados y se hallaron cubiertos de diatomeas epifitas de los géneros *Achnantes*, *Navicula*, *Melosira*, *Synedra* y *Biddulphia* (Fig. 58).

4.6.2. Morfometría de los talos

En la tabla 12 se hallan resumidos los resultados obtenidos para las variables morfométricas. El largo promedio de los talos fue similar en todos los meses analizados, excepto en octubre cuando fue significativamente mayor ($F=2,93$; $g.l.=4$; $p<<0,01$) (*ver anexo*) (Fig. 59a). El largo promedio de los talos vegetativos fue similar al de los fértiles para la mayoría de los meses, aunque, más variable a lo largo del periodo analizado. El grosor también fue similar en todos los meses y mayor en los meses junio y octubre ($F=4,88$; $g.l.=4$; $p<<0,01$) (*ver anexo*) (Fig. 59b). Esta variable presentó valores mayores para los talos fértiles, excepto en octubre cuando fue similar para ambos tipos de talo. La variación mensual del grosor fue similar para ambos tipos de talo. El diámetro de talo postrado fue mayor en el mes de julio y relativamente similar en los demás meses ($F=8,27$; $g.l.=4$; $p<<0,01$) (*ver anexo*) (Fig. 59c). Para los talos fértiles, los valores de esta variable fueron mayores que los de los talos vegetativos, en casi todos los meses. La relación entre el sistema erecto y el sistema postrado estimado a través de las relaciones L/D y G/D fue alta, pero los valores fueron mayores para la relación L/D (tabla 12). La variación estacional de las dos relaciones fue similar siendo mayor en los meses de septiembre y octubre ($F=9,1$; $g.l.=4$; $p<<0,01$ y $F=9,4$; $g.l.=4$; $p<<0,01$) (*ver anexo*) (Figs. 60a y b).

El contenido de humedad de los talos fue relativamente similar en los meses junio, julio y agosto, y los valores máximos y mínimos se hallaron en septiembre y octubre, respectivamente ($F=11,38$; $g.l.=4$; $p<<0,01$) (*ver anexo*) (Fig. 60c). Esta variable fue muy similar para ambos tipos de talo (fértiles y vegetativos).

El PH mostró una tendencia de aumento hacia los meses de mayores temperaturas (Fig. 61a). El mayor PH promedio se halló en octubre, mientras que el menor se halló en junio ($F=2,9$; $g.l.=4$; $p=0,01$) (*ver anexo*). El PH promedio fue similar entre los meses junio

julio y agosto. El PS presentó la misma tendencia de aumento hacia los meses más cálidos (Fig. 61b). El mayor PS promedio se halló en octubre, mientras que el menor se halló en junio ($F=4,88$; $g.l.=4$; $p<<0,01$) (*ver anexo*). El PS promedio fue similar entre los meses de junio, julio, agosto y septiembre. Tanto el PH como el PS, fueron menores en los talos vegetativos que en los fértiles, para todos los meses excepto octubre (Figs. 61a y b)

La relación PS/PH disminuyó desde los meses fríos hacia los cálidos, excepto en el mes de octubre cuando la relación PS/PH fue máxima ($F=11,54$; $g.l.=4$; $p<<0,01$) (*ver anexo*). (Fig. 61c). La relación PS/PH promedio fue similar entre los meses junio, julio y agosto, y fue mínima en el mes de septiembre. Esta relación fue similar para ambos tipos de talo.

Los gráficos de dispersión de las combinaciones de variables morfométricas mostraron que las relaciones de las variables *largo* y *grosor* con las demás variables fueron muy similares (Fig. 62). Para los siguientes pares de variables, se observaron relaciones lineales y positivas: *largo* vs. *grosor*; \ln PH vs. *largo*; \ln PH vs. *grosor*; \ln PS vs. *largo*; \ln PS vs. *grosor*; \ln PS vs. \ln PH; \ln PS/ \ln PH vs. \ln PS. Ninguna de las relaciones que incluyó a la variable diámetro mostró una tendencia clara.

Los coeficientes de correlación de los pares de variables cuya regresión lineal fue significativa fueron positivos y superiores a 0,5 (*ver anexo*). Las pendientes de las rectas de regresión fueron positivas para todas las regresiones evaluadas (Figs. 63-65) (*ver anexo*).

El análisis de regresión múltiple para el \ln PS y el *largo* y *grosor* fue altamente significativo con un R^2 de 0,8 ($ES=0,8$; $g.l.=119$; $p<<0,01$). Las dos variables fueron altamente significativas así como la interacción entre ellas (*ver anexo*).

El *grosor* fue la variable explicatoria significativa más importante del \ln PS (Fig. 66). Sin embargo, cuando los valores de *grosor* fueron menores a 68,5 las variables *largo* y diámetro también explicaron la variación del \ln PS.

La regresión múltiple para la variable \ln PS en función de los nutrientes y la temperatura fue sólo significativa para la variable temperatura ($ES=0,49$; $g.l.=121$; $p<<0,01$) con un R^2 de 0,2 (*ver anexo*) (Figs. 67a-d, 58a y 69b).

Los resultados de ANOVA indicaron que la variación en el \ln PS fue significativamente diferente para las variables categóricas mes, estación y estadio; sin embargo no hubo interacción entre las variables (Fig. 68b-d) (*ver anexo*).

4.6.3. Nutrientes, temperatura y fotoperíodo

Los nitratos mostraron mayores niveles en el agua que los nitritos, siendo estos últimos muy bajos (Tabla 14). Los niveles de nitratos fueron relativamente altos durante todos los meses excepto en el mes de junio (Fig. 69a). Los niveles de fosfatos fueron más altos en junio y julio, y disminuyeron en los meses de mayores temperaturas (Fig. 69a). Los niveles de silicatos mostraron una fuerte variación mensual (Fig. 69a). Estos fueron máximos en agosto y disminuyeron bruscamente en septiembre. La temperatura varió de acuerdo al fotoperíodo y fue máxima en octubre y mínima en junio (Fig. 69b y tabla 15).

4.6.4. Fenología reproductiva y fecundidad

Del total de ejemplares analizados sólo el 77% fueron fértiles (Fig. 70a). Del total de los ejemplares colectados el 76% fueron tetrasporofitos y sólo el 1% correspondió a carposporofitos. No se hallaron gametofitos masculinos en estado fértil. Debido a la baja frecuencia de carposporofitos y a la ausencia de los gametofitos masculinos fértiles en las muestras, no se estimó la fecundidad de estos estadios.

Porcentaje mensual de ejemplares fértiles: fue mayor en septiembre (90%) y similar en los demás meses, sin embargo las diferencias mensuales no fueron significativas (*ver anexo*) (Tabla 16). La proporción F: V fue igual para todos los meses, excepto para septiembre cuando fue máxima (Fig. 70b).

Rámulas fértiles por rama lateral: el total cuantificado durante todo el período fue de 9319 (tabla 16). El número de rámulas fértiles por rama lateral relativo al total de ejemplares fértiles así como el promedio, fue máximo en junio y mínimo en octubre (*ver anexo*). El número máximo de rámulas fértiles hallada por rama lateral fue de 24 (Fig. 71).

Frecuencia de rámulas fértiles por rama lateral: la mayoría de los talos presentaron entre una y cinco rámulas fértiles por rama lateral (90%) (Fig. 72a). La máxima frecuencia fue de una rámula fértil por rama lateral, lo cual se dio en todos los meses (Fig. 72b). En septiembre y octubre, la mayor frecuencia fue de una rámula fértil, mientras que junio, julio y agosto presentaron mayores frecuencias de dos y tres rámulas fértiles.

Tetrasporangios por r mula f rtil: el n mero vari  entre 1 y 13. El ajuste de los datos a los modelos Poisson fue significativo (*ver anexo*). El modelo m nimo adecuado hall  diferencias significativas en el n mero de tetrasporangios por r mula f rtil entre los meses, siendo similar en los distintos meses y menor octubre ($\chi^2= 6650,2$; g.l.=4; $p<<0,01$) (Fig. 73a).

Frecuencia de tetrasporangios por r mula f rtil: la m xima frecuencia fue de un tetrasporangio por r mula f rtil (Fig. 73b). La mayor a de las r mulas f rtiles presentaron entre uno y cinco tetrasporangios (el 94%). Sin embargo esta tendencia fue diferente en los distintos meses (Fig. 73c). En el mes de agosto se dieron las mayores frecuencias y en el mes de octubre las menores, mientras que los dem s meses presentaron frecuencias similares (*ver anexo*).

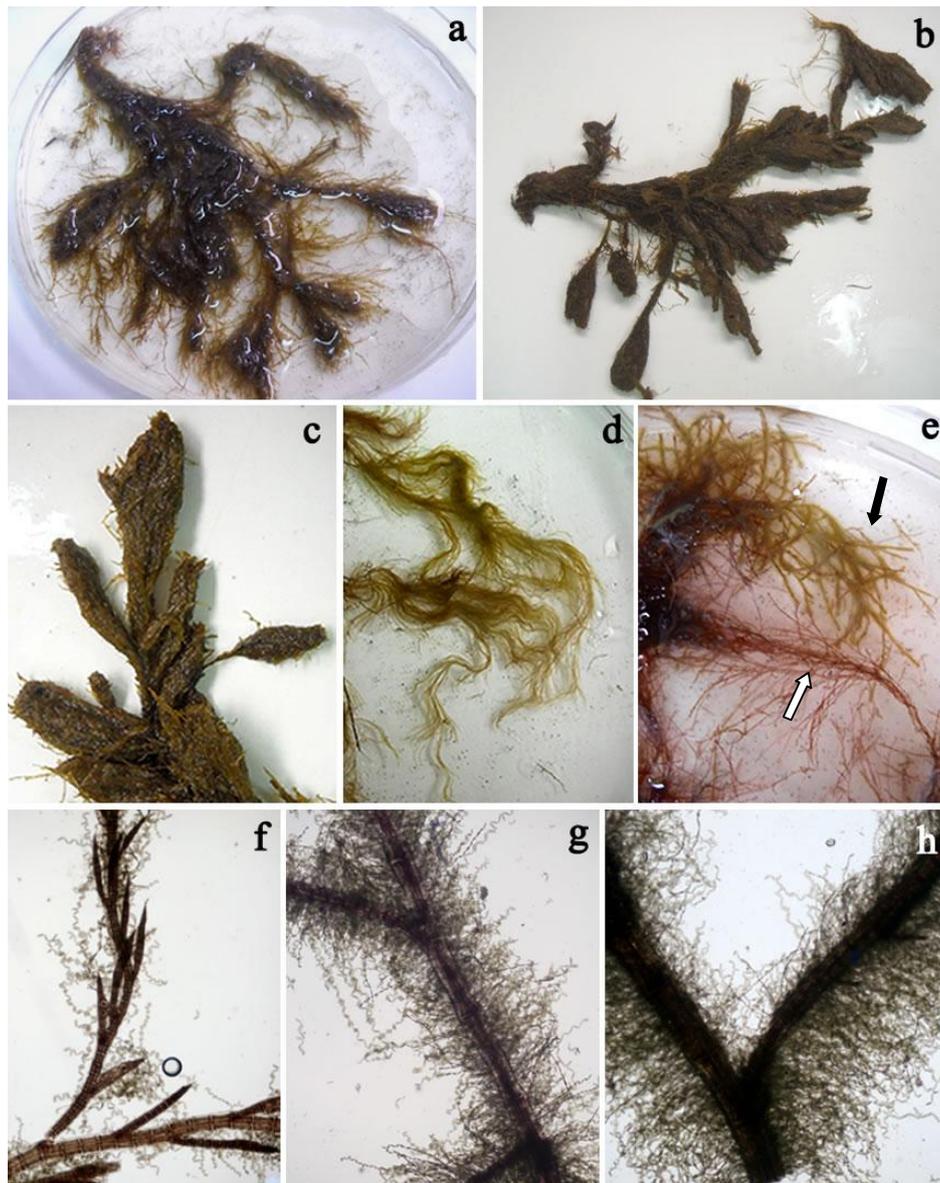


Figura 58. Fenología de la especie dominante: *Polysiphonia morrowii*. Aspecto de los talos colectados en septiembre y octubre. **a-b:** Talos con aglomeraciones de sedimento; **c:** detalle de las aglomeraciones de sedimento con filamentos enredados; **d:** talo con pigmentación amarronada; **e:** comparación entre talos con epífitos (flecha negra) y sin epífitos (flecha blanca); **f:** talo epifitado por diatomeas; **g y h:** detalle de los filamentos epifitados por diatomeas.

	Largo (mm)	Grosor (mm)	Diámetro talo postrado (cm)	L/D	G/D	PH (g)	PS (g)	PS/PH
Promedio	140,8	37,66	1,39	185,5	43,3	6,66	1,27	0,21
Mediana	130	35	1,1	142,9	34,5	3,34	0,6	0,2
Min	28	5	0,2	20	2,22	0,03	0,01	0,12
Máx	530	138	6,6	1050	350	77,45	11,46	0,52

Tabla 12. Fenología de la especie dominante: *Polysiphonia morrowii*. Resumen de las variables morfométricas de los talos.

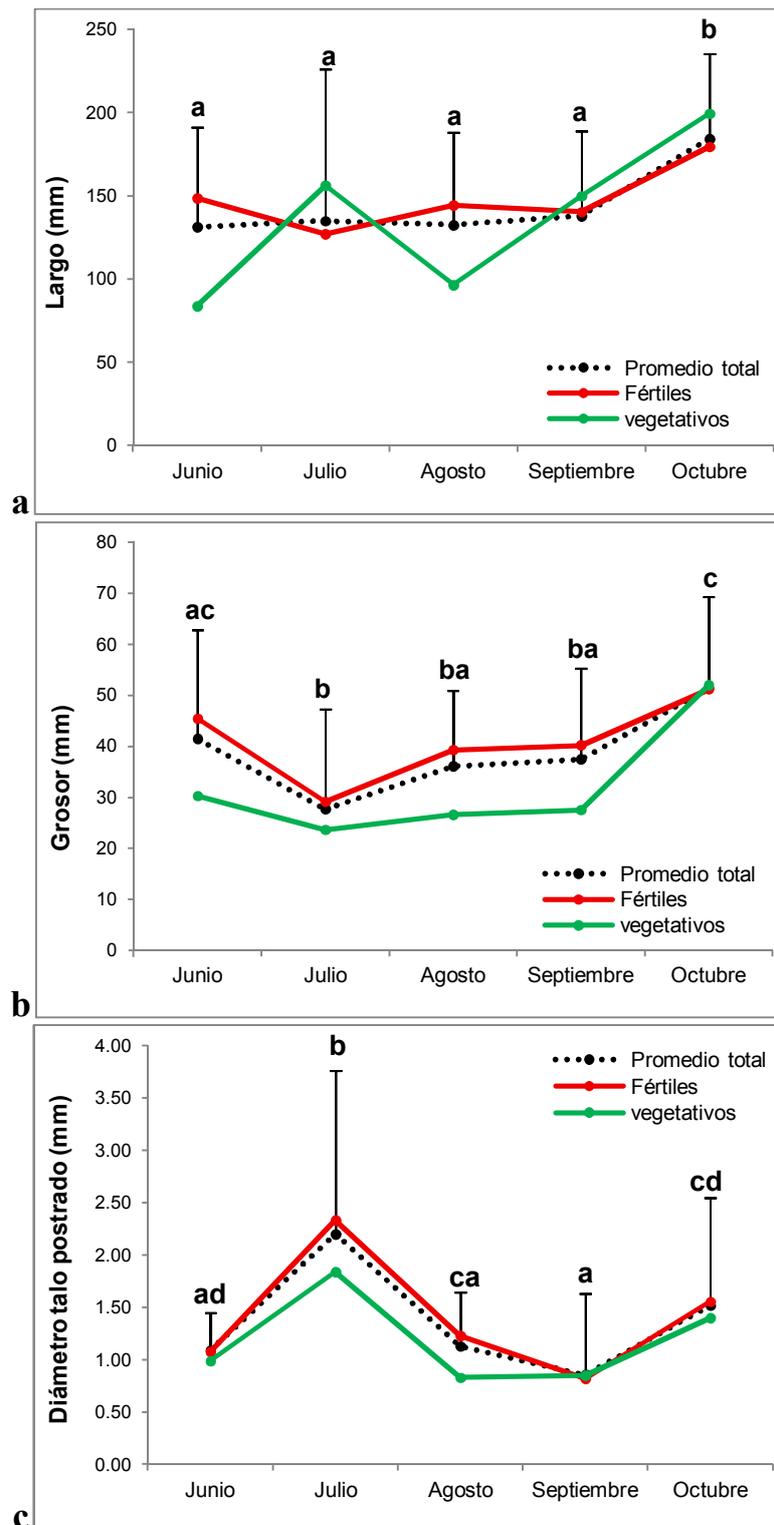


Figura 59. Fenología de la especie dominante: *Polysiphonia morrowii*. Variación mensual de las variables morfométricas. **a:** largo promedio; **b:** grosor promedio; **c:** diámetro del talo postrado promedio. Las letras indican las diferencias mínimas significativas (DMS) de Fisher.

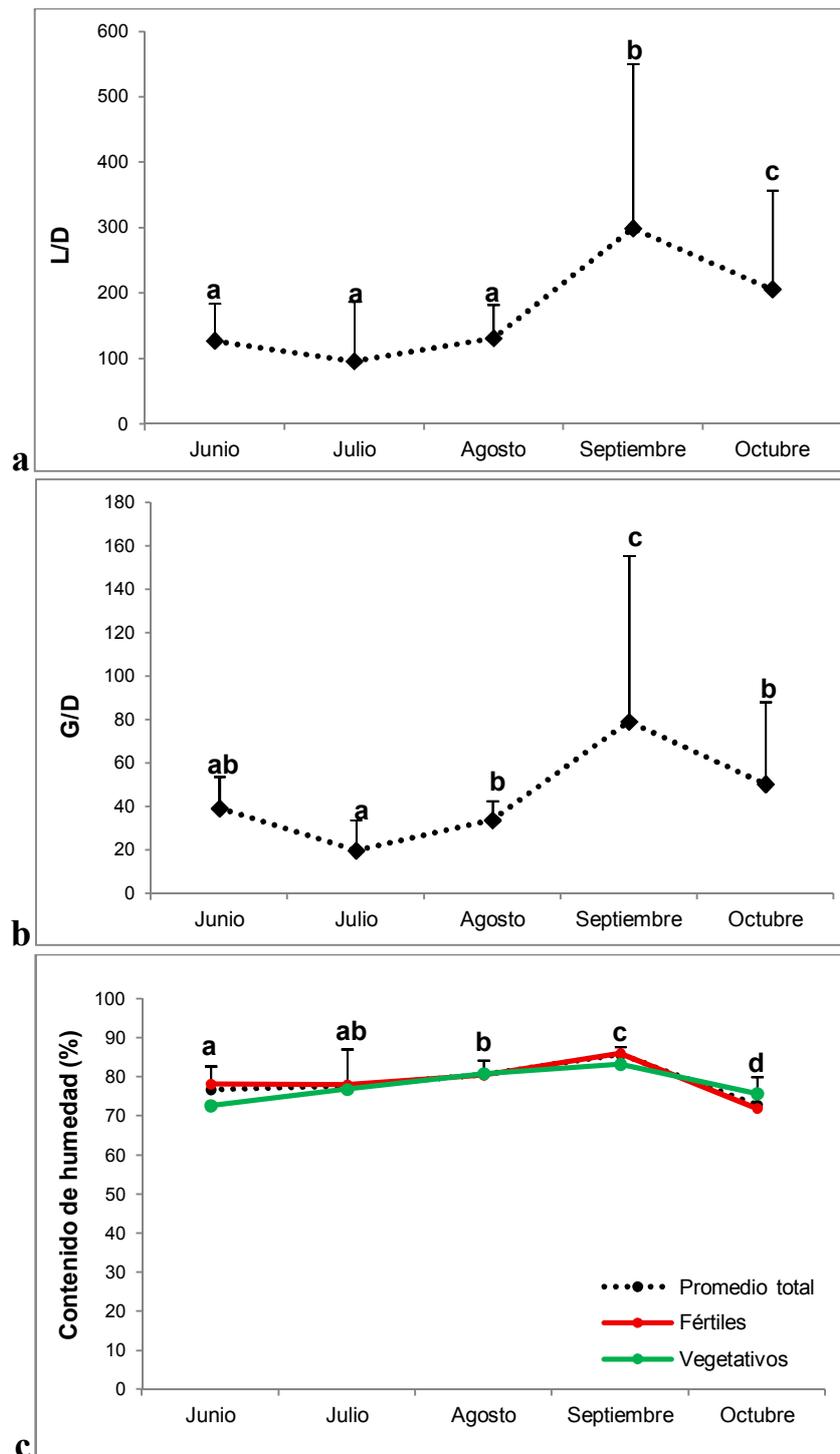


Figura 60. Fenología de la especie dominante: *Polysiphonia morrowii*. Variación mensual de las variables morfométricas. **a:** relación largo/diámetro postrado promedio (L/D); **b:** relación grosor/diámetro postrado promedio (G/D); **c:** contenido de humedad promedio. Las letras indican las diferencias mínimas significativas (DMS) de Fisher.

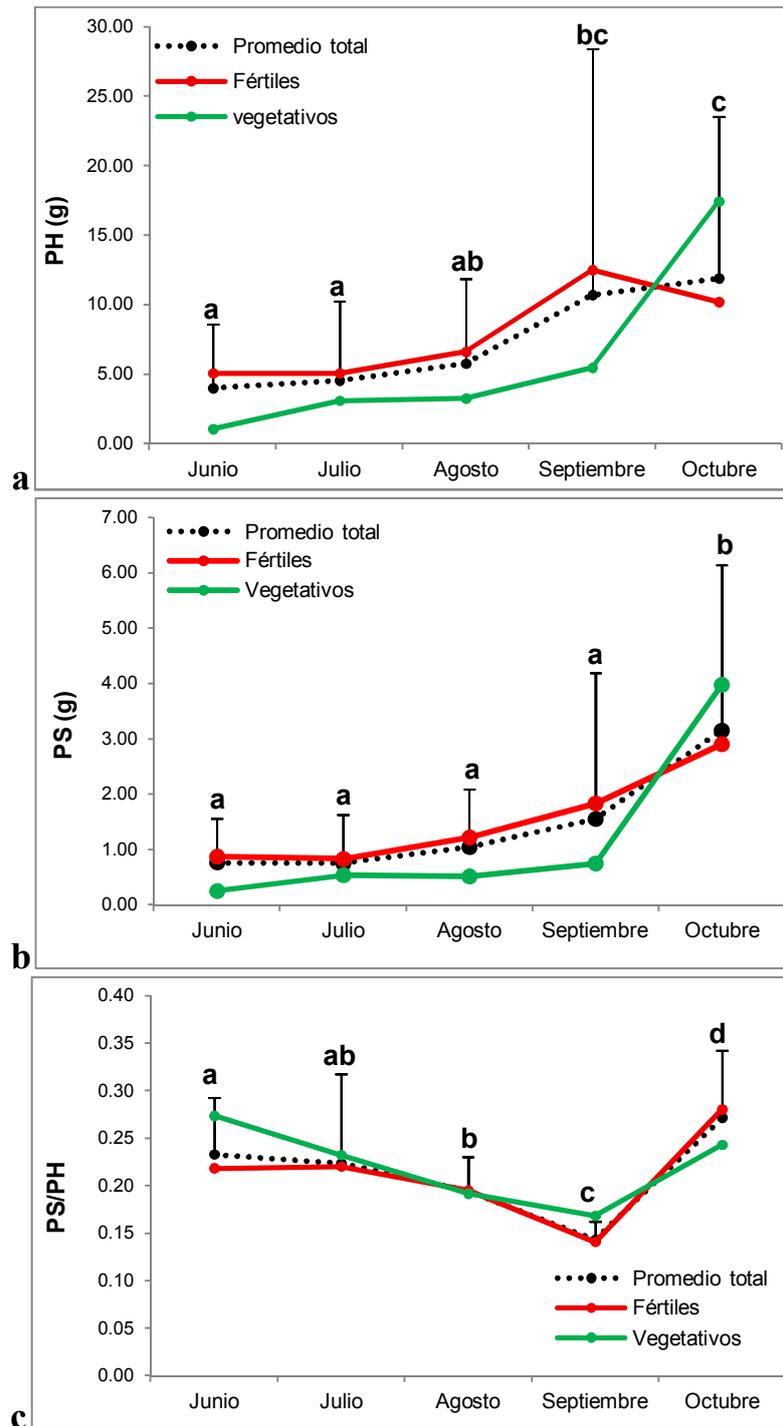


Figura 61. Fenología de la especie dominante: *Polysiphonia morrowii*. Variación mensual de las variables morfométricas. **a:** peso húmedo promedio (PH); **b:** peso seco promedio (PS); **c:** relación peso seco/peso húmedo promedio (PS/PH). Las letras indican las diferencias mínimas significativas (DMS) de Fisher.

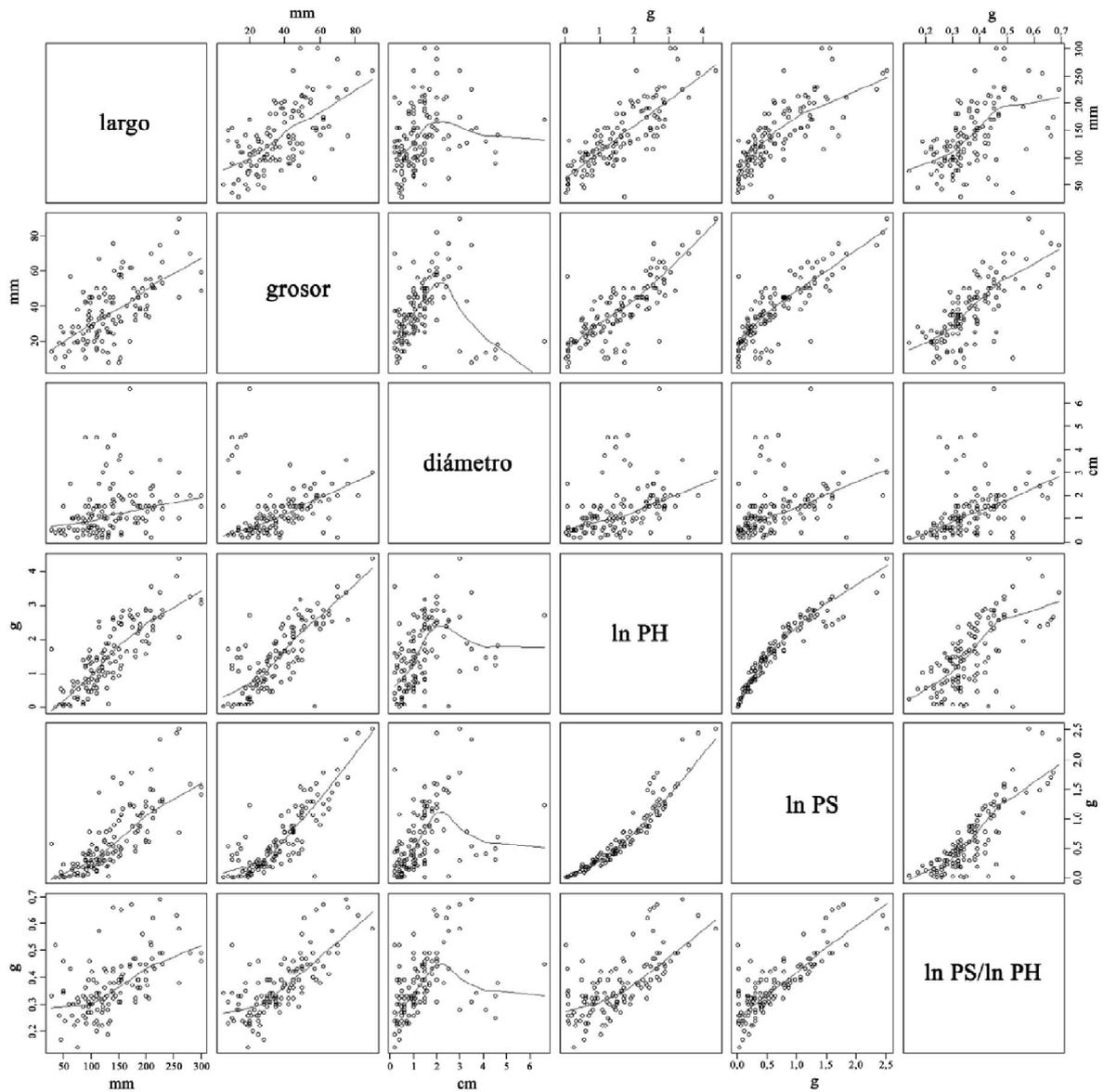


Figura 62. Fenología de la especie dominante: *Polysiphonia morrowii*. Gráficos de dispersión $x\sim y$ de los distintos pares de variables morfométricas.

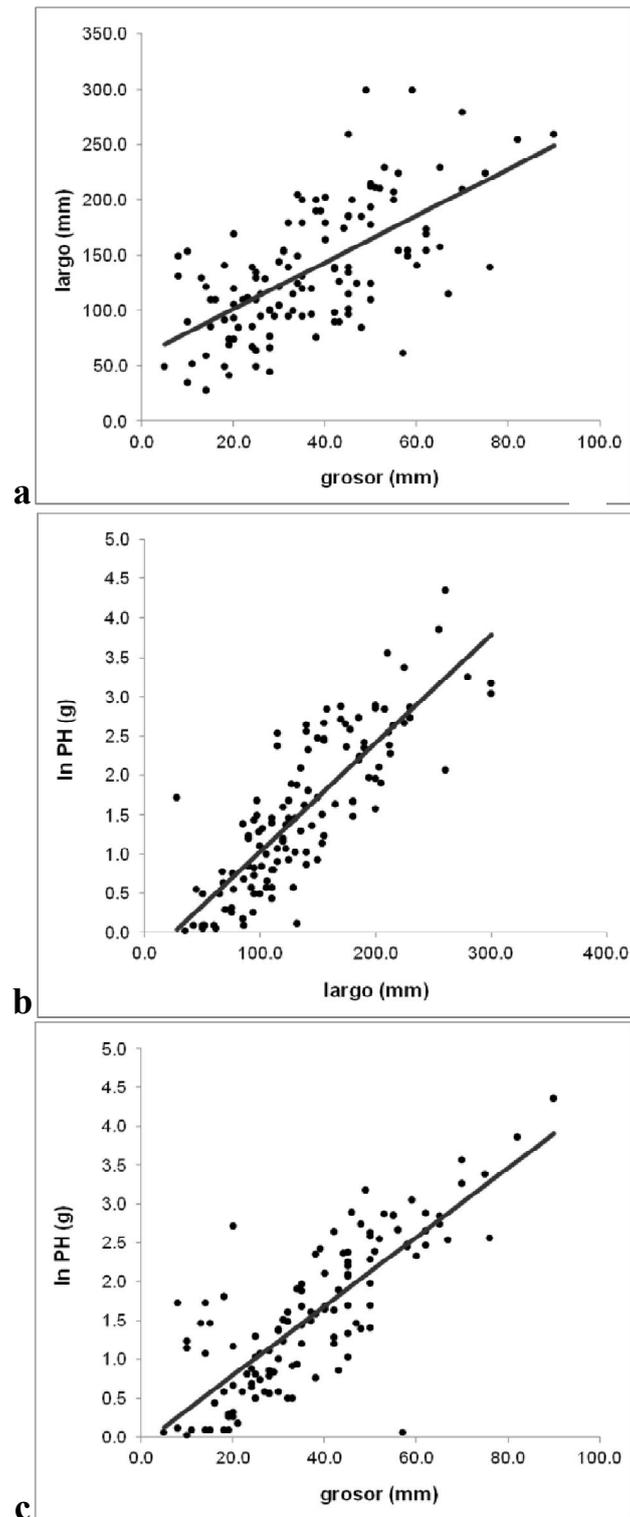


Figura 63. Fenología de la especie dominante: *Polysiphonia morrowii*. Regresiones simples entre las variables morfométricas. **a:** largo y grosor; **b:** lnPH y largo; **c:** lnPH y grosor.

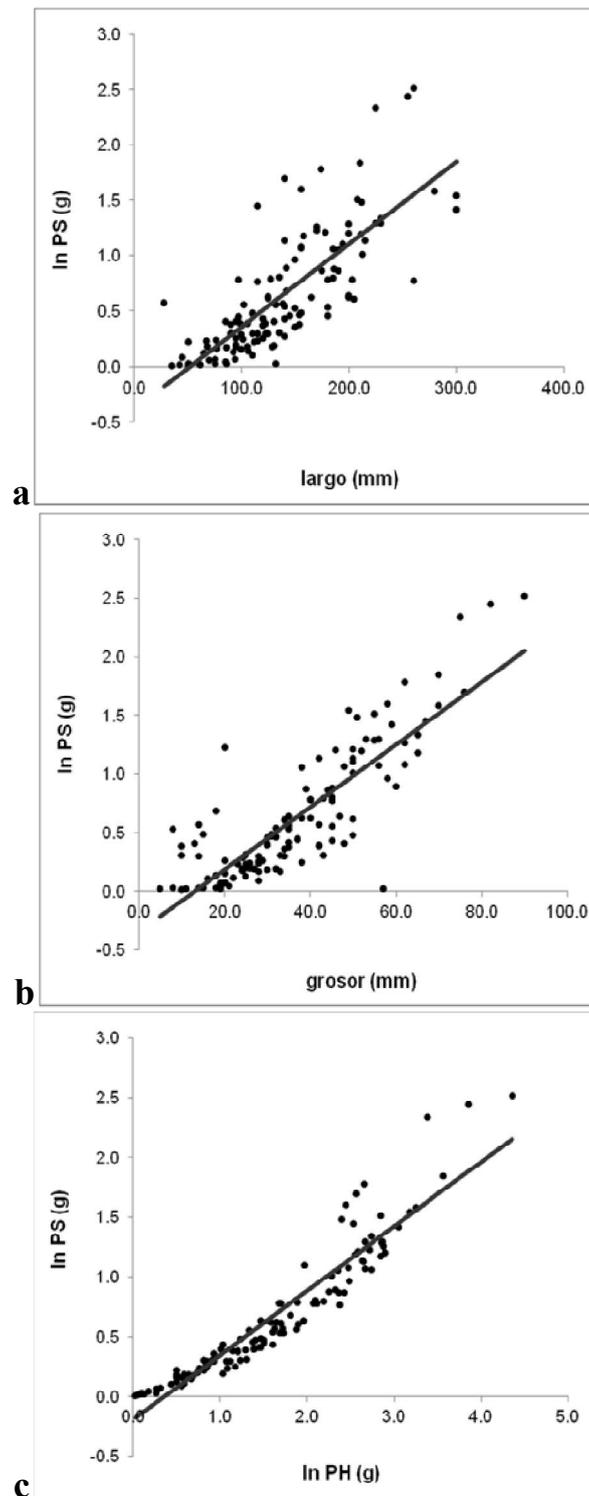


Figura 64. Fenología de la especie dominante: *Polysiphonia morrowii*. Regresiones simples entre las variables morfométricas. **a:** lnPS y largo; **b:** lnPS y grosor; **c:** lnPS y lnPH.

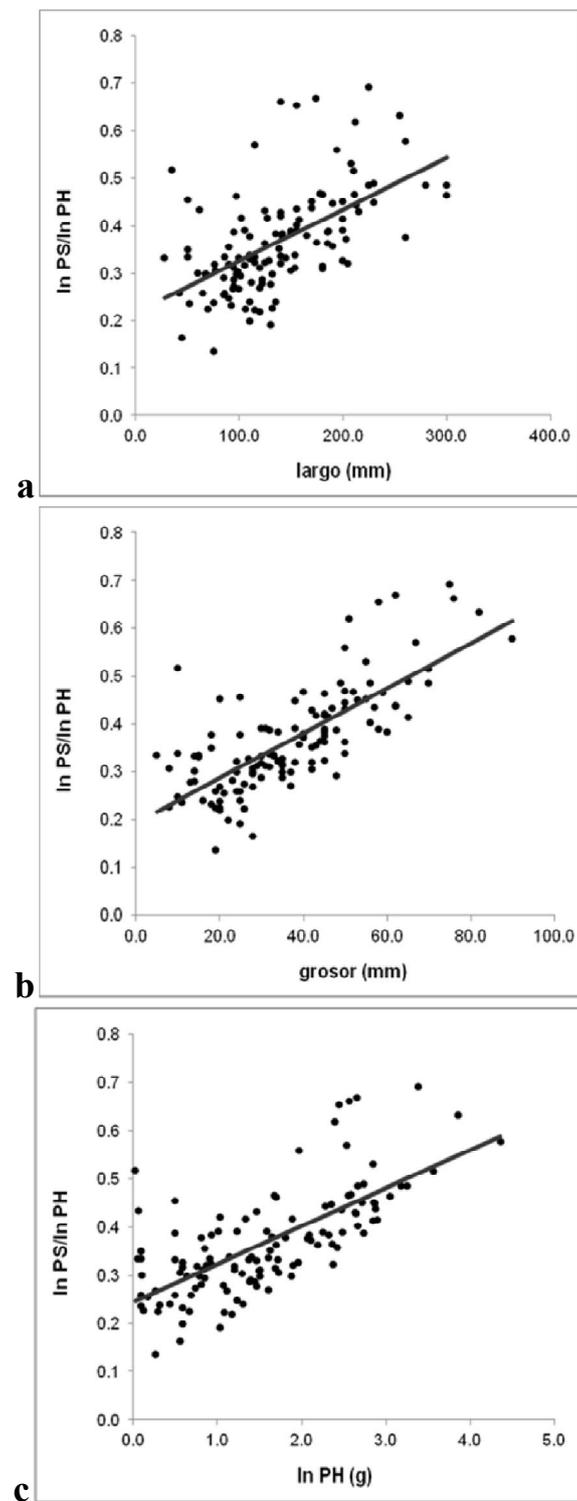


Figura 65. Fenología de la especie dominante: *Polysiphonia morrowii*. Regresiones simples entre las variables morfométricas. **a:** $\ln PS/\ln PH$ y largo; **b:** $\ln PS/\ln PH$ y grosor; **c:** $\ln PS/\ln PH$ y $\ln PH$.

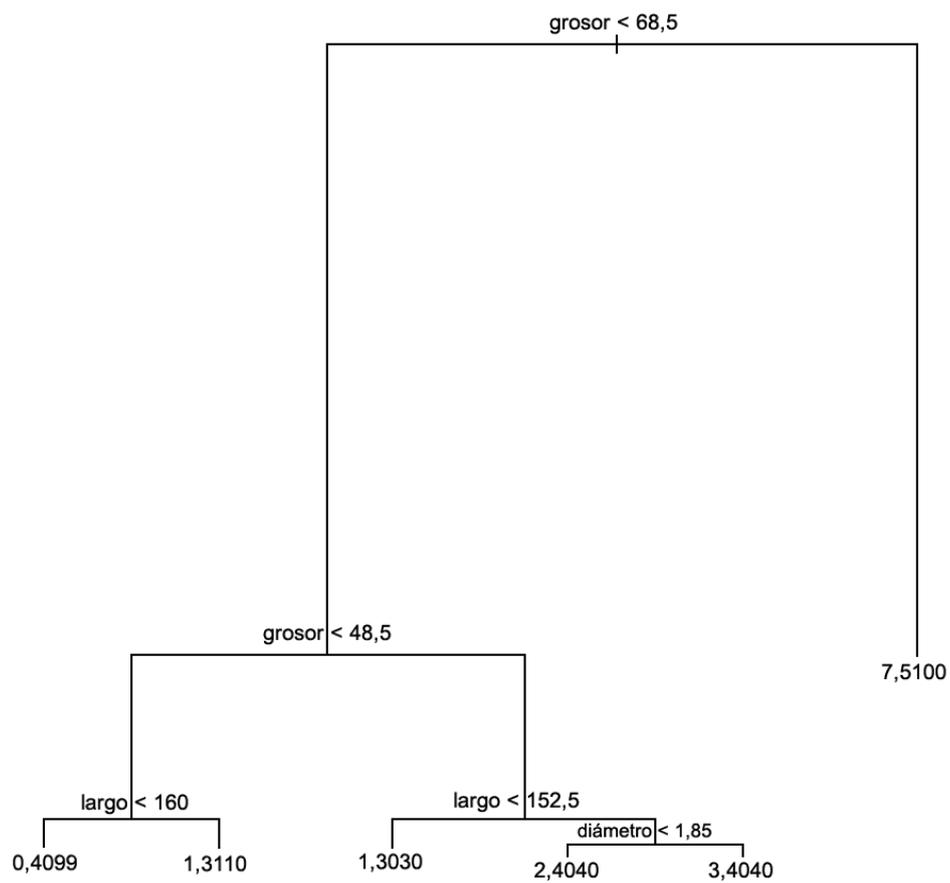


Figura 66. Fenología de la especie dominante: *Polysiphonia morrowii*. Modelo de árbol para explicar la relación entre las variables explicatorias grosor, largo y diámetro postrado con la variable respuesta lnPS.

