



Universidad Nacional del Sur

Tesis Doctor en Biología

**Bioecología y relaciones interespecíficas en poblaciones de
dos algas pardas del Atlántico Occidental Sur y Norte:
Dictyota dichotoma y *Ascophyllum nodosum***

María Cecilia Gauna

Bahía Blanca

Argentina

2010





UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

Tesis Doctoral en Biología

**Bioecología y relaciones interespecíficas en poblaciones de dos
algas pardas del Atlántico Occidental Sur y Norte:
Dictyota dichotoma y *Ascophyllum nodosum***

María Cecilia Gauna

***Directores:* Dra. Elisa R. Parodi**

Dr. Eduardo J. Cáceres

Bahía Blanca

Argentina

2010

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 (I.A.D.O.), en el Laboratorio de Ecología Acuática del Depto. de Biología, Bioquímica y Farmacia (U.N.S.) y en el Laboratorio del Dr. David Garbary en la Saint Francis Xavier University, Nova Scotia, Canadá, en el período comprendido entre el 31/03/2006 y 10/11/2010 bajo la dirección de la Doctora Elisa R. Parodi, Profesora Adjunta de Ecología Acuática e Investigadora Independiente del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y del Doctor Eduardo J. Cáceres, Profesor Titular de Biología de Algas y Hongos e Investigador Principal de la Comisión de Investigaciones de la Provincia de Buenos Aires (C.I.C.).

23 de noviembre de 2010

Departamento de Graduados

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR
Secretaría General de Posgrado y Educación Continua.

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

A mi familia

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Elisa R. Parodi y el Dr. Eduardo J. Cáceres, por haberme brindado la posibilidad de continuar con mis estudios de posgrado en la Universidad Nacional del Sur, por su dirección y colaboración en la investigación científica, confianza y apoyo durante el curso de este estudio.

Al Dr. David Garbary, por haberme recibido en su laboratorio de la Universidad Saint Francis Xavier, Antigonish; Canadá y brindado su apoyo y colaboración en los estudios de *Ascophyllum nodosum*.

Al Instituto Argentino de Oceanografía (IADO) y al Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia de la Universidad Nacional Sur, en especial al Laboratorio de Ecología Acuática, por brindarme el lugar de trabajo.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y a Foreign Affairs and International Trade Canada por el otorgamiento de becas.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y a la Secretaría de Ciencia y Técnica de la UNS, por los subsidios para proyectos de investigación otorgados a la Dra. Elisa R. Parodi, que posibilitaron la realización de este trabajo de tesis.

Al Lic. Ricardo Camina, por su colaboración y asesoramiento en la aplicación de los métodos estadísticos.

Al Sr. Germán Martínez y a la Lic. Erica Oherens, por su inapreciable colaboración en los muestreos subacuáticos.

A mis amigas del laboratorio, Amira Siniscalchi, Carolina Fernández, Emilia Croce, Constanza Da Rodda y Vanina Estrada por su apoyo incondicional y por todos los momentos compartidos.

A mi familia y en especial a mi esposo Enrique, que con todo su amor, paciencia, comprensión y constante estímulo me alentaron para que pueda concluir esta etapa.

Y a cada una de las personas que de una manera u otra me han ayudados en la realización de este estudio.

RESUMEN

Esta tesis representa el primer estudio integral sobre epifitismo en una población de Phaeophyceae en la Argentina. A nivel mundial es el primero sobre epifitismo del género *Dictyota* y de la especie *D. dichotoma*. En ella se estudiaron aspectos de la bioecología y las relaciones interespecíficas de dos poblaciones de macroalgas bentónicas de la clase Phaeophyceae del Atlántico Occidental Sur y Norte respectivamente: *Dictyota dichotoma* y *Ascophyllum nodosum*. En la población de *D. dichotoma* el objetivo general fue analizar la bioecología y la fenología en las costas de Argentina y evaluar sus interacciones epifíticas. En población de *A. nodosum*, el objetivo general fue evaluar el impacto de *Vertebrata lanosa* (su principal epífita) sobre sus parámetros vegetativos y reproductivos. Los objetivos específicos en la población de *D. dichotoma* fueron: confirmar la identidad de los especímenes, describir la morfología vegetativa y reproductiva, determinar su dinámica poblacional, evaluar la carga epifítica, en cuanto a su diversidad biológica, su variación espacio-temporal y la posible existencia de distribuciones longitudinales sobre el talo hospedador. Los objetivos específicos enunciados para la población de *A. nodosum* fueron: evaluar el efecto de la presencia de *V. lanosa* sobre parámetros vegetativos y reproductivos en la población infectada, comparándolos con los de población libre de simbioses, diseñar un experimento a campo que nos permita evaluar parámetros comparables en talos con y sin filamentos de *V. lanosa*. Por último, comparar algunos de los parámetros analizados en común en ambas poblaciones de hospedadores. Las muestras de *D. dichotoma* fueron recolectadas de las regiones submareales de las Grutas, Provincia de Río Negro, Argentina y las de *A. nodosum* desde Tor Bay Park, Nova Scotia, Canadá. En esta tesis, fue posible confirmar la identidad de *D. dichotoma* y su distribución geográfica fue extendida hacia el norte hasta los 40°43'S. En general, las variables morfológicas y reproductivas analizadas sobre sus talos, variaron estacionalmente, presentando valores máximos durante las estaciones primavera y verano. La población de talos no fértiles y de talos esporofíticos fueron los que presentaron mayor variabilidad estacional, posiblemente por su escasa representación en la muestra. La población de *D. dichotoma* estuvo constituida principalmente por talos gametofíticos femeninos y masculinos, en menor proporción estuvieron representados los talos esporofíticos y no fértiles. Su fenología reproductiva se caracterizó por un mayor

número de gametófitos femeninos durante el verano y con proporciones relativamente cercanas de talos gametofíticos femeninos y masculinos durante el otoño - invierno. La generación esporofítica fue muy escasa gran parte del año, e incluso ausente en meses determinados. *D. dichotoma* se caracterizó por un ciclo constituido por un patrón básicamente sexual, constituido por gametófitos masculinos y femeninos. Las diferentes estructuras reproductivas se formaron en mayor cantidad en las regiones apicales de la macroalga. Los talos gametofíticos masculinos y femeninos estuvieron más reproductivos-formación máxima de órganos reproductivos durante la primavera - verano. *D. dichotoma*, estuvo colonizada por 37 organismos epífitos, siendo las diatomeas las de mayor representación. Las especies epífitas más abundantes fueron: *Microchaete auriginea*, *Calothrix fusca*, *Grammatophora marina*, *Cocconeis* sp., *Stylonema alsidii*, *Audouinella secundata*, *Polysiphonia* sp. y *Acrochaete marchantiae*. Durante enero se observó mayor cantidad de *Phylla* representados sobre el hospedador y en agosto la mayor abundancia de epífitos, dado por altas presencias de *G. marina*, *M. auriginea* y *Cocconeis* sp. Durante mayo se presentaron las abundancias mas bajas, estando principalmente representada por *S. alsidii*. Durante la primavera se evidenció la mayor carga epifítica, determinada por *M. auriginea*. Las secciones medias de los talos hospedadores, se diferenciaron de las apicales y basales por su mayor número de Phyllum representados, un mayor número de organismos epífitos y mayor carga epifítica, la cual estuvo principalmente dada por la presencia de *G. marina*, *Cocconeis* sp. y *M. auriginea*. El mayor grado de epifitismo fue en invierno, mientras que en las otras dos regiones fue observado durante la primavera. Además, fue observado un gradual aumento desde la sub - sección 1 a la 5 en las 3 regiones de los talos del hospedador. Sobre la población de *A. nodosum* la mayoría de variables morfológicas y reproductivas de fueron mayores sobre la población epifitada por *V. lanosa*. Se evidenció, una alta correlación positiva entre el número de matas de *V. lanosa* y el peso seco de *A. nodosum* y entre el peso seco del epífito rojo y el número de ramas rotas del hospedador.

SUMMARY

This thesis represents the first integral study about epiphytism in a Phaeophyceae population in Argentina. In global level, it is the first study about epiphytism o *Dictyota* Genus and *D. dichotoma* species.