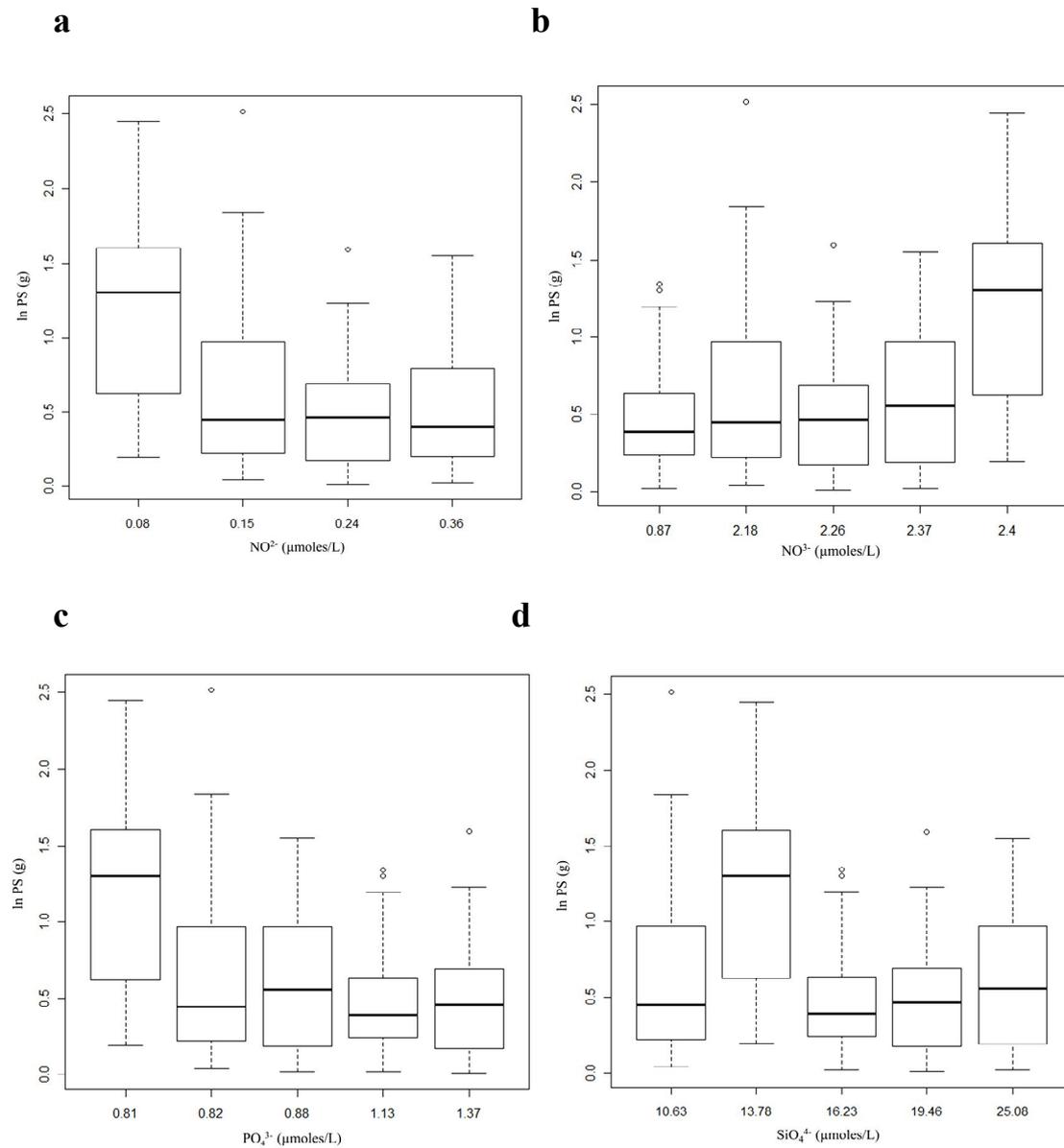


Figura 67. Fenología de la especie dominante: *Polysiphonia morrowii*. Relación entre las variables morfométricas y los parámetros abióticos. Gráficos de tipo *boxplot* para el ln del PS en función de la concentración de nutrientes en el agua. **a:** nitritos; **b:** nitratos; **c:** fosfatos; **d:** silicatos. La línea horizontal representa la mediana, las cajas representan los cuartiles, y las líneas punteadas los desvíos estándar. Los círculos blancos representan valores *outliers*.

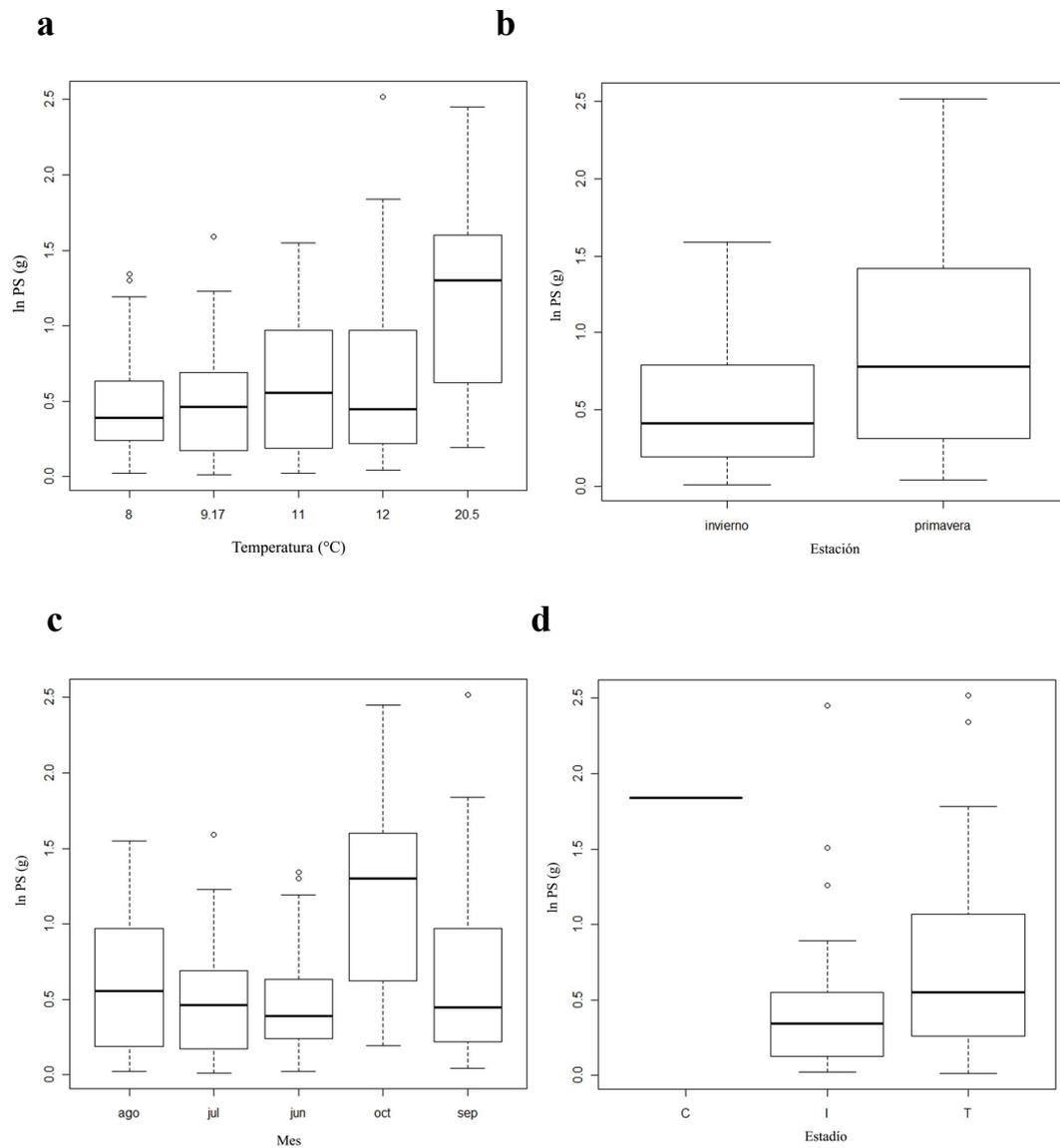


Figura 68. Fenología de la especie dominante: *Polysiphonia morrowii*. Relación entre las variables morfométricas y los parámetros abióticos. Gráficos de tipo *boxplot* para el ln del PS en función de diferentes variables. **a:** temperatura; **b:** estación del año; **c:** mes; **d:** estadio del ciclo de vida. La línea horizontal representa la mediana, las cajas representan los cuartiles, y las líneas punteadas los desvíos estándar. Los círculos blancos representan valores *outliers*.

	Nitrito ($\mu\text{moles/L}$)	Nitrato ($\mu\text{moles/L}$)	Fosfato ($\mu\text{moles/L}$)	Silicato ($\mu\text{moles/L}$)
junio	0,36	0,87	1,13	16,23
julio	0,24	2,26	1,37	19,46
agosto	0,36	2,37	0,88	25,08
septiembre	0,15	2,18	0,82	10,63
octubre	0,08	2,40	0,81	13,78

Tabla 14. Fenología de la especie dominante: *Polysiphonia morrowii*. Resumen de la concentración de nutrientes en el agua.

Fecha de colecta	Horario de la bajamar	Altura de bajamar (m)	Duración de incidencia solar	Temperatura del agua ($^{\circ}\text{C}$)
21/06/2010	17:30	0,5	9 hs 16 m	8
19/07/2010	16:10	0,3	9 hs 39 m	9,17
15/08/2010	2:05	0,2	10 hs 33 m	11
13/09/2010	1:40	0,1	11hs 45 m	12
11/10/2010	12:30	0	13 hs 1 m	20,5

Tabla 15. Fenología de la especie dominante: *Polysiphonia morrowii*. Resumen de algunos parámetros oceanográficos y ambientales durante las colectas de los talos.

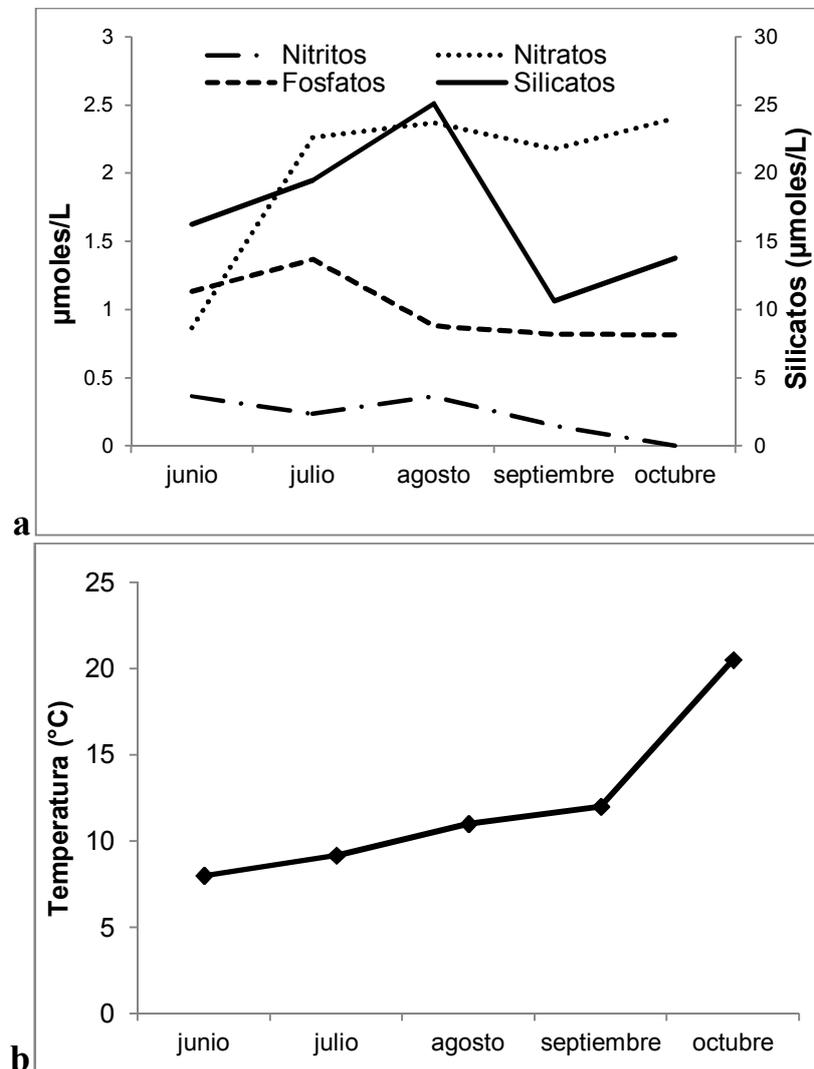


Figura 69. Fenología de la especie dominante: *Polysiphonia morrowii*. Variación mensual de la concentración de nutrientes (a) y de la temperatura en el agua (b) durante las colectas de los talos.

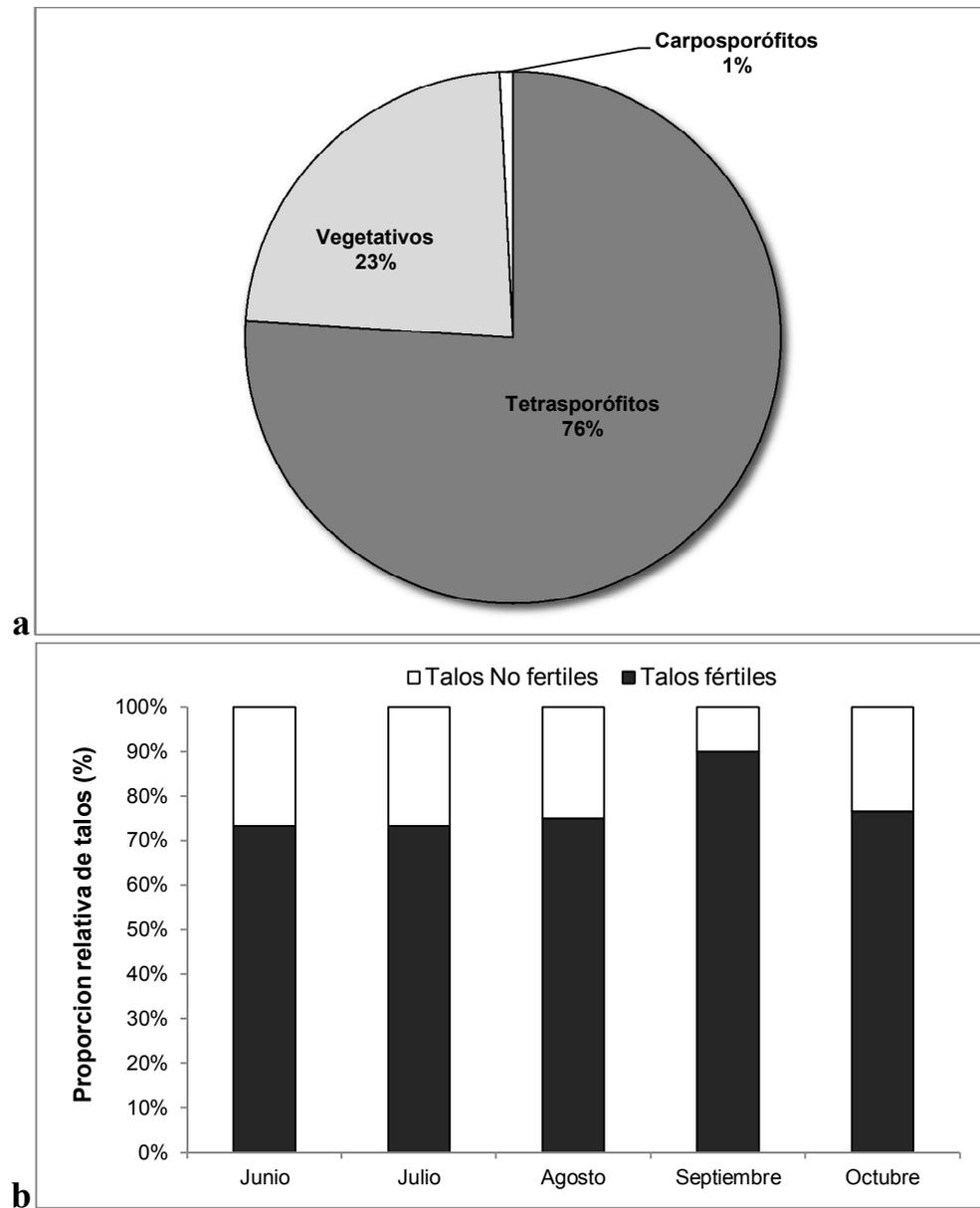


Figura 70. Fenología de la especie dominante: *Polysiphonia morrowii*. Fenología reproductiva y fecundidad. **a:** Proporción de estadios fenológicos en el total de talos analizados; **b:** porcentaje mensual de talos fértiles y talos no fértiles (vegetativos).

Mes	N° total de talos	N° talos fértiles	Talos fértiles (%)	F:V	N° total r�mulas fértiles	N° relativo r�mulas fértiles	N° r�mulas fértiles promedio
Junio	30	22	73,3	3:1	3281	149,14	2,96
Julio	30	22	73,3	3:1	2199	99,95	1,81
Agosto	28	21	75,0	3:1	1632	77,71	1,63
Septiembre	20	18	90,0	9:1	1914	106,33	1,74
Octubre	17	13	76,5	3:1	293	22,54	0,95

Tabla 16. Fenolog a de la especie dominante: *Polysiphonia morrowii*. Fenolog a reproductiva y fecundidad. Resumen de la proporci n de talos f rtiles y vegetativos (F: V) y de las r mulas f rtiles hallados en cada mes.

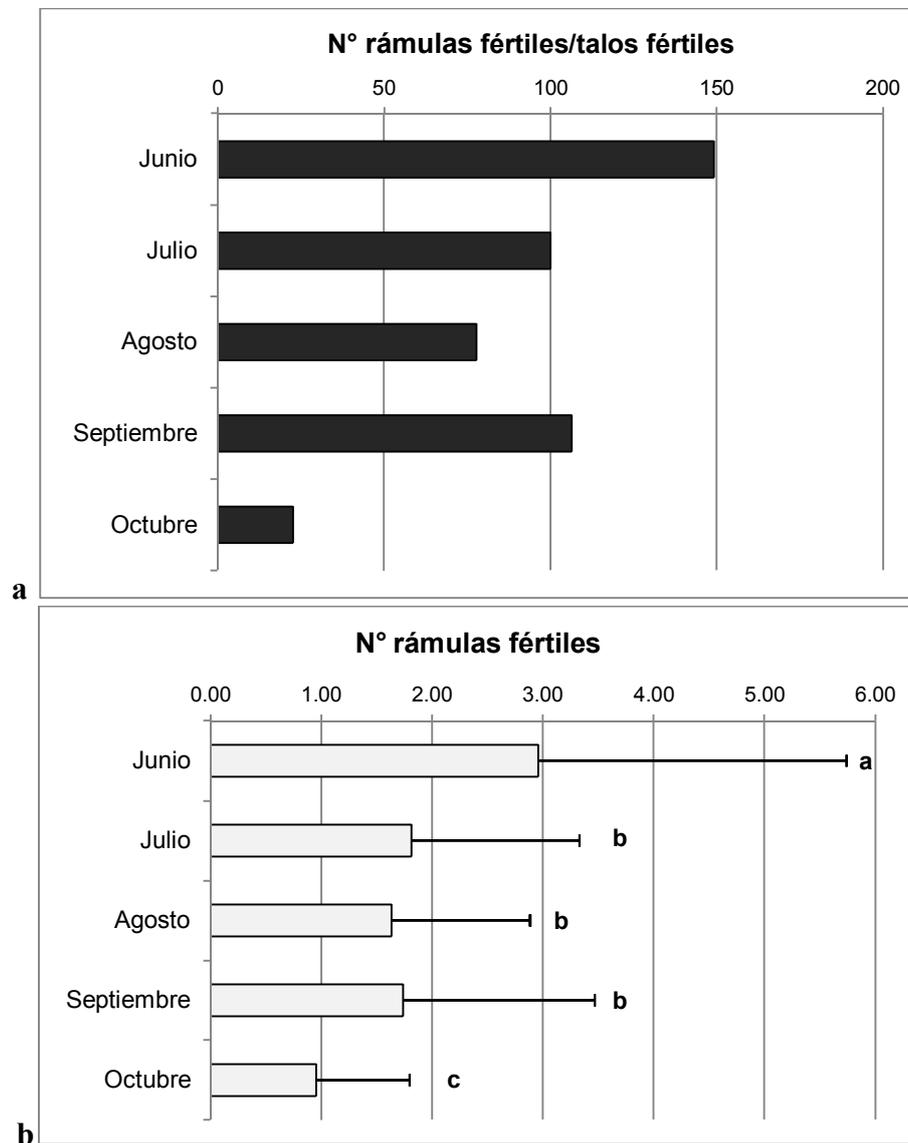


Figura 71. Fenolog a de la especie dominante: *Polysiphonia morrowii*. Fenolog a reproductiva y fecundidad. **a:** N mero total de r mulas f rtils relativo al total de talos f rtils de cada mes halladas en cada mes analizado; **b:** n mero promedio de r mulas f rtils en cada mes analizado. Las letras al final de las barras denotan las diferencias significativas de Tukey entre los distintos meses, letras iguales indican que no hubo diferencias significativas, mientras que letras diferentes indican que hubo diferencias significativas entre ese par de meses.

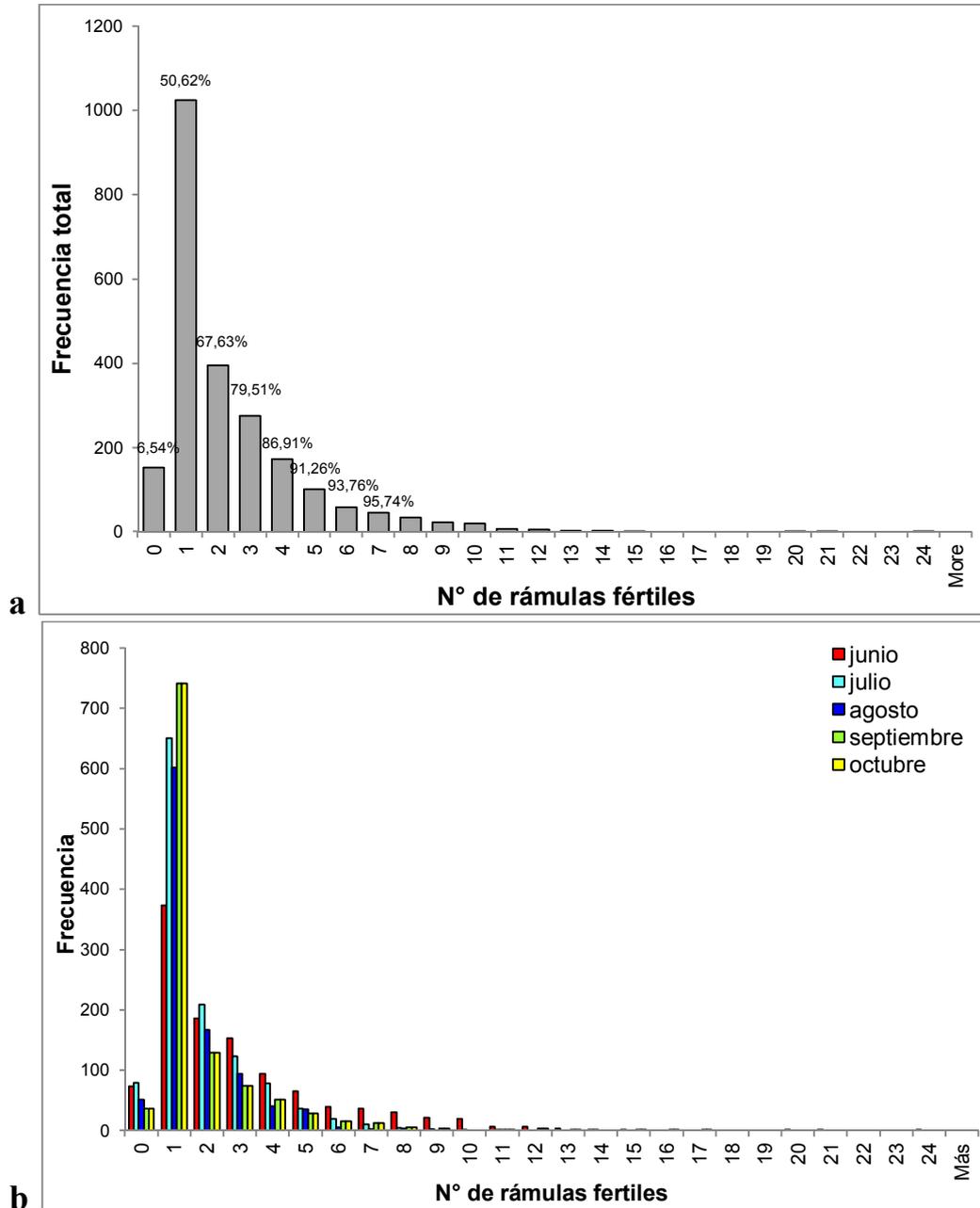


Figura 72. Fenolog a de la especie dominante: *Polysiphonia morrowii*. Fenolog a reproductiva y fecundidad. **a:** Histograma de frecuencias total del n mero r mulas f rtils por rama lateral; **b:** histograma de frecuencias mensuales del n mero r mulas f rtils por rama lateral.

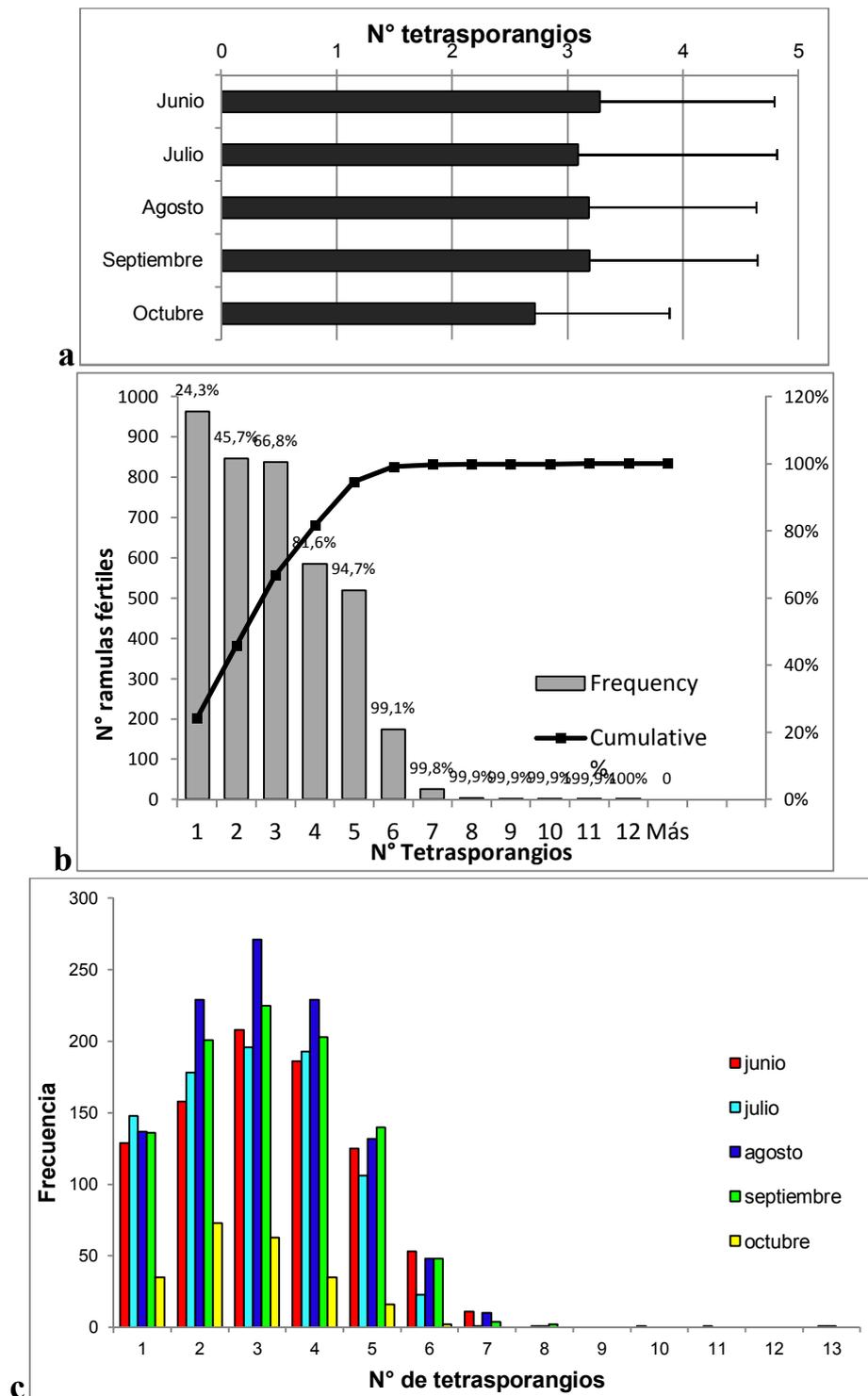


Figura 73. Fenología de la especie dominante: *Polysiphonia morrowii*. Fenología reproductiva y fecundidad. **a:** Número promedio de tetrasporangios por rámara fértil en cada mes analizado; **b:** histograma de frecuencias del número de tetrasporangios por rámara fértil en total; **c:** histograma de frecuencias mensual del número de tetrasporangios por rámara fértil.

5. Crecimiento de especies agarófitas en cultivo *in vitro*

5.1. Crecimiento de *Gelidium crinale*

5.1.1. Desarrollo de los cultivos

Los explantes de *Gelidium crinale* crecieron en cultivo *in vitro* incrementando su tamaño durante la mayor parte del ensayo y desarrollando numerosas ramas (Fig. 74). A medida que avanzó el cultivo, algunos explantes perdieron su pigmentación inicial y se tornaron blanquecinos (Fig. 75 b-e). El 29% de los explantes estuvo epifitado, principalmente por bacterias, especies de Chlorophyta microscópicas y algunas especies macroscópicas de Ectocarpales, Cladophorales y Ulvales (Fig. 75 e-j).

5.1.2. Largo y ancho de los explantes

Tanto el largo como el ancho de los explantes aumentaron a medida que progresó el cultivo y aunque ambas variables de tamaño exhibieron un patrón, presentaron alta variabilidad (Fig. 76). Hubo diferencias significativas en el largo y ancho de explante entre las distintas etapas de medición ($F=3,90$; g.l.=8; $p<<0,01$) y ($F=3,79$; g.l.=7; $p<0,01$), respectivamente (*ver anexo*).

El largo promedio se incrementó desde el inicio hasta la 4ta. semana, luego de la cual se mantuvo constante durante dos semanas y disminuyó hacia el final del experimento. La ecuación potencial de la línea de tendencia que ajustó a la curva de crecimiento fue la siguiente ($R^2=0,6$):

$$y = 2,2293x^{0,3023}$$

El largo máximo alcanzado por los explantes fue de 11,25 mm en la última semana de cultivo, mientras que el largo promedio máximo fue de 4,69 mm alcanzado en la 6ta semana.

El ancho promedio se mantuvo relativamente constante durante las primeras tres semanas de cultivo, luego aumentó hasta alcanzar un máximo en la sexta semana y se mantuvo relativamente constante hasta el final. La ecuación lineal de la línea de tendencia que ajustó a la curva de crecimiento fue la siguiente ($R^2=0,73$):

$$y = 0,0153x + 0,2158$$

El ancho máximo alcanzado por los explantes fue de 0,91 mm en la última semana de cultivo, mientras que el ancho promedio máximo fue de 0,35 mm en la 6ta semana.

5.1.3. Tasas de crecimiento relativas de los explantes

Se hallaron diferencias significativas en la RGR promedio medida en largo y en ancho entre las distintas etapas de medición ($F=15,96$; g.l.=7; $p \ll 0,01$) y ($F=3,22$; g.l.=6; $p \ll 0,01$), respectivamente (*ver anexo*).

La RGR calculada en función del largo fue alta durante las primeras semanas de cultivo y disminuyó escalonadamente hacia el final del mismo (Fig. 77a). La RGR en largo fue máxima en la 1ra semana de cultivo y descendió bruscamente hacia la 2da semana. A partir de los 35 días de cultivo se volvió negativa hasta el final del ensayo. La ecuación logarítmica de la línea de tendencia que ajustó a la curva de crecimiento fue la siguiente ($R^2=0,88$):

$$y = -3,568 \ln(x) + 5,5033$$

La RGR calculada en función del ancho presentó mucha más variabilidad y las curvas de tendencia no ajustaron significativamente (Fig. 77b). La RGR fue máxima en la tercera y quinta semana.

Los valores máximos de RGR alcanzados para las variables largo y ancho fueron 11,81% y 19,30% respectivamente.

Durante el ensayo de cultivo se registraron RGR iguales a cero y RGR negativas, tanto para el largo como el ancho de explante. El mayor porcentaje de explantes con RGR_{largo} iguales a cero ocurrió al finalizar el cultivo, mientras que el mayor porcentaje de explantes con RGR_{largo} negativas ocurrió en la anteúltima semana (~50%) (Fig. 78a y c). El mayor porcentaje de explantes con RGR_{ancho} iguales a cero ocurrió en la anteúltima semana de cultivo, mientras que el mayor porcentaje de explantes con RGR_{ancho} negativas ocurrió durante la última semana de cultivo (Fig. 78b y d).

5.1.4. Proliferación de ramas

La proliferación de ramas fue muy abundante en todos los explantes y comenzó a partir de la primera semana de cultivo. Las primeras ramas se localizaron tanto en las regiones apicales, como basales y laterales del explante. Se desarrollaron cuatro tipos de ramas desde primarias hasta cuaternarias.

El número total de ramas cuantificadas a lo largo del ensayo fue de 2012, sin embargo la proliferación de ramas fue mayor (Tabla 17). La mayor frecuencia de ocurrencia fue de ramas primarias, seguida de ramas secundarias y por último de ramas terciarias (Fig. 79). Sólo se registró una rama de tipo cuaternaria en todo el período de cultivo.

El número promedio de ramas producidas por explante fue siempre mayor para las ramas primarias (Tabla 18). El máximo número de ramas promedio por explante fue de 16,26 para las ramas primarias en la anteúltima semana de cultivo. El número promedio de ramas producidas por explante siguió una tendencia exponencial, con un R^2 de 0,95 y la ecuación de la recta fue la siguiente (Fig. 80a):

$$y = 1,14e^{0,41x}$$

La producción total de ramas alcanzó su pico máximo durante las últimas dos semanas del cultivo (Fig. 80b). Durante la sexta semana la mayoría de los explantes alcanzó el 50% de producción de las ramas (Tabla 17). La producción de ramas de todos los tipos alcanzó un máximo durante la anteúltima semana excepto para las ramas terciarias que alcanzaron el máximo en la última semana (Tabla 17).

Durante el experimento algunas de las ramas producidas perdieron su pigmentación. El porcentaje de ramas despigmentadas fue incrementándose a lo largo del periodo de cultivo y el máximo fue alcanzado en la quinta semana luego de lo cual se mantuvo relativamente constante (Fig. 80c).

El porcentaje de ramas primarias fue disminuyendo a medida que se incrementó la producción de los demás tipos de ramas (Fig. 81). Las ramas secundarias aportaron un bajo porcentaje durante las primeras dos semanas pero mostraron un incremento importante de su producción a partir de la tercera semana y se mantuvieron relativamente abundantes durante el resto del periodo (Fig. 81). Las ramas terciarias comenzaron a aparecer a partir de la tercera semana y se mantuvieron en bajo porcentaje durante el resto del cultivo, alcanzando el valor máximo al final del cultivo (Fig. 81). Las ramas cuaternarias aparecieron durante la anteúltima semana (Fig. 81).

El incremento máximo en número de ramas promedio fue de ocho ramas en las primarias, de cinco ramas en las secundarias y de una rama en las terciarias (Tabla 19). El incremento en número de ramas siguió una tendencia lineal durante las primeras cinco semanas para las ramas primarias y secundarias, pero aumentó fuertemente durante la sexta semana, luego disminuyó hacia el final del experimento (Fig. 82).

5.1.5. Tasas de crecimiento relativas de las ramas

El largo de las ramas primarias presentó una tendencia lineal y la ecuación de la recta fue la siguiente ($R^2=0,97$) (Fig. 83a):

$$y = 0,40x + 0,04$$

La RGR de las ramas primarias fue alta en la semana de medición y mostró una tendencia a disminuir en las siguientes semanas, excepto por un aumento durante la quinta semana. La curva siguió una tendencia logarítmica, y la ecuación de la recta fue la siguiente (R^2 de 0,97) (Fig. 83b):

$$y = -5,26 \ln(x) + 9,29$$

La curva del largo de las ramas secundarias fue exponencial y la ecuación de la recta fue la siguiente ($R^2=0,97$) (Fig. 84a):

$$y = 0,44 e^{0,32 x}$$

La RGR de las ramas secundarias fue alta en la primera etapa en la que aparecieron y presentó una tendencia a disminuir en las siguientes semanas, excepto por los incrementos durante la tercera y la quinta etapa de medición. La curva siguió una tendencia lineal y la ecuación de la recta fue la siguiente ($R^2=0,86$) (Fig. 84b):

$$y = -1,37 x + 8,14$$

La curva del largo de las ramas terciarias fue exponencial, y la ecuación de la recta fue la siguiente ($R^2=0,94$) (Fig. 85a):

$$y = 0,17 e^{0,38x}$$

La RGR de las ramas terciarias fue alta durante la primera etapa en la que aparecieron, aumentó en la siguiente semana, y luego disminuyó hacia el final del experimento. La curva siguió una tendencia polinomial y la ecuación de la recta fue la siguiente ($R^2=0,98$) (Fig. 85b):

$$y = -2,69 x^2 + 10,75 x - 4,42$$

El largo promedio de las ramas mostró un aumento a lo largo de todo el experimento tanto en las ramas primarias, como secundarias y terciarias (Fig. 86a). Las ramas primarias y secundarias alcanzaron valores de largo similares y su crecimiento presentó una tendencia similar. El largo de las ramas terciarias por el contrario, fue siempre menor que el de las ramas primarias y secundarias, sin embargo, la tendencia de crecimiento fue similar al de las ramas primarias y secundarias.

En comparación con todas las RGR calculadas, las ramas primarias fueron las que presentaron la $RGR_{\text{máx}}$ más alta, y el largo de explante la más baja (Fig. 86b). Las RGR máximas alcanzadas por las ramas secundarias y terciarias fueron similares.

Las RGR de largo de explante, largo de ramas primarias y largo de ramas secundarias presentaron un comportamiento similar, con valores altos durante el inicio del experimento y disminuyendo hacia el final. Estas dos últimas presentaron además

valores muy similares. Por el contrario, el comportamiento de las RGR de las ramas terciarias fue diferente al de las primarias y secundarias, y tuvo casi siempre valores más bajos (Fig. 86c).

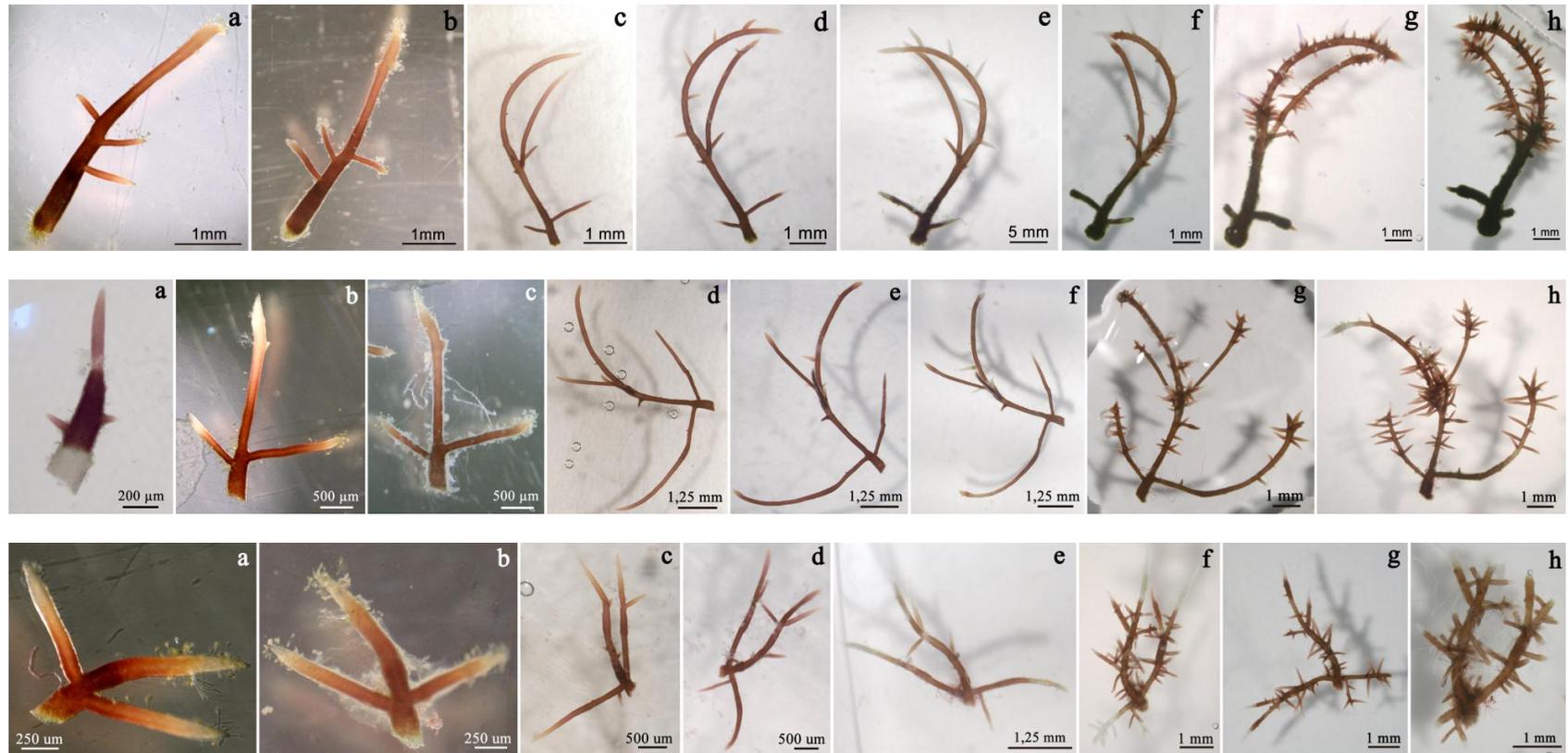


Figura 74. Crecimiento de *Gelidium crinale*. Aspecto de tres explantes en las sucesivas etapas de medición (a-h).



Figura 75. Crecimiento de *Gelidium crinale*. **a-b:** proliferación de ramas; **c-e:** despigmentación de algunos explantes; **e-f e i:** desarrollo de epifitos microscópicos; **g-h y j:** desarrollo de epifitos macroscópicos.

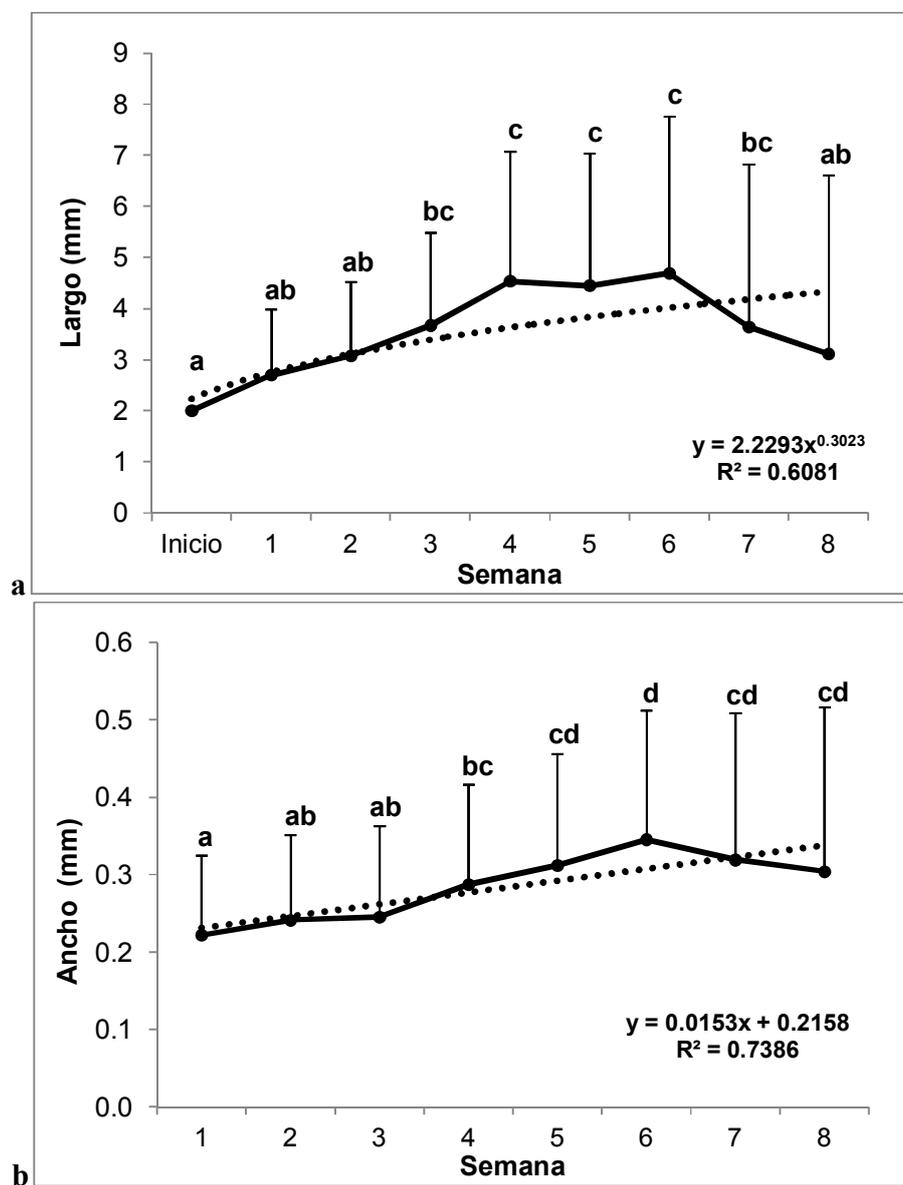


Figura 76. Crecimiento de *Gelidium crinale*. Largo (a) y ancho (b) promedios de los explantes (líneas sólidas) y curvas de tendencia (líneas punteada) en función de las etapas de medición. Las letras señalan las diferencias mínimas significativas de Fisher (DMS).

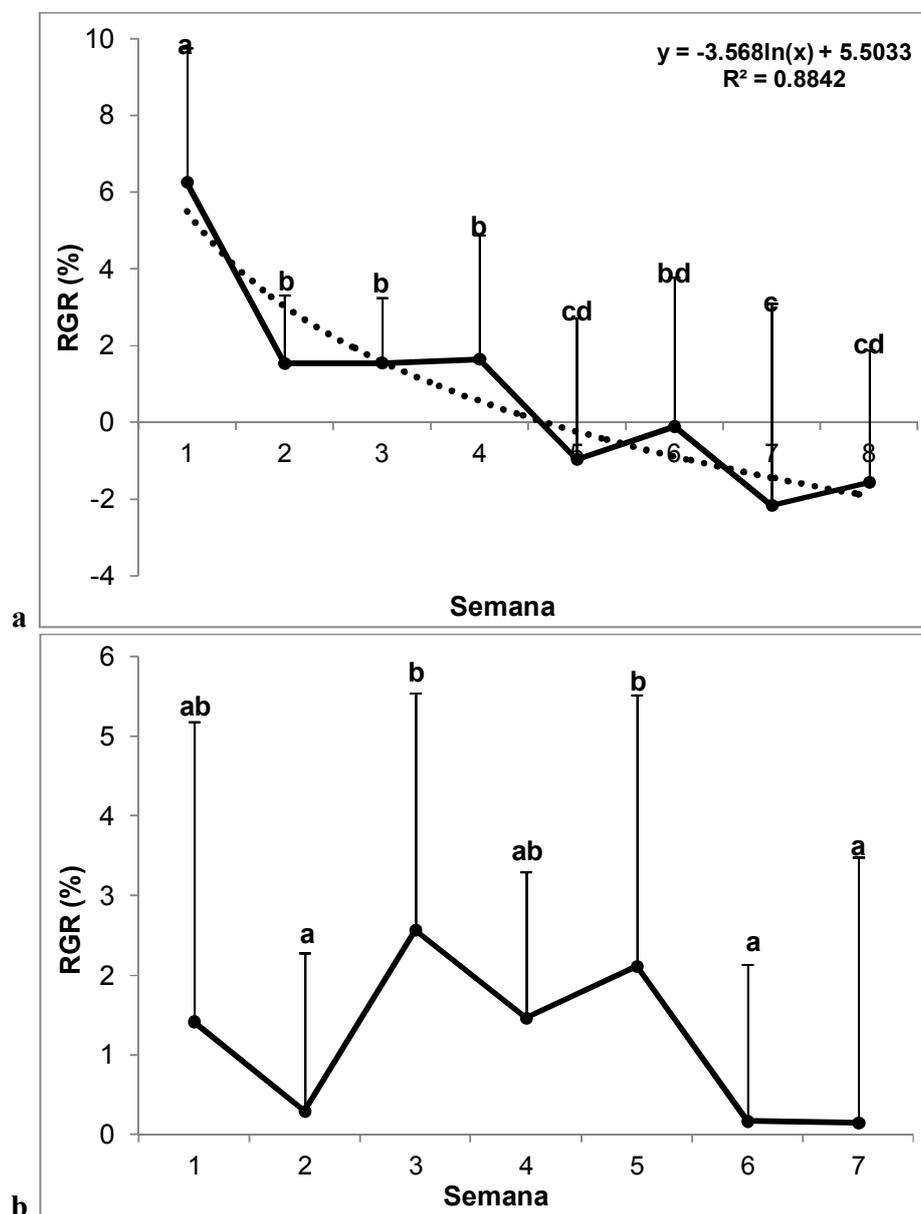


Figura 77. Crecimiento de *Gelidium crinale*. Tasa de crecimiento relativa promedio (RGR) (líneas sólidas) estimada a través de las variables largo (a) y ancho (b) y curva de tendencia (línea punteada) en función de las etapas de medición. Las letras señalan las diferencias mínimas significativas de Fisher (DMS).

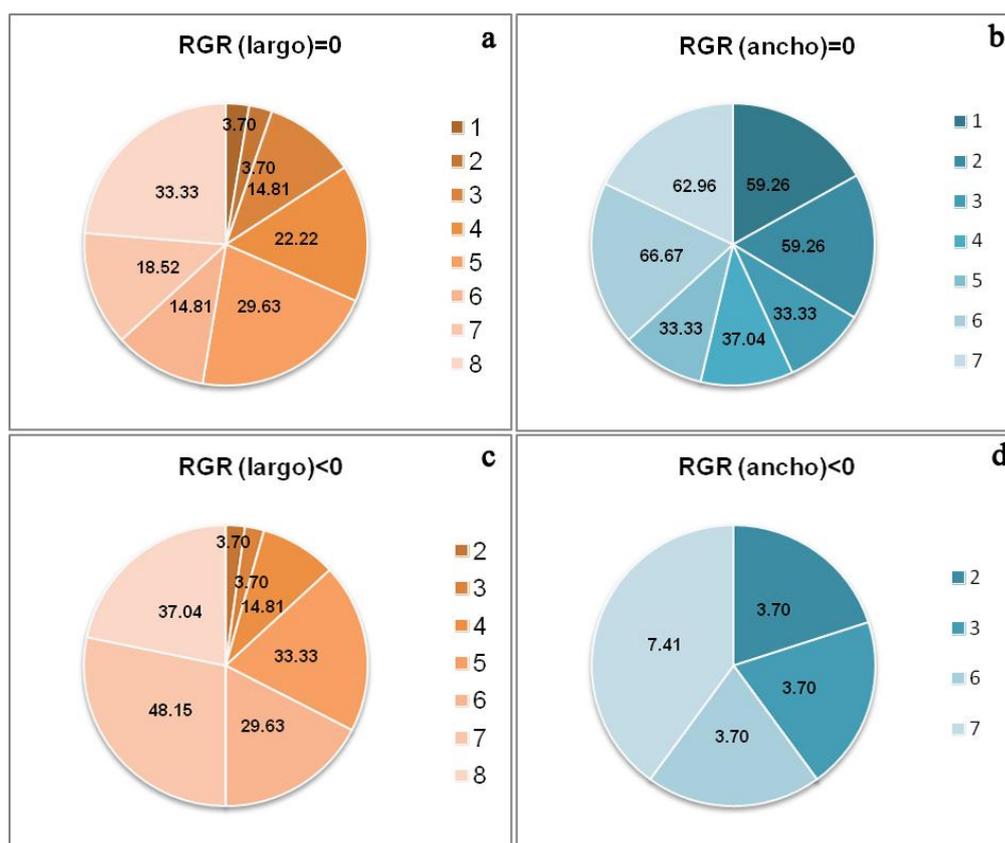


Figura 78. Crecimiento de *Gelidium crinale*. Porcentaje de explantes que presentaron RGR iguales a cero (a) y (b) y RGR negativas (c) y (d) en cada etapa de medición para las variables largo y ancho de explante.

Semana	N° ramas					
	Total	Primarias	Secundarias	Terciarias	Cuaternarias	Despigmentadas
Inicio	0	0	0	0	0	0
1	37	35	2	0	0	0
2	80	74	5	0	0	1
3	130	96	25	1	0	8
4	198	127	43	3	0	25
5	252	137	67	5	0	43
6	537	285	177	19	0	56
7	810	439	239	36	1	95
8	672	320	229	53	1	69

Tabla 17. Crecimiento de *Gelidium crinale*. Número total de ramas de cada tipo producidas en cada etapa de medición.

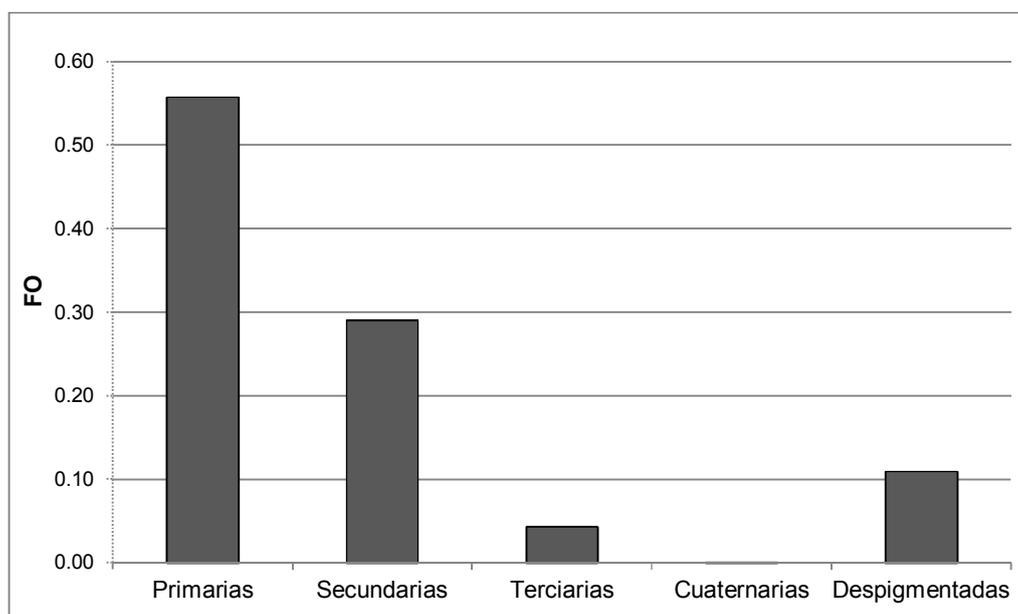


Figura 79. Crecimiento de *Gelidium crinale*. Frecuencia de ocurrencia (FO) de cada tipo de rama en los explantes a lo largo del cultivo.

Semana	N° de ramas					
	Total	Primarias	Secundarias	Terciarias	Cuaternarias	Despigmentadas
Inicio	0	0	0	0	0	0
1	1.37	1.30	0.07	0	0	0
2	2.93	2.74	0.19	0	0	0.04
3	4.52	3.56	0.93	0.04	0	0.30
4	6.41	4.70	1.59	0.11	0	0.93
5	7.74	5.07	2.48	0.19	0	1.59
6	17.81	10.56	6.56	0.70	0	2.07
7	26.78	16.26	8.85	1.33	0.04	3.52
8	22.33	11.85	8.48	1.96	0.04	2.56

Tabla 18. Crecimiento de *Gelidium crinale*. Número promedio de ramas de cada tipo producidas en cada etapa de medición.

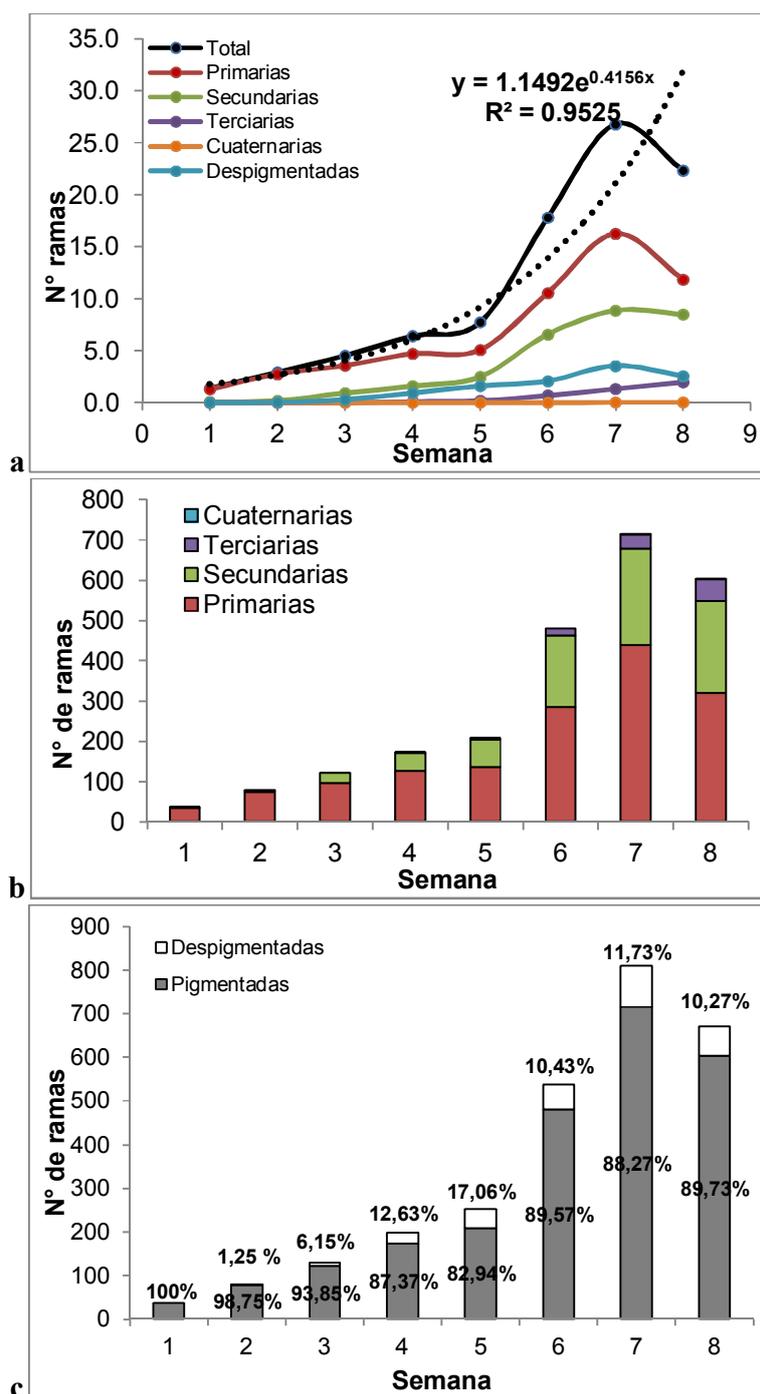


Figura 80. Crecimiento de *Gelidium crinale*. Número de ramas de cada tipo producidas por los explantes a lo largo de las distintas etapas de medición. **a:** Número promedio y curva de tendencia (punteada) para el promedio total; **b:** número total; **c:** número total de ramas pigmentadas y despigmentadas presentes en todos los explantes. Los números sobre las barras representan el porcentaje respecto al total de las ramas presentes en esa etapa.

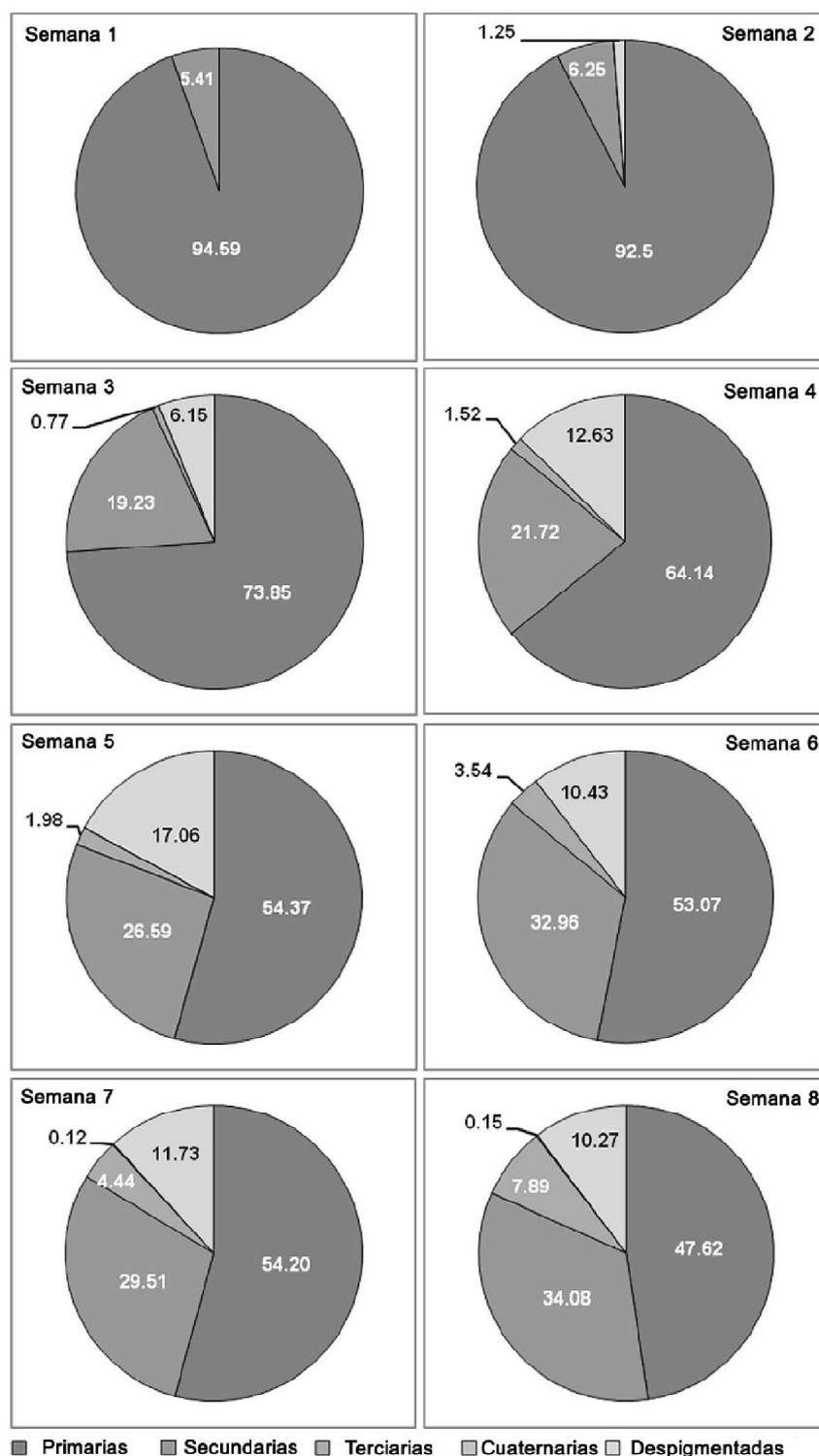


Figura 81. Crecimiento de *Gelidium crinale*. Porcentaje de ramas de cada tipo producidas en cada etapa de medición. Los números sobre el gráfico representan los porcentajes respecto al total de ramas presentes en esa etapa.

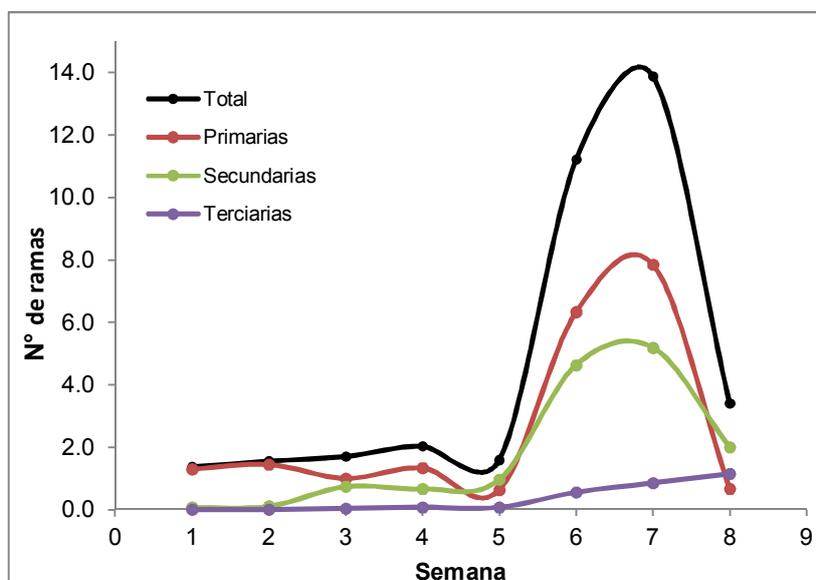


Figura 82. Crecimiento de *Gelidium crinale*. Incremento promedio del número de ramas producidas por explante en cada etapa de medición.

N° de ramas					
Semana	Total	Primarias	Secundarias	Terciarias	Cuaternarias
Inicio	0	0	0	0	0
1	1.37	1.30	0.07	0	0
2	1.56	1.44	0.11	0	0
3	1.70	1	0.74	0.04	0
4	2.04	1.33	0.67	0.07	0
5	1.59	0.63	0.96	0.07	0
6	11.22	6.33	4.63	0.56	0
7	13.89	7.85	5.19	0.85	0.04
8	3.41	0.67	2	1.15	0.04

Tabla 19. Crecimiento de *Gelidium crinale*. Incremento promedio del número de ramas producidas por explante en cada etapa en medición.

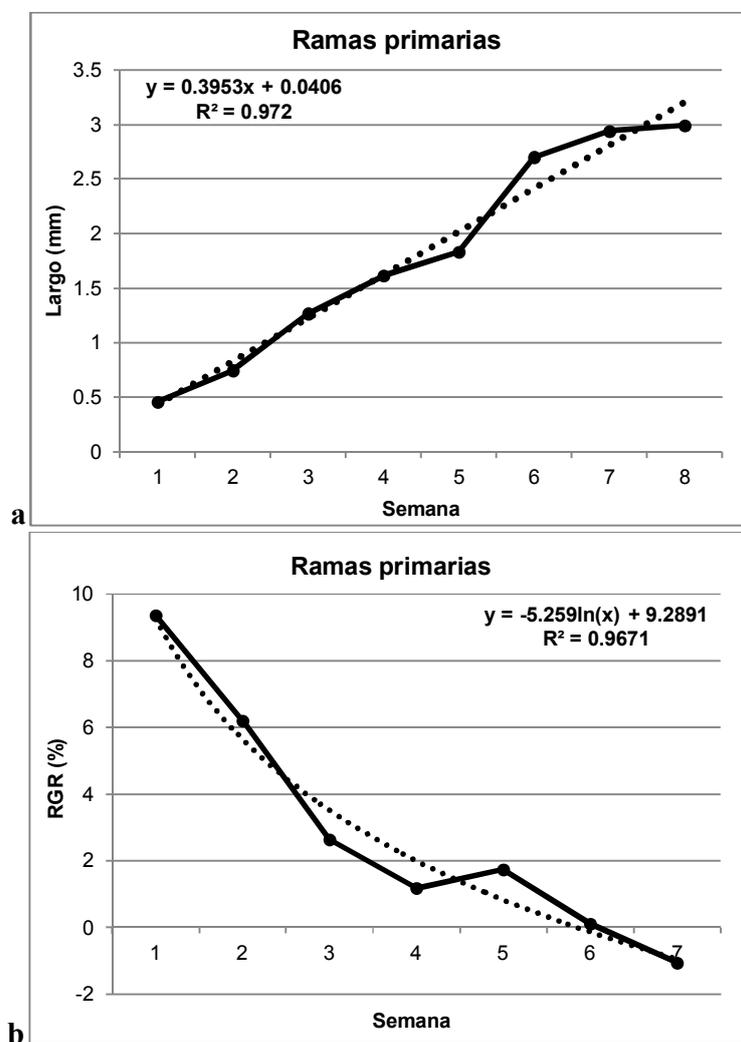


Figura 83. Crecimiento de *Gelidium crinale*. Largo promedio (a) y tasa de crecimiento relativa (RGR) promedio (b) de las ramas primarias producidas por los explantes en función de las etapas de medición. Las líneas punteadas representan las curvas de tendencia.

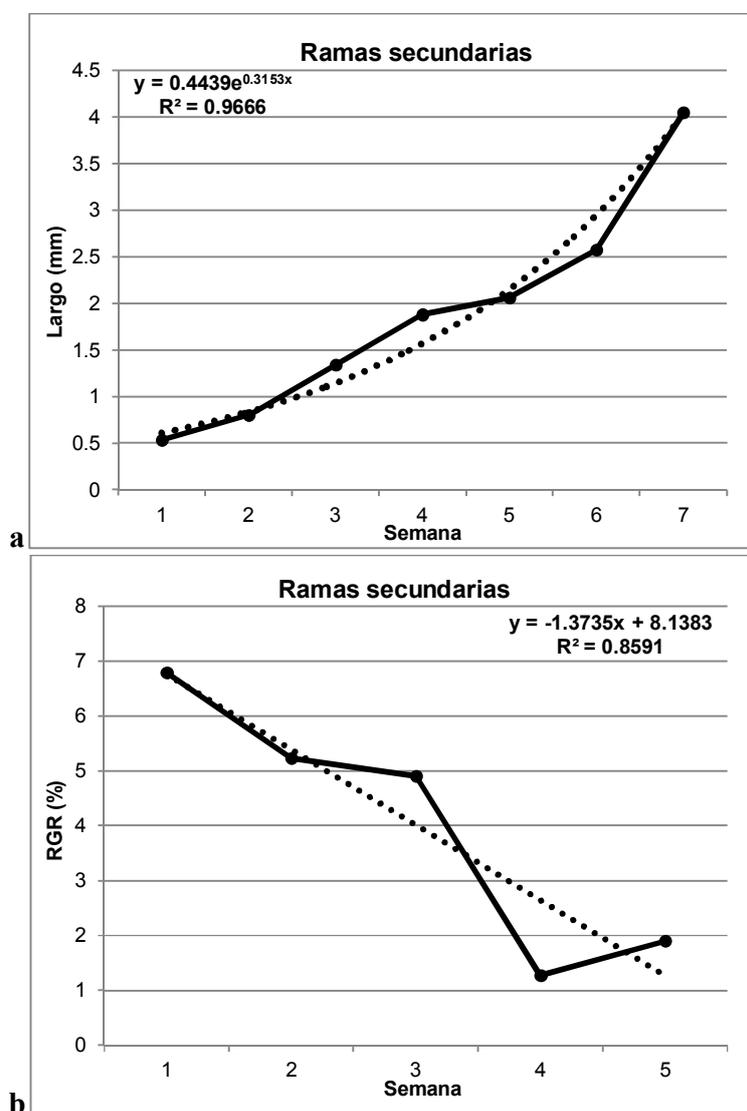


Figura 84. Crecimiento de *Gelidium crinale*. Largo promedio (a) y tasa de crecimiento relativa (RGR) promedio (b) de las ramas secundarias producidas por los explantes en función de las etapas de medición. Las líneas punteadas representan las curvas de tendencia.

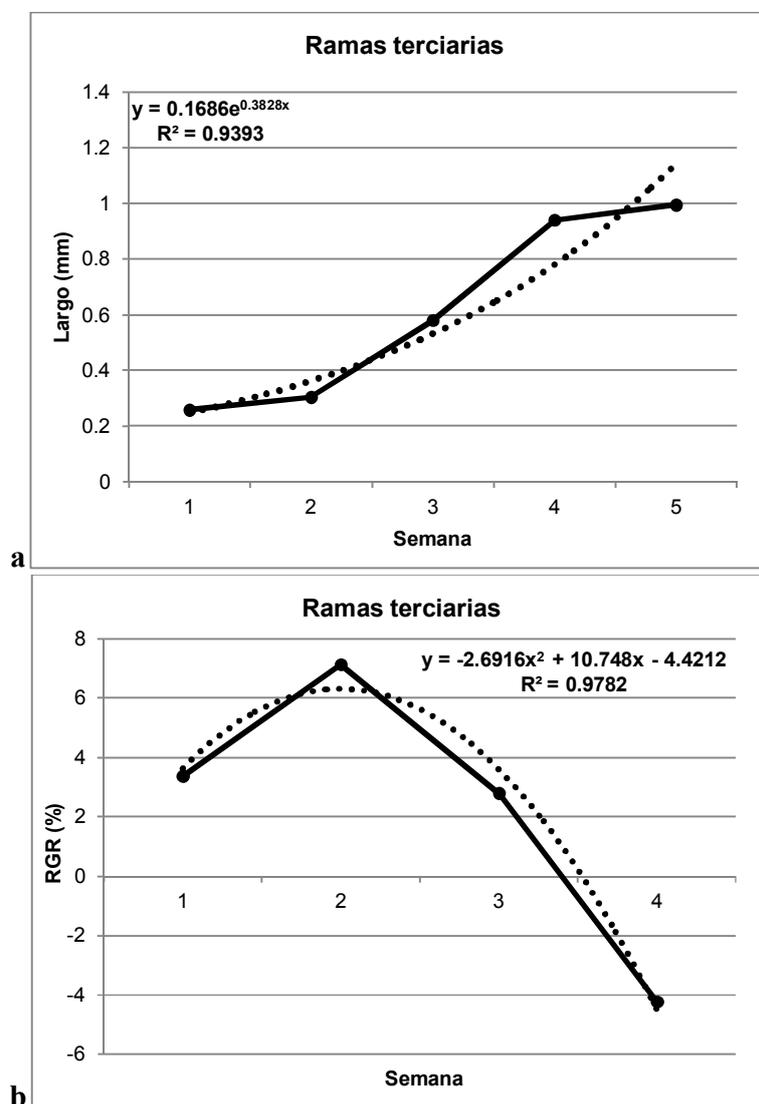


Figura 85. Crecimiento de *Gelidium crinale*. Largo promedio (a) y tasa de crecimiento relativa (RGR) promedio (b) de las ramas terciarias producidas por los explantes en función de las etapas de medición. Las líneas punteadas representan las curvas de tendencia.

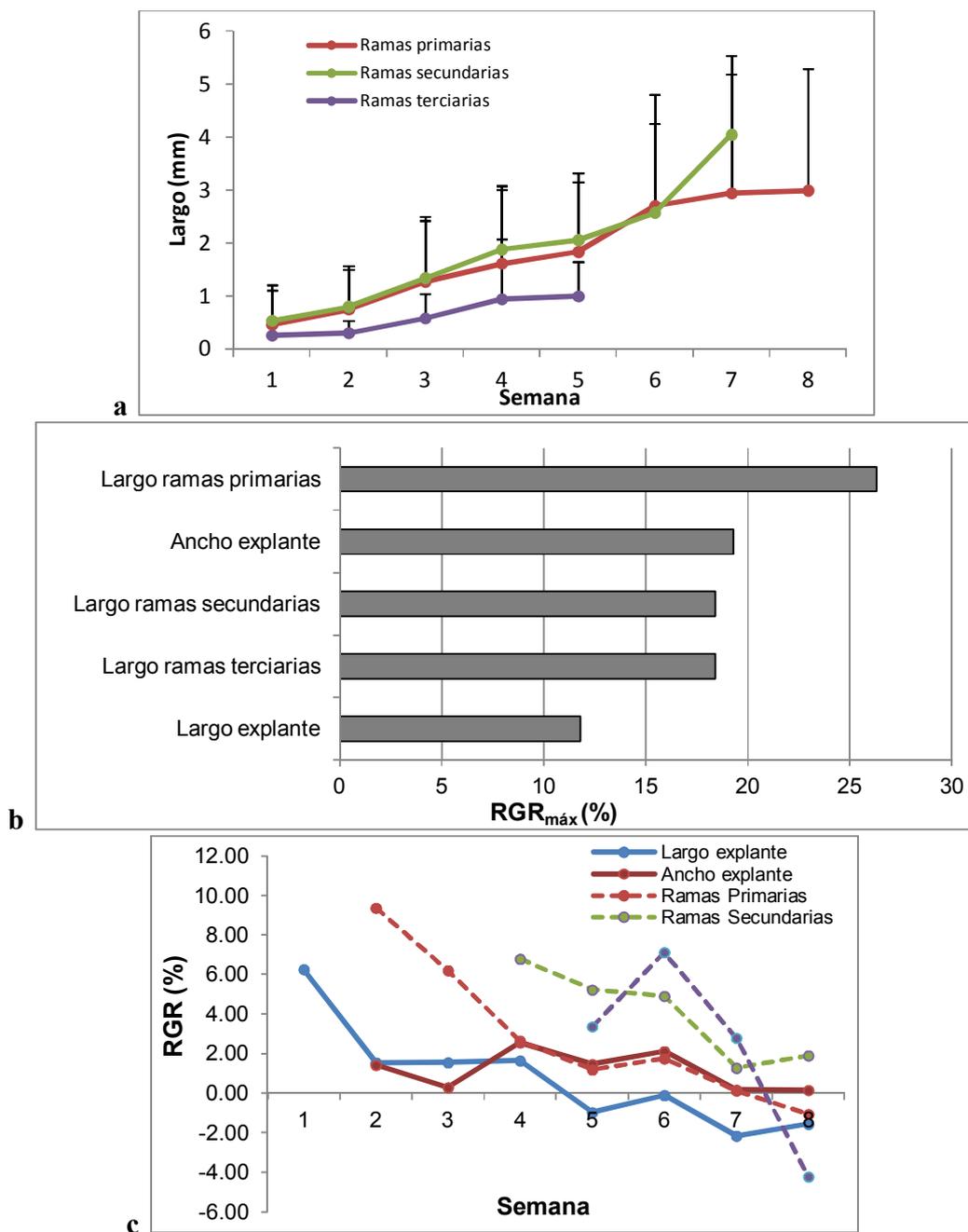


Figura 86. Crecimiento de *Gelidium crinale*. **a:** Comparación del largo promedio de los tres primeros órdenes de ramas producidas por los explantes en función de las etapas de medición; **b:** tasa de crecimiento relativa máxima (RGR_{máx}) alcanzada para cada variable medida; **c:** tasa de crecimiento relativa (RGR) promedio de las variables largo y ancho de explante y largo de ramas primarias, secundarias y terciarias en función de las etapas de medición.

5.2. Crecimiento de *Polysiphonia morrowii*

5.2.1. Cultivo de talos enteros

El peso húmedo (PH) de todos los talos disminuyó luego del inicio de los cultivos y la mayoría de los mismos incrementaron su PH a partir de la segunda semana de medición hasta el final del período de cultivo. Los máximos valores de PH y de PH promedio alcanzados fueron de 4,8 g y de 3,61 g, respectivamente, en la última semana de medición (Tabla 20). Desde la primera semana hasta el final del ensayo todos los talos incrementaron su PH, excepto entre la cuarta y quinta semana en las que mantuvieron aproximadamente el mismo PH (Fig. 87). Como se observa en la figura 87, el PH promedio inicial presentó gran variabilidad sin embargo, en las semanas posteriores, esta variabilidad fue mucho menor.

La tasa de crecimiento relativa (RGR) fue variable a lo largo del ensayo y tuvo valores positivos durante la mayor parte del cultivo, excepto en la primera semana de medición cuando ocurrió la disminución inicial de biomasa (Tabla 21). En pocos casos la RGR fue negativa respondiendo al decrecimiento en PH de algunos de los talos (Tabla 21). Los máximos valores de RGR y de RGR promedio fueron de 5,31% y 4,25%, respectivamente, en la primera semana de medición (Tabla 21). A partir de la primera semana, la RGR tuvo un fuerte incremento pero se mantuvo relativamente constante durante las demás etapas del cultivo (Fig. 88). Sólo fue negativa durante la primera y la cuarta semana del cultivo. Como consecuencia de la variabilidad de PH inicial, la RGR durante la primera semana presentó alta variabilidad, la cual disminuyó en las semanas siguientes (Fig. 88).

A medida que avanzó el cultivo, los filamentos de los talos produjeron ramas de pequeño tamaño por lo cual los filamentos obtuvieron una textura esponjosa y una forma esférica en lugar de la forma esbelta original.

5.2.2. Cultivo de fragmentos apicales y basales

5.2.2.1. Desempeño de los cultivos

Durante el desarrollo de los cultivos, muchos de los fragmentos desarrollaron abundantes proliferaciones y como consecuencia adquirieron un aspecto enmarañado y una

consistencia esponjosa, lo cual fue más notorio en los fragmentos apicales que cambiaron su morfología (Figs. 89 y 90).

5.2.2.2. Crecimiento de los fragmentos

El PH promedio de los fragmentos aumentó desde el inicio hasta la primera semana y luego disminuyó hasta la tercera (Fig. 91a). El PH promedio se mantuvo constante entre la tercera y la quinta semana, y a partir de allí aumentó hasta la sexta semana. El PH de los fragmentos disminuyó hacia el final del ensayo de cultivo (Fig. 91a). El incremento del PH de los fragmentos basales a lo largo del experimento fue estadísticamente mayor que el de los apicales ($F=54,49$; g.l.=1; $p<<0,001$) (*ver anexo*). Los fragmentos apicales presentaron valores de PH promedio menores a los fragmentos basales, y a diferencia de estos, su PH disminuyó entre la segunda y la quinta semana. Los fragmentos basales mostraron un crecimiento pronunciado a partir de la quinta semana de cultivo (Fig. 91a). En esta figura se observa que los valores de PH promedio de los fragmentos apicales y basales divergen desde el inicio del cultivo y a medida que este avanza hasta el final. Para la variable PH, el modelo mínimo adecuado halló diferencias significativas en las variaciones de PH según el tipo de fragmento ($F= 54,5$; g.l.=1; $p<<0,001$) y según el tipo de aireación ($F= 6,80$; g.l.=2; $p=0,001$). Además halló interacción entre estos dos factores ($F= 7,32$; g.l.=2; $p<<0,001$) (*ver anexo*).

El volumen de los fragmentos en todas las condiciones de aireación aumentó hacia el final del experimento, pero fue muy variable a lo largo de las distintas etapas de medición por lo cual esta variable se descartó para estimar la RGR (Fig. 91b).

La RGR de los fragmentos se estimó solamente con la variable PH. La RGR promedio presentó valores positivos y negativos a lo largo del experimento. En la primera semana la tasa fue muy alta, luego disminuyó hasta la cuarta semana, y finalmente adquirió valores positivos hacia el final del ensayo (Fig. 91c). La RGR presentó un comportamiento similar a lo largo del cultivo en los fragmentos apicales y basales, sin embargo, hubo diferencias significativas entre ellas siendo esta mayor en los fragmentos basales ($F=7,47$; g.l.=1; $p=0,007$) (*ver anexo*) (Fig. 91c). Para esta variable, el modelo mínimo adecuado no halló interacción significativa entre los factores fijos (fragmento y aireación), pero si halló diferencias significativas entre tipos de fragmentos ($F= 7,47$; g.l.=1; $p=0,007$) (*ver anexo*).

Las variaciones en el PH de los fragmentos fue estadísticamente diferente para las distintas condiciones de aireación SA, AM y AF ($F=6,8$; $g.l.=2$; $p=0,001$) (*ver anexo*). El PH promedio de los fragmentos fue similar en las condiciones AF y SA para todas las etapas de medición. Ambos valores aumentaron en la primera semana, disminuyeron hacia la segunda, la tercera y la cuarta se mantuvieron relativamente constantes y luego volvieron a incrementar hacia el final (Fig. 92a). El PH de los fragmentos en condiciones de AM no presentó cambios significativos a lo largo de todo el cultivo.

La RGR siguió un patrón similar en las distintas condiciones de aireación (Fig. 92b) y no hubo diferencias significativas entre ellas ($F=0,92$; $g.l.=2$; $p=0,4$) (*ver anexo*). La RGR más alta ocurrió durante la primera semana, luego fue negativa en las dos siguientes, y volvió a ser positiva hasta el final del ensayo (Fig. 92b).

El PH de los fragmentos apicales en las distintas condiciones de aireación fue mayor en las condiciones de SA (Fig. 93a). El PH aumentó en la primera semana y luego disminuyó hasta la cuarta semana. A partir de esta etapa sólo sobrevivieron los fragmentos de las condiciones SA y AM. Los fragmentos en condiciones de cultivo SA tuvieron incrementos de PH de mayor magnitud con respecto a los fragmentos en AM (Fig. 93a).

La RGR de los fragmentos apicales fue muy similar en las condiciones de AM y SA, mientras que la de los fragmentos apicales sometidos a AF disminuyó fuertemente al inicio del cultivo hasta volverse negativa (Fig. 93b). Los mayores valores se registraron en condiciones de SA.

El PH de los fragmentos basales en condiciones de SA y AF presentó un comportamiento muy similar mostrando el mayor incremento a partir de la tercera semana (Fig. 94a). El PH en condiciones de AM fue, en la mayoría de los casos, menor que el de las demás condiciones de aireación. El comportamiento de los fragmentos en AM fue más variable y el PH aumentó a partir de la quinta etapa de medición.

La RGR de los fragmentos basales mostró una tendencia similar en las condiciones de AF y SA, mientras que en condiciones de AM presentó mayor variación (Fig. 94b). Las mayores RGR se registraron en condiciones de AF y de SA.

La variación de la RGR estimada en PH estuvo relacionada con las variaciones de la temperatura de la sala de cultivo. Como se observa en la figura 95a, los incrementos en la RGR se correspondieron con incrementos de temperatura.

La figura 95b resume las respuestas de crecimiento en PH de los dos tipos de fragmentos al cultivo para cada una de las réplicas. En ella se observa el mayor desarrollo de los explantes basales para las tres condiciones de aireación a medida que transcurre el cultivo.

5.2.3. Cultivo de explantes

Para la variable largo, el modelo mínimo adecuado no halló interacción entre los factores fijos (aireación y explante) y tampoco halló diferencias significativas en el factor aireación, pero sí en el factor explante ($F=16,4$; g.l.=1; $p<0,001$) (*ver anexo*). Los explantes erectos fueron más largos que los postrados a lo largo de todo el ensayo de cultivo y el largo promedio de los mismos mostró una tendencia a aumentar (Fig. 96a). El largo promedio de los explantes postrados, por el contrario, se mantuvo relativamente constante y sólo presentó leves incrementos (Fig. 96a). La figura 96b resume las respuestas de crecimiento de los dos tipos de explantes al cultivo, para cada una de las réplicas. Allí se observa el mejor desempeño de los explantes erectos para ambas condiciones de aireación.