In this study were determinate topic about bio-ecology and inter-specific relationship, in two Phaeophycean populations from North and South Occidental Atlantic. Two benthic seaweeds were selected: *Dictyota dichotoma* and *Ascophyllum nodosum*. On the *D. dichotoma* population, was enunciated as general aim, to analyze the bio-ecology and phenology from Argentinian population and to evaluate the epiphytic interactions. On the *A. nodosum* population, the general aim was evaluate the impact of *Vertebrata lanosa* (its epiphyte main) on both vegetative and reproductive parameters of the host population. The specific aims on *D. dichotoma* population were: to confirm the identity of specimens, to describe the both vegetative and reproductive morphology, to determinate its population dynamic, to evaluate the epiphytic load, in its biological diversity, its space-temporal variation and a possible existence of longitudinal distributions on the host frond. The specific aims enunciated on *A. nodosum* population were: to evaluate the effect of *V. lanosa* on both vegetative and reproductive parameters in infected *A. nodosum* population, comparing them with the parameters of free symbionts population, to design a experiment in field, which led us to evaluate comparable parameters in thalli wich *V. lanosa* removed and infected. Finally, to compare some analyzed aspects in both hosts' populations. *D. dichotoma* samples were collected from subtidal regions in Las Grutas, Río Negro Province, Argentina and y *A. nodosum* samples from Tor Bay Park, Nova Scotia, Canada. In this thesis, was possible confirm the identify of *D. dichotoma* and its geographic distribution was extend to the north to 40°43'S. In general, the both morphologic and reproductive variables analyzed on its thalli, seasonal varied presenting maximum values during spring and summer. The thalli population non-fertile and sporophytic thalli presented higher variation in the sample. *D. dichotoma* population was constituted mainly by female and male gametophytic thalli, in lower proportion were represented sporophytic and non - fertile thalli. The reproductive phenology was characterized by a higher number of female gametophytic during summer and with proportions relatively near of female and male

gametophytic thalli during autumn and winter. The esporophytic generation was not very abundant in majority of the year and even was absent in some months. *D. dichotoma* was characterized by a life cycle constituted by a basically sexual pattern, formed by both female and male gametophytic. The different reproductive structures were formed mainly in seaweed's apical regions. The male and female gametophytic thalli were more reproductive –maximum formation of reproductive organs-during spring - summer. *D. dichotoma*, was colonized by 37 epiphytic organisms, being the diatoms which had higher representation. The epiphytes species more abundant were: *Microchaete auriginea*, *Calothrix fusca*, *Grammatophora marina*, *Cocconeis* sp., *Stylonema alsidii*, *Audouinella secundata*, *Polysiphonia* sp. and *Acrochaete marchantiae*. During January was observed a higher number of Phylum on the host and in august the higher abundance of epiphytes, by higher presences of *G. marina*, *M. auriginea* and *Cocconeis* sp. During May were observed the lower abundances, its being represented mainly by *S. alsidii*. During spring was observed the higher epiphytic load, determinate by *M. auriginea*. The medial sections of host' thalli, were differentiated of the both apical and basal by its higher number of Phylum, a higher number of epiphytic organisms and a higher epiphytic load, which was mainly represented by *G. marina*, *Cocconeis* sp. and *M. auriginea*. The higher degree of epiphytism was in winter, while in other two regions was observed during spring. Also, was observed a gradual increase from the subsection 1 to 5 in the three regions of host' thalli. On the *A. nodosum* population, the majority of morphological and reproductive variables were higher on the epiphyted population by *V. lanosa*. It was observed, a positive correlation high between the number of *V. lanosa* and *A. nodosum* dry mass and between the *V. lanosa* dry mass and the number host's broken branches.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN

1. Comunidades macroalgales marinas	1
2. Macroalgas en las costas rocosas	1
3. Comunidades submareales	5
4. Interacciones bióticas en las costas rocosas	6
4.1. Competencia y herbivoría	7
4.2. Simbiosis: Epifitismo	8
5. Estudios ecológicos y fenológicos en poblaciones y comunidades de macroalgas	13
6. Hipótesis y Objetivos	17

MATERIALES Y METODOS

1. Áreas de estudio	20
1.1. En el Hemisferio Sur: Balneario Las Grutas, Río Negro, Argentina	20
1.2. En el Hemisferio Norte: Tor Bay Park, Nova Scotia, Canadá	22
2. Recolección y selección de las macroalgas para su estudio	23
2.1. Recolección y selección de <i>Dictyota dichotoma</i>	23
2.2. Recolección y selección de <i>Ascophyllum nodosum</i>	24
3. Estudios de laboratorio en la población de <i>Dictyota dichotoma</i>	25
3.1. Determinación del peso seco de los talos de <i>Dictyota dichotoma</i>	25
3.2. Preparación de ejemplares de herbario de <i>Dictyota dichotoma</i>	25
3.3. Identificación y observación de <i>Dictyota dichotoma</i>	26
3.4. Estudio de caracteres morfológicos y reproductivos de <i>Dictyota dichotoma</i>	27
3.5. Determinación de la fenología reproductiva de <i>Dictyota dichotoma</i>	29
3.6. Determinación de la carga epifítica sobre los talos de <i>Dictyota dichotoma</i>	29
3.7. Realización de cultivos para identificación de epífitos	31
4. Microscopía electrónica de barrido (M.E.B.)	32
4.1. Fijación	32
4.2. Preparación del soporte físico del material	33
4.3. Deshidratación del material	33
4.4. Secado y metalizado	33
4.5. Observación del material	33
5. Estudios de laboratorio en la población de <i>Ascophyllum nodosum</i>	34
5.1. Variables analizadas sobre <i>Ascophyllum nodosum</i>	34
6. Experimento en el campo sobre los talos de <i>Ascophyllum nodosum</i>	36
7. Análisis de los datos	36
7.1. Sobre los datos de <i>Dictyota dichotoma</i>	36
7.2. Sobre los datos de <i>Ascophyllum nodosum</i> y <i>Vertebrata lanosa</i>	37
<i>Figuras 1-14</i>	39-46

RESULTADOS

A. <i>Dictyota dichotoma</i>	47
1. Distribución geográfica mundial	49
2. Consideraciones taxonómicas teóricas del Orden Dictyotales-Género	52

<i>Dictyota</i>	
3. Morfología vegetativa y reproductiva de <i>Dictyota dichotoma</i> de las costas de la Argentina	55
3.1. Morfología vegetativa	55
3.2. Morfología reproductiva	57
4. Fenología vegetativa de <i>Dictyota dichotoma</i>	59
4.1. Análisis de las variables morfológicas	59
4.1.1. Variable: peso seco de los talos (PS_t)	59
Análisis anual de la variable PS_t	59
Análisis estacional de la variable PS_t	61
4.1.2. Variable: longitud de talos (L_t)	62
Análisis anual de la variable L_t	62
Análisis estacional de la variable L_t	64
4.1.3. Variable: número de ramas primarias ($N^\circ R_1$)	64
Análisis anual de la variable $N^\circ R_1$	64
Análisis estacional de la variable $N^\circ R_1$	66
4.1.4. Variable: longitud y ancho de la segunda interdicotomía (LA_{2i})	67
Análisis anual de la variable LA_{2i}	67
Análisis estacional de la variable LA_{2i}	69
4.1.5. Variable: ancho de los talos en las porciones basales (A_{tb})	70
Análisis anual de la variable A_{tb}	70
Análisis estacional de la variable A_{tb}	71
4.1.6. Variable: ángulo apical y basal (AR_{ayb})	72
Análisis anual de la variable AR_{ayb}	72
Análisis estacional de la variable AR_{ayb}	74
4.1.7. Variable: altura de células corticales de posición apical y basal en sección transversal (AC_{aybt})	74
Análisis anual de la variable AC_{aybt}	74
Análisis estacional de la variable AC_{aybt}	76
4.1.8. Variable: altura de células medulares de posición apical y basal en sección transversal (AM_{aybt})	78
Análisis anual de la variable AM_{aybt}	78
Análisis estacional de la variable AM_{aybt}	81
4.1.9. Variable: longitud y ancho de células corticales de posición apical en vista superficial (LAC_{as})	82
Análisis anual de la variable LAC_{as}	82
Análisis estacional de la variable LAC_{as}	84
4.1.10. Variable: longitud y ancho de células medulares de posición apical en vista superficial (LAM_{as})	85
Análisis anual de la variable LAM_{as}	85
Análisis estacional de la variable LAM_{as}	88
4.1.11. Variable: longitud y ancho de células corticales de posición basal en vista superficial (LAC_{bs})	89
Análisis anual de la variable LAC_{bs}	89
Análisis estacional de la variable LAC_{bs}	91
4.1.12. Variable: longitud y ancho de células medulares de posición basal en vista superficial (LAM_{bs})	92
Análisis anual de la variable LAM_{bs}	92
Análisis estacional de la variable LAM_{bs}	94
5. Fenología reproductiva de <i>Dictyota dichotoma</i>	95
5.1. Variable: Porcentaje de representación de los diferentes talos reproductivos y no reproductivos (%TRynR)	95
Análisis anual de la variable %TRynR	95
Análisis estacional de la variable %TRynR	97

5.2 Variable: Número de estructuras reproductivas por 4 mm ² del talo algal analizado (N°ERx4)	98
Análisis anual de la variable N°ERx4	98
Análisis estacional de la variable N°ERx4	100
<i>Figuras 15-127</i>	103 – 143
<i>Tablas 1-5</i>	144 – 148
B. Epifitismo en <i>Dictyota dichotoma</i>	
1. Organismos epífitos de <i>Dictyota dichotoma</i>	149
2. Descripción de algunos de los epífitos observados sobre frondes de <i>D. dichotoma</i>	152
3. Análisis florístico	164
3.1. Estudios en la fronde entera de <i>D. dichotoma</i>	164
3.1.1. Características biológicas	164
3.1.2. Análisis de la estructura de la comunidad epifítica	167
3.2. Estudios en las regiones apicales de los talos de <i>D. dichotoma</i>	167
3.2.1. Características biológicas	167
3.2.2. Análisis de la estructura de la comunidad epifítica	169
3.3. Estudios en las regiones medias de los talos de <i>D. dichotoma</i>	169
3.3.1. Características biológicas	169
3.3.2. Análisis de la estructura de la comunidad epifítica	171
3.4. Estudios en las regiones basales de los talos de <i>D. dichotoma</i>	171
3.4.1. Características biológicas	171
3.4.2. Análisis de la estructura de la comunidad epifítica	173
<i>Figuras 128-217</i>	175 – 198
<i>Tablas 6-11</i>	199 – 207
C. <i>Ascophyllum nodosum</i>	207
1. Distribución geográfica mundial	210
2. Consideraciones taxonómicas teóricas del Orden Fucales – <i>Ascophyllum nodosum</i>	211
3. Morfología y anatomía de <i>Ascophyllum nodosum</i>	213
3.1. Ciclo de vida	215
3.2. <i>Ascophyllum nodosum</i> y sus simbiontes en Tor Bay Park, Canadá	216
3.2.1. Epífitos algales más importantes de <i>Ascophyllum nodosum</i>	217
4. Análisis de las variables morfológicas y reproductivas sobre <i>Ascophyllum nodosum</i> y <i>Vertebrata lanosa</i>	218
4.1. Variable: Longitud de los talos de <i>Ascophyllum nodosum</i> (LF)	218
4.2. Variable: Peso seco de talos de <i>Ascophyllum nodosum</i> (PSA)	219
4.3. Variable: Número de ramas primarias (NRP) de <i>Ascophyllum nodosum</i>	220
4.4. Variable: Número de ramas rotas (NRR) de <i>Ascophyllum nodosum</i>	221
4.5. Variable: Longitud de los segmentos de <i>Ascophyllum nodosum</i> (LSA)	222
4.6. Variable: Peso seco de segmentos de <i>Ascophyllum nodosum</i> (PSSA) formados entre los años 2004 a 2007	223
4.7. Variable: Edad de los frondes de <i>Ascophyllum nodosum</i> (EF)	225
4.8. Variable: Número de receptáculos de <i>Ascophyllum nodosum</i>	226
4.9. Variable: Peso seco de los receptáculos (PSRA) de <i>Ascophyllum nodosum</i>	226
4.10 Variable: Número de receptáculos iniciales de <i>Ascophyllum nodosum</i> (NRI)	228
4.11 Variable: Largo de las puntas iniciales de los talos de <i>Ascophyllum</i>	229

	<i>nodosum</i> (LPI)	
4.12	Variable: Peso seco de <i>Vertebrata lanosa</i> (PSV)	230
5.	Correlación entre las variables de las poblaciones de <i>Ascophyllum nodosum</i> y <i>Vertebrata lanosa</i>	230
6.	Experimento en el campo de <i>Ascophyllum nodosum</i>	231
	<i>Figuras 218 – 254</i>	235 – 245
	<i>Tablas 12-14</i>	246 – 247

DISCUSIÓN

	<i>Dictyota dichotoma</i>	248
	Consideraciones taxonómicas y variaciones morfológicas de la población de <i>Dictyota</i> en Argentina	249
	Distribución geográfica mundial de <i>D. dichotoma</i>	253
	Fenología de <i>Dictyota dichotoma</i>	255
	Fenología vegetativa	255
	Reproducción y fenología reproductiva	259
	Epifitismo sobre <i>Dictyota dichotoma</i>	261
	Flora y fauna epi-endofítica de <i>Ascophyllum nodosum</i>	267
	Impacto del epifitismo de <i>Vertebrata lanosa</i> sobre <i>Ascophyllum nodosum</i>	268
	Comparación del epifitismo de la población de <i>Dictyota dichotoma</i> y <i>Ascophyllum nodosum</i>	274
	<i>Tablas 15-18</i>	277 – 280

CONCLUSIONES

	Ecología de una población de <i>Dictyota dichotoma</i> en las costas del Atlántico Occidental Sur	281
	Epifitismo sobre <i>Dictyota dichotoma</i>	282
	Epifitismo en una población de <i>Ascophyllum nodosum</i> en las costas del Atlántico Occidental Norte	283

BIBLIOGRAFÍA

		285
	ANEXOS	I
	Anexo 1	II – XIII
	Anexo 2	XIV – XIX

INTRODUCCIÓN

1. Comunidades macroalgales marinas

Las comunidades macroalgales marinas son unas de las comunidades vegetales más productivas y extensas en el mundo. Debido a su accesibilidad para el estudio y a sus rápidas respuestas a la manipulación, las macroalgas han sido usadas para estudios experimentales y para probar hipótesis ecológicas (Dawes 1998).

Las zonas intermareales y submareales ocupan un área costera estrecha y representan al menos el 1% de la superficie de la Tierra (10^6 km²). Toda su productividad puede igualar o exceder a la de muchas comunidades terrestres. Por ejemplo, la producción de las macroalgas intermareales y litofíticas submareales es estimada en 0,5 a 1,0 kg C m⁻² y 0,5 a 2,5 kg C m⁻² por año, respectivamente. Mientras que los bosques tropicales lluviosos alcanzan una productividad anual de 0,4 a 2,0 kg C m⁻² (Mann y Chapman 1975, Valiela 1984).

2. Macroalgas en las costas rocosas

Las costas rocosas son unos de los hábitats más complejos y están colonizadas por comunidades litofíticas (Morton 1991). La composición y textura del sustrato influyen el tipo y diversidad de las comunidades de macroalgas. La característica más sorprendente de estas costas reside en que el espacio disponible está

intensamente zonalizado, con los organismos sésiles organizados en bandas verticales distintivas (Lewis 1964, Stephenson y Stephenson 1972, South y Whittick 1987, Mathieson 1989, Mathieson y Nienhuis 1991, Lobban y Harrison 1994, Lüning 1990, Little y Kitching 1996).

Las macroalgas litofílicas adaptadas a crecer sobre sustrato firme, evidencian una alta productividad y diversidad comparadas a las psamofíticas y las poblaciones que crecen a la deriva. Los dos factores abióticos primarios que regulan las comunidades de macroalgas bentónicas, son el *sustrato* y la *luz*. Además de necesitar un sustrato firme, la transmitancia de la luz juega un rol principal en la distribución en profundidad de las algas marinas. En aguas oceánicas no costeras el límite de profundidad más bajo es aproximadamente de 200 m, donde sólo el 0,01% de la luz de superficie está presente. En aguas costeras, donde la luz es absorbida y reflejada, la distribución en profundidad es más limitada, de modo que las comunidades de macroalgas disminuyen al aproximarse al límite inferior. En esta área limitada por la luz óptima, las comunidades bentónicas exhiben competencia por el espacio y la luz (Dawes 1998).

Geológicamente, las costas rocosas pueden ser divididas en 3 diferentes categorías de acuerdo con las formas de relieve: acantilados al mar, plataformas de costa y costas de piedra caliza (Trenhaile 1987). Los acantilados al mar aparecen en todas las costas oceánicas del mundo y en áreas templadas muestran grandes gradientes en términos de energía de olas. Las plataformas costeras son superficies horizontales o con suaves inclinaciones debido a la erosión de las olas. Mientras que los acantilados al mar y las plataformas de costas son más comunes en latitudes templadas, las costas

de piedra caliza son más comunes en latitudes más bajas y en climas cálidos. En contraste con los dos primeros tipos de costas, las costas calcáreas usualmente presentan más baja energía de olas y están moldeadas en gran parte por la actividad química y biológica sobre el sustrato calcáreo joven. La piedra caliza, debido a su color claro, refleja la luz y al ser más soluble, el agua modifica con más facilidad su estructura de poro. De ese modo, las macroalgas pueden penetrar la piedra caliza más fácilmente y crecer en sus huecos y grietas (Dawes 1998). Como es de esperar, cada tipo de costas influye en la diversidad y morfología de macroalgas (Dawes 1998).

Entre todos los factores abióticos, las *mareas* son además un importante factor que controla la zonación intermareal (Lewis 1964). La amplitud de marea (rango vertical) y la frecuencia (período de ciclo), son las características críticas (Doty 1946). Por otro lado, el efecto de la acción de las olas, la topografía de la costa y la desecación, íntimamente relacionadas a las mareas, pueden ser usados para definir la exposición en la región intermareal de las comunidades de macroalgas. Una actividad de olas persistente, causaría una expansión ascendente de zonas sobre costas de alta energía comparado con las costas protegidas (Dawes 1998).

Interesantes estudios en biomecánica han demostrado que las macroalgas no enfrentan a las olas, pero sí producen algún tipo de mecanismo que evita el daño. Las intensas fuerzas mecánicas son menos útiles que la flexibilidad, la elasticidad y el ajuste al flujo (Norton *et al.* 1982, Koehl 1986, Denny 1988).