Para la variable RGR, el modelo mínimo adecuado no halló diferencias significativas en el tipo de explante ($F=0,9$; g.l.=1; $p=0,34$), pero sí en el factor aireación ($F=4,7$; g.l.=1; $p=0,03$) (*ver anexo*). Además hubo interacción significativa entre los factores fijos aireación y explante ($F=7,07$; g.l.=1; $p=0,0087$) (*ver anexo*). La RGR de ambos tipos de explantes siguió un patrón similar y fue pequeña, siempre menores a 1% (Fig. 96c). La RGR de los explantes erectos fue mayor que la de los basales en la mayoría de las etapas del cultivo, excepto en las últimas dos etapas cuando disminuyó y se volvió negativa (Fig. 96c). La RGR de los explantes erectos fue máxima en la primera etapa de medición y la de los explantes postrados en la quinta.

El largo de los explantes en condiciones de CA mostró una tendencia a aumentar a lo largo de las etapas de cultivo, a diferencia los explantes en condiciones de SA (Fig. 97a). La RGR de los explantes en ambas condiciones de aireación fue variable, sin embargo alcanzó valores negativos en los cultivos en condiciones de SA (Fig. 97b). La RGR de los explantes fue mayor en las condiciones de CA ($F=4,7$; g.l.=1; $p=0,03$) (*ver anexo*).

Para los cultivos de explantes erectos el crecimiento en largo fue mayor en las condiciones de CA, mientras que se mantuvo relativamente constante en la condición de SA y tendió a disminuir a lo largo del cultivo (Fig. 98a). La RGR promedio de los explantes erectos en

condiciones de CA presentó gran variabilidad, siendo relativamente constante en todo el cultivo (Fig. 98b). Por el contrario, la RGR de los explantes erectos en condiciones SA, disminuyó a partir de la primera etapa de medición hasta que se volvió negativa en la cuarta semana (Fig. 98b).

El largo de los explantes postrados fue constante para las dos condiciones CA y SA (Fig. 99a), mientras que la RGR promedio en ambas condiciones presentó gran variabilidad y alcanzó valores negativos (Fig. 99b).

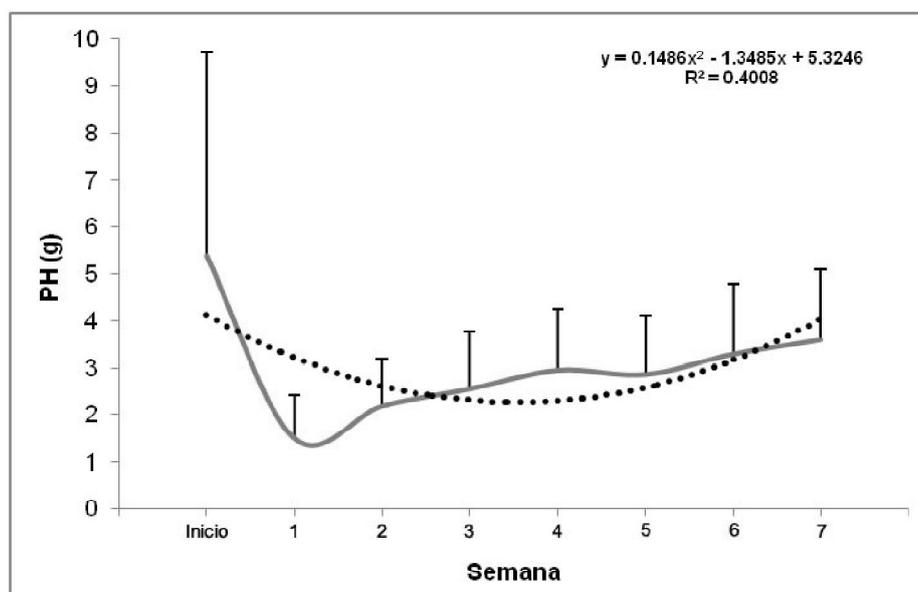


Figura 87. Crecimiento de talos enteros de *Polysiphonia morrowii*. Variación semanal en el peso húmedo (PH) promedio de los talos. La línea punteada corresponde a la curva de tendencia.

Semana	PH (g)							
	Inicio	1	2	3	4	5	6	7
Talo 1	2.3	0.35	-	-	-	-	-	-
Talo 2	14	1.7	2.15	2.25	2.8	2.7	3.1	3.5
Talo 3	4.4	0.4	0.55	0.6	0.8	0.85	0.9	1.2
Talo 4	5.05	2.5	3.2	3.6	3.9	3.8	4.6	4.8
Talo 5	2.75	1.8	2.4	3.15	3.45	3	3.5	3.75
Talo 6	3.8	2.2	2.65	3.2	3.85	4	4.4	4.8
Promedio	5.38	1.49	2.19	2.56	2.96	2.87	3.3	3.61
Desvío	4.34	0.91	1.00	1.20	1.29	1.25	1.48	1.47
Máximo	14	2.5	3.2	3.6	3.9	4	4.6	4.8

Tabla 20. Crecimiento de talos enteros de *Polysiphonia morrowii*. Peso húmedo (PH) de los talos y medidas resumen durante cada etapa de medición.

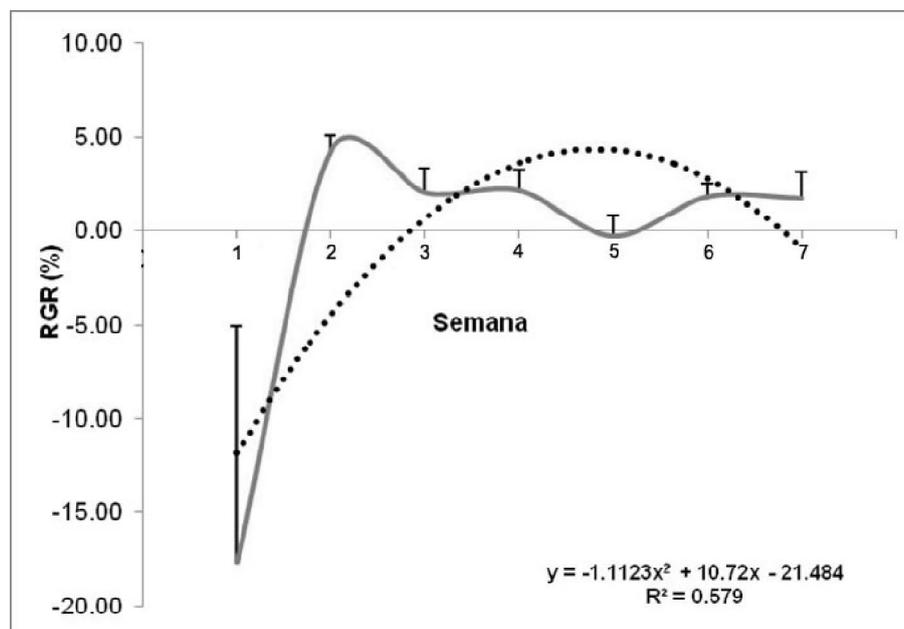


Figura 88. Crecimiento de talos enteros de *Polysiphonia morrowii*. Tasa de crecimiento relativa (RGR) promedio en función de las etapas de medición. La línea punteada corresponde a la línea de tendencia.

	RGR (%)						
Semana	1	2	3	4	5	6	7
Talo 1	-26.90	-	-	-	-	-	-
Talo 2	-30.12	3.91	0.65	2.73	-0.52	1.97	1.73
Talo 3	-34.26	5.31	1.24	3.60	0.87	0.82	4.11
Talo 4	-10.04	4.11	1.68	1.00	-0.37	2.73	0.61
Talo 5	-6.05	4.79	3.88	1.14	-2.00	2.20	0.99
Talo 6	-7.81	3.10	2.69	2.31	0.55	1.36	1.24
Promedio	-17.66	4.25	2.03	2.16	-0.30	1.82	1.74
Desvío	12.58	0.85	1.28	1.10	1.12	0.74	1.39
Máximo	-6.05	5.31	3.88	3.60	0.87	2.73	4.11

Tabla 21. Crecimiento de talos enteros de *Polysiphonia morrowii*. Tasa de crecimiento relativa (RGR) estimada a través del PH y medidas resumen durante cada etapa de medición.

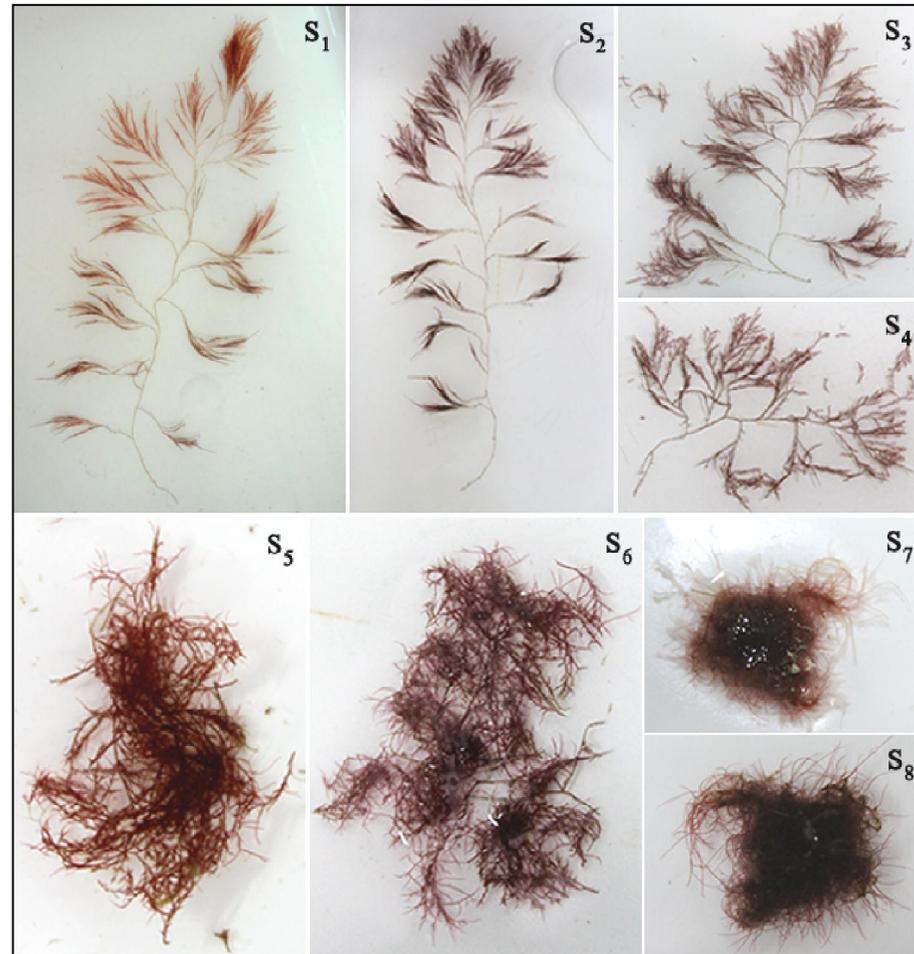


Figura 89. Crecimiento de fragmentos de *Polysiphonia morrowii*. Aspecto de los fragmentos apicales durante las sucesivas semanas de cultivo (S₁ a S₆).

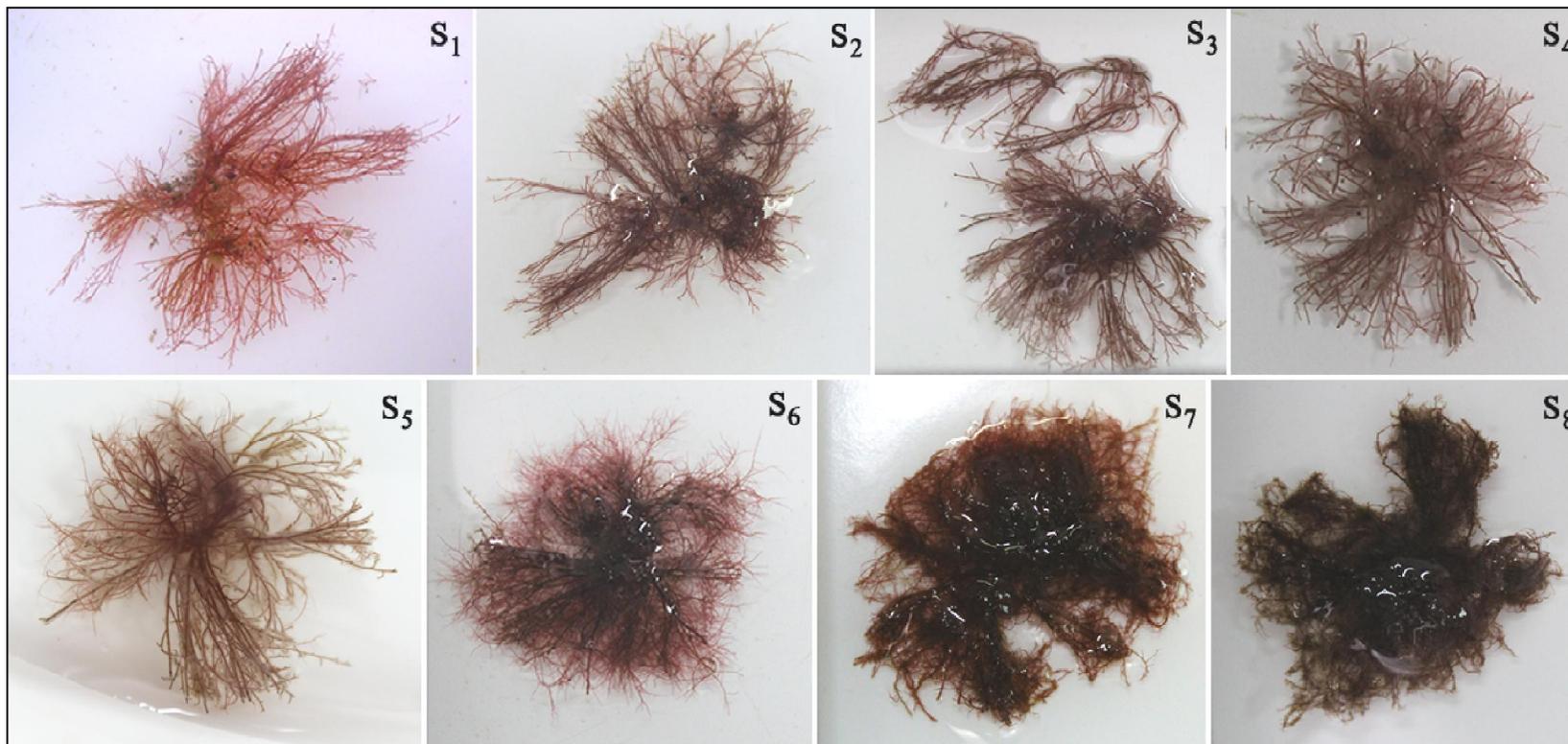


Figura 90. Crecimiento de fragmentos de *Polysiphonia morrowii*. Aspecto de los fragmentos basales durante las sucesivas semanas de cultivo (S₁ a S₆).

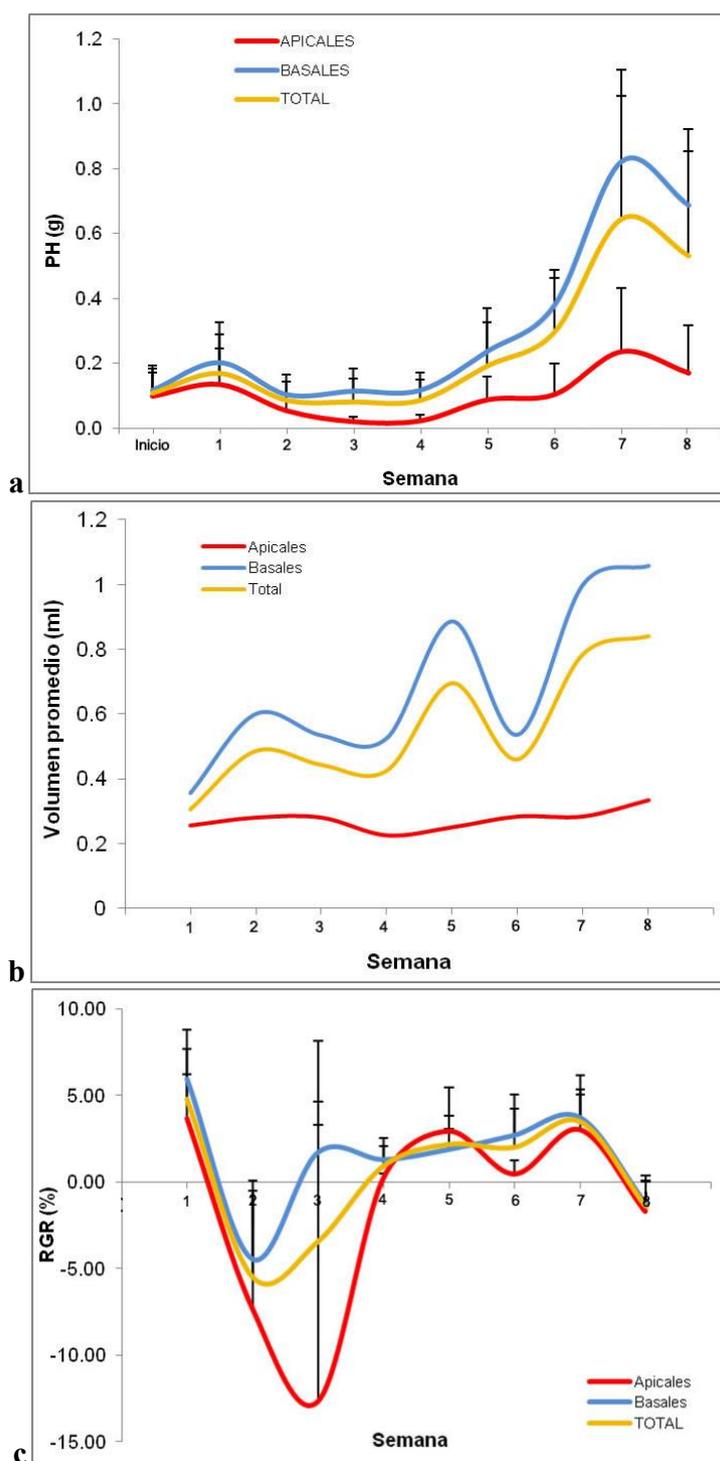


Figura 91. Crecimiento de fragmentos de *Polysiphonia morrowii*. **a:** Peso húmedo (PH) promedio de los fragmentos; **b:** volumen promedio de los fragmentos, y **c:** tasa de crecimiento relativa (RGR) promedio en PH de todos los fragmentos en función de las etapas de medición.

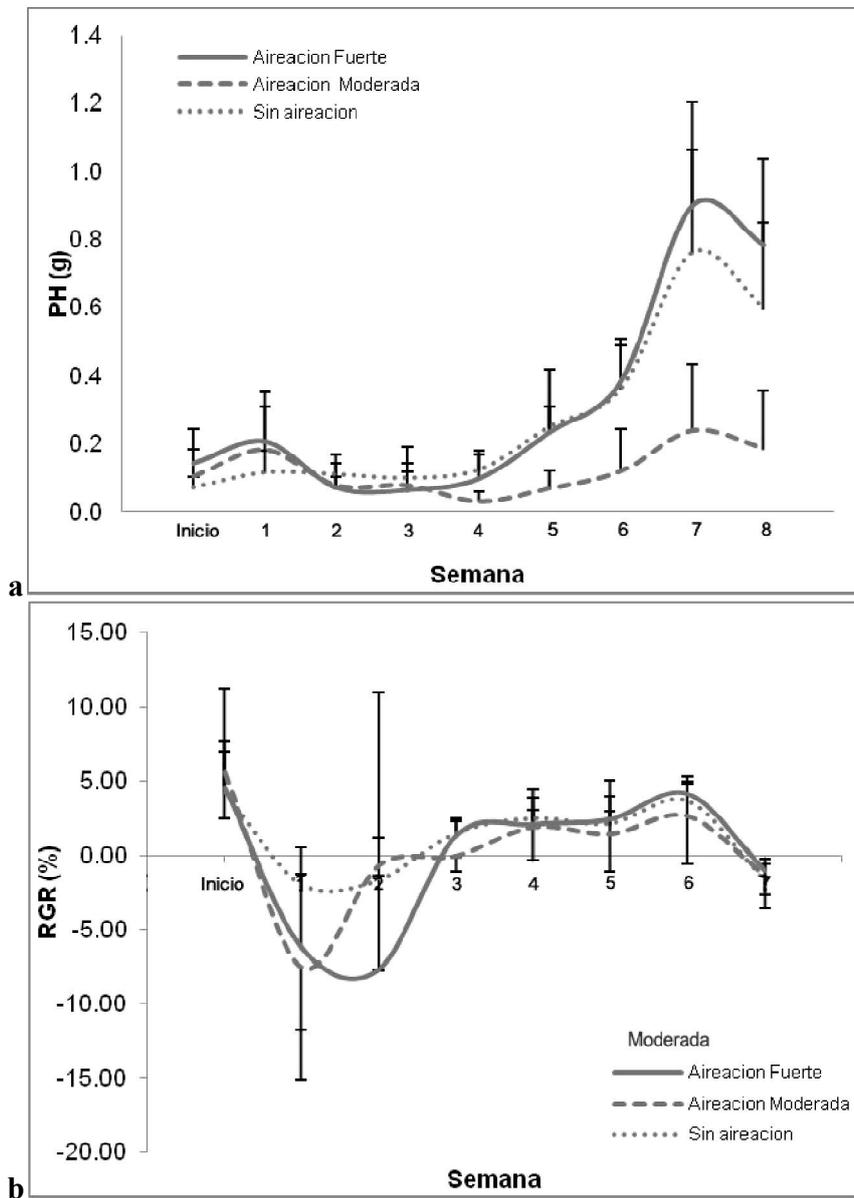


Figura 92. Crecimiento de fragmentos de *Polysiphonia morrowii*. Peso húmedo promedio (PH) y tasa de crecimiento relativa (RGR) promedio de los fragmentos bajo distintas condiciones de aireación en función de las etapas de medición.

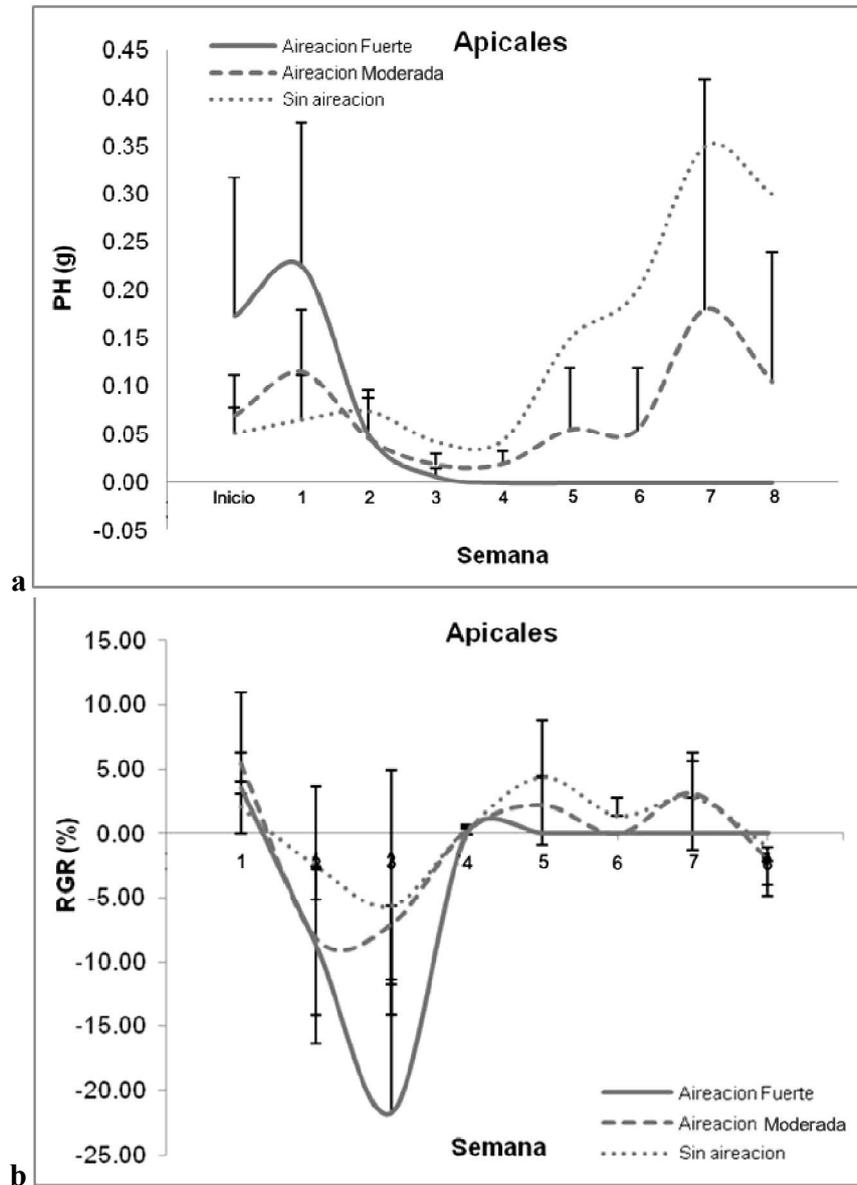


Figura 93. Crecimiento de fragmentos de *Polysiphonia morrowii*. Peso húmedo promedio (PH) y tasa de crecimiento relativa (RGR) promedio de los fragmentos apicales bajo distintas condiciones de aireación en función de las etapas de medición.

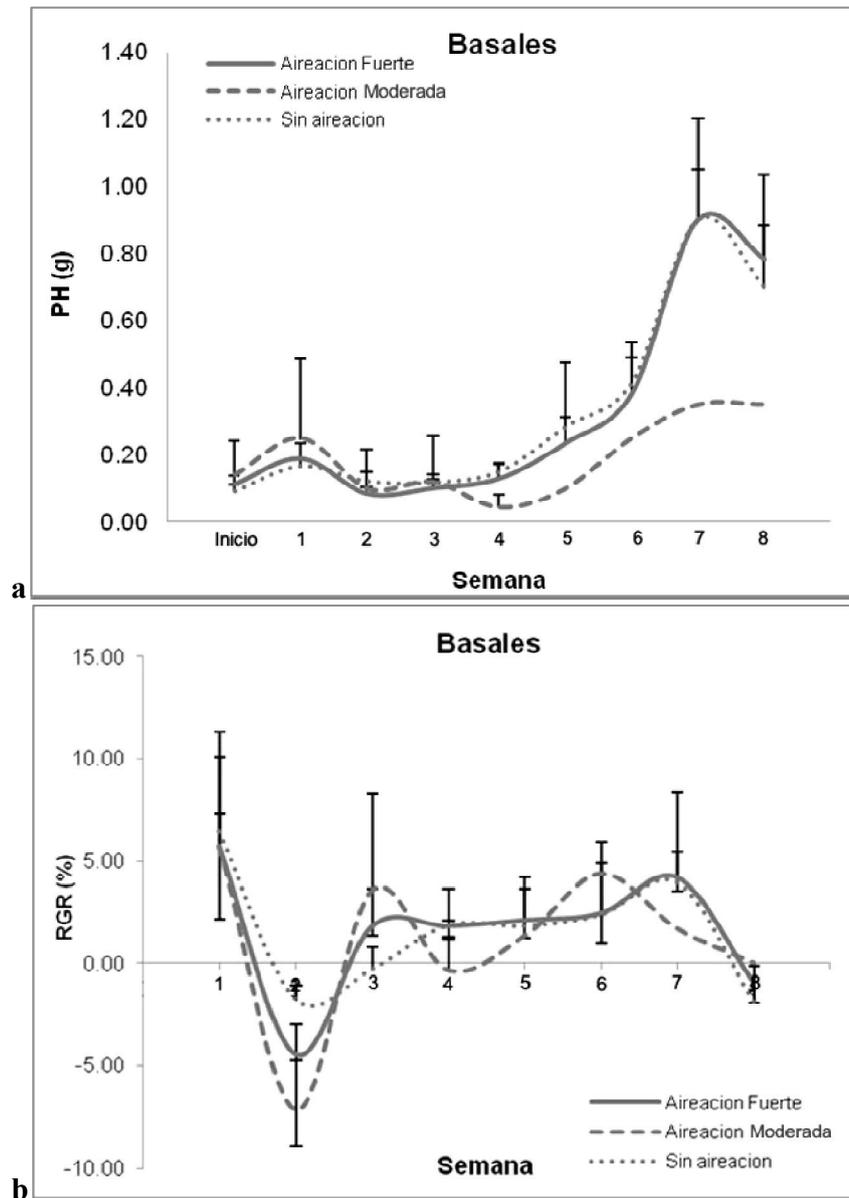


Figura 94. Crecimiento de fragmentos de *Polysiphonia morrowii*. Peso húmedo promedio (PH) y tasa de crecimiento relativa (RGR) promedio de los fragmentos basales bajo distintas condiciones de aireación en función de las etapas de medición.

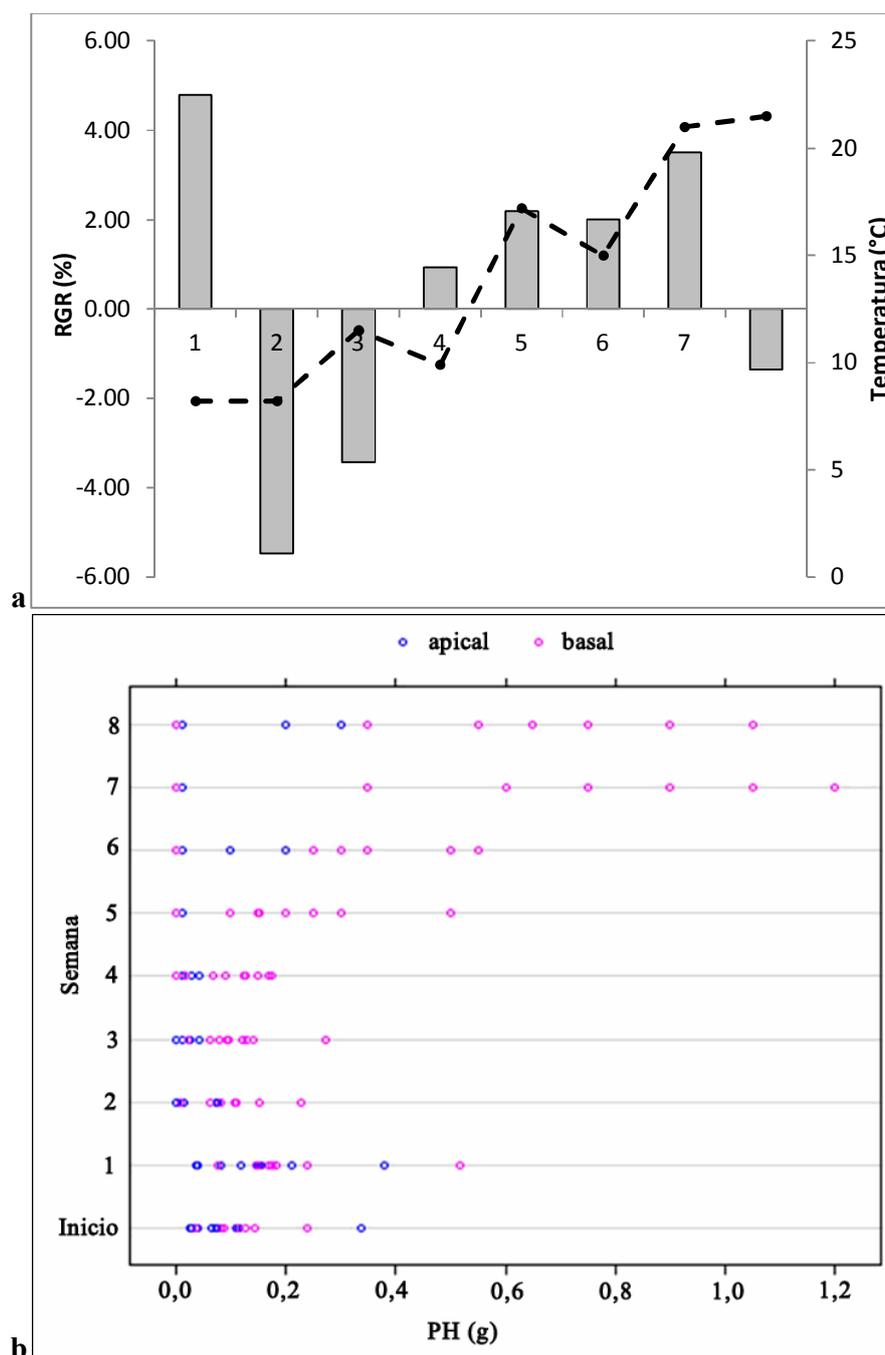


Figura 95. Crecimiento de fragmentos de *Polysiphonia morrowii*. a: Tasa de crecimiento relativa (RGR) promedio de todos los fragmentos medición (barras) y valores de temperatura registrados en la sala de cultivo (línea punteada) en función de las etapas de medición; **b:** respuestas de crecimiento en PH de los dos tipos de fragmentos al cultivo para cada una de las réplicas.

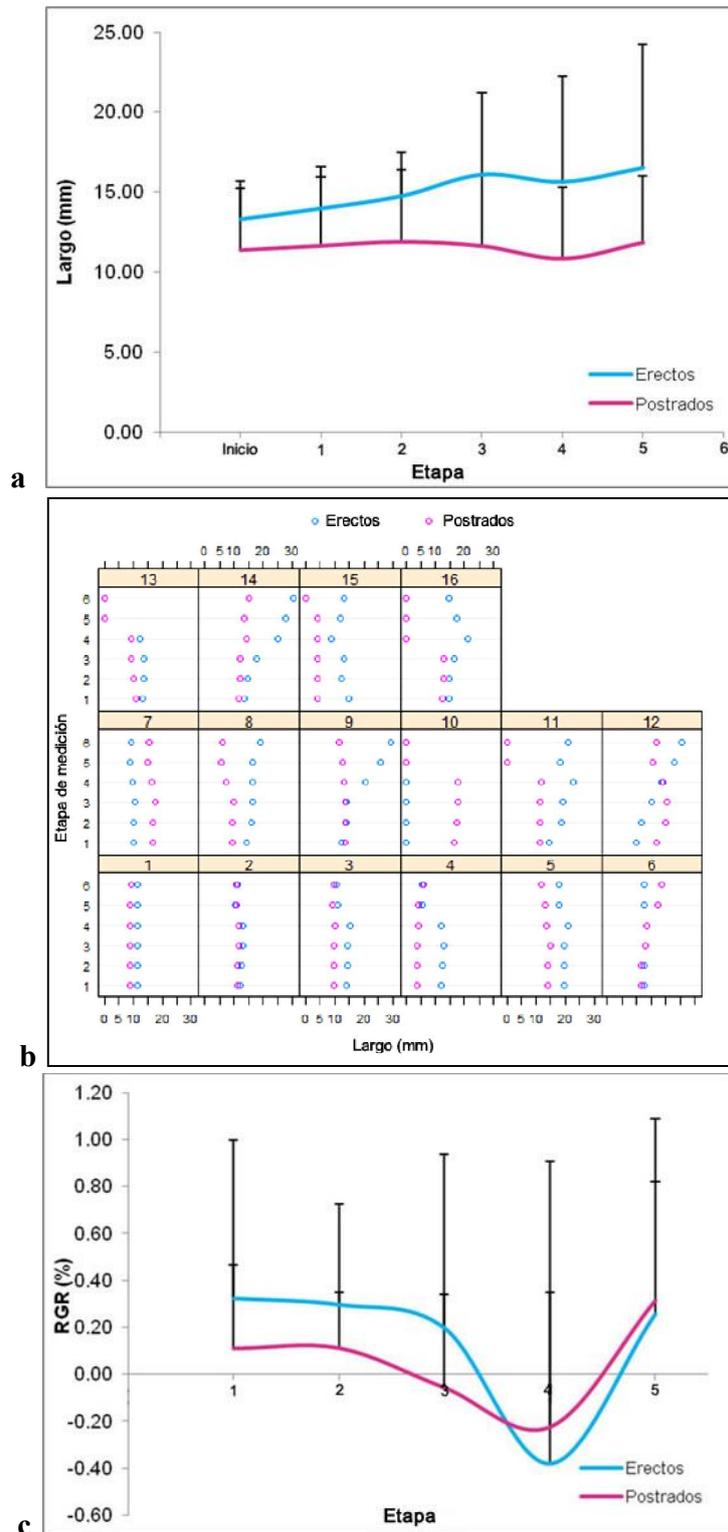


Figura 96. Crecimiento de explantes de *Polysiphonia morrowii*. Largo promedio (a) y largo de cada réplica (b) de los explantes erectos y postrados en función de las etapas de medición. c: tasa de crecimiento relativa de los explantes.

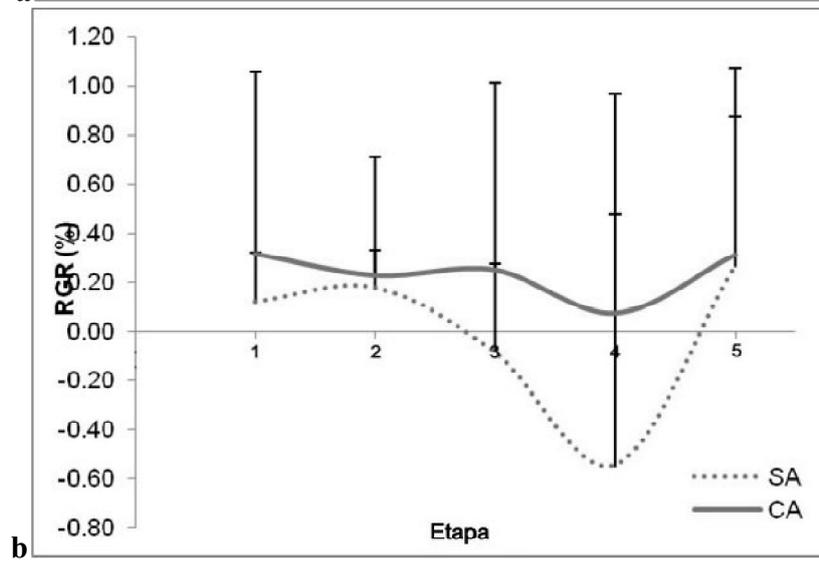
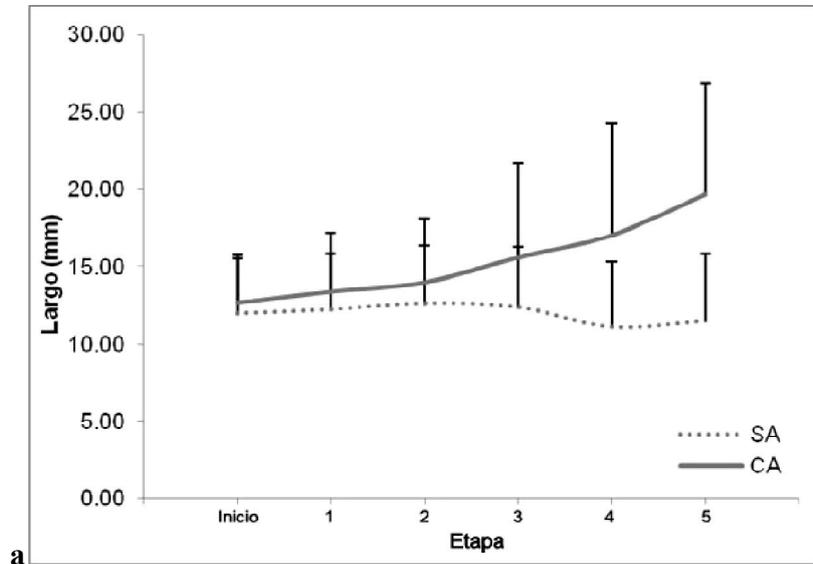


Figura 97. Crecimiento de explantes de *Polysiphonia morrowii*. Largo (a) y tasa de crecimiento relativa (RGR) promedio (b) de los explantes en distintas condiciones de aireación (SA) y (CA) en función de las etapas de medición.

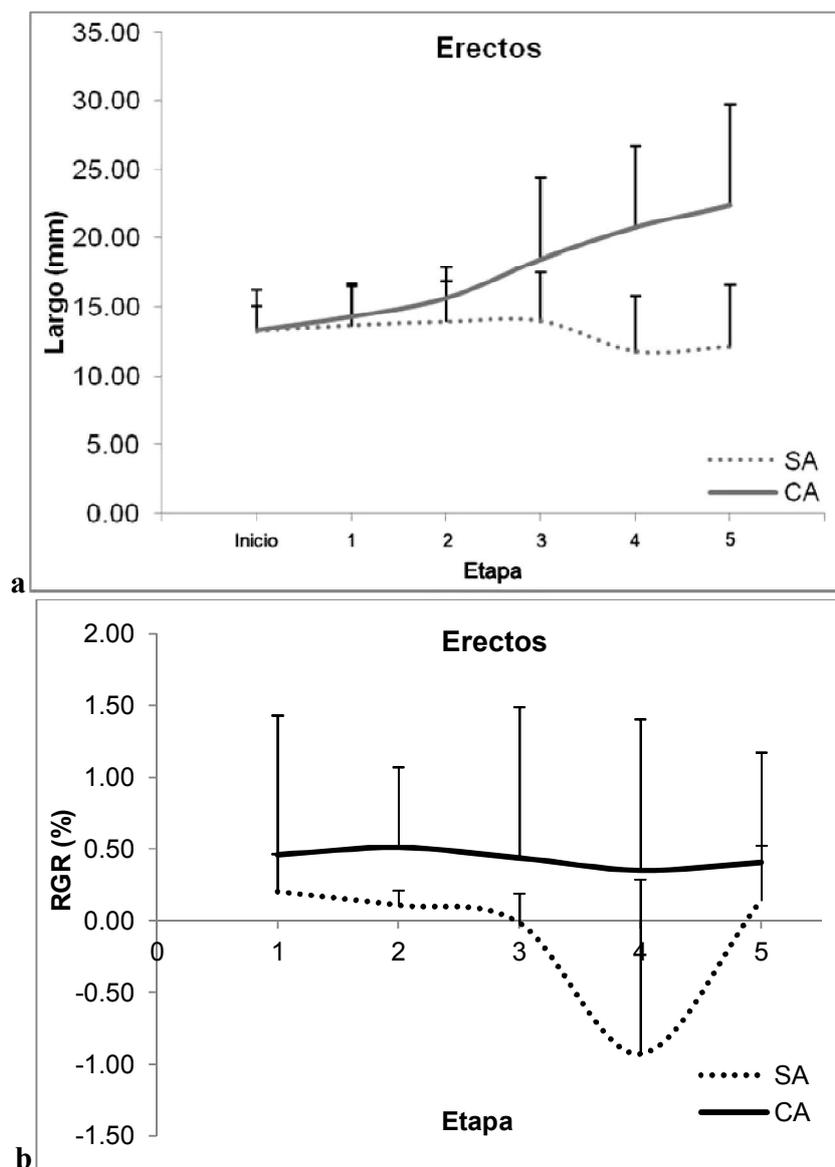


Figura 98. Crecimiento de explantes de *Polysiphonia morrowii*. Largo (a) y tasa de crecimiento relativa (RGR) promedio (b) de los explantes erectos en distintas condiciones de aireación (SA) y (CA) en función de las etapas de medición.

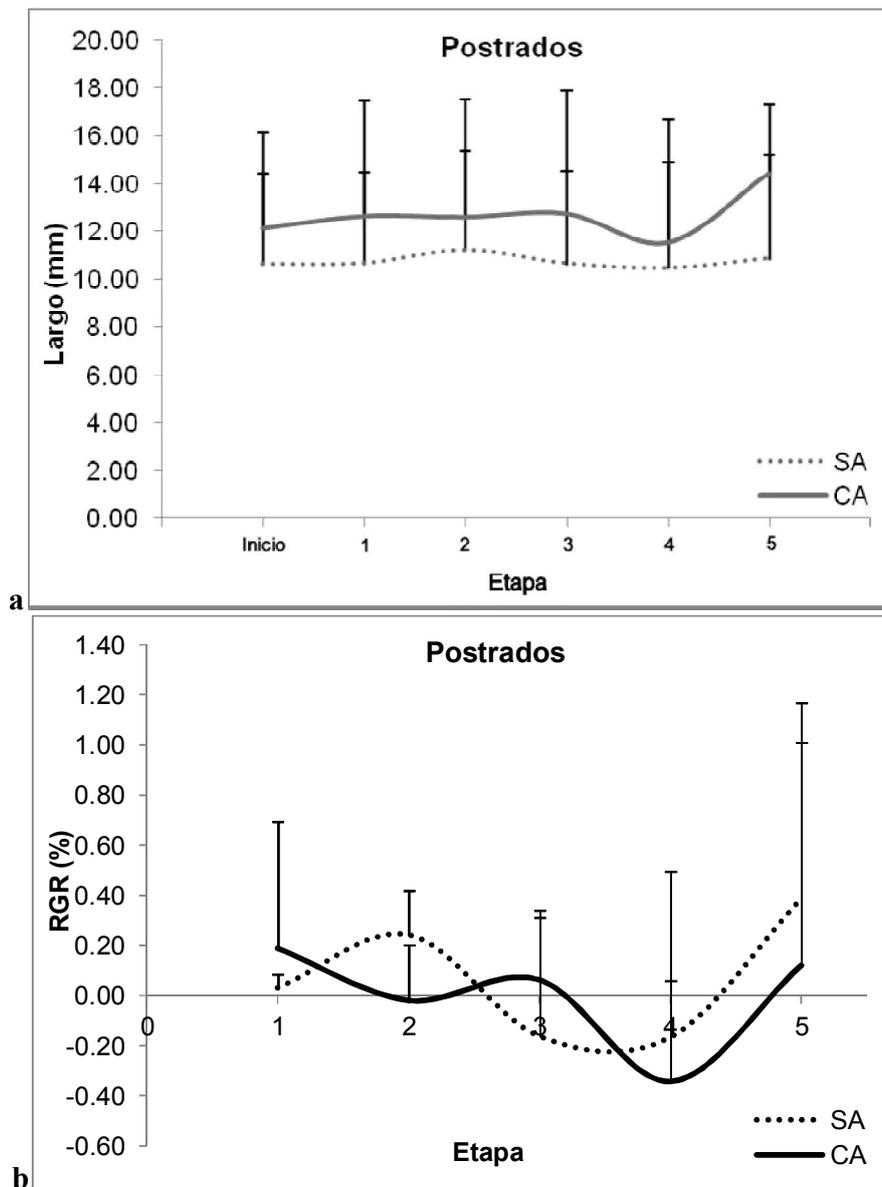


Figura 99. Crecimiento de explantes de *Polysiphonia morrowii*. Largo (a) y tasa de crecimiento relativa (RGR) promedio (b) de los explantes postrados en distintas condiciones de aireación (SA) y (CA) en función de las etapas de medición.

DISCUSIÓN

Las exploraciones preliminares sobre los arrecifes de ostras de Los Pocitos revelaron la homogeneidad del paisaje ocupado por la población de ostras. A excepción del cinturón de *Spartina* spp. localizado en el supramareal, no se observaron franjas de zonación características de los ambientes intermareales bentónicos como señala Dawes (1998).

Caracterización abiótica de las piletas de marea

Muchos estudios han analizado las características de las piletas de marea a través de parámetros abióticos y variables biológicas (Johnson & Skutch 1928, Klugh 1924, Lubchenco 1982, Nielsen 2001, Femino & Mathieson 1980, Dethier 1982, Leon *et al.* 1993) y otros han intentado desarrollar clasificaciones prácticas (Levander 1900, Järnefelt 1940, Droop 1953, Ganning 1971). Sin embargo, dada la alta variabilidad de los hábitats costeros y la gran cantidad de factores que estructuran las piletas de marea (Metaxas & Scheibling 1993), la generalización de conceptos y la tipificación de las mismas resultan muy difíciles y de escasa aplicabilidad. Una descripción detallada de las características y las condiciones de las piletas en relación al hábitat es un acercamiento ventajoso, desde el punto de vista práctico.

Las piletas de marea de Los Pocitos se caracterizan por presentar formas irregulares y por ser pequeñas y someras en comparación con descripciones de otras piletas de ambientes costeros (Bégin & Scheibling 2003, Masterson *et al.* 2008, Zhuang 2006, van Tamelen 1996, Engel *et al.* 2001, Santelices *et al.* 1995, Kooistra *et al.* 1989, van Tamelen 1996, Bégin & Scheibling 2003). Su escasa profundidad podría estar relacionada con el reciente establecimiento de los arrecifes de ostras (Borges 2006), por lo cual las piletas no habrían alcanzado aún una configuración tan compleja como sería esperable en un arrecife de mayor antigüedad. Evidencia de esto, es la ausencia de estratos de algas en las paredes de las piletas de Los Pocitos, formación característica de las piletas de marea relativamente profundas que también se conoce como “zonación vertical” (Kooistra *et al.* 1989, van Tamelen 1996).

La salinidad de las piletas de marea estuvo dentro del rango habitual para la región y presentó un patrón estacional similar al registrado por otros autores en esta zona, si bien es importante destacar que en los meses cálidos alcanzó valores muy altos comparados con registros previos de salinidad (Borges 2006, Alvarez & Ríos 1988).

Los factores más importantes que afectan la salinidad de las piletas de marea son las lluvias y la radiación solar que incrementa la temperatura del agua (van Tamelen 1996).

Las fuertes correlaciones y las regresiones significativas demostraron que la salinidad del agua de las piletas de Los Pocitos estuvo condicionada por la temperatura, posiblemente a través de la evaporación (Metaxas & Scheibling 1993). La temperatura de las piletas de marea se relaciona además con el volumen de agua, que está determinado por la profundidad, el área superficial y la forma de las mismas, pero es principalmente afectada por la cantidad de luz solar directa que incide sobre ellas (Daniel & Boyden 1975). En Los Pocitos, debido a su disposición en el intermareal, las piletas se hallan directamente expuestas a la incidencia solar, lo que explica la homogeneidad de las altas temperaturas durante los meses cálidos.

La elevación de las piletas fue relativamente variable, sin embargo los valores fueron bajos en comparación con otras costas (van Tamelen 1996, Engel et al. 2001), debido a que la costa presenta una escasa pendiente. Las correlaciones positivas entre la elevación y la salinidad, así como la elevación y la temperatura, podrían indicar que las piletas más elevadas reciben una menor influencia del agua. La relación entre la temperatura y la elevación fue menos fuerte para las estaciones frías que para las estaciones cálidas lo que sugiere que las piletas reciben una mayor influencia de la elevación en las estaciones cálidas, cuando los aumentos de temperatura son más bruscos.

Resulta interesante destacar que dado el origen de las piletas de marea de esta localidad, su morfología es presumiblemente variable a largo plazo debido a la movilidad del sedimento fino no consolidado (Cuadrado & Gómez 2010) y al asentamiento o muerte de individuos de *C. gigas* (Borges 2006).

Riqueza y diversidad estacional de macroalgas

Los tres grandes grupos de macroalgas marinas presentaron estacionalidad en su ocurrencia en las piletas de marea de Los Pocitos. Chlorophyta y Rhodophyta estuvieron presentes durante todas las estaciones del año, siendo este último grupo el más frecuente, mientras que la ocurrencia Phaeophyceae fue efímera.

Tanto la composición específica de la comunidad de macroalgas como la abundancia, mostraron una marcada estacionalidad. Los métodos de análisis gráfico enfatizaron en estas diferencias estacionales y en la abundancia de piletas monoespecíficas. Además demostraron la similitud de las piletas de estaciones cálidas, caracterizadas por las Rhodophyta *P. morrowii* y *G. crinale*, en comparación con las de invierno más relacionadas con especies de Phaeophyceae y Chlorophyta, además de Rhodophyta.

Las piletas de otoño fueron un caso particular dado que no presentaron una marcada similitud con ninguna de las tres estaciones restantes, debido a que se caracterizaron únicamente por la presencia de *P. morrowii*. Esta especie estuvo presente en las demás estaciones mostrando un comportamiento perenne. De la misma manera, otros autores han hallado comportamientos perennes en especies de Rhodophyta en piletas de marea Zhuang (2006), y particularmente especies perennes de *Polysiphonia* en piletas de marea también asociadas a arrecifes de ostras (Connor 1980).

La baja diversidad de otoño e invierno, ocasionada por la abundante población de *P. morrowii* podría ocasionar una fuerte competencia entre las especies por la disponibilidad de luz como consecuencia del sombreado. Los talos de esta especie forman manojos densos y muy ramificados que flotan sobre la superficie del agua cubriendo un gran porcentaje de la pileta. La disminución de la riqueza de especies de macroalgas marinas ha sido observada en otras costas patagónicas invadidas por especies de gran porte (Casas *et al.* 2004).

A diferencia de otras costas patagónicas, donde las algas pardas forman canopías dominantes (Quartino & Boraso de Zaixso 2008), las piletas de marea de Los Pocitos se caracterizan por una dominancia de algas rojas de tipo filamentosas y formadoras de *turfs*.

En base a la frecuencia de ocurrencia estacional de las especies en las piletas de marea de Los Pocitos, éstas pueden ser clasificadas como: perennes (*Polysiphonia morrowii*), estivales (*Gelidium crinale*), ocasionales (*Ulva* spp.) efímeras (*Punctaria latifolia*, *Scytosiphon lomentaria*, *Cladophora albida*, *Bryopsis plumosa* y *Ceramium strictum*) y raras (*Ectocarpus siliculosus*, *Blidingia marginata*).

Abundancia estacional y dominancia de Rhodophyta

Rhodophyta aportó la mayor cobertura y biomasa a la comunidad. Resultados similares han sido reportados en piletas de marea y en ambientes intermareales alrededor del mundo (Zamorano & Westermeier 1996, Araujo *et al.* 2006, Batzli 1969).

Polysiphonia morrowii fue la especie más abundante en todas las estaciones del año, tamaños y localizaciones de las piletas. *G. crinale* fue la segunda especie más abundante casi equiparando la biomasa correspondiente a *P. morrowii* durante las dos estaciones cálidas. El gran aporte de estas dos especies a la abundancia total de macroalgas es esperable, ya que además de ser las especies más frecuentes, éstas se caracterizan por ser voluminosas y presentar un gran desarrollo horizontal, formando extensos céspedes

o *turfs* en el caso de *G. crinale*, o densos manojos en el caso de *P. morrowii*. Las especies pertenecientes a los demás grupos, por el contrario, fueron en su mayoría especies de menor porte y de escaso desarrollo horizontal.

A diferencia de otros estudios en regiones templadas, en los que se ha reportado máxima biomasa de macroalgas marinas en verano (Connor 1980, Wolfe & Harlin 1988, Airoidi & Virgilio 1998, Thomsen *et al.* 2006, Zhuang 2006, Rhodes 1970, Sears 1975, Humm 1979, Littler & Murray 1975, Martin *et al.* 2011, Casas & Piriz 1998) la biomasa relativa total en Los Pocitos fue máxima en invierno.

Los cambios estacionales en la biomasa y la composición de la comunidad revelaron una dinámica interesante. *Gelidium crinale* y *P. morrowii* son las especies dominantes durante las estaciones cálidas tanto en biomasa, como en cobertura y frecuencia de ocurrencia, mientras que en las estaciones frías, *G. crinale* se ausenta y aumenta el número de especies de Chlorophyta y Phaeophyceae, volviéndose estas últimas más conspicuas.

La dominancia de *P. morrowii* a lo largo del año y de *G. crinale* y *P. morrowii* en las estaciones cálidas, podría estar asociada a la dinámica del sedimento, interfiriendo con el reclutamiento de algas que no forman céspedes (D'Antonio & Gibor 1985). A pesar de que *P. morrowii* fue la única especie presente en todas las estaciones del año, dada la alta movilidad del sedimento en esta costa (Cuadrado & Gómez 2010), podría esperarse que las porciones basales de los céspedes de *G. crinale*, hayan permanecido enterradas por el sedimento y que hayan brotado en primavera y verano como sugieren los estudios de Airoidi *et al.* (1996). Los arrecifes de ostras reducen las velocidades de flujo del agua en los ambientes costeros, lo que incrementa la tasa de sedimentación (Leonard & Luther 1995; Koch & Gus 1999; Cornelisen & Thomas 2004). Hay evidencia en Bahía Anegada de este efecto de enterramiento sobre los individuos de *C. gigas*, llegando éstos a ser indistinguibles a la vista (Borges 2006). Airoidi & Virgilio (1998) demostraron una relación negativa entre la cantidad de sedimento atrapado en las poblaciones de *Polysiphonia setacea* y la biomasa esa especie. De la misma manera, la erosión por sedimento podría ser responsable también de la disminución estival de biomasa de la población de *P. morrowii* en Bahía Anegada (Airoidi *et al.* 1996).

Factores estructuradores de la comunidad de macroalgas

Muchos estudios han relacionado la variabilidad espacio-temporal de las comunidades de macroalgas con factores estacionales individuales como por ejemplo, el fotoperiodo, la temperatura, los niveles de nutrientes, la elevación, entre otros (Doty 1946, Connor 1980, Wolfe & Harlin 1988, Dromgoole 1980, McGlathery 1992, Castel *et al.* 1996). Sin embargo, pocos estudios han determinado el efecto simultáneo de múltiples factores en la distribución de las macroalgas.

El principal factor abiótico que influenció tanto la ocurrencia como la abundancia estacional de las especies en la comunidad de macroalgas de Los Pocitos fue la temperatura. Este factor estuvo correlacionado positivamente con los cambios en la riqueza y negativamente con los cambios de abundancia. Este fenómeno ha sido destacado por varios autores en estudios de piletas de marea (Klugh 1924, Stephenson *et al.* 1934, Ganning 1971). Zhuang (2006) relacionó las diferencias estacionales en la biomasa de macroalgas de piletas de marea con la temperatura de crecimiento. Estudios en especies de *Polysiphonia* han demostrado que existen temperaturas óptimas para el proceso de fotosíntesis y que las temperaturas superiores pueden causar daños térmicos o altas tasas de respiración (Fralick & Mathieson 1975). Coincidentemente con ello, en Los Pocitos, las altas temperaturas demostraron ser críticas para la población de *P. morrowii*, reduciendo significativamente su biomasa en primavera y verano, respecto al invierno.

La salinidad también mostró su influencia en la estructuración de la comunidad, pero en este caso, como consecuencia de su fuerte correlación con el factor temperatura. Las piletas más ricas en especies de macroalgas presentaron los máximos valores de temperatura y salinidad, a diferencia de otros estudios en los cuales no se halló relación entre la salinidad y la riqueza, pero si con la composición específica (Järnefelt 1940, Björklund 1972). Por otro lado, se sabe que valores muy bajos de salinidad reducen la tasa de crecimiento de algunas especies de *Gelidium* disminuyendo su productividad (Santelices & Varela 1994, Prathep *et al.* 2009).

Tanto la profundidad como el tamaño de la pileta no fueron factores estructuradores de la comunidad, ya que su relación con las variables bióticas fue escasa, contraponiéndose a lo señalado por Zhuang (2006).

La elevación fue el principal factor estructurador de la distribución espacial de la comunidad de macroalgas. Se ha señalado en general, que la biomasa de macroalgas de las piletas de marea disminuye a medida que aumenta la elevación, y que las piletas del intermareal bajo son más diversas y similares a las comunidades submareales que las

piletas localizadas en sitios más elevados (Gustavsson 1972, Femino & Mathieson 1980, Hugget & Griffiths 1986, Metaxas & Scheibling 1993). En el presente estudio, la misma relación se halló para la biomasa. Este patrón podría estar relacionado con condiciones más estresantes en las piletas más alejadas del mar durante el verano, particularmente el incremento de la desecación, lo cual podría estar limitando el crecimiento de las algas (Thomsen 2004). Por otro lado, dado que los propágulos de las macroalgas dependen del agua para su dispersión, sólo las especies con alta capacidad de dispersión son capaces de llegar desde el submareal hasta las piletas intermareales, sobre todo hacia aquellas localizadas en el intermareal medio e superior. Géneros como *Blidingia*, por ejemplo, se hallan frecuentemente en intermareales superiores en los cuales son dominantes junto al género *Ulva* (Perales 2003, Burrows 1987). Esto se observó en Los Pocitos, donde la ocurrencia de las algas verdes estuvo asociada a las piletas del intermareal medio y superior.

Estudios ecológicos han demostrado que *C. albida* es una especie relativamente eurihalina capaz de soportar las condiciones desfavorables de los ambientes de fondo blandos donde las temperaturas varían considerablemente durante el día sobre todo en verano (van den Hoeck 1960, 1963). *Cladophora albida* habita en las piletas de marea expuestas a la radiación solar creciendo con estructura esponjosa y de color pálido (van den Hoeck 1982), lo cual fue característico de los especímenes hallados en Los Pocitos. Es importante destacar que las macroalgas se hallaron siempre dentro de las piletas de marea y no se observaron especímenes sobre el sustrato expuesto. Dado que los propágulos que llegan a asentarse en las piletas de marea deben ser capaces de hacer frente a condiciones extremas para poder sobrevivir y desarrollar poblaciones estables (Ranta 1982), la presencia de las macroalgas confinadas al interior de las piletas de marea podría sugerir que las poblaciones de *C. gigas* han extendido el rango de distribución de las macroalgas gracias a la oferta de nuevos hábitats que antes del establecimiento de los arrecifes no se hallaban.

Mayores niveles de nutrientes pueden influir en la estructuración de las comunidades de macroalgas aumentando la biomasa (Nielsen 2001). Algunos estudios ecofisiológicos sobre especies de macroalgas perennes y efímeras han reportado un aumento de la dominancia de géneros de especies foliosas y filamentosas uniseriadas a lo largo de gradientes de nutrientes (Littler & Murray 1975; Diaz *et al.* 2002). La alta concentración de los nitratos y amonio en verano, junto a la alta concentración de

materia orgánica particulada en el agua de mar puede haber beneficiado al crecimiento poblacional de las algas cespitosas como *G. crinale*.

Generalmente se reconoce que las asociaciones entre ostras y macroalgas resultan positivas en procesos de acuicultura (Shpigel & Neori 1996). En Bahía Anegada, *P. morrowii* podría beneficiarse de los nutrientes que aportan los desechos de *C. gigas*, llevando por lo tanto a un importante incremento en la biomasa.

Grupos funcionales de macroalgas

De acuerdo con la clasificación tradicional de grupos funcionales de Littler y Littler (1983), las macroalgas marinas halladas en Los Pocitos clasifican en tres grupos: “gruesas y ramificadas” (*Gelidium crinale* y *Scytosiphon lomentaria*), “filamentosas” (*Polysiphonia morrowii*, *Bryopsis plumosa*, *Cladophora albida*, *Ectocarpus siliculosus*, *Blidingia marginata*, *Ceramium strictum* y *Ulva compressa*) y “laminares” (*Ulva linza* y *Punctaria latifolia*). No hubo especies representantes de los grupos de algas coriáceas ni de algas calcáreas-articuladas.

Por otro lado, en base a la reciente clasificación sugerida por Balata *et al.* (2011), las macroalgas halladas en Los Pocitos clasificarían dentro de seis grupos: sifonales con filamentos finos separados (*B. plumosa*), filamentosas uniseriadas (*C. albida* y *E. siliculosus*), tubular (*B. marginata*, *U. compressa* y *U. linza*), comprimidas (*P. latifolia*), filamentosas uniseriadas y pluriseriadas con talo erecto (*P. morrowii* y *C. strictum*) y corticadas de mayor tamaño (*G. crinale*).

Nuevos registros para Argentina, Bahía Anegada y la región

De las especies de macroalgas identificadas en Bahía Anegada por Borges *et al.* (2005) y por Gauna y Parodi (2010), la únicas presentes en este estudio fueron *Ectocarpus siliculosus* y *Punctaria latifolia*, por lo cual, las demás especies halladas en Los Pocitos constituyen nuevos registros para esta región. Estos resultados eran esperables si consideramos las diferentes localizaciones donde se llevaron a cabo ambos muestreos (submareal vs. intermareal). A pesar de ello, Kooistra *et al.* (1989) han señalado que las piletas de marea constituyen hábitats de gran similitud respecto al hábitat submareal, y por ende suelen habitar en ellas especies submareales. La discrepancia entre las especies de macroalgas marinas halladas en el presente estudio, respecto a Borges (2006) indica que en el submareal de Los Pocitos existen especies que son incapaces de establecerse y

desarrollar poblaciones en las piletas de marea. Este fenómeno podría atribuirse a interacciones competitivas en las piletas de marea debido a la dominancia de Rhodophyta ante las cuales algunas especies son más sensibles que otras.

Cladophora albida, *Gelidium crinale* y *Polysiphonia morrowii* constituyeron primeros registros y primeras citas para la región del sudoeste bonaerense de acuerdo con la bibliografía consultada (Boraso *et al.* 2004, Pujals 1963, Sar *et al.* 1984, Asensi 1966, Parodi 2004). Por el contrario, *Ceramium strictum* y *Bryopsis plumosa* fueron citados previamente en la región por Fernández (2008) y Gauna & Parodi (2010). Por último, *Ulva linza*, *U. compressa* y *Blidingia marginata*, *Punctaria latifolia* (= *P. crouanii*), *Scytosiphon lomentaria* y *Ectocarpus siliculosus* también habían sido citadas por Boraso *et al.* (2004), Asensi (1966), Sar *et al.* (1984), Parodi (2004), Gauna & Parodi (2010).

En Argentina, el género *Gelidium* se halla representado por sólo la especie *G. crinale* que fue registrada en la región austral (Pujals 1963) y en la costa este de Buenos Aires (Sar *et al.* 1984). Por otro lado, *Ceramium strictum* ha sido registrado en las regiones austral y patagónica (Pujals 1963, Boraso *et al.* 2004) y en la costa bonaerense (Pujals 1963, Boraso *et al.* 2004, Sar *et al.* 1984, Fernández 2008).

Punctaria latifolia fue registrada en Santa Cruz y Tierra del Fuego y en las localidades bonaerenses de Pehuen-Co y San Blas (Joly 1967, Asensi 1966, Mendoza & Nizovoy 2000, Fernández 2008, Gauna & Parodi 2010). También fueron citados *E. siliculosus* y *Scytosiphon lomentaria* para las regiones patagónica y austral, y para el sur bonaerense (Boraso *et al.* 2004, Asensi 1966, Parodi 2004);

Cladophora albida fue citada para el Golfo San Jorge y Santa Cruz (Boraso *et al.* 2004); *Bryopsis plumosa* para la región del sudoeste bonaerense (Fernández 2008); *Ulva linza* y *U. compressa* para la zona costera incluyendo Tierra del Fuego e Islas Malvinas y *B. marginata* para la Patagonia, la región austral y el sur bonaerense (Boraso *et al.* 2004).

Los resultados de este estudio permitieron registrar por primera vez la presencia en nuestras costas de *Polysiphonia morrowii*, una especie de origen asiático, constituyendo así una nueva especie para la costa atlántica argentina y la primera cita de la misma para la costa del Océano Atlántico Sur. Este registro constituye además, la primera mención de una especie introducida asociada al establecimiento de los bancos de la ostra invasora *C. gigas* en el Atlántico norpatagónico.

Introducción de *Polysiphonia morrowii*

Polysiphonia morrowii fue originalmente descrita para las costas del Pacífico Noroeste, pero ha sido introducida en otros continentes. Es actualmente reconocida como una especie introducida en Francia, Italia, Turquía, Chile, China, Japón, Corea del Sur, Rusia y Nueva Zelanda (Marzocchi *et al.* 2001, Verlaque 2001, Choi *et al.* 2002, Curiel *et al.* 2002, 2004, Kim *et al.* 2004, Erduğan *et al.* 2009, Kozhenkova 2009, Lee *et al.* 2011, Mamoozadeh & Freshwater 2011, Geoffroy *et al.* 2012).

Varias especies de *Polysiphonia* han sido halladas en hábitats no nativos, las cuales se supone que fueron introducidas como resultado de iniciativas de acuicultura (Maggs & Stegenga *et al.* 1999, Haydar & Wolff 2011, Geoffroy *et al.* 2012). Las especies de *Polysiphonia* invasoras más comunes incluyen *P. harveyi* J.W. Bailey, *P. morrowii* Harvey, *P. brodiei* y *P. breviarticulata* (Gardner 1927, Kapraun & Searles 1990, McIvor *et al.* 2001, Silva *et al.* 1987).

Otras especies de macroalgas introducidas en Argentina

En Argentina, sólo tres especies de macroalgas marinas no nativas han sido halladas hasta la actualidad, las Phaeophyceae *Undaria pinnatifida* y *Sporochnus pedunculatus* (Casas *et al.* 2004, Casas & Piriz 1996, Martin & Cuevas 2006, Meretta *et al.* 2012, Boraso & Negri 1997) y la Rhodophyta *Anotrichium furcellatum* (Borasos de Zaixso & Akselman 2005). El hallazgo de *P. morrowii* en la costa de Bahía Anegada, constituye el cuarto registro de una macroalga marina no nativa para Argentina y específicamente para la costa atlántica patagónica.

Varios autores han remarcado la habilidad de *P. morrowii* para colonizar una variedad de sustratos en su rango nativo y también el rápido crecimiento y propagación vegetativa de los individuos (Kudo & Masuda 1992, Kim *et al.* 1994, 2004). Otras especies exóticas de *Polysiphonia* han sido registradas en alta abundancia y en *stands* monoespecíficos, cuyas poblaciones se reproducen solamente a través de la propagación vegetativa (Rindi *et al.* 1999). Por otro lado, hay evidencia de que las especies de macroalgas filamentosas invasoras producen cambios en la diversidad de especies nativas ya que proveen sustrato para el asentamiento de otras especies adicionando complejidad estructural a los ecosistemas que invaden (Thomsen *et al.* 2006).

Estos antecedentes remarcan la imperativa necesidad de seguimiento de las poblaciones de *P. morrowii* en las costas modificadas de Bahía Anegada.

Introducción de macroalgas en ambientes marinos

Las invasiones de especies han demostrado ser dañinas para la biodiversidad y las funciones de muchos ecosistemas costeros (Ruiz *et al.* 1997, 1999). Debido al potencial efecto a largo plazo de la macroalga exótica *Polysiphonia morrowii* hallada en la costa de Bahía Anegada, gran parte de esta tesis se enfocó en el estudio de esta especie.

Kim *et al.* (2004) sugirieron que la macroalga exótica *U. pinnatifida* podría ser responsable de la introducción de *P. morrowii* en la costa de Chile, sin embargo esta especie no ha sido hallada en las costas chilenas. Por el contrario, *U. pinnatifida* sí está presente en la costa atlántica de Argentina, y se conocen poblaciones establecidas, no obstante no se ha registrado en Bahía Anegada hasta la fecha, por lo cual la hipótesis de introducción conjunta con esta Phaeophyceae es poco probable.

Dado el reciente establecimiento de los arrecifes de *C. gigas* en Bahía Anegada de casi 12 años, muy poco se sabe sobre su interacción con los organismos bentónicos nativos (Escapa *et al.* 2004) y hasta la fecha no se habían reportado especies exóticas asociadas. Los resultados de este estudio representan el primer registro de una especie exótica posiblemente asociada a la introducción de la ostra del Pacífico en Bahía Anegada y refuerzan la hipótesis de una introducción conjunta de ambas especies marinas.

La localización específica de *P. morrowii* dentro de las piletas de marea originadas por individuos de *C. gigas* sumado a su ausencia a lo largo de la costa Patagónica (Pujals 1963, Mendoza & Nizovoy 2000), sugieren que porciones pequeñas de los talos o propágulos establecidos podrían haber llegado a estas costas adheridos al las valvas de las ostras como se ha sugerido para otras localidades (Verlaque 2001, Farnham 1980, Mineur *et al.* 2009). La probabilidad de introducción de macroalgas marinas a través de la acuicultura se relaciona con la capacidad de las especies de colonizar las valvas de los bivalvos comerciales (Naylor *et al.* 2001).

La transferencia de ostras para fines comerciales y específicamente de la ostra del Pacífico es considerada uno de los vectores más importantes de las introducciones marinas, incluyendo las macroalgas (Williams & Smith 2007, Mineur *et al.* 2007, Geoffroy *et al.* 2012). Varias introducciones de macroalgas exóticas, y entre ellas varias especies de *Polysiphonia*, han sido registradas en hábitats cercanos a los arrecifes de ostras, principalmente de *C. gigas* (Connor 1980, Hoagland 1982, Kamara 1982, Mineur *et al.* 2007, Maggs & Stegenga 1999, Gruet 1976, Stegenga *et al.* 1997, Verlaque 2001).

Haydar & Wolff (2011) recientemente reportaron que las Rhodophyta son el grupo de macroalgas más ampliamente distribuido e introducido a través de vectores como

ostras. Por otro lado, el 45% de estas introducciones se originan del Pacífico noroeste, hipotetizándose una introducción conjunta con las ostras del Pacífico (Haydar & Wolff 2011). De las especies de Rhodophyta, aquellas filamentosas como *Polysiphonia* son consideradas las más exitosas en áreas con alto nivel de disturbio, debido a que pueden reproducirse vegetativamente (Williams & Smith 2007).

La comunidad de macroalgas de Ba. Anegada y otras comunidades macroalgales

A pesar de la amplia costa de Argentina expuesta al mar abierto la mayoría de los estudios sobre macroalgas marinas en Argentina han sido realizados en la zona sur de la Patagonia y muchas veces enfocados a especies de interés comercial. Comparativamente, mucho menor es el conocimiento que existe sobre las comunidades de macroalgas de las costas norpatagónicas, incluyendo el sur bonaerense (Sar *et al.* 1984, Bremec & Roux 1997, Parodi 2004, Fernández 2008). Este menor esfuerzo dirigido hacia las costas norpatagónicas es consecuencia de dos factores característicos de esta región costera, por un lado la baja penetración de la luz en la columna de agua debido a exceso de sedimentos y por otro lado la escasez de sustratos duros de gran extensión, que en conjunto limitan el establecimiento de grandes poblaciones de macroalgas (Boraso de Zaixso *et al.* 2004).

La comunidad de macroalgas que habita las piletas de marea de Los Pocitos puede considerarse pobre, ya que el número total de especies presentes a lo largo del año fue bajo en comparación con otras costas argentinas y en comparación con otras costas templadas del mundo (Papenfuss 1957, South 1984, Pujals 1963, Piriz *et al.* 2003, Casas *et al.* 2004, Rindi & Guiry 2004, Mateo Cid 2006). Además estuvieron ausentes algunos grupos de macroalgas característicos de piletas de marea como por ejemplo Rhodophyta calcificadas (Kooistra *et al.* 1989, van Tamelen 1996), a pesar de que son muy comunes a lo largo de las costas patagónicas y bonaerenses (Mendoza 1974, 1979, Bertness *et al.* 2006, Fernández 2008).

La riqueza de especies fue baja incluso considerando que el sustrato disponible (las valvas de las ostras) es altamente colonizable para las macroalgas marinas gracias a su compleja organización tridimensional. La baja riqueza de esta costa podría estar relacionada con limitaciones como la turbidez del agua y por ende la escasa penetración de la luz, la gran variabilidad en la temperatura y/o la concentración de nutrientes (Connor 1980, Thomsen *et al.* 2006).

Morfología de *Polysiphonia morrowii*

Los caracteres morfológicos tradicionalmente usados para identificar las especies de *Polysiphonia* son numerosos y han sido ampliamente cuestionados (Kim *et al.* 2000, Kim 2003, Kim & Abbot 2006, Stuercke & Freshwater 2010). La aplicación reciente de herramientas moleculares ha ayudado a comprender la relación filogenética entre muchas de las especies (Choi *et al.* 2001, McIvor *et al.* 2001, Kim *et al.* 2004, Stuercke & Freshwater 2008).

Stuercke & Freshwater (2008) han delimitado cinco caracteres consistentes para varias especies de *Polysiphonia*: el número de células pericentrales, la conexión entre los rizoides y las células pericentrales, la relación entre las ramas y los tricoblastos, el origen de los espermatangios en relación a los tricoblastos y el arreglo de los tetrasporangios en las ramas.

Estudios recientes han reconocido tres grupos principales: a) tipo *P. urceolata* con algunas especies adicionales; b) grupo multipericentral, que incluye el género *Vertebrata* S.F. Gray y por último c) el grupo *Neosiphonia* M.-S. Kim & I.K. Lee que incluye a *P. harveyi* (Choi *et al.* 2001). El primer grupo incluye a *P. morrowii*, y especies cercanas que son muy similares en cuanto a la morfología como *P. senticulosa*, *P. urceolata* (= *P. stricta*), *P. atlantica*, *P. subtilissima* y *P. pacifica*, entre otras (Choi *et al.* 2001).

Polysiphonia morrowii fue originalmente descrita por Harvey (1857) a partir de especímenes recolectados en Japón y subsecuentemente por otros autores como talos de matas densas, con una textura setacea, ápices subcorimbosos, similares a *P. urceolata* pero diferenciándose de esta en el patrón de ramificación (Harvey 1857, Yoon 1986, Kudo & Masuda 1992, Curiel *et al.* 2002, Kim *et al.* 2004, Erduğan *et al.* 2009, Geoffroy *et al.* 2012).

El estudio detallado de la morfología de los ejemplares de *Polysiphonia* hallados en Bahía Anegada, junto con el análisis de todos los caracteres diagnósticos para el género *Polysiphonia*, revelaron la presencia de dos caracteres taxonómicos indicadores de *P. morrowii*: la presencia de rámulas axilares endógenas portando tetrasporangios y los ápices puntiagudos de las rámulas, los cuales la distinguen de otras especies de este grupo. Debido a la ausencia de gametofitos masculinos fértiles en las muestras, aquellos caracteres taxonómicos relacionados con los espermatangios no pudieron ser evaluados. Es importante señalar que estas son las primeras observaciones en América del Sur de

una especie de *Polysiphonia* portando tanto r mulas end genas axilares como r mulas tetrasporangiales axilares.

Todas las caracter sticas observadas y medidas en los espec menes de Bah a Anegada fueron consistentes con la mayor a de las descripciones de *P. morrowii*, pero las caracter sticas m s conspicuas incluyeron los  pices puntiagudos de las ramas y la presencia de ramas axilares end genas portando tetrasporangios en los talos f rtils.

Estudios recientes en el Sur de Chile han hallado talos de *Polysiphonia* los cuales fueron identificados como *P. morrowii* en base a an lisis morfol gicos y moleculares. Estas descripciones de los individuos coincidieron con otras descripciones previas d excepto por la ausencia de r mulas tetrasporangiales axilares lo cual fue atribuido a un estado inmaduro en el desarrollo de los talos (Kim *et al.* 2004). Estos autores tambi n remarcan una diferencia entre los espec menes recolectados en Chile de aquellos recolectados en Corea y Jap n, en ser m s delicados, suaves y abundantemente ramificados. Los espec menes hallados en Bah a Anegada tambi n fueron abundantemente ramificados como los espec menes de Chile, sin embargo no fueron delicados sino que presentaron una textura set cea como la descrita por Kudo & Masuda (1992) para los talos de Jap n.

Morfolog a de *Gelidium crinale*

El an lisis morfol gico de los espec menes de *Gelidium* permiti  confirmar la presencia y la identidad de la  nica especie perteneciente al orden Gelidiales citada hasta el momento en la costa Atl ntica Argentina. Los caracteres morfol gicos que caracterizan al orden Gelidiales incluyen: la presencia de c lulas nutritivas durante el desarrollo carpogonial, la presencia de una  nica c lula apical de la cual se diferencian las dem s c lulas mediante segmentaci n transversal, la forma de germinaci n de las esporas, la estructura de los "pit plugs" y la forma en que los espermatangios se separan de las c lulas parentales (Santelices 1990a y b).

A nivel mundial, las especies de Gelidiales han sido ampliamente estudiadas debido a su importancia econ mica y ecol gica. La taxonom a de este grupo de algas es relativamente compleja, ya que la diferenciaci n entre g neros y especies no es muy clara. A pesar de ello hay diversos trabajos de revisi n sobre la clasificaci n de este grupo y se han establecido algunos caracteres diagn sticos para discriminar entre g neros y especies diferentes (Rodr guez & Santelices 1988, Bailey & Freshwater 1997, Thomas & Freshwater 2001, Perrone *et al.* 2006).

No existen descripciones de esta especie para costa argentina con las cuales comparar los ejemplares estudiados. La mayoría de las características se correspondieron con los caracteres diagnósticos de la especie (Santelices 1977, Huisman & Parker 2011, Baldock 2010, Santelices & Stewart 1985, Etcheverry 1986, Chapman 1969, Millar & Freshwater 2005). El carácter que presentó mayores diferencias entre las descripciones revisadas fue la ramificación. Existe cierta discrepancia en las descripciones de la especie en cuanto a la localización y forma de la ramificación. Algunos autores remarcan la diferencia en el tipo de ramificación en la parte basal respecto a la apical (Chapman 1969, Müller & Salazar Orquera 1996), sin embargo la mayoría concuerdan al igual que en los ejemplares de Los Pocitos, en la copresencia de ramificación alterna y opuesta o pinnada, sobre todo en la parte apical de los talos. Dado que se trata de una especie cosmopolita, es de esperar que estas diferencias estén relacionadas con la plasticidad fenotípica de la especie y asociada a los movimientos del agua a los cuales se encuentran sujetos los *turfs*.

Ciclos de vida y tipos de reproducción

La mayoría de las macroalgas marinas poseen ciclos de vida que involucran varias fases, las cuales pueden ser morfológicamente iguales o diferentes. Phaeophyceae y Chlorophyta tienen por lo general ciclos de vida bifásicos en los que alternan dos generaciones de vida libre, una haploide (gametofito) y otra diploide (esporofito). Rhodophyta posee ciclos de vida bifásicos modificados, también llamados trifásicos, que incluyen una tercera generación diploide de vida corta (carposporofito) que se forma en la superficie del gametofito femenino sobre el cual vive y obtiene nutrientes (Kamiya & Kawai 2002).

En las especies de Rhodophyta halladas, hubo evidencia de ciclos de vida trifásicos completos. La presencia de carposporofitos indicó que la reproducción sexual efectivamente ocurrió aunque no se observaron gametangios masculinos. Esto podría interpretarse como que la etapa de fertilización al momento de hallar los carposporofitos ya había pasado tanto en *C. strictum*, como en *P. morrowii* y *G. crinale*.

La frecuencia de ocurrencia de los carposporofitos de estas especies entre los ejemplares recolectados en las distintas estaciones fue sin embargo muy baja, lo cual puede indicar una baja frecuencia de reproducción sexual en las especies de Rhodophyta en este hábitat. Para *P. morrowii* y *G. crinale*, es probable que las fases sexuales del ciclo de vida en este ambiente no sean la principal estrategia reproductiva y que recurran a otras

estrategias de reproducción para mantener sus poblaciones. Las especies filamentosas formadoras de *turfs* se reproducen mayormente por propagación vegetativa, cubriendo horizontalmente el sustrato y pudiendo regenerar poblaciones luego de los disturbios (Airoldi & Virgilio 1998).

En algunas poblaciones el gametofito puede ser capaz de producir nuevos gametofitos sin atravesar la fase esporofítica y viceversa (Reis & Yoneshigue-Valentin 2000; West *et al.* 2001, Muller 1962). Este comportamiento fue evidenciado en algunos tetrasporofitos de *P. morrowii* que presentaron propágulos de tipo *polisporas*, proceso que se conoce como apomeiosis (Lobban & Harrison 1997). La ocurrencia de polisporangios ha sido reportada en varios géneros de Florideophyceae (Dixon 1977) y se ha sugerido que podrían representar un tipo ancestral de esporangio en las Florideophyceae (Church 1919). Si bien no se desarrollaron cultivos a partir de ellas, dado que este tipo de propágulos permite la perpetuación de los tetrasporofitos, es posible que sean responsables de la mayor ocurrencia de tetrasporofitos en las poblaciones de las piletas de marea. La baja influencia del oleaje en esta costa puede disminuir las probabilidades de encuentro entre los espermacios masculinos sin movilidad propia y las tricóginas femeninas por lo cual la reproducción sexual en las poblaciones de Rhodophyta podría ser muy poco frecuente.

La ausencia de especímenes fértiles de Chlorophyta en las muestras analizadas confirmaría que es poco probable que estas algas se reproduzcan mediante ciclos sexuales en este ambiente por su baja ocurrencia y escasa biomasa en las piletas de marea generando poca probabilidad de éxito en la reproducción sexual debido a una baja densidad crítica de gametas (DeWreede & Klinger 1988).

En la comunidad de Bahía Anegada se hallaron dos formas de *Scytosiphon lomentaria*: *S. lomentaria* f. *typicus* y *S. lomentaria* f. *tortilis* identificadas siguiendo a Cho & Boo (1998), aunque marcadas variaciones en la morfología de los talos en este género se encuentran asociadas a condiciones ambientales como la estación del año y el hábitat (Clayton 1978).

El ciclo de vida de *Punctaria latifolia* en la región de Bahía Anegada ya ha sido descrito por Gauna & Parodi (2010). Coincidentemente con sus observaciones, los esporofitos hallados en Los Pocitos presentaron ambos tipos de esporangios en un mismo talo. Esta variación en el ciclo de vida bifásico y heteromórfico, característico del grupo de la familia Chordariaceae ha sido denominado como “tipo directo” (Gauna & Parodi 2010, Clayton & Ducker 1970, Dangeard 1963) y se caracteriza por la

ausencia de la fase sexual, lo que lleva a la especie a propagar las generaciones esporofíticas a partir de pluriesporas (Gauna & Parodi 2010, Clayton & Ducker 1970, Caram 1965, Mathieson 1967, Wynne 1969).