Las variaciones en la topografía son particularmente influyentes. Así, la vegetación que se desarrolla en zonas sombreadas es diferente a aquella que crece sobre rocas expuestas al sol. Asimismo, las esporas y los talos jóvenes pueden encontrar cierta

protección a la desecación y herbivoría en las grietas húmedas que se forman por la acción del agua (Norton 1985).

La aspereza de la superficie rocosa a escala microscópica, también puede ser importante para algunos propágulos de macroalgas los que pueden adherirse en pequeñas depresiones (Norton y Fetter 1981).

Aunque muchas macroalgas tiene distribuciones restringidas en la región intermareal, ellas inicialmente colonizan un rango amplio y progresivamente tienden a una eventual zona de equilibrio mediada por factores ambientales (Schonbeck y Norton 1978). El concepto “*zona intermareal rocosa*” puede ser ligeramente confuso, porque estas costas raramente están compuestas exclusivamente por roca descubierta. Muchas presentan rocas esparcidas en formas desordenadas o pozas cubiertas por arena. Los propágulos de muchas macroalgas, tienen poco o nada de control sobre su destino. Cuando las esporas son liberadas dentro del caos del mar, se encuentran a merced de las olas y las corrientes. Claramente, la dispersión más allá de la zona donde están posibilitadas a vivir es un fenómeno ineficiente sumamente derrochador de propágulos, y es por ello que algunas macroalgas intermareales son capaces de limitar esta zona sólo a pocos metros (Dayton 1973, Deysher y Norton 1982). La vida de las algas intermareales es una sucesión de fenómenos. Son regularmente abandonadas por el mar y secadas por el viento. El retorno de la marea las rehidrata y reemplaza sus nutrientes, pero además les aporta organismos *fouling* (Norton 1985).

Muchas macroalgas intermareales son absolutamente acuáticas y no necesitarían estar expuestas al aire. Una ligera desecación puede estimular levemente la

fotosíntesis, pero una deshidratación significativa puede causar un daño sustancial irreversible (Hodgson 1984).

La desecación es también muy dependiente de los factores climáticos como la temperatura del aire y la luz solar. El efecto del clima puede ser observado al comparar macroalgas intermareales de la región tropical y las de las costas templadas. Las adaptaciones morfológicas a la desecación por las macroalgas intermareales incluyen tejidos huecos (sacciformes) o afinamiento de ramas. Las de la zona intermareal más baja son frecuentemente más ramificadas, hecho que incrementa su superficie de absorción de nutrientes. Una ventaja extra de las macroalgas con talos finos es que ellas retienen calor mientras son expuestas a bajas temperaturas en las costas intermareales templadas (Dawes 1998).

3. Comunidades submareales

La zona submareal también muestra una zonación de macroalgas, siendo también evidente en sus características forma-función (Vadas y Steneck 1988). En la zona intermareal inferior, la delgada morfología de la macroalgas está relacionada con una exposición intensa al movimiento de agua. La región submareal media, usualmente contiene algas con una variedad de morfologías, incluyendo aquellas con gruesas ramificaciones, talos laminares y algas filamentosas. Debido a la baja iluminación las macroalgas en la zona submareal más baja están distribuidas más espaciadamente y son dominadas por morfologías que tienen una máxima superficie de área expuesta a la luz, como lo son las especies con talos aplanados, postrados y crustaceos. Las

variaciones en la diversidad de especies que aparecen entre localidades con similares condiciones hidrográficas, usualmente reflejan diferencias en el sustrato y en la luz (Dawes 1998). Como en la región intermareal, la iluminación y la disponibilidad de sustrato, son los principales factores abióticos que regulan las comunidades submareales de macroalgas. Las comunidades pueden ser particularmente escasas en estuarios y en regiones costeras abiertas con aguas turbias por la acción de sedimentos y plancton que disminuyen la cantidad y calidad de luz y enmascaran el sustrato duro. Usualmente, el número de macroalgas y la profundidad de sus hábitats submareales decrecen desde las costas abiertas hacia los estuarios (Mathieson y Hehre 1986). Por el contrario, las comunidades de macroalgas submareales se pueden extender por debajo de los 200 m en aguas oligotróficas de costas continentales o islas que carecen de sedimento y plancton (Littler y Littler 1984).

4. Interacciones bióticas en las costas rocosas

Las interacciones bióticas de macroalgas no sólo incluyen competencia con otras macroalgas (dentro y entre especies) y con animales sésiles, sino además relaciones predador-presa en varios niveles tróficos (Lobban y Harrison 1994). Las interacciones bióticas son complejas y su estudio frecuentemente requiere observaciones a gran escala y por largo tiempo con experimentación tanto en laboratorio como en el campo (Olson y Lubchenco 1990, Carpenter 1990, Paine 1990, Maggs y Cheney 1990).

4.1. Competencia y herbivoría

El término *competencia* implica que un recurso común es potencialmente limitante (Denley y Dayton 1985). Han sido reconocidas dos clases de competencias: la *competencia explotadora* que involucra la colonización de un recurso limitado, en un tiempo mínimo (como espacio, luz, nutrientes), sin antagonismo directo entre organismos y la *competencia por interferencia* que resulta de las interacciones entre organismos que pueden no estar relacionados directamente con algún recurso limitante, como por ejemplo la *alelopatía* (Carpenter 1990).

A pesar del hecho de que en el mar la presencia de competencia ha sido ampliamente reconocida, las interacciones competitivas, particularmente las interacciones alga - alga y alga - animal, no han sido bien documentadas y están pobremente entendidas (Lobban y Harrison 1994).

La *competencia por el espacio* es más común entre las especies de algas crustáceas y erectas. Individuos de especies crustáceas coralináceas pueden fusionarse y perder su individualidad creando bordes mínimos. Otras especies en cambio forman bordes distintivos sobrecreciendo sobre otras especies (Paine 1990). Este tipo de competencia, además tiene lugar entre algas y animales sésiles. De acuerdo con Foster (1975), el resultado de esta competencia dependería de 3 factores: la irradiancia, la presencia o ausencia de predadores primarios y la presencia o ausencia de predadores secundarios. Con una baja irradiancia, los animales sésiles dominarían, independientemente de sus predadores, pero bajo irradiancia moderada las algas pueden predominar sobre los animales sésiles si los predadores secundarios reducen

el número de animales predadores. Foster (1975) especuló que en los límites más bajos de la zona submareal el crecimiento de las algas puede estar particularmente regulado más por su capacidad a competir contra los animales sésiles que por la insuficiencia del flujo de luz.

Toda comunidad presenta herbívoros y su impacto sobre las poblaciones de macroalgas puede ser devastador (Vásquez *et al.* 1984).

4.2. Simbiosis: Epifitismo

En un extremo del espectro de las relaciones bióticas entre las macroalgas, está el epifitismo. Para algunas especies algales, el epifitismo es necesario y específico mientras que para otras macroalgas el epifitismo es aleatorio y simplemente una solución al espacio reducido. El endofitismo también representa un rango de soluciones de espacio. En otro extremo de las relaciones bióticas se encuentre el parasitismo. Las distinciones entre epifitismo y endofitismo con parasitismo son nutricionales: los parásitos derivan los nutrientes en distinta medida desde sus hospedadores.

Las algas epífitas forman una importante porción de la biota presente en un área determinada (Ballantine y Humm 1975). Ellas juegan un rol importante en las comunidades marinas contribuyendo a la productividad primaria de los ecosistemas (Brock 1970, Finke 1978, Jones 1980) y aportando alimento a los herbívoros (Randall 1964, Reyes-Vasques 1970, Berg 1974, Zimmermann *et al.* 1979, Morgan 1980). Los epífitos pueden incluir macroalgas filamentosas o pequeñas coralinas

crustosas. Los efectos de los epífitos son el sombreado al basífito, la interferencia con el intercambio de gases y nutrientes y la disminución en la tasa de crecimiento e incremento en la fricción sobre los frondes (Sand-Jensen 1977, Harlin *et al.* 1985, Silberstein *et al.* 1986). Varios factores pueden mitigar estos efectos: por ejemplo pequeños predadores frecuentemente sacan los epífitos dejando las macroalgas intactas. Algunas algas, incluyendo a *Ulva* L., *Enteromorpha* Link y *Cladophora* Kützing, pueden evitar el epifitismo simplemente debido a su rápido crecimiento y en sus cambios en el pH en la superficie de los talos por una rápida tasa metabólica (den Hartog 1972). Cuando el crecimiento de algunas especies es lento, los epífitos en poco tiempo los cubren completamente (Bernstein y Jung 1979).

La presencia de los epífitos sobre las estructuras vegetativas del hospedador resulta en un número de interrelaciones complejas que no sólo tienen importantes implicancias para el crecimiento de estos organismos, sino además por la evolución de mecanismos internos que llevan a suprimir el crecimiento epifítico. Muchos macrófitos evitan a los epífitos mediante un descamado periódico de sus superficies o por la producción de inhibidores químicos (Gonzalez y Goff 1989). El proceso de producción y liberación de compuestos que inhiben a otras algas es llamado alelopatía (Harlin 1987). A veces el alga afectada es un competidor y otras veces un epífito. El contenido fenólico en fisodes de especies de *Sargassum* C. Agardh es alto en las puntas en crecimiento y sólo estas puntas están libres de epífitos (Conover y Sieburth 1964). También esos compuestos fenólicos han sido señalados como la posible causa de la inhibición de animales epifíticos sobre los tejidos distales de *Laminaria* J.V. Lamouroux (Al-Ogily y Knight-Jones 1977).

Los epífitos tienen efectos adversos sobre el hospedador por reducción de sus condiciones óptimas de crecimiento, produciendo un decrecimiento de las tasas de crecimiento, previniendo el desarrollo de tejido reproductivo (Lobban 1978, Brawley y Adey 1981) e incrementando la fricción (D'Antonio 1985).

Asimismo, se ha demostrado que la fotosíntesis en el hospedador puede ser reducida por los epífitos, los cuales actúan como una barrera en el intercambio de carbono y reducen la cantidad de luz que alcanza a la superficie de las hojas y frondes (Sand-Jensen 1977). Sin embargo, hay indicaciones que la relación puede ser más compleja que las que involucran un alga y un sustrato inanimado (Ballantine 1979), incluyendo transferencia de nutrientes desde el hospedador al epífito (Harlin 1973, McRoy y Goering 1974) y adaptación defensiva del hospedador (Sieburth y Conover 1965, Rusell y Veltkamp 1984).

Pocos efectos benéficos para el hospedador han sido discutidos en la literatura. Penhale y Smith (1977) sugirieron que la presencia de epífitos puede reducir los efectos de desecación cuando *Zostera marina* L. es expuesta a marea baja. Richardson (1980) conjeturó que las semillas de *Ruppia maritima* L. (*sensu lato*), las cuales fueron liberadas bajo matas de algas epifíticas, fueron más resistentes a la desecación en los niveles de agua bajos. Por otro lado, la fotoinhibición del hospedador puede ser reducida por el sombreado provisto por los epífitos (Trocine *et al.* 1981, Drew 1979). Por el contrario los epífitos se benefician siempre de estas asociaciones por una mayor proximidad a la luz y a las corrientes de agua portando nutrientes disueltos (Harlin 1980). El movimiento de oscilación de las macroalgas causado por la acción de las olas y las corrientes puede ser importante en producir gradientes

químicos de difusión y remover potenciales sustancias inhibitoras de crecimiento como también el sedimento acumulado. El resultado de este movimiento físico incrementa el intercambio de nutrientes y el crecimiento epifítico (Conover 1968, Harlin 1975, 1980).

Varios estudios señalan la diversidad de situaciones de microflora y macroflora asociados con organismos sumergidos (Harlin 1980). Algunas especies algales como por ejemplo *Punctaria orbiculata* Jao y *Smithora naiadum* (Anders.) Hollenb. son de alguna manera dependientes de su hospedador macrófito para completar su ciclo de vida (Harlin 1975). La gran mayoría utilizan al hospedador sólo como sustrato para su adhesión como muchas diatomeas encontradas sobre organismos marinos. Algunas son epífitos obligados (McIntire y Moore 1977) y otras no, ya que comunidades de diatomeas de algas fueron encontradas ser esencialmente las mismas a las que colonizan los fondos circundantes (Sullivan 1977).

Los nutrientes generalmente ejercen un control primario de la biomasa algal (Eminson y Phillips 1978). Es probable, que bajo condiciones limitadas de nutrientes, las microalgas como diatomeas unicelulares, las cuales están más íntimamente asociadas con el epitelio del hospedador, sean influenciadas en mayor extensión por el metabolismo del hospedador y viceversa que por los epífitos multicelulares. Debido a una gran proporción área superficie – volumen, las algas unicelulares tienen una relación más directa con su sustrato hospedador (Wood 1972). Este factor puede ser parcialmente responsable de la observación de la estacionalidad de la productividad o biomasa del perifiton mostrada sobre sustrato acuático sumergido (Penhale 1977, Sullivan 1977, Jacobs y Noten 1980). De hecho,

es sabido que el carbono orgánico disuelto (DOC) liberado por plantas marinas (Penhale y Smith 1977), aunque en pocas cantidades es asimilado por poblaciones de algas y bacterias asociadas a estos organismos (MacRoy y Goering 1974, Brylinsky 1977, Penhale y Thayer 1980, Smith y Penhale 1980).

Una incrementada disponibilidad de nutrientes puede aumentar la biomasa de las plantas y la productividad del sistema en los ecosistemas acuáticos (Schindler 1974, Hecky y Kilham 1988). Sin embargo, el proceso de eutrofización afecta la composición de especies en todos los niveles tróficos, incrementando la productividad de biomasa y decreciendo la biodiversidad, favoreciendo la proliferación de especies algales oportunistas (Dederen 1992). El desarrollo masivo del fitoplancton *blooms* puede disminuir por reducción de la penetración de la luz y esto causa una disminución de la productividad de epífitos con consecuente menos biomasa (Borum 1985). Contrariamente, una baja disponibilidad de nutrientes puede limitar la fotosíntesis y el crecimiento del fitoplancton marino (Paasche y Erga 1988, Granelí *et al.* 1990, Fisher *et al.* 1992) de las macroalgas (LaPointe 1987, McGlathery 1992) y de las angiospermas acuáticas marinas (Short *et al.* 1990, Perez *et al.* 1991).

Existe un énfasis actual en la realización de investigaciones de macroalgas dejando la descripción primaria y haciendo un intento de llegar a entender la ecología funcional de sus hábitats. Sin embargo, todavía hay números aspectos de la ecología funcional de estos complejos sistemas, que aun continúan pobremente entendidos. Tales áreas, involucran las relaciones entre el *fouling* epifítico por macroalgas y perifiton; definido este último, como el conjunto de diatomeas, microfauna y material asociado

particulado (Wetzel 1979) adherido sobre frondes y hojas de plantas acuáticas y organismos herbívoros para los cuales son importantes fuentes de alimento.

A pesar de la importancia de la macroalgas en comunidades intermareales inferiores (Lewis 1964, Hawkins y Hartnoll 1985) y su mundial declinación en su abundancia, la mayoría de los estudios marinos de epífitos y su influencia sobre los hospedadores han sido hechos sobre macrófitas marinas (Harlin 1980, Orth y Montfrans 1984). Poca información está disponible en sucesión y patrones de distribución de epífitos sobre macroalgas marinas (Ballantine 1979, D'Antonio 1985, Arrontes 1990, Otero-Schmitt y Perez-Cinera 1996).

5. Estudios ecológicos y fenológicos en poblaciones y comunidades de macroalgas

Originalmente, los estudios fenológicos enfatizaban sólo los aspectos descriptivos. Luego incorporaron la relación entre la temporalidad de los eventos biológicos y climáticos y actualmente agregaron las interacciones bióticas en la causalidad de los eventos fenológicos (Williams-Linera y Meave 2002). En comparación con los estudios fenológicos de plantas vasculares, los de macroalgas marinas no se han fundamentado en una definición explícita y no rigen criterios para determinar cuáles eventos deben considerarse como fenológicos; tampoco se ha publicado una revisión del tema, y en consecuencia, parece existir un uso laxo del concepto (Espinosa-Ávalos 2005).

Varios procesos del desarrollo de las macroalgas, como el crecimiento y reproducción, están estrechamente relacionados entre sí (McLachlan y Bird 1984).

La recurrencia en la secuencia del desarrollo algal incluye una fase temprana vegetativa del talo, otra de crecimiento máximo unida al periodo reproductivo, una fase de senescencia, y finalmente la muerte de toda el alga o de las ramificaciones donde se presentó la reproducción. Junto a esos eventos también coinciden otros, como los cambios en la biomasa por unidad de área (DeWreede 1976, Prince 1980, Ang 1985). Para que las macroalgas inicien su etapa reproductiva, deben alcanzar una talla mínima (DeWreede y Klinger 1988), pero también esa etapa es el resultado de los cambios en los factores ambientales que satisfacen los requerimientos fisiológicos de la reproducción, o del uso de disparadores ambientales y/o factores bióticos que coordinan ese proceso (Santelices 1990, Brawley y Johnson 1992).

Las variables que en macroalgas se pueden considerar como fenológicas son los eventos asociados a procesos, con una duración en el tiempo como la reproducción, frecuentemente registrado como porcentaje de plantas fértiles y el crecimiento, como la diferencia o incremento de tamaño, biomasa o área de tejido entre dos fechas continuas de medición, además de los atributos resultado de procesos como la talla y biomasa individual; los dos últimos sin ser eventos en sentido estricto, pero que normalmente se reportan en estudios fenológicos en ficología. El primer evento pertenece a la fenología reproductiva; los otros a la fenología vegetativa (Deysner 1984, Novaczek y McLachlan 1987, Rindi y Cinelli 2000). En la literatura ficológica es común encontrar otro grupo de variables que se han considerado fenológicas, como la riqueza o sea el número de especies por zona o unidad de área (Davis y Wilce 1987, Mathieson 1989), la biomasa o peso algal por unidad de área (DeWreede 1976, Paula y Oliveira 1980), la cobertura o porcentaje del sustrato

ocupado por plantas (Wernberg *et al.* 2001), la distribución o presencia algal en sentido vertical u horizontal (Mathieson 1989, Cho *et al.* 2000) y la densidad o sea individuos o talos por unidad de área (Avila *et al.* 1997, Fernández 1999).