Los ciclos de vida cortos y la presencia de partenogénesis pueden sugerir adaptaciones de las macroalgas que habitan naturalmente el hábitat submareal que les permitieron colonizar y habitar las piletas de marea de los arrecifes de ostras (Ganning 1971).

Fenología de *Polysiphonia morrowii* en Bahía Anegada

Pocos son los estudios fenológicos en macroalgas marinas de nuestro país (Casas & Piriz 1996, Perales & Boraso 2006, Gauna & Parodi 2010, Martin *et al.* 2011), a pesar de que se realizan habitualmente en diversas especies de macroalgas a nivel mundial (Espinoza Avalos 2005).

Este constituye el primer estudio fenológico de *P. morrowii* introducida en costas del Océano Atlántico, aunque su fenología ha sido estudiada para poblaciones nativas de Japón y otras costas en las que fue introducida (Kudo & Masuda 1992, Curiel *et al.* 2002).

Morfometría y fenología vegetativa

La morfología de los talos de *Polysiphonia* varía según la especie, pero en la mayoría los talos poseen un sistema de filamentos erectos bien desarrollados y uno de filamentos postrados que permiten su adhesión al sustrato y extenderse horizontalmente a lo largo del mismo, reproduciéndose vegetativamente (Yoon 1986, Prathep *et al.* 2009). El sistema postrado generalmente presenta un menor desarrollo en comparación con el sistema erecto (Yoon 1986). Los resultados obtenidos para *P. morrowii* en el presente estudio demostraron que esta especie presenta un comportamiento rastrero y sus talos tienen un desarrollo mucho mayor del sistema erecto respecto al postrado durante todo el periodo analizado. Esta dominancia del sistema erecto ocurrió durante todo el periodo analizado, sin embargo presentó estacionalidad, ya que fue menor en los meses fríos y mayor en los meses de mayores temperaturas.

Las variables morfométricas que mejor describieron la estructura de los talos de *P. morrowii* en este hábitat fueron el largo, el grosor y el peso seco del talo. Todas las variables de tamaño del talo que fueron significativas se relacionaron positivamente entre sí. El largo y el grosor resultaron ser buenas indicadoras del crecimiento en

biomasa de los talos de *P. morrowii*. El largo de los talos fue prácticamente constante a lo largo del periodo analizado, lo que indicaría que los cambios estacionales no afectan directamente a esta variable. Por el contrario, muchos autores han registrado largos del talo mayores en los meses de mayores temperaturas en otras especies de *Polysiphonia* y otros géneros de Rhodophyta tanto en poblaciones naturales como en cultivo (Subba Rangaiah *et al.* 2003, Kim *et al.* 2006, Kain & Destombe 1995, Levy *et al.* 1990, Tala *et al.* 2004). Varios estudios han sugerido una relación positiva entre el crecimiento de *Polysiphonia* y la temperatura, lo que indicaría una adaptación a vivir en aguas cálidas (Yarish & Edwards 1982, Umamaheswara Rao 1973, Subba Rangaiah *et al.* 2003). Sin embargo, otros autores han reportado resultados opuestos en especies de *Polysiphonia* de áreas geográficas donde las especies duran todo el año (Conover 1964, Edwards 1970, Kapraun 1977).

En el caso de la población de *P. morrowii* que habitan las piletas de marea de Los Pocitos, los resultados del análisis estacional evidenciaron que la especie presenta sus picos de abundancia en los meses fríos, lo cual es esperable ya que es una especie característica de aguas frías a templadas (Kudo & Masuda 1992). Sin embargo, los resultados del análisis fenológico demostraron que el incremento en la temperatura favorecen el crecimiento de los talos hasta temperaturas óptimas, luego las cuales se vuelve el factor limitante del crecimiento. El efecto limitante de la temperatura sobre los talos de *P. morrowii* puede ser directo (por ejemplo, daños celulares por calentamiento o tasas de respiración superiores a las tasas de fotosíntesis) como puede también ser indirecto, como consecuencia de otros factores que se vuelven desfavorables en épocas de altas temperaturas. Uno de los factores que sin duda afecta el crecimiento de los talos en las épocas de altas temperaturas es el epifitismo. Se sabe que una alta carga epifitaria sobre las macroalgas generalmente implica menores tasas de crecimiento y mayor pérdida de biomasa (Buschmann 1990, Buschmann *et al.* 2001). Por otro lado, el sedimento limo-arcilloso de las planicies de marea se hallan normalmente habitado por una gran diversidad de bacterias, cianofíceas, diatomeas epipélicas y microorganismos, de manera que las macroalgas que habitan este lugar, se ven incondicionalmente afectadas por el epifitismo de estos organismos. Estudios previos han demostrado que los sustratos sumergidos en este hábitat se cubren rápidamente de bacterias, cianofíceas y diatomeas y que este *biofilm* presenta estacionalidad comenzando a formarse en primavera, volviéndose muy abundante en febrero y marzo y disminuyendo en otoño (Borges 2006). Los resultados de las colectas mensuales de *P. morrowii* evidenciaron

este fenómeno de epifitismo al igual que fue observado por Borges (2006). Este fenómeno podría disminuir las capacidades fotosintéticas de *P. morrowii* y consecuentemente su abundancia en las épocas de altas temperaturas.

Otro factor que podría estar actuando es el cambio en las tasas de sedimentación del la costa, teniendo en cuenta que la dinámica del sedimento afecta negativamente el crecimiento de *Polysiphonia* como lo señalaran Subba Rangaiah *et al.* (2003) y Airoidi & Virgilio (1998), ya que muchos ejemplares en primavera aparecieron cubiertos con sedimento aglomerado con las cadenas de diatomeas.

Los cambios en el contenido de humedad de los talos de *P. morrowii* en este hábitat indicaron que no hubo una disminución significativa en el contenido de agua de los talos a medida que incrementó la temperatura mensual. Lo mismo ocurrió con la relación PS/PH. Estos resultados podrían indicar que *P. morrowii* posee algún mecanismo para regular la pérdida de agua de las células y de amortiguar el shock osmótico, como por ejemplo sus paredes celulares muy gruesas, lo que podría sugerir adaptaciones para evitar la pérdida de agua a corto plazo (Lipkin *et al.* 1993, Lee 2008). El mayor peso seco promedio de los talos coincidió con el mes de máxima concentración de nitratos y mínima de nitritos y fosfatos, coincidentemente con otro estudio sobre la relación entre la abundancia de los nutrientes nitrogenados y la biomasa en *Gracilaria* de la costa argentina (Martin *et al.* 2011), aunque hay evidencia de que algunas especies de Rhodophyta pueden almacenar nitrógeno para utilizarlo en épocas de mejores condiciones para el crecimiento (Lapointe 1985, Smit *et al.* 1997).

Fenología reproductiva

El ciclo de vida trifásico de *Polysiphonia* ha sido utilizado como ejemplo para muchas especies de macroalgas Rhodophyta (van den Hoek *et al.* 1995).

Al igual que ocurrió con otras especies de *Polysiphonia* de la costa bonaerense (Fernández 2008), no se observó la fase masculina fértil en ninguna de las muestras obtenidas. Existe evidencia de que los ciclos sexuales de especies del género *Polysiphonia* son raros en las poblaciones naturales e incluso que la reproducción sexual no logra ser inducida en cultivo (Yarish & Edwards 1982). Davis y Wilce (1987) han reportado hábitos perennes en *P. urceolata* sin fases reproductivas. Específicamente para *P. morrowii*, existen registros de ausencia de ejemplares masculinos (Geoffroy *et al.* 2012, Kim *et al.* 2004) y/o de muy baja frecuencia (Kim *et al.* 1994). Sólo unos pocos estudios han registrado todas las fases del ciclo de vida (Yoon 1986, Kudo &

Masuda, 1992, Kim *et al.* 1994, Curiel *et al.* 2002, Erduğan *et al.* 2009). Sin embargo, en el presente estudio, la presencia de gametofitos portando cistocarpos maduros indicó que ocurrió reproducción sexual durante el periodo estudiado, por lo cual la ausencia de los talos masculinos fértiles podría atribuirse a la pronta caducidad de los espermatangios. Por lo que queda evidente que en las piletas de marea de Los Pocitos *P. morrowii* cumplió el ciclo de vida completo.

La proporción de talos fértiles fue siempre mayor a la proporción de talos vegetativos y esta tendencia se mantuvo durante todos los meses analizados, como se ha visto en otros estudios de *Polysiphonia* (Subba Rangaiah *et al.* 2003). Además, la proporción de talos tetrasporofíticos respecto a los carposporofíticos fue muy alta. A diferencia de los resultados de ese estudio, otros autores han hallado mayor proporción de talos cistocárpicos en relación a los talos tetrasporofitos en otras especies de *Polysiphonia* (Subba Rangaiah *et al.* 2003). Sin embargo, Thornber (2006) indicó que generalmente existe una tendencia hacia la dominancia de tetrasporofitos en el orden Ceramiales y Gracilariales.

En las especies que se reproducen a lo largo de todo el año, las condiciones ambientales de cada hábitat ejercen una importante influencia en su fenología reproductiva (De Wreede & Klinger 1988; Reed & Foster 1996). La baja proporción e incluso ausencia de talos gametofíticos fértiles, a pesar de la alta frecuencia de talos tetrasporofíticos, productores de las fases gametofíticas, podría deberse a varios factores, entre ellos, una baja viabilidad de las tetrásporas, bajos niveles de reclutamiento, escasa supervivencia de plántulas nuevas, capacidad superior de las carposporas para producir tetrasporofitos, y/o talos sexuales de vida más corta que los asexuales (Kim & Abbott 2006, Carmona & Santos 2006).

La mayoría de los estudios fenológicos sobre *P. morrowii*, mencionan además, una mayor ocurrencia de fases asexuales en comparación con las fases sexuales (Kim *et al.* 1994, Geoffroy *et al.* 2012, Curiel *et al.* 2002). Engel *et al.* (2001) sugirió que las proporciones de fases que se desvían de 1:1 pueden deberse en parte a los procesos de reproducción asexual. En el caso de *P. morrowii* en las piletas de marea de Los Pocitos, esta explicación puede ser acertada, ya que hubo evidencia de reproducción asexual monofásica a través de polisporas. Los ciclos de vida asexuales suelen ser la estrategia más fuerte de las especies de macroalgas invasoras (Lodge 1993, Chapman 1999). Es esperable entonces que, dada la reciente introducción de esta especie en Argentina, las

fases sexuales del ciclo de vida trifásico no se encuentren bien establecidas en este hábitat.

La fase tetrasporofítica y las fases vegetativas coexistieron durante todo el año, mientras que la fase carposporofítica se halló coexistiendo con la fase tetrasporofítica en tan sólo uno de los meses analizados. En otras especies de Rhodophyta y particularmente en la costa atlántica también se ha observado esta coexistencia de talos vegetativos y fértiles durante todo el año (Kim *et al.* 2006, Martin *et al.* 2011, Subba Rangaiah *et al.* 2003). Sin embargo, la estacionalidad en la ocurrencia de las diferentes fases reproductivas de varias especies de *Polysiphonia* ha sido reportada por varios autores (Dixon 1977, Edwards 1970, Kapraun 1977, Yarish & Edwards 1982).

Algunos autores han observado que la formación de células reproductivas a lo largo de todo el año en especies perennes está relacionada con los bajos costos de reproducción, comparado con otras especies no perennes (De Wreede & Klinger 1988; Santelices 1990a y b). En este estudio, si bien la proporción de talos fértiles no fue muy diferente entre los distintos meses, hubo un leve incremento en los meses de septiembre y octubre, cuando las temperaturas y la duración del periodo solar fueron aumentando, a diferencia de lo que se ha encontrado en poblaciones de otras especies y particularmente en la costa atlántica (Kim *et al.* 2006, Piriz 1996).

Fecundidad

Si bien las condiciones ecofisiológicas que favorecen el establecimiento de las esporas en las macroalgas están influenciadas por diversos factores (temperatura, fotoperiodo, herbivoría, dinámica de sedimentos, etc.), debe existir una relación positiva entre la fecundidad y la fertilidad ya que aquellos individuos más grandes con altas tasas de fecundidad deben tener mayor éxito reproductivo (Engel *et al.* 2001).

En las piletas de marea de Los Pocitos, se vio claramente que a pesar del aumento en la proporción de talos fértiles en septiembre, la fecundidad mantuvo la tendencia de los demás meses. En este sentido, la temperatura parece estar relacionada de manera inversa con el tamaño y la reproducción de la especie.

Por otro lado, las mayores tasas de fecundidad coincidieron con los meses de mayor concentración de fosfatos en el agua. Esto puede sugerir, por un lado, una estimulación por parte de una alta concentración de nutrientes y por otro lado, una estrategia de aprovechamiento de los recursos para destinarlos a la producción de células reproductivas.

Existen pocos estudios sobre fecundidad de especies de *Polysiphonia* (Subba Rangaiah *et al.* 2003), y aún no se han realizado en *P. morrowii*, por lo que este estudio se convierte en el primero en el tema para esta especie en particular.

Cultivo *in vitro* de *Gelidium crinale*

Gelidium constituye actualmente la principal fuente de agar de aplicación farmacéutica a partir de macroalgas (Armisen 1995, Santelices 1976, Akatsuka 1986, Bixler & Porse 2011). Debido a su gran valor económico, varias especies han sido objeto de estudios morfológicos, bioquímicos, ecológicos (Macler & West 1987, Sousa Pinto *et al.* 1996, Mercado *et al.* 2001, Carmona & Santos 2006).

En Argentina, el agar se obtiene de *Gracilaria* y la potencialidad de su explotación a partir de especies de Gelidiales no ha sido explorada hasta el momento (Boras de Zaixso *et al.* 1998, Zemke White & Ohno 1999, McHugh 1991, Bixler & Porse 2011).

A nivel mundial, la cosecha de *Gelidium* con fines comerciales se realiza mediante explotación directa de las poblaciones naturales, sin embargo, el interés por su cultivo viene aumentando desde hace varios años debido a la fragilidad de estas poblaciones (Friedlander 2008, Santelices 1988). En Los Pocitos, tanto la explotación directa como el cultivo a mar abierto de *G. crinale* supone ciertas desventajas debido a la alta turbidez del agua, la competencia con *P. morrowii* y el enterramiento de los turfs por grandes cantidades de sedimento. Por lo tanto, el desarrollo de alternativas de cultivo resulta indispensable para fomentar una explotación sustentable a largo plazo.

Crecimiento de los explantes

Los resultados de este trabajo demostraron que el cultivo mejorado mediante técnicas de micropropagación podría aumentar las potencialidades de explotación del recurso así como la facilidad de manejo de las poblaciones.

El crecimiento vegetativo de *G. crinale* a partir de explantes apicales ocurrió en condiciones de cultivo *in vitro*, y si bien la respuesta de los distintos explantes al cultivo fue variable, la mayoría presentó altas tasas de crecimiento y un gran desarrollo de proliferaciones.

Las dos variables de tamaño evaluadas: largo y grosor del talo respondieron positivamente al cultivo *in vitro* con una tendencia similar a lo largo del experimento,

aunque no alcanzaron los valores hallados por otros autores (Titlyanov & Titlyanova 2006).

La tasa de crecimiento relativa es un elemento importante en la evaluación de la producción potencial de biomasa y en las especies comerciales de algas es esencial que alcancen valores altos, para la producción masiva. Se evidenció un mayor esfuerzo de crecimiento de los explantes al inicio del cultivo, lo que podría estar relacionado con una alta tasa de regeneración del explante luego de la escisión y con un aprovechamiento de la alta disponibilidad de nutrientes en el agua de cultivo, coincidentemente con lo señalado por Titlyanov & Titlyanova (2006). Los valores hallados en el presente estudio se acercan a los valores máximos hallados para esta especie por Boulus *et al.* (2007) y superan las tasas de crecimiento relativa halladas por Santelices (1976) en otras especies de Gelidiales. La tendencia a disminuir evidenciada en los registros posteriores podría estar relacionada con el consumo de los nutrientes como consecuencia directa del crecimiento (Santelices 1976).

Los resultados de estos experimentos preliminares demostraron una rápida respuesta de crecimiento de *G. crinale* en un corto periodo de tiempo, lo que evidencia una importante capacidad de aprovechamiento de los recursos y una rápida regeneración celular.

Si bien el potencial de crecimiento de Gelidiales puede alcanzar valores de 21%, como se mostró en otros estudios (Boulus *et al.* 2007, Friedlander 2008), estos valores no fueron alcanzados en los ensayos realizados. Sin embargo, se puede señalar que la tasa de crecimiento promedio de *G. crinale* podría mejorarse con diseños de cultivo bajo condiciones más favorables de temperatura, luz y salinidad óptimas (Kim *et al.* 2006) o con cultivos iniciados a partir de distintos tipos de porciones del talo (Titlyanov & Titlyanova 2006).

Proliferación de ramas y micropropagación

La producción de proliferaciones y ramas en experimentos de cultivo ha sido observada en otras especies de algas rojas (Collantes *et al.* 2004, Kling & Boddard 1987). Estos autores han hallado cierta polaridad en la ocurrencia de las yemas, localizándose éstas en la zona apical del explante, sin embargo también es común la producción de yemas laterales, característico de algunas especies de Gelidiales (Santelices 1988). Los resultados de las experiencias de producción de ramas realizadas con el objetivo de evaluar la micropropagación de *G. crinale* desde el punto de vista del cultivo comercial,

demonstraron que esta especie en cultivo *in vitro* no presenta polaridad en la formación de las proliferaciones.

La alta producción de ramas de varios órdenes que se registro en los cultivos de *G. crinale*, sugiere una buena opción para utilizarla en procesos de micropropagación, ya que la alta complejidad alcanzada por los explantes multiplica en un alto grado la producción de plántulas *in vitro*. Es importante señalar que en comparación con otros trabajos similares, la producción de râmulas en el presente estudio fue mucho mayor y en menor tiempo (Titlyanov & Titlyanova 2006), indicando que la potencialidad de multiplicación de esta especie a través cultivo *in vitro* es muy alta. Este comportamiento podría deberse una estrategia de supervivencia ante los disturbios. La rápida producción de ramas sobre la superficie del explante aumenta las probabilidades de adhesión al sustrato facilitando la reproducción vegetativa. Los resultados de los estudios anatómicos realizados en *G. crinale* soportan esta hipótesis, ya que se observó en ellos la presencia de elementos estructurales (rizines) distribuidos en la corteza y médula de los ejes. Estos rizines a su vez, fueron los componentes principales de las estructuras de fijación (hapterios) por lo tanto cualquier râmula producida por el explante seria potencialmente capaz de desarrollar órganos de fijación. Sin embargo, se ha visto que la producción de estructuras de fijación requiere de estímulos externos como por ejemplo, sustratos de tipo calcáreos (Orduña Rojas & Robledo 2002, Santelices & Varela 1994, Ramirez 1995) o por sombreado del talo (Titlyanov & Titlyanova 2006). Varios autores han intentado cultivar *Gelidium* para obtener plántulas con rizoides adheridos a sustratos (Titlyanov *et al.* 2006, Salinas 1991, Santelices *et al.* 1995). Existe evidencia de que el sustrato de tipo calcáreo estimula el proceso de adhesión de fragmentos de *Gelidium* (Santelices & Varela 1994), lo cual en Los Pocitos constituye un elemento de gran importancia ya que las valvas de ostras de *C. gigas* facilitarían este proceso.

La producción de ramas alcanzó el cuarto nivel demostrando la complejidad estructural que alcanzan los explantes. El crecimiento de las ramas fue positivo para los tres tipos de ramas primarias, secundarias y terciarias. Las tasas de crecimiento de las ramas primarias fueron en general mayores que las tasas de crecimiento de largo de explante, demostrando el mayor esfuerzo energético de los explantes dedicado a la producción de proliferaciones laterales en comparación respecto al crecimiento en largo.

Algunos autores sostienen que la técnica tradicional de la obtención de plántulas mediante la fragmentación de los talos no permite la maximización del número de propágulos por planta donante (Titlyanov *et al.* 2006). El cultivo de explantes de

macroalgas marinas se inició en la década del 70 y se ha ido perfeccionando en los últimos años (García Reina *et al.* 1991, Reddy *et al.* 2008). La micropropagación a través del cultivo de explantes de macroalgas presenta ventajas de selección y fijación de características determinadas de las macroalgas, y ha probado ser exitosamente aplicada a la maricultura de varias especies de Rhodophyta de importancia económica (Collantes *et al.* 2004). No obstante, sólo hay disponibles unos pocos estudios sobre la descripción y regeneración como un proceso potencialmente importante para la micropropagación clonal de especies de Gelidiaceae (Macler & Zupan 1991). En este contexto, la producción de plántulas a partir de la de ápices y rámulas puede ser una importante alternativa para el cultivo de *G. crinale* como se ha visto en otros trabajos similares (Titlyanov *et al.* 2006, Titlyanov & Titlyanova 2006).

El peso seco y peso húmedo son las variables mayormente usadas para evaluar tasas de crecimiento en macroalgas. Sin embargo, para estudios más finos, estas variables dan información cualitativa limitada en cuanto a la orientación del crecimiento. Los estudios a menor escala, como el que ha sido utilizado en esta tesis, permiten evaluar además, como es la respuesta de una especie al cultivo para desarrollar a partir de allí las metodologías más adecuadas.

Es importante destacar que los resultados obtenidos a través de los cultivos *in vitro* en condiciones controladas no son fácilmente extrapolables a la realidad del campo, sin embargo son útiles ya que permiten interpretar y pronosticar el comportamiento de la especie estudiada, lo cual a largo plazo facilita la selección de técnicas de manejo y cultivo comerciales.

La presencia de *G. crinale* en las costas de Bahía Anegada, representa una oportunidad potencial para impulsar la industria de agar y agarosa en nuestro país y en conjunto con la ostricultura constituye una perspectiva interesante que permitiría diversificar las posibilidades económicas de los pobladores.

Cultivo *in vitro* de *Polysiphonia morrowii*

La mayoría de los estudios de cultivo de especies de *Polysiphonia* han estado orientados hacia aspectos bioecológicos o fisiológicos (Lining & Garbary 1992, Fralick & Mathieson 1975, Lee & Lee 1991) y los estudios de cultivo con fines comerciales son escasos sino ausentes. Varias especies de *Polysiphonia* son epífitas o productoras de floraciones que afectan las poblaciones naturales, razón por la cual los aspectos ecológicos han sido el enfoque principal de los estudios sobre este género. Sin embargo

existe información que justifica el potencial aprovechamiento de *Polysiphonia* para la explotación comercial. Entre ellos se pueden citar los trabajos de Usov *et al.* (1983), Fujimoto *et al.* (1985), Dave *et al.* (1987), Usov & Ivanova (1987), Prado *et al.* (2008), Duan *et al.* (2006), y Lee *et al.* (2011) quienes han propuesto varias especies de *Polysiphonia* como fuentes de proteínas, antioxidantes, compuestos antivirales y ficocoloides. Particularmente en *P. morrowii*, varios trabajos han demostrado su potencialidad para la obtención de productos de alto valor agregado (Usov *et al.* 1983, Usov & Ivanova 1987, Je *et al.* 2009). Determinaciones químicas preliminares en talos de *P. morrowii* (= *P. abscissa*) colectados en las piletas de marea de Los Pocitos han evidenciado que posee una importante actividad antioxidante y abundantes ficocoloides, por lo cual constituye una fuente interesante de compuestos bioactivos con aplicación en la industria alimenticia y farmacéutica (Pérez *et al.* 2011, Pablo *et al.* 2012).

Los resultados de los experimentos de cultivo *in vitro* indicaron que la respuesta de crecimiento de *P. morrowii* es dependiente tanto del tamaño del explante como de su origen, por lo cual es necesario adoptar condiciones diferentes de acuerdo a los objetivos del cultivo. Sin embargo, dado que el crecimiento fue lento en los cultivos en condiciones controladas, es necesario considerar posibilidades de cultivo *outdoor* o extracción directa de *P. morrowii* en lugar de su cultivo *indoor*.

Cultivo a partir de talos enteros

Los resultados del cultivo demostraron que el mejor desempeño fue el de los cultivos a partir de talos enteros, los cuales alcanzaron las tasas de crecimiento más altas. Sin embargo, todos los valores hallados fueron relativamente bajos en comparación con cultivos de especies comerciales de Rhodophyta (Ruennes & Tananger 1984, Gal Or & Israel 2004).

El crecimiento de los talos enteros fue positivo, pero mostró una dinámica relativamente lenta durante todo el período. Al igual que ocurrió con el cultivo de *G. crinale*, los talos enteros de *P. morrowii* exhibieron un período de aclimatación y luego una rápida recuperación, atribuible al abundante desarrollo de rámulas cortas que aparecieron en los talos. Luego de desarrollar estas ramas cortas, los talos adquirieron una textura más esponjosa y formaron una red globosa de filamentos.

Modificaciones morfológicas similares se han observado en otras especies de Rhodophyta en cultivos realizados en botellas (Santelices 1976, Austin 1959). Esta rápida respuesta de los talos a la producción de ramas pequeñas puede constituir una

estrategia para la supervivencia de los talos luego de la fragmentación, lo cual permitiría la flotación por ciertos periodos de tiempo hasta adherirse a un nuevo sustrato.

La pérdida de biomasa al inicio de los cultivos de talos enteros fue muy alta y requirieron mucho tiempo para volver a alcanzar el tamaño inicial y apenas superarlo. Esto constituye claramente una desventaja desde el punto de vista de la producción, por lo cual es necesario analizar diferentes condiciones de cultivo hasta alcanzar las condiciones óptimas para el cultivo talos enteros de *P. morrowii*.

Cultivo a partir de fragmentos del talo

El movimiento del agua es un factor determinante de la producción macroalgal debido a que influye en las tasas de absorción de nutrientes, metabolismo del carbono, asentamiento de esporas e intercambio de gases, entre otros (Lobban & Harrison 1997, Wheeler 1980,1988, Parker 1981, Hurd 2006). En este contexto, resulta importante tener en cuenta los efectos del movimiento del agua para diseñar sistemas de cultivo de macroalgas marinas. El tamaño del alga es otro factor importante a tener en cuenta en el diseño de la escala de los cultivos comerciales, ya que hay evidencia de que depende de la capacidad de la misma para crear microturbulencias (Wheeler 1980).

Los resultados del presente estudio demostraron que el crecimiento de fragmentos pequeños de *P. morrowii* varía de acuerdo a las condiciones de aireación de los cultivos y que también depende del origen del fragmento. Para los cultivos apicales, el crecimiento ocurrió en condiciones de aireación moderada y fue aún mejor en las condiciones sin aireación. Fue evidente además, una sensibilidad de los fragmentos apicales a las condiciones de aireación fuerte, ya que estos no prosperaron. Para los fragmentos basales, todas las condiciones de aireación fueron favorables y permitieron el crecimiento, sin embargo, las condiciones de cultivo sin aireación y con aireación fuerte fueron las que permitieron un mejor desempeño. Esta diferente respuesta puede explicarse desde el punto de vista morfológico. Como se observó en los estudios anatómicos, los filamentos apicales de *P. morrowii* poseen células largas, angostas y con paredes celulares más delgadas que las células que forman el talo postrado. Es esperable entonces una mayor sensibilidad de los filamentos apicales a los movimientos del agua respecto a los filamentos postrados de estructura más “rígida”.

Los fragmentos basales tuvieron un volumen mayor debido a una gran proliferación de ramas cortas. Esta mayor complejidad estructural podría permitir un mejor crecimiento en condiciones de flujos lentos ya que las características morfológicas de pequeña

escala pueden actuar como rugosidades que generan flujos turbulentos en la superficie del talo (Norton *et al.* 1982, Koch & Gus 1999). Sin embargo, esto no se reflejó en los resultados obtenidos.

El mayor crecimiento alcanzado por los fragmentos basales en condiciones de aireación fuerte respecto a las condiciones sin aireación, es probablemente respuesta de un mejor intercambio gaseoso y de nutrientes en las condiciones de movimiento de agua. Otra explicación a este mayor crecimiento en condiciones de aireación fuerte podría ser el movimiento vertical de las burbujas de aire, que permitiría una mejor exposición de todas las partes del talo a las intensidades de luz óptimas.

La respuesta de una especie a las condiciones de aireación impuestas durante los cultivos depende de cómo se halla adaptada esta especie al movimiento del agua en el ambiente natural. En las piletas de marea de Los Pocitos, *P. morrowii* se halla sujeta a una baja influencia del movimiento del agua durante la marea baja, ya que bajo condiciones atmosféricas tranquilas, las piletas se vuelven quiescentes (Hurd 2006).

Como se vio en los resultados, las mayores temperaturas favorecieron el desarrollo de los fragmentos. Este comportamiento también ha sido observado en otras especies de *Polysiphonia* (Edwards 1969).

El hecho de que algunos fragmentos se adhirieron a las paredes del frasco o al fondo indicó que los mismos desarrollaron estructuras de fijación, sobre todo en los fragmentos apicales para dar anclaje a los fragmentos.

En base a estos resultados, se recomienda la utilización de fragmentos basales para iniciar experiencias de cultivo, ya que por un lado, las respuestas de crecimiento ocurren más marcadamente que en las porciones apicales, y por otro lado son más resistentes a las condiciones estresantes respecto al movimiento del agua.

Cultivo a partir de explantes

En el cultivo de porciones aún más pequeñas de *Polysiphonia*, los patrones de crecimiento fueron diferentes y las porciones apicales fueron, en este caso, las de mejor desempeño. Los resultados no mostraron ningún efecto significativo de las dos condiciones de aireación sobre el crecimiento en largo de los explantes, sin embargo las curvas de tendencia mostraron una diferencia evidente en la respuesta de los explantes.

Para los explantes apicales, la influencia de la aireación sobre la tasa de crecimiento relativa fue evidente, ya que se vieron favorecidos en los cultivos con aireación, posiblemente debido a un mejor intercambio gaseoso y de nutrientes. Diferente fue la

respuesta de los basales cuyo crecimiento se mostró independiente de las condiciones de aireación y presentó mucha variabilidad.

Para el cultivo de porciones muy pequeñas de *P. morrowii*, a nivel de filamentos, se recomienda utilizar porciones apicales y condiciones de aireación constante.

CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos durante el desarrollo de esta tesis generaron información valiosa para el desarrollo de futuras investigaciones ficológicas tanto básicas como aplicadas y permiten concluir que:

- Este trabajo constituye el primer estudio sobre comunidades de macroalgas marinas de piletas de marea originadas por arrecifes de *Crassostrea gigas* en Bahía Anegada. Los resultados obtenidos permitieron una actualización de la información biológica y ecológica sobre las comunidades bentónicas de las costas Atlánticas norpatagónicas.
- Los estudios morfológicos permitieron identificar por primera vez la presencia *Polysiphonia morrowii*, constituyendo así, la tercer especie de macroalga introducida en la costa Atlántica Argentina y la primera cita de esta especie para la costa sur del Océano Atlántico.
- *Cladophora albida*, *Gelidium crinale* y *Polysiphonia morrowii* constituyen los primeros registros y las primeras citas para la región del sudoeste bonaerense.
- La particular abundancia de las poblaciones de *Polysiphonia morrowii* en los arrecifes de ostras de Bahía Anegada sugirieron una introducción conjunta de ambas especies exóticas de origen asiático.
- Los antecedentes de invasiones de *Polysiphonia morrowii* en otras costas remarcan la imperativa necesidad de control y seguimiento de las poblaciones de *Polysiphonia morrowii* en las costas modificadas de Bahía Anegada.
- Tres características ecológicas describieron a la comunidad de macroalgas de las piletas de marea de Los Pocitos: una baja riqueza específica, una fuerte estacionalidad de la diversidad y una dominancia anual de especies de Rhodophyta.
- La temperatura, la salinidad y la elevación de las piletas de marea fueron los principales factores abióticos estructuradores de tanto de la composición específica de la comunidad, como de la distribución espacial y temporal de las especies de macroalgas marinas que habitan en ellas.
- Las dos especies dominantes de Rhodophyta presentaron estrategias de vida diferentes. *Gelidium crinale* proliferó durante las estaciones cálidas soportando el estrés abiótico a través de la formación de matas extensas y tupidas, mientras que la población perenne

de *Polysiphonia morrowii* se benefició de las bajas temperaturas de las estaciones frías incrementando fuertemente su abundancia.

- El importante incremento estacional de la temperatura en el agua de las piletas de marea constituye una desventaja indirecta para el desarrollo de los talos de *Polysiphonia morrowii*, debido a la proliferación de microorganismos epífitos sobre su superficie.
- En las piletas de marea de los arrecifes de ostras de *Crassostrea gigas* habitan dos especies de Rhodophyta productoras de agar, *Gelidium crinale* y *Polysiphonia morrowii*, esta última además, productora de compuestos bioactivos. Ambas especies representan una oportunidad potencial para impulsar su cultivo en nuestro país.
- El importante crecimiento de la especie de valor comercial *Gelidium crinale* en cultivo *in vitro*, sugirió un gran potencial para su aprovechamiento a través de técnicas de micropropagación.
- La respuesta de crecimiento de *Polysiphonia morrowii* al cultivo *in vitro* fue dependiente de la escala del cultivo y del origen del explante, por lo cual se requiere continuar el estudio de su cultivo bajo diferentes condiciones para establecer su potencialidad como especie integradora de policultivos con las ostras.
- La presencia de las macroalgas *Gelidium crinale* y *Polysiphonia morrowii* en las costas de Bahía Anegada representa una gran oportunidad para impulsar la industria generadora de productos biológicamente activos y biopolisacáridos como agar y agarosa de alto grado biotecnológico en nuestro país, la que en conjunto con la ostricultura constituyen una perspectiva interesante que permitiría diversificar las posibilidades económicas de los habitantes.

BIBLIOGRAFÍA

- Adam P. 1990. *Saltmarsh Ecology*. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge University Press, Cambridge, MA, USA. Pp 461.
- Adams N. 1991. The New Zealand species of *Polysiphonia* Greville (Rhodophyta). *New Zealand Journal of Botany*. 29, 411-427.
- Airoldi L. y Virgilio M. 1998. Responses of turf-forming algae to spatial variations in the deposition of sediments. *Marine Ecology Progress Series*. 165, 271-282.
- Airoldi L., Fabiano M. y Cinelli F. 1996. Sediment deposition and movement over a turf assemblage in a shallow rocky coastal area of the Ligurian Sea. *Marine Ecology Progress Series*. 133, 241-251.
- Akatsuka I. 1986. Japanese Gelidiales (Rhodophyta), especially *Gelidium*. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*. 24, 171-263.
- Akatsuka I. 1990. *Introduction to applied phycology*. SPB Academic Publishing bv, The Netherlands. Pp. 683.
- Álvarez C.H.A. y Ríos H.F. 1988. *Estudios Litorales en las Bahías de San Blas y San Antonio Oeste*. Instituto Tecnológico de Buenos Aires y Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata. Pp. 72.
- Alveal K. y Romo H. 1995. *Estudios zonacionales*. En: Alveal K., Ferrario M.E., Oliveira E.C. y Sar E. (eds.), *Manual de métodos ficológicos*. Universidad de Concepción, Concepción. Pp. 863.
- Alveal K., Ferrario M.E., Oliveira E.C. y Sar E. 1995. *Manual de métodos ficológicos*. Universidad de Concepción, Concepción. Pp. 863.
- Andersen R.A. 2005. *Algal culturing technics*. Elsevier Academic Press, Burlington. Pp. 578.
- Anderson M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*. 26, 32-46.
- Ang P.O. 1985. Phenology of *Sargassum siliquosum* J. Ag. and *S. paniculatum* J. Ag. (Sargassaceae, Phaeophyta) in the reef flat of Balibago (Calatagan, Philippines). *International Coral Reef Congress*. 5, 51-57.
- Araujo R., Sousa-Pinto I., Bárbara I. y Quintino V. 2006. Macroalgal communities of intertidal rock pools in the northwest coast of Portugal. *Acta Oecologica*. 30, 192-202.
- Armisen R. 1995. World-wide use and importance of *Gracilaria*. *Journal of Applied Phycology*. 7, 231-243.
- Asensi A.O. 1966. Guía para reconocer los géneros de algas pardas de Argentina. *Contribución del Instituto Antártico Argentino*. 103, 1-51.
- Austin A.P. 1959. Observations on *Furcellaria fastigiata* (L.) Lam. forma aegagropila Reinke in Danish waters together with a note on other unattached algal forms. *Hydrobiologia*. 14, 255-277.
- Avila M., Núñez M., Candia A. y Norambuena R. 1997. Patrones fenológicos reproductivos de una población de *Gigartina skottsbergii* (Gigartinaceae, Rhodophyta), en Ancud, Chile. *Gayana Oceanologica*. 5, 21-32.
- Bailey J.C. y Freshwater W. 1997. Molecular systematic of the Gelidiales: inferences from separate and combined analyses of plastid rbcL and nuclear SSU gene sequences. *European Journal of Phycology*. 32, 343-352.
- Balata D., Piazzzi L. y Rindi F. 2011. Testing a new classification of morphological functional groups of marine macroalgae for the detection of responses to stress. *Marine Biology*. 158, 2459-2469.
- Baldock R.N. 2010. Identification factsheets of the Marine Benthic Flora (Algae) of Southern Australia. World-wide electronic publication, Australian State Herbarium, South Australia. <http://www.flora.sa.gov.au>. Accedida en Diciembre de 2011.
- Barnes R.S.K. y Mann K.H. 1980. *Fundamentals of aquatic ecology*. Blackwell Science, Oxford. Pp. 280.
- Batzli G.O. 1969. Distribution of biomass in rocky intertidal communities on the pacific coast of the United States. *Journal of Animal Ecology*. 38(3), 531-546.
- Bégin C. y Scheibling R.E. 2003. Growth and Survival of the Invasive Green Alga *Codium fragile* ssp. *Botanica Marina*. 46, 404-412.
- Begon M., Harper J.L. y Townsend C.R. 1999. *Ecología*. OMEGA S.A., Barcelona. Pp. 1148.
- Bertness M.D., Crain C.M., Silliman B.R., Bazterrica M.C., Reyna M.V., Hildago F. y Farina J.K. 2006. The community structure of western Atlantic Patagonian rocky shores. *Ecological Monographs*. 76(3), 439-460.
- Bixler H.J. y Porse H. 2011. A decade of change in seaweeds hydrocolloids industry. *Journal of Applied Phycology*. 23, 321-335.

- Björklund B.G. 1972. The rotifer fauna of rock-pools in the Tvarminne archipiélago, southern Finland. *Acta Zoologica Fennica*. 135, 1-30.
- Boraso A.L. y Negri R. 1997. Presencia de *Sporochnus pedunculatus* (Sporochnales, Phaeophycophyta) en la costa argentina. *Physis* secc. A. 53,124- 125.
- Boraso de Zaixso A., Ciancia M. y Cerezo A.S. 1998. *The seaweed resources of Argentina*. En: Critchley A.T. y Ohno M. (eds.), *Seaweed Resources of the World*. Japan International Cooperation Agency, Yokosuka. 372-384.
- Boraso de Zaixso A.L. y Akselman R. 2005. *Anotrichium furcellatum* (Ceramiaceae, Rhodophyta) en Argentina. Una posible especie invasora. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*. 40(3-4), 207-213.
- Boraso de Zaixso A.L. y Quartino M.L. 1993. Estudios sobre algas marinas bentónicas en Argentina. *Naturalia Patagonica, Ciencias Biológicas*. 1, 35-57.
- Boraso de Zaixso A.L. 2004. Chlorophyta marinas de la Argentina. *Historia Natural* (Segunda serie). 3(11), 95-119.
- Boraso de Zaixso A.L., Rico A.E., Perales S., Perez L. y Zalazar H. 2004. *Algas marinas de la Patagonia, una guía ilustrada*. Buenos Aires. Pp. 54.
- Bordino P., Thompson G. y Iñiguez M. 1999. Ecology and behavior of the franciscana (*Pontoporia blainvilli*) in Bahía Anegada, Argentina. *Journal of Cetacean Research and Management*. 1, 213-222.
- Borges M.E. 1996. *Variaciones ambientales del Sudoeste Bonaerense de interés al desarrollo de la maricultura*. Ministerio de Asuntos Agrarios. La Plata. Pp. 27.
- Borges M.E. 2006. *Ecología de las ostras en ambientes del sur bonaerense: cultivo y manejo de sus poblaciones*. Tesis doctoral, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca. Pp. 247.
- Borges M.E., Parodi E.R. y dos Santos E.P. 2005. *Influencia de la comunidad incrustante (fouling) en la obtención de semillas de ostras sobre colectores, en Bahía Anegada*. En: (Vaquero M.C. y Cernadas de Bulnes M.N. (eds.), *Producción, recursos y medioambiente en el sudoeste bonaerense*. EdiUNS, Bahía Blanca. pp. 504.
- Borges M.E. 2005. *La ostra del Pacífico, Crassostrea gigas (Thunberg, 1793) en la Bahía Anegada (Provincia de Buenos Aires)*, Capítulo VIII. En: Penchaszadeh P.E. (ed.), *Invasores: Invertebrados exóticos en el Río de la Plata y región marina aledaña*, Editorial Eudeba, Buenos Aires, Argentina. 314-365.
- Bortolus A., Schwindt E., Bouza P.J. y Idaszkin Y.L. 2009. A characterization of Patagonian salt marshes. *Wetlands*. 29(2), 772-780.
- Bortolus, A. y Iribarne O. 1999. The effect of the Southwestern Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulata* on a *Spartina* salt-marsh. *Marine Ecology Progress Series*. 178, 79-88.
- Boulus A., Spaneir E. y Friedlander M. 2007. Effect of outdoor conditions on growth rate and chemical composition of *Gelidium crinale* in culture. *Journal of Applied Phycology*. 19(5), 471-478.
- Bouma T.J., Olenin S., Reise K. y Ysebaert T. 2009. Ecosystem engineering and biodiversity in coastal sediments: posing hypotheses. *Helgoland Marine Research*. 63, 95-106.
- Bremec C. y Roux A. 1997. Resultados del análisis de una campaña de investigación pesquera, sobre comunidades bentónicas asociadas a bancos de mejillón (*Mytilus edulis platensis* D'Orb.) en costas de Buenos Aires, Argentina. *Revista de Investigación de Pesquerías*. 11, 153-166.
- Burrows E.M. 1987. *Seaweeds of the British Isles. Volume 2 Chlorophyta*. Natural History Museum Publications, London. Pp. 238.
- Buschmann A.H. 1990. Intertidal macroalgae as refuge and food for amphipods in central Chile. *Aquatic Botany*. 36, 237-245.
- Buschmann A.H., Correa J.A., Westermeier R., Hernandez-Gonzalez M.C. y Norambuena R. 2001. Red algal farming in Chile: a review. *Aquaculture*. 194(3-4), 203-220.
- Bustamante R.H. y Branch G.M. 1996. The dependence of intertidal consumers on kelp-derived organic matter on the west coast of South Africa. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 196, 1-28.
- Cagnoni M. 1999. *Espartillares de la costa bonaerense de la República Argentina. Un caso de humedales costeros*. En: Malvárez I. (ed.), *Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica*, MAB UNESCO. Pp. 51-67.