Novaczek (1984) introdujo la idea de estudiar la fenología de las macroalgas por metámeros o fitómeros, sin ser nombrados así por la autora. Éstos son unidades morfológicas vegetativas particulares, por ejemplo en plantas terrestres: hojas, nodos, internodos y retoños axilares y adventicios, entre otros (Alm *et al.* 1991). Esto podría aplicarse a especies de macroalgas que tienen morfologías con partes del talo diferenciadas, como ocurre en las Fucales, Laminariales y Dictyotales. En otras palabras, la fenología de macroalgas se puede estudiar sectorialmente en función de su morfología.

El concepto de estacionalidad se encuentra asociado al de fenología de las macroalgas, pero con diferentes connotaciones. Por ejemplo, McCourt (1984) y Espinoza y Rodríguez (1987) lo usaron para resaltar el desarrollo estacional, a lo largo de las estaciones climáticas, de eventos fenológicos. Por su parte, Kain (1989) especificó que para ella “estación” significaba no las cuatro estaciones climáticas, sino un continuo de cambios ambientales a lo largo del tiempo. Esta misma autora, señaló que existen organismos que responden y otros que se anticipan a las “estaciones” (organismos llamados tipos 1 y 2 por Lüning y Dieck 1989). Mientras que los primeros crecen y se reproducen como una respuesta a condiciones ambientales favorables, en los segundos el crecimiento no obedece a condiciones ambientales favorables, sino a un disparador o señal interna.

La estacionalidad reproductiva, fenológica aumenta con la latitud (Kain 1989, Lüning y Dieck 1989). Esto es, el número de periodos con valores máximos en el número de talos fértiles en ocasiones se incrementa hacia la zona tropical (Hay y Norris 1984).

Otro aspecto reproductivo de las macroalgas que puede cambiar con la latitud es la proporción de talos gametofíticos y esporofíticos presentes en las poblaciones (Dyck *et al.* 1985, DeWreede y Green 1990), además de que las respuestas fenológicas de las especies (particularmente el inicio de su etapa reproductiva) cambian con la latitud. Los cambios reproductivos de las algas con respecto a la latitud pueden ser tales, que en sus límites de distribución la reproducción haploide y diploide se inhibe y sólo ocurre crecimiento vegetativo de las plantas (Santelices 1990).

A diferencia de los estudios de plantas vasculares, para macroalgas no existen estudios fenológicos de largo plazo (décadas). Sin embargo, los trabajos fenológicos realizados durante 2-3 años revelan notorias diferencias interanuales y entre sitios en aspectos reproductivos (McCourt 1984, Espinoza y Rodríguez 1987, Nelson 1989, Avila *et al.* 1999, Reis y Yoneshigue-Valentin 2000). En estos trabajos y otros a esa escala de tiempo, no se incluye el nivel de comunidad.

La fenología reproductiva, de la talla y el crecimiento de un grupo de macroalgas, sólo se ha registrado con detalle para pocos trabajos (Kain 1982, Schoschina *et al.* 1996, Quan-Young *et al.* 2004). Se recomienda seguir realizando este tipo de trabajos, con un diseño de muestreo y/o de observación que permita resaltar con eficacia los eventos fenológicos de una comunidad algal a largo plazo. Esto quizá

implicará decidir cuáles será el número mínimo de eventos y atributos estudiar, por ejemplo, la reproducción y talla, uno reproductivo y otro vegetativo.

De todo lo expuesto surgió la necesidad de realizar nuevos estudios sobre estas importantes temáticas. Como punto inicial a esta tarea, fueron seleccionadas dos macroalgas pardas *Dictyota dichotoma* (Hudson) J.V. Lamouroux y *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis, ambas dominantes de las zonas intermareales y submareales de diferentes y equidistantes regiones del Océano Atlántico Sur y Norte, respectivamente.

Ambas macroalgas pardas bentónicas son pertenecientes a las Phaeophyceae y presentan características morfológicas y reproductivas muy dispares, lo cual permite analizar grados de las relaciones interespecíficas epifíticas bajo diferentes enfoques y aplicar distintas metodologías para su estudio.

6. Hipótesis y Objetivos

Para ello, se planteó como **Hipótesis**:

- Es razonable esperar diferentes patrones de epifitismo en ambas macroalgas hospedantes como consecuencia de sus diferencias en la biología y en la anatomía, como así también de la separación de sus áreas de distribución.

Además, por la evidente carencia actual de trabajos básicos en general para macroalgas y en este caso en particular sobre la población argentina de *D.*

dichotoma, resultó necesario analizar aspectos ecológicos y fenológicos de la biología vegetativa y reproductiva de esta especie.

En vista a esto, esta tesis tiene como ***Objetivo General***:

- Establecer las relaciones interespecíficas de epifitismo en ambas poblaciones a diferentes escalas de distribución y diversidad de epífitos sobre los talos hospedadores, analizando ecológica y fenológicamente la población de *D. dichotoma* de una región específica de la costa argentina, considerando el estado sanitario de la misma y comparando con la ecología y fenología de una población de *A. nodosum* del hemisferio norte.

Como ***objetivos específicos*** se plantean:

- Confirmar la identidad de los especímenes llamados tradicionalmente como *Dictyota dichotoma* de la zona submareal de Las Grutas, Río Negro.
- Analizar la morfología vegetativa y reproductiva para establecer la plasticidad de *D. dichotoma*.
- Determinar la dinámica poblacional de la población de *D. dichotoma*.
- Establecer el ciclo anual de los epífitos sobre la superficie de los talos de *D. dichotoma*.
- Verificar la existencia de distribuciones longitudinales de los epífitos a lo largo de la fronde de *D. dichotoma*.

- Evaluar parámetros vegetativos y reproductivos en poblaciones infectadas y no infectadas de *A. nodosum*.
- Establecer la potencialidad de *Vertebrata lanosa* de producir efectos negativos sobre *A. nodosum*, basándose en la extensión de la infección del epífita.
- Comparar ambos patosistemas: *A. nodosum* infectado con *V. lanosa* y *D. dichotoma* con varias especies epífitas.

MATERIALES Y MÉTODOS

1. Áreas de estudio

Para este estudio se seleccionaron dos diferentes regiones costeras del Océano Atlántico Occidental Sur y Norte (Fig. 1). Ambos sitios de muestreo están ubicados en la franja delimitada por los meridianos 61° y 65° O, equidistantemente al sur y norte de la línea del Ecuador. En cada uno de los sitios de muestreo establecidos se seleccionaron las poblaciones de macroalgas dominantes en el intermareal y submareal somero, resultando las Phaeophyceae *Dictyota dichotoma* (Hudson) J.V. Lamouroux en los 40°48'S, 64°48'O y *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis en los 45°18'N, 61°35'O.

1.1 En el Hemisferio Sur: Balneario Las Grutas, Río Negro, Argentina

Las muestras de *Dictyota dichotoma* (Hudson) J.V. Lamouroux 1809, fueron colectadas en el Balneario Las Grutas, el cual se encuentra ubicado al noreste de la Patagonia argentina y al este de la Provincia de Río Negro, sobre la costa del Golfo San Matías en el Océano Atlántico (Figs. 1, 2 y 3).

El Golfo San Matías, ubicado más al norte en el sistema de los tres golfos norpatagónicos, entre los 40°47' y 42°13'S y entre los 62°50' y 63°48'O constituye una cuenca de particulares características en el contexto del litoral marítimo argentino.

Además de ser el segundo golfo más extenso del sistema, alcanza una superficie aproximada de 19.700 km², presenta en su área central profundidades máximas que rondan los 180-200 m. Al este, el Golfo San Matías se comunica con las aguas de la Plataforma Continental Argentina por una boca de 64 km de ancho. En este sector, presenta profundidades máximas de 50 - 60 m en su mitad norte, en tanto al sur de la boca del golfo no se registran profundidades superiores a los 100 m. La existencia de este zócalo en la boca y las mayores profundidades que se registran en el centro, hacen del Golfo San Matías una cuenca semi-cerrada, en la que el régimen de mareas y las corrientes generadas por las mismas, gravitan en gran medida sobre el sistema general de circulación de las masas de agua (Piola y Scasso 1988).

Los tipos de fondo que predominan se pueden dividir en seis sectores, uno mixto de arena, grava y/o rodados; un segundo con predominio de arena; un tercero de arenisca y arcillitas con facies arenosas; otro areno-fangoso; un quinto de fondo rocoso o mixto frente a la costa occidental y una cuenca fangosa central por debajo de la isobata de los 70 m (Piola y Scasso 1988).

Las costas del Golfo San Matías son cálidas, con temperaturas del agua en superficie que varían entre 7°C en julio y 21°C en enero. En invierno y primavera las aguas de fondo (entre los 54 y 180 m) tienen temperaturas entre 10 y 11°C (Cousseau *et al.* 1979). El clima es árido, con temperaturas medias anuales entre 19 y 22 °C, medias mensuales de 6 a 7°C en julio y de 19 a 20°C en enero, precipitaciones medias anuales de 160 a 170 mm, con un máximo anual registrado de 300 mm (período 1980 - 1991), y vientos dominantes del Oeste (25,5%) Noroeste (14,9%), con velocidades medias entre 31 y 23 km h⁻¹ (Coronato y del Valle 1988).

El área presenta en general ambientes costeros expuestos y moderadamente expuestos. Las costas del sector norte son llanas y de poca altura. En el sector sur se presentan barrancas que dificultan el acceso al mar.

El régimen de mareas es semi-diurno, con una amplitud media anual de 4,5 m y amplitudes extraordinarias de hasta 7 m.

En las costas del golfo, la vegetación es baja (Yorio 1998), dominan el jarillal costero y la estepa arbustiva con quilimbai (*Chuquiraga avellanadae* Lorentz), jume (*Salicornia ambigua* Michaux), coirón (*Stipa psylantha* Spegazzini) y yaoyín (*Lycium chilense* Miers ex Bertero), algunos molles (*Schinus marchandii* Barkley) y alpatacos (*Prosopis alpataco* R. A. Philippi) (Yorio *et al.* 1998), y se presentan formaciones de la provincia biogeográfica de Monte donde se destaca el piquillín (*Condalia microphyla* Cav.) (Cabrera y Willinik 1973).

1.2. En el Hemisferio Norte: Tor Bay Park, Nova Scotia, Canadá

Los talos de *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis fueron recolectados en el Tor Bay Park, Condado de Guysborough County, Nova Scotia, Canadá (45°18'N, 61°35'O) (Figs. 1, 4 y 5). En el condado de Guysborough, la costa se caracteriza por presentar afloramientos rocosos que fueron formados como resultado de la erosión marina de bastas extensiones de rocas, debido a la combinación de aumentos en el nivel del mar y a la acción de olas, en áreas donde el aporte de sedimento fue bajo.

La costa de Guysborough presenta sitios a lo largo de un gradiente de exposición de olas, siendo Tor Bay un sitio con exposición moderada. Tor Bay se caracteriza por

una salinidad dentro del rango 29,5 y 31,4 ‰, la temperatura del agua varía entre 0,3°C y 16,9°C, dependiendo de la época del año (Fisheries y Oceans Canada 2008). Esta región presenta 135° de exposición al Atlántico, pero localmente está protegida por grandes afloramientos rocosos de granito que determinan una velocidad del agua entre 3,2 - 5,6 m·s⁻¹ (Scrosati y Heaven 2007).

La zona eulitoral de la costa este de Nova Scotia se caracteriza por presentar especies dominantes, como *Fucus spiralis* L., *Fucus evanescens* C. Agardh y *A. nodosum*. Esta región además es compartida por *Littorina littorea* Turton, *Littorina obtusata* L. y *Semibalanus balanoides* L. El alga roja *Chondrus crispus* Stackhouse y *Devaleraea* (=Halosaccion) *ramentacea* (L.) Guiry, forman camas continuas en la región eulitoral más baja. Otras algas presentes son: *Hildenbrandia rubra* (Sommerfelt) Meneghini, *Corallina officinalis* L., *Cladophora rupestris* (L.) Kützing y *Pilayella littoralis* (L.) Kjellman. La región submareal, se caracteriza por la presencia de *Alaria esculenta* (L.) Greville y *Laminaria digitata* (Hudson) J.V. Lamouroux. Estas dos macroalgas son predadas por el erizo *Strongylocentrotus droebachiensis* O.F. Müller. *Agarum cribrosum* Bory de Saint-Vincent, crece donde finalizan las densas matas de laminariales, junto con otra alga roja *Ptilota serrata* Kützing.

2. Recolección y selección de las macroalgas para su estudio

2.1. Recolección y selección de Dictyota dichotoma

Las frondes de *D. dichotoma* (Fig. 6), fueron recolectadas mensualmente desde la región submareal de Las Grutas durante el periodo que se extendió desde abril de 2009 a marzo de 2010. Los muestreos fueron realizados por medio de buceo autónomo. Las frondes fueron removidas desde sitios seleccionados, utilizando cuadrantes de 1 m de lado ubicados al azar, de diferentes áreas de la extensión del balneario. Cada fronde seleccionada fue cortada al ras del sustrato y colocadas individualmente en bolsas plásticas. Una vez tomadas las muestras éstas fueron trasladadas a baja temperatura, en conservadoras. Una vez en el laboratorio fueron conservados a 5°C hasta el momento de su utilización.

2.2. *Recolección y selección de Ascophyllum nodosum*

En las costas de Tor Bay Park fue seleccionada un área con altas densidades de frondes de *Ascophyllum nodosum* infectados con *Vertebrata lanosa* (Linnaeus) T.A. Christensen y sanos (Fig. 7). La colección de frondes fue realizada durante marea baja entre abril y julio del 2008.

Fueron seleccionados al azar, 80 talos no infectados y 81 frondes infectadas de *A. nodosum* de la zona intermareal media. Las muestras fueron elegidas de tal manera, que en cada población de *A. nodosum* estuvieron representados todos los largos de talos.

Los especímenes fueron almacenados en bolsas plásticas para su transporte y mantenidas húmedas en cámara fría a 5°C previo a su procesamiento.

3. Estudios de laboratorio en la población de *Dictyota dichotoma*

3.1. Determinación del peso seco de los talos de *Dictyota dichotoma*

Para la determinación del peso seco de los talos de *D. dichotoma*, fueron seleccionados mensualmente 20 talos. Previo a la colocación de los mismos en estufa, fue registrado en cada uno de ellos, el largo total y estado reproductivo. Una vez registrados estos datos fueron colocados en estufa a 70°C durante 48 horas, hasta conseguir peso seco constante.

3.2. Preparación de ejemplares de herbario de *Dictyota dichotoma*

La preparación de los ejemplares de herbario consistió en aplicar la técnica de montaje de material biológico, para la cual se extendió a los talos de *D. dichotoma* en una bandeja con agua, haciendo pasar enseguida bajo estos una hoja de montaje, adecuada a cada tamaño del talo. Previo a este procedimiento se transfirieron los datos de la colecta de cada espécimen a la hoja de herbario. La escritura fue realizada con lápiz de grafito en el extremo inferior derecho de la hoja de montaje.

Una vez colocado el ejemplar sobre la cartulina, fueron limpiados los restos de arena y otros elementos con pincel fino y fue acomodado tratando de conservar fielmente su forma y aspecto natural. El ejemplar montado sobre la cartulina fue extraído de la bandeja, se dejó escurrir el agua y luego se procedió a su secado en la prensa. Para el secado prensado del material se colocó sobre el alga un trozo de lienzo sintético de trama fina (*flieseline*) y encima se cubrió con papel toalla absorbente y una cantidad

apropiada de papeles de diario que permitieron absorber el exceso de humedad. Todo el conjunto se presionó firmemente entre los dos enrejados de madera que forman la prensa y se lo dejó secar a temperatura ambiente en lugar seco. El tiempo de secado varió entre 7 y 14 días.

Fueron realizados 20 ejemplares de herbario por cada mes de muestreo, durante un año.

3.3. Identificación y observación de Dictyota dichotoma

Generalmente el material seco, montado en una hoja de herbario fue útil para observar aspectos como el tamaño, color, hábito y variación morfológica del ejemplar.

Por otra parte, el material preservado en líquido conservó la estructura de las células tanto vegetativas como reproductivas, permitiendo conseguir características de la morfología.

Para observar y estudiar la anatomía interna del talo se realizaron preparaciones microscópicas de cortes histológicos, utilizando para ello diversas técnicas que incluyeron cortes longitudinales, transversales o periclinales del tallo junto con tinciones celulares específicas. Los cortes histológicos se realizaron manualmente mediante una hoja de bisturí.

Para realizar buenas observaciones de la morfología de *D. dichotoma* los cortes fueron coloreados utilizando tinciones celulares. El colorante utilizado fue azul de anilina, el cual tiñó muy bien el protoplasma. Como medio de montaje para obtener

preparaciones microscópicas permanentes se utilizó una miel de maíz incolora conocida comercialmente como *Karo o Kero*.

El siguiente procedimiento fue utilizado para la preparación de cortes (Womersley 1984):

- Se colocó al trozo de *D. dichotoma* gotas de azul de anilina al 1% por 5 minutos.
- Se acidificó el trozo de material con 1 ó 2 gotas HCl 1N.
- Se enjuagó con agua destilada para extraer el exceso de tinción y restos de ácido.
- Se agregaron unas gotas de *Karo* al 30% por 2 a 10 minutos.
- Se reemplazó por *Karo* al 50% por 2 a 10 minutos.
- Se reemplazó con *Karo* al 80% por otros 2 a 10 minutos.
- Se colocó cuidadosamente un cubreobjeto sobre el preparado.
- Se dejó reposar la preparación sobre una superficie plana y en ambiente templado hasta que se secó completamente.