- Caram B. 1965. Recherches sur la reproduction et le cycle sexué de quelques Phéophycées. *Vie et Milieu*. 16, 21-221.
- Carlton J.T. 1996. Pattern, process, and prediction in marine invasion ecology. *Biological Conservation*. 78, 97-106.
- Carmona R. y Santos R. 2006. Is there an ecophysiological explanation for the gametophytes-tetrasporophyte ratio in *Gelidium sesquipedale* (Rhodophyta). *Journal of Phycology*. 42, 269-359.
- Carter A.R. 1985. Reproductive morphology and phenology, and culture studies of *Gelidium pristoides* (Rhodophyta) from Port Alfred in South Africa. *Botanica Marina*. 28, 303-311.
- Carter R.W.G. 1988. *Coastal environments. An introduction to the physical, ecological and cultural systems of coastlines*. Academic Press, San Diego. Pp. 617.
- Casas G., Scrosati R. y 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.
- Casas G.N. y Piriz M.L. 1996. Surveys of *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Phaeophyta) in Golfo Nuevo Argentina. *Hydrobiologia*. 326/327, 213-215.
- Casas G.N. y Piriz M.L. 1998. Cultivo experimental de la agarífera *Gracilaria gracilis* (Gracilariales, Rhodophyta) en golfo Nuevo, Argentina. *Naturalia Patagónica Ciencias Biológicas*. 6, 51-69.
- Castel J., Caumette P. y Herbert R. 1996. Eutrophication gradients in coastal lagoons as exemplified by the basin d'Arcachon and the Etang du Prevost. *Hydrobiologia* 329, 9-28.
- Castilla J.C., Lagos N.A. y Cerda M. 2004. Marine ecosystem engineering by the alien ascidian *Pyura praeputialis* on a mid-intertidal rocky shore. *Marine Ecology Progress Series*. 268, 119-130.
- Cayuela L. 2010. *Una introducción a R*. Universidad Rey Juan Carlos. Pp. 39.
- Chapman A.R.O. 1980. *Methods for macroscopic marine algae*. En: Stein J.R. (ed.) *Handbook of phycological methods, culture methods y growth measurements*, Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 472.
- Chapman A.S. 1999. From introduced species to invader: What determines variation in the success of *Codium fragile* ssp. *Tomentosoides* (Chlorophyta) in the North Atlantic Ocean? *Helgolaender Meeresuntersuchungen*. 52, 277-289.
- Chapman V.J. 1969. *The marine algae of New Zealand. Part III: Rhodophyceae. Issue 1: Bangiophycidae and Florideophycidae (Nemalionales, Bonnemaisoniales, Gelidiales)*. Verlag von J. Cramer, Germany. Pp. 40.
- Cho T.O. y Boo S.M. 1998. Marine flora of Oeyondo Island on the Yellow Sea, Korea: II. Brown algae. *Algae*. 13(1), 13-27.
- Choi H.G., Kim M.S., Guiry M.D. y Saunders G.W. 2001. Phylogenetic relationships of *Polysiphonia* (Rhodomelaceae, Rhodophyta) and its relatives based on anatomical and nuclear small-subunit rDNA sequence data. *Canadian Journal of Botany*. 79, 1465-1476.
- Choi H.-G., Kraft G.T., Lee I.K. y Saunders G.W. 2002. Phylogenetic analyses of anatomical and nuclear SSU rDNA sequence data indicate that the Dasyaceae and Delesseriaceae (Ceramiliales, Rhodophyta) are polyphyletic. *European Journal of Phycology*. 37, 551-570.
- Church A.H. 1919. Historical review of the Floridae. *Journal of Botany. Lond.* 57, 297-304; 329-334.
- Clayton M. y Ducker S.C. 1970. The life history of *Punctaria latifolia* Greville (Phaeophyta) in southern Australia. *Australian Journal of Botany*. 18, 293-300.
- Clayton M.N. 1978. Morphological variation and life history in cylindrical forms of *Scytosiphon lomentaria* (Scytosiphonaceae: Phaeophyta) from Southern Australia. *Marine Biology*. 47, 349-357.
- Codignotto J.O. y Weiler N. 1980. Evolución morfodinámica del sector costanero comprendido entre Punta Laberinto e Isla Olga, Provincia de Buenos Aires. *Simposio sobre problemas geológicos del litoral Atlántico bonaerense*. Mar del Plata, Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Bs. As. 35-43.
- Colautti D., Baigun C., Lopez Cazorla A., Llomprat F., Molina J.M., Suquele P. y Calvo S. 2010. Population biology and fishery characteristics of Smoothhound *Mustelus schmitti* in Anegada Bay, Argentina. *Fisheries Research*. 106(3), 351-357.
- Collantes G.S. y Melo C.U. 1995. *Cultivo de tejidos y células de algas marinas*. En: Alveal K., Ferrario M.E., Oliveira E.C. y Sar E. (eds.), *Manual de métodos ficológicos*. Universidad de Concepción, Concepción. Pp. 863

- Collantes G.S., Melo C. y Candia A. 2004. Micropropagation by explants of *Gracilaria chilensis* Bird, McLachlan and Oliveira. *Journal of Applied Phycology*. 16, 203-213.
- Commito J.A., Como S., Grupe B.M. y Dow W. 2008. Species diversity in the soft-bottom intertidal zone: biogenic structure, sediment and macrofauna across mussel bed spatial scales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 366, 70-81.
- Connor J.L. 1980. Distribution and seasonality of macroalgae on oyster communities of central Chesapeake Bay. *Botanica Marina*. 23, 711-717.
- Conover J.T. 1964. The ecology, seasonal periodicity, and distribution of benthic plants in some Texas lagoons. *Botanica Marina*. 7, 4-41.
- Cornelisen C.D. y Thomas F.I.M. 2004 Ammonium and nitrate uptake by leaves of the seagrass *Thalassia testudinum*: impact of hydrodynamic regime and epiphyte cover on uptake rates. *Journal of Marine Systems*. 49, 177-194.
- Cox D.R. y Reid N. 2000. *The theory of the design of experiments*. Chapman y Hall/CRC, Washington D.C. Pp. 323.
- Crawley M.J. 2007. *The R book*. John Wiley and Sons, Chichester. Pp. 942.
- Cuadrado D.G. y Gómez E.A. 2010. Geomorfología y dinámica del canal San Blas, provincia de Buenos Aires (Argentina). *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis*. 17, 3-16.
- Curiel D., Bellemo G., La Rocca, B., Scattolin M. y Marzocchi M. 2002. First report of *Polysiphonia morrowii* Harvey (Ceramiales, Rhodophyta) in the Mediterranean Sea. *Botanica Marina*. 45, 66-70.
- Curiel D., Scattolin M., Gentilin S. y Marzocchi M. 2004. Le macroalghe dei substrati duri delle isole della laguna di venezia. *Soc. Ven. Sc. Nat.* 29, 47-57.
- D'Antonio C.M. y Gibor A. 1985. A note on the influence of photon flux density on the morphology of germlings of *Gelidium robustum* (Gelidiales, Rhodophyta) in culture. *Botanica Marina*. 28, 313-316.
- Dangeard P. 1963. Sur le développement de *Punctaria latifolia* Greville récolté dans le Bassin d'Arcachon. *Botaniste*. 46, 205-224.
- Daniel M.J. y Boyden C.R. 1975. Diurnal variations in physico-chemical conditions within intertidal rockpools. *Field Studies Council*. 4, 161-176.
- Danovaro R. y Fraschetti S. 2002. Meiofaunal vertical zonation on hard-bottoms: comparison with soft-bottom meiofauna. *Marine Ecology Progress Series*. 230, 159-169.
- Dave M.J., Parekh R.G., Ramavat B.K., Doshi Y.A. y Chouhan V.D. 1987. Protein contents of red seaweeds from Gujarat coast. *Seaweed Research Utln*. 10, 17-20.
- Davis A.N. y Wilce R.T. 1987. Algal diversity in relation to physical disturbance : a mosaic of successional stages in a subtidal cobble habitat. *Marine Ecology Progress Series*. 37, 229-237.
- Dawes C.J. 1998. *Marine Botany*. John Wiley y Sons, New York. 496 pp.
- De meester L., Declerck S., Stoks R., Louette G., van De Meutter F., De Bie T., Michels E. y I. Brendonck. 2005. Ponds and pools as model systems in conservation biology, ecology and evolutionary biology. *Aquatic Conserv: Marine Freshwater Ecosystems*. 15, 715-725.
- Dethier M.N. 1982. Pattern and process in tidepool algae: factors influencing seasonality and distribution. *Botanica Marina*. 25, 55-66.
- Dethier M.N. 1984. Disturbance and recovery in intertidal pools: maintenance of mosaic patterns. *Ecological Monographs*. 54, 99 -118.
- DeWreede R.E. y Klinger T. 1988. *Reproductive strategies in algae*. Oxford University Press, Oxford. Pp. 344.
- DeWreede R.E. 1978. Phenology of *Sargassum muticum* (Phaeophyta) in the Strait of Georgia, British Columbia. *Syesis* 11, 1-9.
- Diaz P., Gappa J.J.L. y Piriz M.L. 2002. Symptoms of eutrophication in intertidal macroalgal assemblages of Nuevo Gulf (Patagonia, Argentina). *Botanica Marina*. 45, 267-273.
- Dixon P.S. 1961. On the classification of the Florideae with particular reference to the position of the Gelidiaceae. *Botanica Marina*. 3, 1-16.
- Dixon P.S. 1977. *Biology of the Rhodophyta*. Otto Koeltz Science Publishers, Germany. Pp. 284.
- dos Santos E.P. y Borges M.E. 1995. Contribución al conocimiento de la Bahía Anegada, Partido de Patagones, Prov. De Buenos Aires. Res. COLACMAR, Mar del Plata. Pp. 70.
- Doty M.S. 1946. Critical tide factors that are correlated with the vertical distribution of marine algae and other organisms along the Pacific Coast. *Ecology*. 27(4), 315-328.

- Dougherty P.M., Whitehead D. y Vose J.M. 1994. Environmental influences on the phenology of pines. *Ecological Bulletin*. 43, 64-75.
- Dring M.J. 1974. Reproduction. En: Stewart W.D.P. (ed.) *Algal physiology and biochemistry*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. Pp. 814 - 837.
- Dromgoole F.I. 1980. Desiccation resistance of intertidal and subtidal algae. *Botanica Marina* 23, 149-159.
- Droop M.R. 1953. On the ecology of flagellates from some brackish and fresh water rockpools of Finland. *Acta Botanica Fennica*. 51, 1-52.
- Druehl L.D. y Green J.N. 1982. Vertical distribution of intertidal seaweeds as related to patterns of submersion and emersion. *Marine Ecology Progress Series*. 9, 163-170.
- Duan X.J., Zhang W.W., Li X.M. y Wang B.G. 2006. Evaluation of antioxidant property of extract and fractions obtained from a red alga, *Polysiphonia urceolata*. *Food Chemistry*. 95, 37-43.
- Dudley R. 2007. *Air*. En: Denny, M.W. y Gaines S.D. (eds.) *Encyclopedia of tidepools and rocky shores*. University of California Press, Berkeley. Pp. 705.
- Duggins D.O. y Eckman J.E. 1994. The role of kelp detritus in the growth of benthic suspension feeders in an understory kelp forest. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 176, 53-68.
- Dyer K.R., Christie M.C. y Wright E.W. 2000. The classification of intertidal mudflats. *Continental Shelf Research*. 20, 1039-1060.
- Edwards P. 1969. Field and cultural studies on the seasonal periodicity of growth and reproduction of selected Texas benthic marine algae. *Marine Science*. 14, 59-114.
- Edwards P. 1970. Field and cultural observations on the growth and reproduction of *Polysiphonia denudate* from Texas. *British Phycological Journal*. 5(2), 145-153.
- Emery K.O. 1961. A simple method of measuring beach profiles. *Limnology and Oceanography*. 6(1), 90-93.
- Engel C., Aberg P., Gaggiotti O., Destombe C. y Valero M. 2001. Population dynamics and stage structure in a haploid-diploid red seaweed, *Gracilaria gracilis*. *Journal of Ecology*. 89, 436-50.
- Erdügan H., Aki C., Acar O., Dural B. y Aysel V. 2009. New record for the East Mediterranean, Dardanelles (Turkey) and its distribution: *Polysiphonia morrowii* Harvey (Ceramiales, Rhodophyta). *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 9, 231-232.
- Escapa M., Isaac J.P., Daleo P., Alberti J., Iribarne O., Borges M., dos Santos E., Gagliardini D. y Lasta M. 2004. The distribution and ecological effects of the introduced pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) in northern Patagonia. *Journal of Shellfish Research*, 23(3), pp.
- Espinoza-Avalos J. 2005. Fenología de macroalgas marinas. *Hidrobiológica* 15(1), 109-122.
- Etcheverry H.D. 1986. *Algas marinas bentónicas de Chile*. Unesco ROTSLAC, Montevideo. Pp. 379.
- Fairbridge R.W. 2004. Classification of coasts. *Journal of Coastal Research*. 20(1), 155-165.
- Falkowski P. y Raven J.A. 1997. *Aquatic Photosynthesis*. Blackwell, Oxford. Pp. 375.
- Fan K.C. 1961. Morphological studies of the Gelidiales. *University of California Publications in Botany*. 32, 315-368.
- FAO. 2010. *El estado mundial de la pesca y la acuicultura*. Roma, FAO. Pp. 219.
- Farnham W.F. 1980. *Studies on aliens in the marine flora of southern England*. En: (Price J.H., Irvine D.E.G. y Farnham W.F. (eds.), *The shore environment*. Vol 2. Ecosystems. Academic Press, London. Pp. 875-914.
- Femino R.J. y Mathieson A. C. 1980. Investigation of New England marine algae. IV The ecology and seasonal succession of tide pool algae at Bald Head Cliff, York, Maine, USA. *Botanica Marina*. 23, 319-332.
- Fernández J. 2008. *Comunidades macroalgales bentónicas de Pehuén-Có (Buenos Aires)*. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca. Pp. 51.
- Fiori S.M., Vidal-Martínez V., Simá-Álvarez R., Rodríguez-Canul R., Aguirre-Macedo R. y Defeo O. 2004. Field and laboratory observations of the mass mortality of the yellow clam *Mesodesma mactroides* in South America: the case of Isla del Jabalí, Argentina. *Journal of Shellfish Research*. 23(2), 451-455.
- Fisher R. A. 1970. *Statistical Methods for Research Workers*. Oliver y Boyd.
- Fralick R.A. y Mathieson A.C. 1975. Physiological Ecology of Four *Polysiphonia* Species (Rhodophyta, Ceramiales). *Marine Biology*. 29, 29-36.
- Franklin L.A. y Forster R.M. 1997. The changing irradiance environment: consequences for marine macroalgal physiology, productivity and ecology. *European Journal of Phycology*. 32, 207-32.

- Freshwater D.W. y Rueness J. 1994. Phylogenetic relationships of some European *Gelidium* (Gelidiales, Rhodophyta) species, based on rbcL nucleotide sequence analysis. *Phycologia*. 33(3), 187-194.
- Friedlander, M. 2008. Advances in cultivation of Gelidiales. *Journal of Applied Phycology*. 20, 451-456.
- Fujimoto K., Ohmura H. y Kaneda T. 1985. Screening for antioxygenic compounds in marine algae and bromophenols as effective principles in red alga *Polysiphonia urceolate*. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*. 51(7), 1139-1143.
- Gal-Or S. y Israel A. 2004. Growth responses of *Pterocliadiella capillacea* (Rhodophyta) in laboratory and outdoor cultivation. *Journal of Applied Phycology*. 16, 195-202.
- Ganning B. 1971. Studies on chemical, physical and biological conditions in Swedish rockpool ecosystems. *Ophelia*. 9(1), 51-105.
- García-Reina G., Gómez-Pinchetti J.L., Robledo D.R. y Sosa P. 1991. Actual, potential and speculative applications of seaweed cellular biotechnology: some specific comments on *Gelidium*. *Hydrobiologia*. 221, 181-194.
- Gardner N.L. 1927. New Rhodophyceae from the Pacific coast of North America. VI. *University of California Publications in Botany*. 14, 99-138.
- Gauna C. y Parodi E.R. 2010. Life cycle of *Punctaria latifolia* (Chordariaceae, Phaeophyceae) from the coast of Buenos Aires Province, South America. *Algological Studies*. 134, 55-66.
- Geoffroy A., Le Gall L. y Destombe C. 2012. Cryptic introduction of the red alga *Polysiphonia morrowii* Harvey (Rhodomelaceae, Rhodophyta) in the North Atlantic Ocean highlighted by DNA barcoding approach. *Aquatic Botany*. 100, 67-71.
- Griggs G. 2007. *Tidepools, formation and rock types*. En: Danny M.W. y Gaines S.D. (eds.), *Encyclopedia of tide pools y rocky shores*. University of California Press, Los Angeles. Pp. 705.
- Gruet Y., Heral M. y Robert J.M. 1976. Premières observations sur l'introduction de la faune associée au naissan d'huîtres portugaises *C. gigas* Th. importé sur la côte Atlantique française. *Cahiers de biologie marine*. 17, 173-184.
- Guiry M. y Cunningham E. 1984. Photoperiodic and temperature responses in the reproduction of the northeastern Atlantic *Gigartina acicularis* (Rhodophyta: Gigartinales). *Phycologia* 23, 357-67.
- Gustavsson, U. 1972. A proposal for a classification of marine rockpools on the Swedish west coast. *Botanica Marina*. 15, 210-214.
- Hamilton R.D. 1980. *Sterilization*. En: Stein J.R. (ed.), *Handbook of phycological methods. Culture methods y growth measurements*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 460.
- Harrison P.J. y Berges J.A. 2005. *Marine culture media*. En: Andersen R.A. (ed.), *Algal culturing technics*. Elsevier Academic Press. Burlington. Pp. 578.
- Harvey W. H. 1857. *Algae*. Account of the Botanical specimens. In Gray, A. (Ed) Narrative of the expedition of an American squadron to the China Seas and Japan, performed in the years 1852, 1853 and 1854, under the command of Commodore M.C. Perry, United States Navy. Volume II. Senate of the Thirty-third Congress, Second Session, Executive Document House of Representatives, Washington, pp. 331-332.
- Haydar D. y Wolff W.J. 2011. Predicting invasion patterns in coastal ecosystems: relationship between vector strength and vector tempo. *Marine Ecology Progress Series*. 431, 1-10.
- Hoagland K.E. 1982. Ecological studies of wood-boring bivalves in the vicinity of the oyster creek nuclear generating station. *Nureg/CR-27272*, vol 4.
- Hollander M. y Wolfe D.A. 1973. *Nonparametric Statistical Methods*. Joh Wiley y Sons, New York. 185-194.
- Hugget J. y Griffiths C.L. 1986. Some relationships between elevation, physic-chemical variables and biota of intertidal rock pools. *Marine Ecology Progress Series*. 29, 189-197.
- Huisman J. y Parker C. 2011. FloraBase: Flora of Western Australia. World-wide electronic publication, Department of Environment and Conservation Western Australian Herbarium, Western Australia. <http://florabase.dec.wa.gov.au>. Accedida en Noviembre de 2011.
- Humm H.J. 1979. The Marine Algae of Virginia. *Special Papers in Marine Science* (3). The University Press of Virginia, Charlottesville.
- Hurd C.L. 2006. Water motion, marine macroalgal physiology and reproduction. *Journal of Phycology*. 36, 453-472.

- Israel A. 1995. Determinación de la producción primaria en macroalgas marinas. En: Alveal K., Ferrario M.E., Oliveira E.C. y Sar E. (eds.). *Manual de métodos ficológicos*. Universidad de Concepción, Concepción. Pp. 863.
- Järnefelt H. 1940. Beobachtungen über die Hydrologie einiger Schärenumpel. *Verh. Int. Ver. Theoret. Angew. Limn.* 9, 79-101.
- Je J.Y., Ahn C.B., Oh M.J. y Kang S.Y. 2009. Antioxidant activity of a red seaweed *Polysiphonia morrowii* extract. *Food Science Biotechnology*. 18, 124-129.
- Jensen W.A. 1963. *Botanical Histochechnique*. W.H. Freeman and Company Inc. Pp. 523.
- Johnson D.S. y Skutch A.F. 1928. Littoral vegetation on a headland of Mt. Desert Island, Maine. II Tide-pools and the environment and classification of submersible plant communities. *Ecology*. 9, 307-338.
- Joly A.B. 1967. *Gêneros de algas marinhas da costa atlântica latino-americana*. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo, Pp. 461.
- Jost L. 2006. *Entropy and diversity*. *Oikos*. 113, 363-375.
- Kain J.M. y Destombe C. 1995. A review of the life history, reproduction and phenology of *Gracilaria*. *Journal of Applied Phycology*. 7, 269-281.
- Kamara A.B. 1982. Preliminary studies to culture mangrove oysters, *Crassostrea tulipa*, in Sierra Leone. *Aquaculture*. 27: 285-294.
- Kamiya M. y Kawai H. 2002. Dependence of the carposporophyte on the maternal gametophyte in three ceramiacean algae (Rhodophyta), with respect to carpospore development, spore production, and germination success. *Phycologia*. 41, 107-15.
- Kapraun D. 1977. Asexual propagules in the life history of *Polysiphonia ferulacea* (Rhodophyta, Ceramiales). *Phycologia*. 16(4), 417-426.
- Kapraun D.F. y Rueness J. 1983. The genus *Polysiphonia* (Ceramiales, Rhodomelaceae) in Scandinavia. *Giorn. Bot. Ital.* 117, 1-30.
- Kapraun D.F. y Searles R.B. 1990. Planktonic bloom of an introduced species of *Polysiphonia* (Ceramiales, Rhodophyta) along the coast of North Carolina, USA. *Hydrobiologia*. 204-205(1), 269-274.
- Kim M.S. 2003. Taxonomic reassessment of the genus *Polysiphonia* (Rhodomelaceae, Rhodophyta): Morphology and reproduction of *Neosiphonia decumbens* and *N. harlandii*. *Algae*. 18(2), 107-109.
- Kim M.S. y Abbot I.A. 2006. Taxonomic notes on Hawaiian *Polysiphonia*, with transfer to *Neosiphonia* (Rhodomelaceae, Rhodophyta). *Phycological Research*. 54: 32-39.
- Kim M.S., Lee I.K. y Boo S.M. 1994. Morphological studies of the red alga *Polysiphonia morrowii* Harvey on the Korean coast. *The Korean Journal of Phycology*. 9(2), 185-192.
- Kim M.S., Maggs C.A., McIvor L. y Guiry M.D. 2000. Reappraisal of the type species of *Polysiphonia* (Rhodomelaceae, Rhodophyta). *European Journal of Phycology*. 35: 83-92.
- Kim M.S., Yang E.C., Mansilla A. y Boo S.M. 2004. Recent introduction of *Polysiphonia morrowii* (Ceramiales, Rhodophyta) to Punta Arenas, Chile. *Botanica Marina*. 47, 389-394.
- Kim Y.S., Choi H.G. y Nam K.W. 2006. Phenology of *Chondrus ocellatus* in Cheongsapo near Busan, Korea. *Journal of Applied Phycology*. 18, 551-556.
- Kinlan B.P., Graham M.H., Sala E. y Dayton P.K. 2003. Arrested development of giant kelp (*Macrocystis pyrifera*, Phaeophyceae) embryonic sporophytes: a mechanism for delayed recruitment in perennial kelps? *Journal of Phycology*. 39, 47-57.
- Kling R. y Bodard M. 1987. Morphogenesis of the frond of *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenfuss: the differentiation of vegetative and sexual areas. *Hydrobiologia*. 151-152(1), 205-206.
- Klinger T., Padilla D.K. y Britton-Simmons K. 2006. Two invaders achieve higher densities in marine reserves. *Aquatic Conservation of Marine and Freshwater Ecosystems*. 16, 301-11.
- Klugh A.B. 1924. Factors controlling the biota of tide pools. *Ecology*. 5, 192-196.
- Koch E.W. y Gust G. 1999. Water flow in tide- and wave-dominated beds of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine Ecology Progress Series*. 184, 63-72.
- Kolar C.S. y Lodge D.M. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution*. 16 (4), 199-204.
- Kooistra, W.H.C.F., Joosten A.M.T. y van den Hoek C. 1989. Zonation Patterns in Intertidal Pools and their Possible Causes: A Multivariate Approach. *Botanica Marina*. 32, 9-26.
- Kozhenkova S.I. 2009. Retrospective analysis of the marine flora of Vostok Bay, Sea of Japan. *Russian Journal of Marine Biology*. 35(4), 263-278.

- Krebs C.J. 1999. *Ecological Methodology*. 2nd ed. Benjamin Cummings, Menlo Park, California. 620 pp.
- Kudo T. y Masuda M. 1992. Taxonomic features of *Polysiphonia morrowii* Harvey (Ceramiaceae, Rhodophyta). *The Korean Journal of Phycology*. 7(1), 13-26.
- Lang A.C. y Buschbaum C. 2010. Facilitative effects of introduced Pacific oysters on native macroalgae are limited by a secondary invader, the seaweed *Sargassum muticum*. *Journal of Sea Research*. 63, 119-128.
- Lapointe B.E. 1985. Strategies for pulsed nutrient supply to *Gracilaria* cultures in the Florida keys: interactions between concentrations and frequency of pulses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 93, 211-222.
- Lawson G.W. 1957. Seasonal variation of intertidal zonation on the coast of Ghana in relation to tidal factors. *The Journal of Ecology*. 45, 831-860.
- Lee O.-H., Yoon K.-Y., Kim K.-J., You S. y Lee B.-Y. 2011. Seaweed extracts as a potential tool for the attenuation of oxidative damage in obesity-related pathologies. *Journal of Phycology*. 47(3), 548-556.
- Lee R.E. 2008. *Phycology*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 547.
- Lee W.J. y Lee I.K. 1991. Mixed phases reproduction of *Polysiphonia morrowii* Harvey (Rhodomelaceae, Rhodophyta) in culture. *Japanese Journal of Phycology*. 39, 115-121.
- Leon H., Fragoso D., Leon D., Candelaria C., Serviere E. y Gonzalez-Gonzalez J. 1993. Characterization of tidal pool algae in the Mexican Tropical Pacific coast. *Hydrobiologia*. 260/261, 197-205.
- Leonard L.A. y Luther M.E. 1995. Flow hydrodynamics in tidal marsh canopies. *Limnology and Oceanography*. 40(8), 1474-1484.
- Levander K.M. 1900. Zur Kenntnis des Lebens in den stehenden Kleingewässern auf der Skäreninseln. *Acta Soc. Fauna Flora*. 18(6), 1-107.
- Levy I., Beer S. y Friedlander M. 1990. Growth, photosynthesis and agar in wild-type strains of *Gracilaria verrucosa* and *G. conferta* (Gracilariales, Rhodophyta), as a strain selection experiment. *Hydrobiologia*. 204/205, 381-387.
- Lewin J. 1966. Silicon metabolism in diatoms. V. Germanium dioxide, a specific inhibitor of diatom growth. *Phycologia*. 6, 1-12.
- Lining T. y Garbary D.J. 1992. The *Ascophyllum/Polysiphonia/Mycosphaerella* Symbiosis. III. Experimental studies on the interactions between *P. lanosa* and *A. nodosum*. *Botanica Marina*. 35, 341-349.
- Lipkin Y., Beer S. y Eshel A. 1993. The ability of *Porphyra linearis* (Rhodophyta) to tolerate prolonged periods of desiccation. *Botanica Marina*. 36, 517-523.
- Littler, M.M., Murray, S.N., 1975. Impact of sewage on distribution, abundance and community structure of rocky intertidal macro-organisms. *Marine Biology*. 30, 277-291.
- Littler M.M. y Littler D.S. 1983a. Evolutionary strategies in a tropical barrier reef system: functional-form groups of marine macroalgas. *Journal of Phycology*. 19, 229-237.
- Lobban C.S. y Harrison P.J. 1997. *Seaweed ecology and physiology*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 384.
- Lodge D.M. 1993. Biological invasions: Lessons for ecology. *TRENDS in Ecology Evolution*. 8, 133-137.
- Lozano V.S. de y Morales A. 1986. *Introducción a la microscopía electrónica*. CRIBABB. Bahía Blanca. Argentina. Pp. 220.
- Lubchenco J. 1980. Algal zonation in the New England rocky intertidal community: an experimental analysis. *Ecology*. 61, 333-3.
- Lubchenco J. 1982. Effects of grazers and algal competitors on fucoid colonization in tide pools. *Journal of Phycology*. 18(4), 544-550.
- Lüning K. 1990. *Seaweeds. Their Environment, Biogeography and Ecophysiology*. John Wiley and Sons Inc, New York.
- Macler B.A. y West J.A. 1987. Life history and physiology of the red alga, *Gelidium coulteri*, in unialgal culture. *Aquaculture*. 61(3-4), 281-293.
- Macler B.A. y Zupan J.R. 1991. Physiological basis for the cultivation of the Gelidiaceae. *Hydrobiologia*. 221, 169-174.
- Maggs C.A. y Stegenga H. 1999. Red algal exotics on North Sea coasts. *Helgoland Meeresuntersuchungen*. 52, 243-258.

- Maggs, C.A. y M.D. Guiry. 1987. *Gelidiella calcicola* sp. nov. (Rhodophyta) from the British Isles and Northern France. *British Phycological Journal*. 22, 417-434.
- Mamoozadeh N.R. y Freshwater, D.W. 2011. Taxonomic notes on Caribbean *Neosiphonia* and *Polysiphonia* (Ceramiiales, Florideophyceae): five species from Florida, USA and Mexico. *Botanica Marina*. 54(3), 269-292.
- Mann K.H. 1980. *Organisms and ecosystems*. En: Barnes R.S.K. y Mann K.H. (eds.), *Fundamentals of aquatic ecology*, Blackwell Science, Oxford. Pp. 3-26.
- Martin J.P. y Cuevas J.M. 2006. First record of *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Phaeophyta) in Southern Patagonia, Argentina. *Biological Invasions*. 8, 1399-1402.
- Martin L.A., Boraso de Zaiexo A.L. y Leonardi P.I. 2011. Biomass variation and reproductive phenology of *Gracilaria gracilis* in a Patagonian natural bed (Chubut, Argentina). *Journal of Applied Phycology*. 23, 643-654.
- Marzocchi M., Bellemo G., Miotti C., Curiel D. y Scattolin M. 2001. Le macroalghe dei substrati duri del canal grande (Centro Storico di Venezia): Prime Considerazioni. *Boll. Mus. civ. St. Nat. Venezia*. 52(2), 1.
- Masterson P., Arenas F.A., Thompson R.C. y Jenkins S.R. 2008. Interaction of top down and bottom up factors in intertidal rockpools: effects on early successional macroalgal community composition, abundance and productivity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 363(1-2), 12-20.
- Mateo-Cid L.E., Mendoza-Gonzalez A.C., Aguilar-Rosas R. y Aguilar-Rosas L.E. 2006. Algas marinas bentónicas de Puerto Peñasco, Sonora, México. *Hidrobiológica*. 16(3), 45-65.
- Mathieson A.C. 1967. Morphology and life history of *Phaeostrophion irregulare* S. et G. *Nova Hedwigia*. 13, 293-318.
- McConnico L.A. 2007. *Algal economics*. En: Denny, M.W. y S.D. Gaines (eds.) *Encyclopedia of tidepools and rocky shores*. University of California Press, Berkeley. Pp.705.
- McGlathery K.J. 1992. Physiological controls on the distribution of the macroalgae *Spyridea hypnoides*: Patterns along a eutrophication gradient in Bermuda. *Marine Ecology Progress Series*. 87, 173-182.
- McHugh D.J. 1991. Worldwide distribution of commercial resources of seaweeds including *Gelidium*. *Hydrobiologia*. 221, 19-29.
- McIvor L., Maggs C.A., Provan J. y Stanhope M.J. 2001. rbcL sequences reveal multiple cryptic introductions of the Japanese red alga *Polysiphonia harveyi*. *Molecular Ecology*. 10, 911-919.
- McKindsey D.W., Landry T., O'Beirn F.X. y Davies I.M. 2007. Bivalve aquaculture and exotic species: a review of ecological considerations and management issues. *Journal of Shellfish Research*. 26, 281-94.
- McLachlan J. 1980. *Growth media-marine*. En: J.R. Stein (ed.), *Handbook of phycological methods. Culture methods y growth measurements*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Mendoza M.L. y Nizovoy A. 2000. *Géneros de macroalgas marinas de la Argentina fundamentalmente de Tierra del Fuego*. Poder legislativo de la provincia de Tierra del Fuego, Tierra del Fuego. Pp. 142.
- Mendoza M.L. 1974. Distribution de quelques espèces de Corallinacées articulées sur les côtes d'Argentine. *Bulletin Society Phycology France*. 19, 67-73.
- Mendoza M.L. 1979. Presencia del genero *Hydrolithon* (Corralinaceae) en Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*. 18(3-4), 5-16.
- Mercado J.M., Niell F.X. y Gil-Rodriguez M.C. 2001. Photosynthesis might be limited by light, not inorganic carbón availability, in three intertidal Gelidiales species. *New Phytologist*. 149, 431-439.
- Meretta P.E., Matula C.V. y Casas G. 2012. Occurrence of the alien kelp *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Phaeophyceae) in Mar del Plata, Argentina. *BioInvasions Records*. 1(1), 59-63.
- Metaxas A. y Scheibling R.E. 1993. Community structure and organization of tidepools. *Marine Ecology Progress Series*. 98, 187-198.
- Metaxas A., Hunt H.L. y Scheibling R.E. 1994. Spatial and temporal variability of macrobenthic communities in tidepools on a rocky shore in Nova Scotia, Canada. *Marine Ecology Progress Series*. 105, 89-103.
- Methratta E.T. 2004. Top-down and bottom-up factors in tidepool communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 299, 77-96.
- Millar A.J.K. y Freshwater W. 2005. Morphology and molecular phylogeny of the marine algal order Gelidiales (Rhodophyta) from New South Wales, including Lord Howe and Norfolk Islands. *Australian Systematic Botany*. 18, 215-263.

- Mineur F., Belsher T., Johnson M.P., Maggs C.A. y Verlaque M. 2007. Experimental assessment of oyster transfers as a vector for macroalgal introductions. *Biological Conservation*. 137, 237-247.
- Mineur F., De Clerck O., Le Roux A., Maggs C.A. y Verlaque M. 2009. *Polyopes lancifolius* (Halymeniales, Rhodophyta), a new component of the Japanese marine flora introduced to Europe. *Phycologia*. 49, 86-96.
- Molina J.M. y López Cazorla A. 2011. Trophic ecology of *Mustelus schmitti* in a nursery area of northern Patagonia. *Journal of Sea Research*. 65(4), 381-389.
- Müller H. y M. Salazar Orquera. 1996. *Algas marinas de Ecuador*. Guayaquil: Instituto Nacional de Pesca. Pp. 187.
- Muller D. 1962. Über jahres und lunarperiodische Erscheinungen bei einigen Braunalgen. *Botanica Marina*. 4, 140-55.
- Naylor R.L., Williams S.L. y Strong D.R. 2001. Aquaculture—A gateway for exotic species. *Science*. 294, 1655–56.
- 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(2), 509-521.
- Nielsen K.J. 2001. Bottom-up and top-down forces in tide pools : test of a food chain model in an intertidal community. *Ecological Monographs*. 71(2), 187-217.
- Nielsen K.J. 2007. *Algae, Overview*. En: Denny, M.W. y S.D. Gaines (eds.), *Encyclopedia of tidepools and rocky shores*. University of California Press, Berkeley. Pp.705.
- Norris R.E. 1992. *A proposed phylogenetic scheme for the Gelidiales*. En: (I.A. Abbott, ed.) *Taxonomy of Economic Seaweeds*, vol. 3. California Sea Grant College Program, University of California, La Jolla. Pp.151-171.
- Norton T.A., Mathieson A. C. y Neushul M.1982. A review of some aspects of form and function in seaweeds. *Botanica Marina*. 25, 501–10.
- Oliveira E.C., Paula E.J., Plastino E. y Petti R. 1995. Metodologías para cultivo no axénico de macroalgas marinas *in vitro*. En: Alveal K., Ferrario M.E., Oliveira E.C. y Sar E. (eds.). *Manual de métodos ficológicos*. Universidad de Concepción, Concepción. Pp. 863
- Orduña-Rojas J. y Robledo D. 2002. Studies on the tropical agarophyte *Gracilaria cornea* J. Agardh (Rhodophyta, Gracilariales) from Yucatán, México. II. Biomass assessment and reproductive phenology. *Botanica Marina* 45, 459–464.
- Orensanz J.M., Schwindt E., Pastorino G., Bortolus A., Casas G., Darrigran G., Elias R., Lopez Gappa J.J., Obenat S., Pascual M., Penchaszadeh P., Piriz M.L., Scarabino F., Spivak E.D. y Vallarino E.A. 2002. No longer the pristine confines of the world ocean: a survey of exotic marine species in the southwestern Atlantic. *Biological Invasions*. 4, 115-143.
- Pablo M.J., Croce M.E., Pérez M.B., Andreucetti N.A. y Parodi E.R. 2012. *Irradiación del alga roja Polysiphonia abscissa: efecto sobre ficocoloides y antioxidantes*. Libro de resúmenes del tercer congreso latinoamericano de biotecnología algal. Universidad de Concepción, Concepción. Pp 85.
- Papenfuss G.F. 1957. Marine algae of the Northeast Coast of North America by W.R. Taylor. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 84(6), 452-454.
- Parker H.S. 1981. Influence of relative water motion on the growth, ammonium uptake and carbon and nitrogen composition of *Ulva lactuca* (Chlorophyta). *Marine Biology*. 63, 309-318.
- Parodi E.R. 2004. *Marismas y algas bentónicas*. En: Piccolo M.C. y Hoffmeyer M.S. (eds.) *Ecosistema del estuario de Bahía Blanca*. Instituto Argentino de Oceanografía, Bahía Blanca. 233 pp.
- Perales S.G. y Boraso A.L. 2006. Relación de *Blidingia minima* (Ulvales, Chlorophyta) con factores ambientales en Punta Maqueda (golfo San Jorge, Argentina). *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 41(1), 21-33.
- Perales S.G. 2003. *Distribución y características de Blidingia minima (Chlorophyta) en Punta Maqueda (Golfo San Jorge)*. Tesis de Maestría en Ecología Marina Bentónica. Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco. Facultad de Ciencias Naturales, Departamento de Biología General. Pp. 146.
- Pérez M.C., Croce M.E. y Parodi E.R. 2011. Biomass and antioxidant activity of *Polysiphonia abscissa*: effects of drying and solvent extraction. *Abstracts book 4th Congress of the International Society for Applied Phycology*. Michael Borowitzka. Pp.127.
- Perrone C., G.P. Felicini y A. Bottalico. 2006. The prostrate system of the Gelidiales: diagnostic and taxonomic importance. *Botanica Marina*. 49(1), 23-33.

- Pickering T.D., Gordon M.E y Tong L.J. 1990. Seasonal growth, density, reproductive phenology and agar quality of *Gracilaria sordid* (Gracilariales, Rhodophyta) at Mokomoko Inlet, New Zealand. *Hydrobiologia*. 204/205, 253-262.
- Piriz M.L. 1996. Phenology of *Gigartina skottsbergii* Setchell et Gardner population in Chubut Province (Argentina). *Botanica Marina*. 39, 311–316.
- Piriz, M.L., M.C. Eyra y C.M. Rostagno. 2003. Changes in biomass and botanical composition of beach-cast seaweeds in a disturbed coastal area from Argentine Patagonia. *Journal of Applied Phycology*. 15, 67–74.
- Prado H.J., Ciancia M. y Matulewicz M.C. 2008. Agarans from the red seaweed *Polysiphonia nigrescens* (Rhodomelaceae, Ceramiales). *Carbohydrate Research*. 343, 711–718.
- Prathep A., Lewmanomont K. y P. Buapet. 2009. Effects of wave exposure on population and reproductive phenology of an algal turf, *Gelidium pusillum* (Gelidiales, Rhodophyta), Songkhla, Thailand. *Aquatic Botany*. 90, 179-183.
- Prince J.S. y O'Neal S.W. 1979. The ecology of *Sargassum pteropleuron* Grunow (Phaeophyceae, Fucales) in the waters off South Florida. I. Growth, reproduction and population structure. *Phycologia*. 18, 109-114.
- Provasoli L. 1968. *Media and prospects for the cultivation of marine algae*. En: Watanabe H. y Hattori A. (eds.), *Culture and Collection of Algae*. Proceedings, U.S.–Japan Conference. Japanese Society of Plant Physiology, Hakone, Japan. Pp. 63–75.
- Pujals C. 1963. *Catalogo de Rhodophyta citadas para la Argentina*. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales e Instituto Nacional de Investigacion de las Ciencias Naturales, Buenos Aires. Pp.139.
- R Development Core Team. 2011. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Ramírez M.E. 1995. Recolección y colecciones científicas de macroalgas marinas. 1995. En: Alveal K.; Ferrario M.E., Oliveira E.C. y Sar E. (eds.), *Manual de métodos ficológicos*. Universidad de Concepción, Concepción. Pp. 863
- Ranta E. 1982. Animal communities in rock pools. *Annals Zoologica Fennica*. 19, 337-347.
- Reddy C.R.K., Jha B., Fujita Y. y Ohno M. 2008. Seaweed micropropagation techniques and their potentials: an overview. *Journal of Applied Phycology*. 20(5), 609-617.
- Reed D.C. y M.S. Foster. 1984. The effects of canopy shading on algal recruitment and growth in a giant kelp forest. *Ecology*. 65, 937-948.
- Reis R.P. y Yoneshigue-Valentin Y. 2000. Phenology of *Hypnea musciformis* (Wulfen) Lamouroux (Rhodophyta, Gigartinales) in three populations from Rio de Janeiro State, Brazil. *Botanica Marina*. 43(3), 299-304.
- Rhodes R.G. 1970. Seasonal occurrence of marine algae on an oyster reef in Burton's Bay, Virginia. *Chesapeake Science*. 11, 61–71.
- Richardson D.M., Pysek P., Rejmanek M., Barbour M.G., Panetta F.D. y West C.J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*. 6, 93-107.
- Rindi F. y Guiry M.D. 2004. A long-term comparison of the benthic algal flora of Clare Island, County Mayo, western Ireland. *Biodiversity and Conservation*. 13, 471-492.
- Rindi F., Guiry M.D. y Cinelli F. 1999. Morphology and reproduction of the adventives Mediterranean rhodophyte *Polysiphonia setacea*. *Hydrobiologia*. 398/399, 91-100.
- Rodríguez D. y Santelices B. 1987. Patterns of apical structure in the genera *Gelidium* and *Pterocladia* (Gelidiaceae, Rhodophyta). *Hydrobiologia* 151/152: 199-203.
- Rodríguez D. y Santelices B. 1988. *Separation of Gelidium and Pterocladia on vegetative characters*. En: Abbott I.A. (ed.), *Taxonomy of Economic Seaweed*, vol. 2. California Sea Grant College Program, La Jolla. Pp. 115-125.
- Round F.E. 1984. *The ecology of algae*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 664.
- Royston P. 1982. Algorithm AS 181: The *W* test for Normality. *Applied Statistics*. 31, 176–180.
- Rueness J. y Tananger T. 1984. Growth in culture of four red algae from Norway with potential for mariculture. *Hydrobiologia*. 116/117, 303-307.
- Ruesink J.L., Lenihan H.S., Trimble A.C., Heiman K.W., Micheli F., Byers J.E. y Kay M.C. 2005. Introduction of non-native oysters: ecosystem effects and restoration implications. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 36, 643-489.

- Ruiz G.M., Carlton J.T., Grosholz E.D. y Hines A.H. 1997. Global invasions of marine and estuarine habitats by nonindigenous species: Mechanisms, extent, and consequences. *American Zoology*. 37, 621–632.
- Ruiz G.M., Fofonoff P., Hines A.H. y Grosholz E.D. 1999. Non-indigenous species as stressors in estuarine and marine communities: Assessing invasion impacts and interactions. *Limnology and Oceanography*. 44, 950–972.
- Salinas J.M. 1991. Re-fixation of *Gelidium sesquipedale* (Clem.) Born. et Thur. (Gelidiales: Rhodophyta). *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*. 7, 3-58.
- Santelices B. y J.G. Stewart. 1985. Pacific species of *Gelidium* Lamouroux and other Gelidiales (Rhodophyta), with keys and descriptions to the common or economically important species. En: Abbott I.A. y Norris J.N. (eds.) *Taxonomy of economic seaweeds, with reference to some Pacific and Caribbean species*. California Sea Grant College Program, La Jolla. Pp.17-31.
- Santelices B. 1976. Taxonomic and nomenclatural notes on some Gelidiales. *Phycologia* 15: 165–173.
- Santelices B. 1977. A taxonomic review of Hawaiian Gelidiales (Rhodophyta). *Pacific Science*. 31, 61-84.
- Santelices B. 1988. Synopsis of biological data on the seaweed genera *Gelidium* and *Pterocladia* (Rhodophyta). *FAO*, Roma. Pp. 55.
- Santelices B. 1990a. New and old problems in the taxonomy of the Gelidiales (Rhodophyta). *Hydrobiologia*. 204/205, 125-135.
- Santelices B. 1990b. Patterns of reproduction, dispersal and recruitment in seaweeds. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*. 28, 177-276.
- Santelices B., Aedo D. y Varela D. 1995. Causes and implications of intraclonal variation in *Gracilaria chilensis* (Rhodophyta). *Journal of Applied Phycology*. 7, 283–290.
- Sar E., Pascual M. y Parma A. 1984. Consideraciones ecológicas sobre las algas del litoral rocoso bonaerense. *Revista del museo de La Plata (Nueva Serie)*. 13(75), 143-147.
- Schoschina E.V., Makarov V.N., Voskoboinikov G.M. y van den Hoek C. 1996. Growth and reproductive phenology of nine intertidal algae of the Murman coast of the Barents Sea. *Botanica Marina*. 39, 83-93.
- Schwindt E., Bortolus A. y Iribarne O.O. 2001. Invasion of a reef-builder polychaete: Direct and indirect impacts on the native benthic community structure. *Biological Invasions*. 3,137– 149.
- Sears J.R. 1975. Sublittoral, benthic marine algae of southern Cape Cod and adjacent islands: Seasonal periodicity, associations, diversity, and floristic composition. *Ecological Monographs*. 45, 337–365.
- Shannon C.E. y Weaver W. 1949. *The mathematical Theory of communication*. University of Illinois Press, Illinois. Pp. 125.
- SHN, Servicio de Hidrografía Naval. 2012. <http://www.hidro.gov.ar/>; accedida desde 2008 a 2012.
- Shpigel M. y Neori A. 1996. Microalgae, macroalgae, and bivalves as biofilters in land-based mariculture in Israel. *Ecological and Genetic Implications of Aquaculture, methods and Technologies in Fish Biology and Fisheries*. 6, 433-444.
- Silva P.C., Meñez G.E. y Moe R.L. 1987. *Catalogue of the benthic marine algae of the Philippines*. Smithsonian Institution Press, Washington. Pp. 179.
- Simberloff D. y Von Holle B. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: Invasional meltdown? *Biological Invasions*. 1, 21–32.
- Smit A.J., Robertson B.L. y du Preez D.R. 1997. Influence of ammonium-N pulse concentrations and frequency, tank condition and nitrogen starvation on growth rate and biochemical composition of *Gracilaria gracilis*. *Journal of Applied Phycology*. 8, 473–481.
- Sodhi N.S. y Ehrlich P.R. 2010. *Conservation Biology for All*. Oxford University Press, Oxford. Pp. 344.
- Sousa-Pinto I., Lewis R. y Polne-Füller M. 1996. The effect of phosphate concentration on growth and agar content of *Gelidium robustum* (Gelidiaceae, Rhodophyta) in culture. *Hydrobiologia*. 326/327, 437-443.
- South G.R. y Cardinal A. 1970. A checklist of marine algae of eastern Canada. *Canadian Journal of Botany*. 48, 2077-2095.
- South G.R. 1984. A checklist of marine algae of eastern Canada, second revision. *Canadian Journal of Botany*. 62, 680-704.
- Spalleti L. 1980. Paleoambientes sedimentarios en secuencias silicoclásticas. *Asociación Geológica Argentina*. 8, 1-175.

- Stegenga H., Mol I., Prud'Homme van Reine W.F. y Lokhorst G.M. 1997. Checklist of the marine algae of the Netherlands. *Gorteria Suppl* 4:1-57.
- Stephenson T.A. y Stephenson A. 1949. The universal features of zonation between tide-marks on rocky coasts. *Journal of Ecology*. 37, 289-305.
- Stephenson T.A. y Stephenson A. 1961. Life between tide-marks in North America: Vancouver Island, I. *The Journal of Ecology*. 49(1), 1-29.
- Stephenson T.A., Zoond A. y Eyre J. 1934. The liberation and utilization of oxygen by the population of rock pools. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 11, 162-172.
- Stuercke B. y Freshwater D.W. 2008. Consistency of morphological characters used to delimit *Polysiphonia* sensu lato species (Ceramiales, Florideophyceae): analyses of North Carolina, USA specimens. *Phycologia*. 47(6), 541-559.
- Stuercke B. y Freshwater D.W. 2010. Two new species of *Polysiphonia* (Ceramiales, Florideophyceae) from the western Atlantic. *Botanica Marina*. 53, 301-311.
- Subba Rangaiah G., S. Sudhakar y E. Vanilla Kumari. 2003. Seasonal Growth, Phenology and Spore Shedding in *Polysiphonia platycarpa* Børgesen (Ceramiales, Rhodophyta) of Visakhapatnam Coast, India. *Algae*. 18(2), 177-181.
- Tala F., Edding M. y Vasquez J. 2004. Aspects of the reproductive phenology of *Lessonia trabeculata* (Laminariales: Phaeophyceae) from three populations in northern Chile. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 38, 255-266.
- Thomas, D.T. y D.W. Freshwater. 2001. Studies of Costa Rican Gelidiales (Rhodophyta): four Caribbean taxa including *Pterocliadiella beachii* sp. nov. *Phycologia*. 40(4), 340-350.
- Thomsen M.S. 2004. *Macroalgal distribution patterns and ecological performances in a tidal coastal lagoon, with emphasis on the non-indigenous Codium fragile ssp. tomentosoides*. Ph.D. Dissertation, Department of Environmental Sciences, University of Virginia, Charlottesville, Virginia.
- Thomsen M.S., McGlathery K.J. y Tyler A.C. 2006. Macroalgal distribution patterns in a Shallow, soft-bottom lagoon with emphasis on the nonnative *Gracilaria vermiculophylla* and *Codium fragile*. *Estuaries and Coasts*. 29(3), 465-473.
- Thorner C.S. 2006. Functional properties of the isomorphic biphasic algal life cycle. *Integrative and Comparative Biology*. 46, 605-614.
- Titlyanov E.A. y Titlyanova T.V. 2006. New methods of obtaining plantlets and tetraspores from fragments and cell aggregates of meristematic and submeristematic tissue of the red alga *Palmaria palmata*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 339(1), 55-64.
- Titlyanov E.A., Titlyanova T.V., Kadel P. y Luning K. 2006. Obtaining plantlets from apical meristem of the red alga *Gelidium* sp. *Journal of Applied Phycology*. 18, 167-174.
- Umamaheswara Rao M. 1973. Growth and reproduction in some species of *Gracilaria* and *Gracilariopsis* in the Palk Bay. *Ind. Journal of Fishery*. 20, 182-192.
- Underwood A.J. y P. Jernakoff. 1984. The effects of tidal height, wave exposure, seasonality and rock-pools on grazing and the distribution of intertidal macroalgae in New South Wales. *Journal of Experimental Marine Biology Ecology*. 75, 71-96.
- Underwood A.J. 1976. Analysis of patterns of dispersion of intertidal prosobranch gastropods in relation to macroalgae and rock-pools. *Oecologia*. 25: 145-154.
- Usov A.I. y Ivanova E.G. 1987. Polysaccharides of algae XXXVII: Characterization of hybrid structure of substituted agarose from *Polysiphonia morrowii* (Rhodophyta, Rhodomelaceae) using β -agarase and ^{13}C -NMR spectroscopy. *Botanica Marina*. 30, 365-370.
- Usov A.I., Ivanova E.G. y Shashkov A.S. 1983. Polysaccharides of algae XXXIII: Isolation and ^{13}C -NMR spectral study of some new gel-forming polysaccharides from Japan Sea red seaweeds. *Botanica Marina*. XXVI: 285-294.
- Valiela I. 1991. Ecology of coastal ecosystems. En: Barnes R.S.K. y Mann K.H. (eds.) *Fundamentals of aquatic ecology*. Blackwell Scientific, Oxford. Pp. 57-76.
- van den Hoeck C. 1960. Groupements d'algues des étangs saumâtres méditerranéens de la côte française. *Vie et Milieu*. 11, 340-412.
- van den Hoeck C. 1963. *Revision of the European species of Cladophora*. E.J. Briel. Leiden. Pp. 248.

- van den Hoeck C. 1982. *A taxonomic revision of the American species of Cladophora (Chlorophyceae) in the North Atlantic Ocean and their geographic distribution*. North-Holland Publishing Company, Amsterdam. Pp. 236.
- van den Hoeck C., Mann D.G. y Jahns H.M. 1995. *Algae, an introduction to phycology*. Cambridge University Press. Cambridge. 640 pp.
- van Tamelen P.G. 1996. Algal zonation in tidepools: experimental evaluation of the roles of physical disturbance, herbivory and competition. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 201, 197-231.
- Vásquez J. y Gonzales J. 1995. Métodos de evaluación de macroalgas submareales. En: Alveal, K., Ferrario M.E.; Oliveira E.C. y Sar E. 1995. *Manual de métodos ficológicos*. Universidad de Concepción, Concepción. Pp. 863.
- Verlaque M. 2001. Checklist of the macroalgae of Thau Lagoon (Hérault, France), a hot spot of marine species introduction in Europe. *Oceanologica Acta*. 24, 29-49.
- Von Stosch H. 1963. Wirkungen von jod un arsenit auf meeresalgen in kultur. *Proceedings of the International Seaweed Symposium*. 4, 142-50.
- Wernberg T., Thomsen M.S., Staerh P.A. y Pedersen M.F. 2004. Epibiota communities of the introduced and indigenous macroalgal relatives *Sargassum muticum* and *Halidrys siliquosa* in Limfjorden (Denmark). *Helgolander Marine Research*. 58, 154-161.
- West J.A. 2005. *Long term macroalgal culture maintenance*. En: Andersen R. (ed.), *Algal culturing techniques*. Elsevier Academic Press. Burlington. Pp. 578.
- West J.A., Zuccarello G.C. y Kamiya M. 2001. Reproductive patterns of Caloglossa species (Delesseriaceae, Rhodophyta) from Australia and New Zealand: multiple origins of asexuality in C. lepieurii. Literature review on apomixes, mixed-phase, bisexuality and sexual compatibility. *Phycological Research*. 49, 183-200.
- Wheeler W.N. 1980. Effect of boundary layer transport on the fixation of carbon by the giant kelp *Macrocystis pyrifera*. *Marine Biology*. 56, 103-110.
- Wheeler W.N. 1988. Algal productivity and hydrodynamics – a synthesis. *Prog. Phycol. Res.* 6, 23-58.
- Whittaker R.H. 1975. *Communities and ecosystems*. Macmillan, New York. 162 pp.
- Williams S.L. and Smith J.E. 2007. A global review of the distribution, taxonomy and impacts of introduced seaweeds. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38: 327-359.
- Wolfe, J.M. y Harlin M.M. 1988. Tide pools in southern Rhode Island, USA. I. Distribution and seasonality of macroalgae. *Botanica Marina* 31:525-536.
- Wynne M.J. 1969. Life history and systematic studies of some Pacific North American Phaeophyceae (brown algae). *Univ. Calif. Publ. Bot.* 50, 1-88.
- Yarish C. y Edwards P. 1982. A field and cultural investigation of the horizontal and seasonal distribution of estuarine red algae of New Jersey. *Phycologia*. 21(2) 112-124.
- Yoccoz N.G., Nichols J.D. y Boulinier T. 2001. Monitoring of biological diversity in space and time. *TRENDS in Ecology y Evolution*. 16(8), 446-453.
- Yoon H.Y. 1986. A taxonomic study of genus *Polysiphonia* (Rhodophyta) from Korea. *The Korean Journal of Phycology*. 1(1): 3-86.
- Zamorano J.P. y Westermeier R.H. 1996. Phenology of *Gigartina skottsbergii* (Gigartinaceae, Rhodophyta) in Ancud Bay, southern Chile. *Hydrobiologia*. 326/327, 253-258.
- Zemke-White W.L. y Ohno M. 1999. World seaweed utilization. *Journal of Applied Phycology*. 11, 369-376.
- Zertuche González J.A. 1993. *Situación actual de la industria de macroalgas productoras de ficocoloides en América latina y el Caribe*. FAO, México. Pp. 66.
- Zhuang S. 2006. Species richness, biomass and diversity of macroalgal assemblages in tidepools of different sizes. *Marine Ecology Progress Series*. 309, 67-73.
- Zuur A.F., E.N. Leno y G.M. Smith. 2007. *Analyzing Ecological Data*. Springer, New York. Pp. 672.

ANEXO

3. Caracterización físico-química de las piletas de marea

<i>Fuente de Variación</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Estación	13,36	3	4	4,78	0,0044**
Residuales	63,41	68	0,933		
Total	76,77	71			

Tabla 1. Tabla de ANOVA para el área superficial promedio de las piletas.

<i>Fuente de Variación</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Estación	309,78	3	103	3,06	0,034*
Residuales	2291,21	68	33,694		
Total	2600,99	71			

Tabla 2. Tabla de ANOVA para la profundidad promedio de la pileta.

<i>Fuente de Variación</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Estación	33409,00	3	11136	8,84	<<0,01**
Residuales	85624,00	68	1259,2		
Total	119033,00	71			

Tabla 3. Tabla de ANOVA para la elevación promedio de las piletas sobre el nivel del mar promedio.

<i>Fuente de Variación</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Localización	69489,00	2	34.745	37,03	<<0,01**
Residuales	64736,00	69	938		
Total	134225,00	71			

Tabla 4. Tabla de ANOVA para la elevación promedio de las piletas sobre el nivel del mar entre localizaciones.

<i>Fuente de Variación</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Estación	3799,14	3	1.266	653,27	<<0,01**
Residuales	131,82	68	1,939		
Total	3930,96	71			

Tabla 5. Tabla de ANOVA para la temperatura promedio de la pileta.

<i>Fuente de Variación</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Estación	11,95	3	3,98	220,07	<<0,01**
Residuales	1,23	68	0,018		
Total	13,18	71			

Tabla 6. Tabla de ANOVA para la salinidad promedio de la pileta.

<i>Fuente de Variación</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Estación	4,15	1	4,15	69,41	<<0,01**
Temperatura	4,90	1	4,9	81,97	
Residuales	4,12	69	0,06		

Tabla 7. Tabla de ANOVA para el modelo de regresión múltiple entre la variable salinidad y las variables elevación y temperatura simplificado. El nivel de significación se indica con asteriscos ($p < 0.01$ **).

<i>Fuente de Variación</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Temperatura	277,20	1	277,17	69,60	<<0,01**
Residuales	135,2	34	3,9		

Tabla 8. Tabla de ANOVA para la regresión simple entre salinidad y temperatura para las estaciones frías. El nivel de significación se indica con asteriscos ($p < 0.01$ **).

<i>Fuente de Variación</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Temperatura	40,70	1	40,70	8,18	<<0,01**
Residuales	168,9	34	4,9		

Tabla 9. Tabla de ANOVA para la regresión simple entre salinidad y temperatura para las estaciones cálidas. El nivel de significación se indica con asteriscos ($p < 0.01$ **).

<i>Fuente de Variación</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Elevación	41,40	1	41,40	14,70	<<0,01**
Residuales	95,9	34	2,82		

Tabla 10. Tabla de ANOVA para la regresión simple entre temperatura y elevación para las estaciones frías. El nivel de significación se indica con asteriscos ($p < 0.01$ **).

<i>Fuente de Variación</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Elevación	39	1	39	28,60	<<0,01**
Residuales	46,5	34	1,37		

Tabla 11. Tabla de ANOVA para la regresión simple entre temperatura y elevación para las estaciones cálidas. El nivel de significación se indica con asteriscos ($p < 0.01$ **).

4. Bio-ecología de la comunidad de macroalgas

<i>Fuente de Variación</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Estación	42,79	3	14,26	4,41	<<0,01**
Residuales	203,73	63	3,23		

Tabla 12. Tabla de ANOVA para la variación estacional del lnPS promedio de *P. morrowii*. Los asteriscos indican el nivel de significación. (**) altamente significativo.

<i>Fuente de Variación</i>	<i>gl</i>	<i>SC</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>R²</i>	<i>p</i>
Estación	3	2,04	0,68	3,96	0,11	<<0,01**
Localización	3	1,47	0,74	4,29	0,08	<<0,01**
Estación: Tamaño	8	5,86	0,73	4,26	0,32	<<0,01**
Residuales	53	9,11	0,17		0,49	
Total	66	18,48			1	

Tabla 13. Tabla de ANOVA para los resultados obtenidos con el análisis de PERMANOVA para la cobertura en relación a la estación, la localización y el tamaño de la pileta.

<i>Fuente de Variación</i>	<i>gl</i>	<i>SC</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>R²</i>	<i>p</i>
Estación	3	3,4	1,13	4,02	0,16	<<0,01**
Localización	2	2,51	1,26	4,45	0,12	<<0,01**
Estación: Localización	5	3,69	0,74	2,62	0,17	<<0,01**
Residuales	42	11,85	0,28		0,55	
Total	52	21,46			1	

Tabla 14. Tabla de ANOVA para los resultados obtenidos con el análisis de PERMANOVA para la biomasa en relación a la estación, la localización y el tamaño de la pileta.

<i>Variables</i>	<i>Coefficiente de correlación</i>	<i>p</i>
Salinidad vs. Riqueza	0.28	0,016**
Temperatura vs. Riqueza	0.28	0,0189*
Salinidad vs. PS Rhodophyta	-0.6	<<0,1**
Salinidad vs. PS total	-0.56	<<0,1**
Temperatura vs. PH Chlorophyta	0.23	0,047*
Temperatura vs. PS Rhodophyta	-0.48	<<0,1**
Temperatura vs. PS total	-0.46	<<0,1**
Elevación vs. PS Rhodophyta	-0.34	0,0035**
Elevación vs. PS total	-0.28	0,0172**
Profundidad vs. PS Rhodophyta	0.27	0,0198**
Profundidad vs. PS total	0.29	0,0141**

Tabla 15. Coeficientes de correlación significativos entre las variables abióticas y bióticas. El nivel de significación se indica con asteriscos ($p < 0.05^*$, $p < 0.01^{**}$). PS= peso seco. PH=peso húmedo.

<i>Variables</i>	<i>Coefficiente de correlación</i>	<i>p</i>
Riqueza vs. cobertura Chlorophyta	0,46	$<<0,1^{**}$
Riqueza vs. cobertura Phaeophyceae	0,49	$<<0,1^{**}$
Riqueza vs. PS Chlorophyta	0,24	$<<0,1^{**}$
Riqueza vs. PS Phaeophyceae	0,38	$<<0,1^{**}$
Cobertura Chlorophyta vs. cobertura Phaeophyceae	0,49	$<<0,1^{**}$
Cobertura Chlorophyta vs. PS Chlorophyta	0,33	0,0046**
Cobertura Chlorophyta vs. PS Phaeophyceae	0,35	0,0022
Cobertura Phaeophyceae vs. PH Chlorophyta	0,23	0,0542
Cobertura Phaeophyceae vs. PS Phaeophyceae	0,83	$<<0,1^{**}$
Cobertura Rhodophyta vs. cobertura total	0,96	$<<0,1^{**}$
Cobertura Rhodophyta vs. PS Rhodophyta	0,53	$<<0,1^{**}$
Cobertura Rhodophyta vs. PS total	0,5	$<<0,1^{**}$
Cobertura total vs. PS Rhodophyta	0,56	$<<0,1^{**}$
Cobertura total vs. PS total	0,55	$<<0,1^{**}$
PH Chlorophyta vs. PH Phaeophyceae	0,27	0,023*
PS Rhodophyta vs. PS total	0,97	$<<0,1^{**}$
PH total vs. PS Phaeophyceae	0,22	0,0595

Tabla 16. Coeficientes de correlación significativos entre las variables bióticas. El nivel de significación se indica con asteriscos ($p < 0.05^*$, $p < 0.01^{**}$). PS= peso seco. PH=peso húmedo.

<i>Variable</i>	<i>CP1</i>	<i>CP2</i>
Temperatura	-0,56	-0,004
Salinidad	-0,53	0,005
Elevación	-0,45	0,24
Profundidad	0,08	0,43
Biomasa <i>P. morrowii</i>	0,12	-0,41
Biomasa Phaeophyceae	0,003	0,69
Biomasa <i>C. strictum</i> + <i>G. crinale</i>	-0,33	-0,33
Biomasa Chlorophyta	-0,27	-0,006

Tabla 18. Valores de correlación para las variables bióticas y abióticas más importantes con las dos primeras componentes principales. Los valores remarcados en negrita indican correlaciones superiores a 0,3.

Fenología de *Polysiphonia morrowii*

<i>Fuente de Variación</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Mes	50777,80	4	9473	2,93	<<0,01**
Residuales	520399	120	4337		

Tabla 19. Fenología de *Polysiphonia morrowii*. Tabla de ANOVA para el análisis del largo promedio entre los meses. Los asteriscos indican el nivel de significación. (*) significativo para un 95%.

<i>Fuente de Variación</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Mes	6714	4	1679	4,88	<<0,01**
Residuales	41244	120	343,7		

Tabla 20. Fenología de *Polysiphonia morrowii*. Tabla de ANOVA para el análisis del grosor promedio entre los meses. Los asteriscos indican el nivel de significación. (**) altamente significativo para un 99%.

<i>Fuente de Variación</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Mes	30,30	4	7,574	8,2716	<<0,01**
Residuales	109,878	120	0,916		

Tabla 21. Fenología de *Polysiphonia morrowii*. Tabla de ANOVA para el análisis del diámetro de talo postrado promedio entre los meses. Los asteriscos indican el nivel de significación. (**) altamente significativo para un 99%.

<i>Fuente de Variación</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Mes	592957	4	148239	9,13	<<0,01**
Residuales	1948475	120	16237		

Tabla 22. Fenología de *Polysiphonia morrowii*. Tabla de ANOVA para el análisis de la relación L/D entre los meses. Los asteriscos indican el nivel de significación. (**) altamente significativo para un 99%.

<i>Fuente de Variación</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Mes	45924	4	11481,1	9,4	<<0,01**
Residuales	146459	120	1220,5		

Tabla 23. Fenología de *Polysiphonia morrowii*. Tabla de ANOVA para el análisis de la relación G/D entre los meses. Los asteriscos indican el nivel de significación. (**) altamente significativo para un 99%.

<i>Fuente de Variación</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Mes	1817,4	4	454,4	11,38	<<0,01**
Residuales	4793,2	120	39,94		

Tabla 24. Fenología de *Polysiphonia morrowii*. Tabla de ANOVA para el análisis del contenido de agua promedio entre los meses. Los asteriscos indican el nivel de significación. (**) altamente significativo para un 99%.

<i>Fuente de Variación</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Mes	1163,1	4	290,8	2,9	0,013*
Residuales	10674,2	120	88,95		

Tabla 25. Fenología de *Polysiphonia morrowii*. Tabla de ANOVA para el análisis del PH promedio entre los meses. Los asteriscos indican el nivel de significación. (*) significativo para un 95%.

<i>Fuente de Variación</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Mes	78,88	4	19,72	6,89	<<0,01**
Residuales	343,49	120	2,862		

Tabla 26. Fenología de *Polysiphonia morrowii*. Tabla de ANOVA para el análisis del PS promedio entre los meses. Los asteriscos indican el nivel de significación. (**) altamente significativo para un 99%.

<i>Fuente de Variación</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Mes	0,18449	4	0,046	11,54	<<0,01**
Residuales	0,47963	120	0,004		

Tabla 27. Fenología de *Polysiphonia morrowii*. Tabla de ANOVA para el análisis de la relación PS/PH promedio entre los meses. Los asteriscos indican el nivel de significación. (**) altamente significativo para un 99%.

<i>Regresión</i>	<i>Coefficiente de correlación</i>
largo vs. grosor	0,64
ln PH vs. largo	0,83
ln PH vs. grosor	0,8
ln PS vs. grosor	0,84
ln PS vs. largo	0,78
ln PS vs. ln PH	0,95
ln PS/ln PH vs. largo	0,57
ln PS/ln PH vs. grosor	0,75
ln PS/ln PH vs. ln PH	0,69

Tabla 28. Fenología de *Polysiphonia morrowii*. Coeficientes de correlación y coeficiente de determinación (R^2) para los ajustes de regresión simple de las variables morfológicas que fueron altamente significativos ($p < 0,01$, al 95%). Los asteriscos dobles indican las regresiones altamente significativas.

<i>Regresión</i>	<i>Ecuación de la recta</i>	R^2
largo vs. grosor	$y = 59,4 + 2,1x$	0,40**
ln PH vs. largo	$y = -0,34 + 0,01x$	0,68**
ln PH vs. grosor	$y = -0,09 + 0,04x$	0,64**
ln PS vs. largo	$y = 0,38 + 0,007x$	0,61**
ln PS vs. grosor	$y = 0,34 + 0,027x$	0,71**
ln PS vs. ln PH	$y = 0,19 + 0,53x$	0,89**
ln PS/ln PH vs. largo	$y = 0,22 + 0,001x$	0,33**
ln PS/ln PH vs. grosor	$y = 0,19 + 0,005x$	0,56**
ln PS/ln PH vs. ln PH	$y = 0,24 + 0,078x$	0,48**

Tabla 29. Fenología de *Polysiphonia morrowii*. Ecuaciones de las rectas de los ajustes de regresión simple para las variables que fueron significativas.

<i>Fuente de Variación</i>	<i>gl</i>	<i>SC</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Largo	1	177,5	177,5	245,5	$<<0,01^{**}$
Grosor	1	85,94	85,94	118,9	$<<0,01^{**}$
Largo:Grosor	1	71,01	71,01	98,22	$<<0,01^{**}$
Residual	119	86,04	0,72		

Tabla 30. Fenología de *Polysiphonia morrowii*. Tabla de anova de la regresión múltiple entre la variable lnPS y las variables largo y grosor. Los asteriscos indican los niveles de significación. (**) altamente significativo al 99%.

<i>Fuente de Variación</i>	<i>gl</i>	<i>SC</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Temperatura	1	75,42	75,42	25,95	<<0,01**
Nitritos	1	0,31	0,31	0,11	0,74
Nitratos	1	1,62	1,62	0,56	0,45
Fosfatos	1	0,15	0,15	0,052	0,82
Residuales	118	342,99	2,9		

Tabla 31. Fenología de *Polysiphonia morrowii*. Tabla de anova del análisis de regresión múltiple del PS en función de las variables abióticas. Los asteriscos indican los niveles de significación. (**) altamente significativo al 99%.

<i>Fuente de Variación</i>	<i>gl</i>	<i>SC</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Estación	1	3,39	3,39	14,28	<<0,01**
Mes	3	3,34	1,12	4,69	<<0,01**
Estadio	1	0,94	0,94	3,96	0,04*
Estación:Estadio	1	0,37	0,38	1,59	0,41
Mes:Estadio	3	0,47	0,16	0,66	0,25
Residuales	112	26,64	0,24		

Tabla 32. Fenología de *Polysiphonia morrowii*. Tabla de ANOVA para el análisis de la variación del lnPS en función de las variables categóricas. Los asteriscos indican los niveles de significación. (*) significativo al 95%, (**) altamente significativo al 99%.

<i>Comparaciones</i>	<i>Estadístico</i>	<i>p</i>	<i>Significación</i>
jun-jul	0	1	ns
jun-ago	0,02	0,87	ns
jun-sep	0,4	0,52	ns
jun-oct	2,3	0,12	ns
jul-ago	0,02	0,87	ns
jul-sep	0,4	0,52	ns
jul-oct	2,3	0,12	ns
ago-sep	0,23	0,63	ns
ago-oct	1,88	0,17	ns
sep-oct	0,8	0,36	ns

Tabla 33. Fenología de *Polysiphonia morrowii*. Bondad de ajuste Chi2 para el número mensual de ejemplares fértiles. P: valor de p para el estadístico al 0,05%; ns: no significativo.

<i>Comparación</i>	<i>Error estándar</i>	<i>z</i>	<i>p</i>	<i>Significación</i>
junio-julio	0,03	14,14	<0,001	**
junio-agosto	0,03	15,60	<0,001	**
junio-septiembre	0,03	-14,71	<0,001	**
junio-octubre	0,07	-14,74	<0,001	**
julio-agosto	0,04	2,54	0,08	ns
julio-septiembre	0,03	-1,07	0,81	ns
julio-octubre	0,07	-8,18	<0,001	**
agosto-septiembre	0,04	1,47	0,56	ns
agosto-octubre	0,07	-6,72	<0,001	**
septiembre-octubre	0,07	7,58	<0,001	**

Tabla 34. Fenología de *Polysiphonia morrowii*. Comparaciones de Tukey para el número de râmulas fértils promedio por rama lateral. Z: estadístico de Tukey; **:altamente significativo; ns: no significativo.

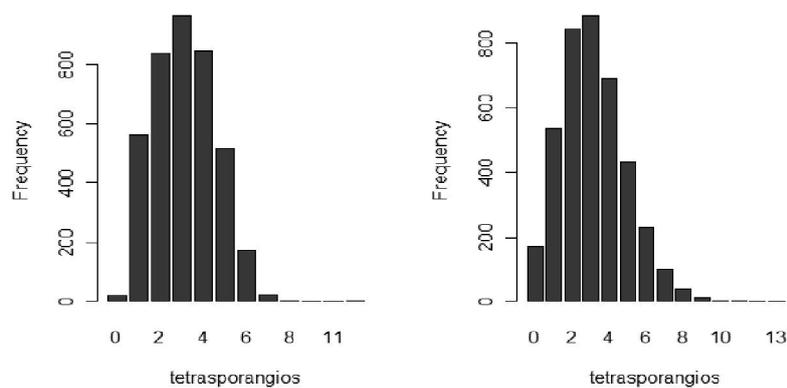


Figura 1. Fenología de *Polysiphonia morrowii*. Bondad de ajuste de los datos de frecuencia del número de tetrasporangios por râmula fértil total a una distribución de tipo Poisson. A la izquierda se representa el histograma de las frecuencias observadas y a la derecha se representan las frecuencias observadas según una distribución de Poisson para la misma media.

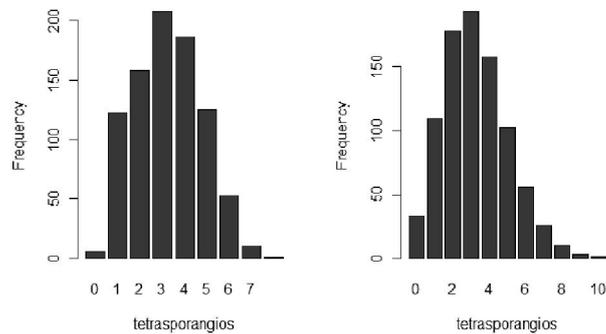


Figura 2. Fenología de *Polysiphonia morrowii*. Bondad de ajuste de los datos de frecuencia del número de tetrasporangios por ramula fértil para el mes de junio a una distribución de tipo Poisson. A la izquierda se representa el histograma de las frecuencias observadas y a la derecha se representan las frecuencias observadas según una distribución de Poisson para la misma media.

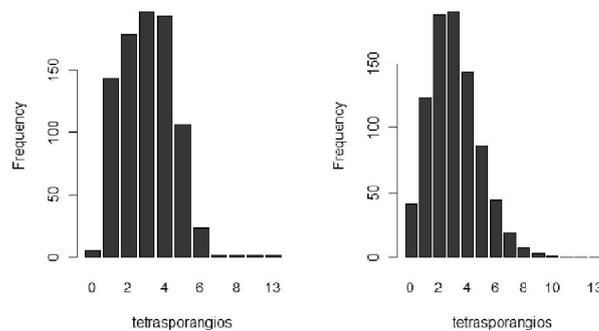


Figura 3. Fenología de *Polysiphonia morrowii*. Bondad de ajuste de los datos de frecuencia del número de tetrasporangios por ramula fértil para el mes de julio a una distribución de tipo Poisson. A la izquierda se representa el histograma de las frecuencias observadas y a la derecha se representan las frecuencias observadas según una distribución de Poisson para la misma media.

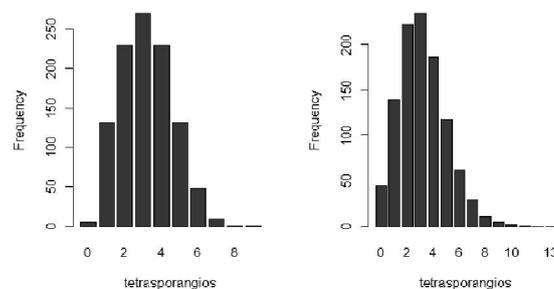


Figura 4. Fenología de *Polysiphonia morrowii*. Bondad de ajuste de los datos de frecuencia del número de tetrasporangios por ramula fértil para el mes de agosto a una distribución de tipo Poisson. A la izquierda se representa el histograma de las frecuencias observadas y a la

derecha se representan las frecuencias observadas según una distribución de Poisson para la misma media.

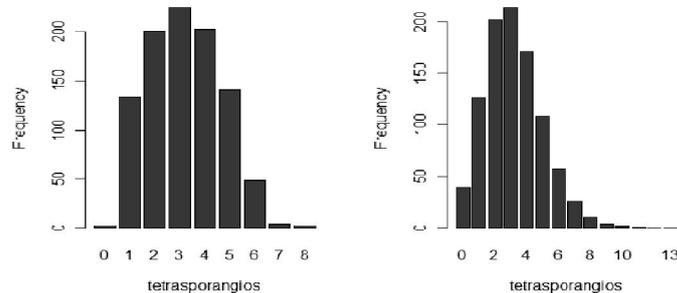


Figura 5. Fenología de *Polysiphonia morrowii*. Bondad de ajuste de los datos de frecuencia del número de tetrasporangios por ramula fértil para el mes de septiembre a una distribución de tipo Poisson. A la izquierda se representa el histograma de las frecuencias observadas y a la derecha se representan las frecuencias observadas según una distribución de Poisson para la misma media.

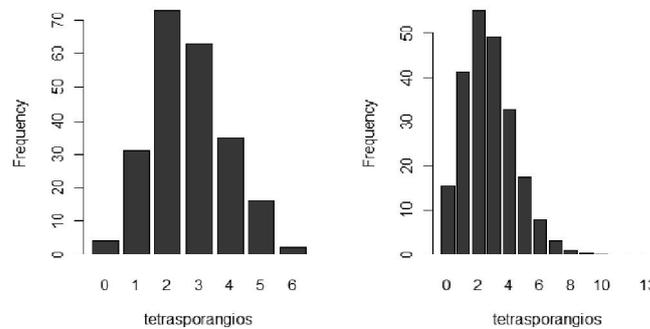


Figura 6. Fenología de *Polysiphonia morrowii*. Bondad de ajuste de los datos de frecuencia del número de tetrasporangios por ramula fértil para el mes de octubre a una distribución de tipo Poisson. A la izquierda se representa el histograma de las frecuencias observadas y a la derecha se representan las frecuencias observadas según una distribución de Poisson para la misma media.

<i>Fuente de Variación</i>	<i>Devianza</i>	<i>gl</i>	<i>gl. res.</i>	<i>Devianza res.</i>	<i>p</i>
Tetrasporangios	6561,4	12	48	88,9	<<0,01**
Mes	695,4	4	60	6650,2	
Total	7345,6	64			

Tabla 35. Fenología de *Polysiphonia morrowii*. Tabla de ANOVA para el modelo mínimo adecuado glm para el número de tetrasporangios promedio por rámica fértil entre los meses. **altamente significativo.

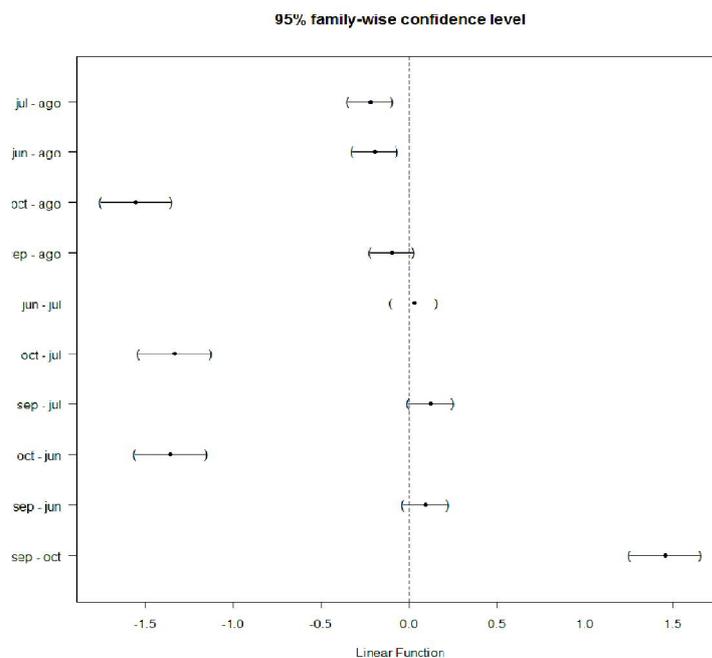


Figura 7. Fenología de *Polysiphonia morrowii*. Intervalos de confianza del 95% para las comparaciones de Tukey de los datos de frecuencia del número de tetrasporangios por rámula fértil para los pares de meses.

6. Crecimiento de especies agarófitas en cultivo *in vitro*

<i>Fuente de Variación</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Entre grupos	179,54	8	22,44	3,90	<<0,01**
Dentro de grupos	1346,34	234	5,75359		
Total	1525,88	242			

Tabla 36. Tabla de ANOVA para la el análisis del largo promedio de *Gelidium crinale* entre las etapas de medición. Los asteriscos indican el nivel de significación. (**) altamente significativo para un 99%.

<i>Fuente de Variación</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Entre grupos	0,36	7	0,05	3,79	<<0,01**
Dentro de grupos	2,83	208	0,01358		
Total	3,19	215			

Tabla 37. Tabla de ANOVA el análisis del ancho promedio de *Gelidium crinale* entre las etapas de medición. Los asteriscos indican el nivel de significación. (**) altamente significativo para un 99%.

<i>Fuente de Variación</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Entre grupos	1346,62	7	192,37	15,96	<<0,01**

Dentro de grupos	2507,82	208	12,0568
Total	3854,44	215	

Tabla 38. Tabla de ANOVA para el análisis de la RGR promedio de *Gelidium crinale* estimada a través del largo, entre las etapas de medición. Los asteriscos indican el nivel de significación. (**) altamente significativo para un 99%.

<i>Fuente de Variación</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Entre grupos	156,80	6	26,13	3,22	<<0,01**
Dentro de grupos	1475,94	182	8,10954		
Total	1632,74	188			

Tabla 39. Tabla de ANOVA para el análisis de la RGR promedio de *Gelidium crinale* estimada a través del ancho, entre las etapas de medición. Los asteriscos indican el nivel de significación. (**) altamente significativo para un 99%.

<i>Fuente de Variación</i>	<i>gl</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Fragmento	1	54,5	<<0,01**
Aireación	1	6,8	<<0,01**
Fragmento:Aireación	2	7,3	<<0,01**

Tabla 40. Tabla de ANOVA para el análisis del PH promedio de los tipos de fragmento de *Polysiphonia morrowii*, en distintas condiciones de aireación. Los asteriscos indican el nivel de significación. (**) altamente significativo para un 99%.

<i>Fuente de Variación</i>	<i>gl</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Fragmento	1	7,47	<<0,01**

Tabla 41. Tabla de ANOVA para el análisis de la RGR promedio de los tipos de fragmento de *Polysiphonia morrowii*, en distintas condiciones de aireación. Los asteriscos indican el nivel de significación. (**) altamente significativo para un 99%.

<i>Fuente de Variación</i>	<i>gl</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Explantos	1	16,43	<<0,01**

Tabla 42. Tabla de ANOVA para el análisis a través de glm del largo promedio de los tipos de explantes de *Polysiphonia morrowii*. Los asteriscos indican el nivel de significación. (**) altamente significativo para un 99%.

<i>Fuente de Variación</i>	<i>gl</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Explantos	1	0,96	0,343
Aireación	1	4,7	0,0316*
Explantos:Aireación	2	7,1	<<0,01**

Tabla 43. Tabla de ANOVA para el análisis a través de glm de la RGR promedio de los tipos de explantes de *Polysiphonia morrowii*, en distintas condiciones de aireación. Los asteriscos indican el nivel de significación. (**) altamente significativo para un 99%.