El material fue observado al microscopio óptico Nikon 80i y microscopio estereoscópico Nikon SMZ 1500 y las fotomicrografías fueron tomadas usando una cámara fotográfica digital Nikon DXM 1200f, del Instituto Argentino de Oceanografía (CONICET-IADO).

3.4. Estudio de caracteres morfológicos y reproductivos de *Dictyota dichotoma*

Fueron registradas y analizadas características morfológicas y reproductivas sobre 20 talos mensualmente muestreados, ya fueran conservados en material de herbario o en fijador líquido. En cada espécimen fueron registradas las siguientes características, las que se utilizaron como las variables para los análisis:

L_t : longitud total del talo (cm),

$N \cdot R_1$: número de ramas primarias generadas desde el eje principal,

LA_{2i} : longitud y ancho del segundo internodo del talo,

A_{tb} : ancho del talo en región basal,

AR_{ayb} : ángulo de ramificación apical y basal,

AC_{aybt} : altura de células corticales de posición apical y basal, en sección transversal,

AM_{aybt} : altura de células medulares de posición apical y basal, en sección transversal,

LAC_{as} : longitud y ancho de células corticales de posición apical en vista superficial,

LAM_{as} : longitud y ancho de células medulares de posición apical, en vista superficial,

LAC_{bs} : longitud y ancho de células corticales de posición basal, en vista superficial,

LAM_{bs} : longitud y ancho de células medulares de posición basal, en vista superficial.

Partes maduras de cada individuo fueron seleccionadas para medir las siguientes estructuras reproductivas:

- estado reproductivo, tipo de estructura reproductiva,
- número, ancho y longitud de hileras de anteridios (μm),
- número, ancho y longitud de hileras de oogonios (μm).

Sobre cada carácter fue determinado el valor mínimo, máximo y los límites de confianza del 95%.

3.5. *Determinación de la fenología reproductiva de Dictyota dichotoma*

Para la determinación de la fenología reproductiva fueron seleccionadas y seccionadas porciones de talos de 2 mm x 2 mm en cada uno de las 20 frondes muestreadas mensualmente. En estas porciones fue registrado el número y tipo de estructuras reproductivas en ambas caras de las secciones. Esta operación fue repetida en la región apical y basal de los talos.

3.6. *Determinación de la carga epifítica sobre los talos de Dictyota dichotoma*

La determinación de la carga epifítica se realizó sobre los 20 talos de *D. dichotoma* muestreados mensualmente al azar. Las muestras fueron limpiadas del exceso de sedimento y fijadas en una solución de formaldehído con agua de mar al 4% y colocadas en frascos de plástico debidamente etiquetados.

En cada talo fueron seleccionadas y seccionadas áreas consecutivas de 1, 2, 3, 4 y 5 mm de longitud x 200 μ m de ancho cada una. Estas fueron colocadas sobre portaobjetos y cubreobjetos para una posterior observación al microscopio óptico usando objetivo de inmersión 40x. Sobre cada área de 2 mm² de superficie fue registrado la clase, número y especie/género de epífito. Este procedimiento fue repetido en la región apical, media y basal de los talos, registrado un área total de 30

mm², considerando el talo entero (Fig. 10). Este método fue aplicado en los trabajos citados sobre macroalgas por Wilmotte *et al.* (1988).

Se realizó la determinación de los epífitos a nivel genérico y específico con la utilización de la siguiente bibliografía: Brodie y Irvine (2003), Burrows (1991), Dixon y Irvine (1977), Maggs y Hommersand (1993), Nielsen (1980) y Krammer y Lange-Bertalot (1986, 1988,1991).

Con la metodología aplicada se determinó la variación longitudinal en los talos de los siguientes parámetros:

- Número de taxones presentes: informa sobre la distancia, con respecto al ápice, en la que el número de epífitos ya no se incrementa.
- Diversidad específica: fueron usados 3 índices para estimar la diversidad de especies: (H'), riqueza específica (d) y equitatividad de especies (J).

- a) El valor del índice de diversidad de Shannon y Weaver (1963) fue obtenido usando la siguiente ecuación:

$$H' = -\sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i$$

Donde: H' = índice de diversidad de Shannon y Weaver,
 p_i = proporción de muestras compuestas por las i especies,
 S = Número total de especies.

- b) La riqueza de especies (d) fue obtenida usando la ecuación de Margalef (1970):

$$d = S - 1 / \log_e N$$

Donde: d = riqueza de especies,
 S = Número de especies,

N=Número de individuos.

c) La equitatividad de especies (J) (Pielou 1975) fue determinada por la ecuación:

$$J=H'/\ln S$$

Donde: H' = Índice de Shannon y Weaver,
J = Equitatividad,
S = número total de especies.

3.7. Realización de cultivos para identificación de epífitos

Para la identificación de los taxa epífitos de *D. dichotoma*, bajo microscopio estereoscópico se procedió a seleccionar fragmentos de frondes infectadas que no excedieron los 3 cm en su eje mayor. Cortes a mano alzada realizados en ellos se observaron al microscopio para confirmar la presencia del organismo de interés. Estos fragmentos seleccionados se lavaron reiteradas veces con agua de mar filtrada. El material fue luego colocado en cajas de Petri con agua de mar esterilizada. A partir de ese momento las manipulaciones se realizaron bajo campana de flujo laminar, para evitar contaminaciones posteriores. Luego, se realizó una segunda selección en fragmentos más pequeños de aproximadamente 25 mm². Posteriormente, de la región central de cada uno de los fragmentos se realizaron 2 - 4 cortes perpendiculares a la superficie. A cada uno de los trozos se los enjuagó 2 - 3 veces con agua de mar esterilizada para luego ser inoculados en tubos de ensayo de 10 ml con agua de mar esterilizada, filtrada e enriquecida según Provasoli (1968). Este medio es el más empleado en el cultivo de algas marinas bentónicas. Consiste básicamente en:

- i) nitrógeno y fósforo en concentraciones relativamente elevadas,

- ii) macronutrientes,
- iii) micronutrientes,
- iv) vitaminas, solución tampón y
- v) solución quelante para iones poco solubles.

Los metales traza fueron previamente diluidos, mantenidos en congelador y agregados conforme a dilución.

Este medio se utilizó diluyendo 10 ml de la solución madre por litro de agua de mar. Esta proporción es recomendable para el caso de algas pequeñas, con buenos resultados de crecimiento. El medio de cultivo se renovó semanalmente, para evitar cambios de concentraciones de los distintos componentes que lo integran.

Los trozos seleccionados fueron mantenidos individualmente en tubos de ensayo de 10 ml, e incubados en sala de cultivo a $21 \pm 1^\circ\text{C}$, con fotoperíodo controlado (12:12) en el Laboratorio de Ficología Aplicada, del GIBEA, Instituto Argentino de Oceanografía.

4. Microscopía electrónica de barrido (M.E.B.)

4.1. Fijación

El material de *D. dichotoma* fue fijado utilizando glutaraldehído al 2,5% en tubos de Eppendorf durante 2 horas en frío. Luego fueron realizados tres enjuagues con buffer cacodilato 0,001 M de 10 minutos cada uno.

4.2. Preparación del soporte físico del material

Una placa de Melinex de aproximadamente 1,5 x 1 cm, fue cubierta con una capa delgada y uniforme de Poly-D-lysina al 0,5 %, la cual actuó como agente adhesivo del material biológico depositado en ella. Luego con una pipeta de Pasteur, fueron colocadas porciones de la muestra y fue eliminado el exceso de agua con papel de filtro.

4.3. Deshidratación del material

Para ello fue colocada la placa con material de *D. dichotoma*, en una cápsula Eppendorf y se reemplazó la solución buffer por una serie de soluciones de acetona en concentraciones crecientes (10 % - 80 %).

4.4. Secado y metalizado

Fue aplicado el secado por punto crítico durante una hora y se metalizó con oro en un Sputter Coater 9100 mod. 3, según Lozano y Morales (1986), realizado por Centro de Microscopía Electrónica del Centro Científico Tecnológico de Bahía Blanca (CCT-Bahía Blanca).

4.5. Observación del material

Las observaciones del material en estudio fueron realizadas en el microscopio electrónico de barrido Leo Evo 40 del Centro de Microscopía Electrónica del Centro Científico Tecnológico de Bahía Blanca (CCT-Bahía Blanca).

5. Estudios de laboratorio en la población de *Ascophyllum nodosum*

Una vez arribadas las muestras al laboratorio, fueron reconocidas dos poblaciones de *A. nodosum*: no infectada e infectada. Para su estudio fueron consideradas 6 variables sobre las frondes de ambas poblaciones y se agregaron dos variables específicas para los talos de *A. nodosum* infectados.

5.1. Variables analizadas sobre *Ascophyllum nodosum*

LF: Largo de fronde (unidad de medición: cm). El largo de los ejes más largos fue medido desde la porción más basal, donde las frondes fueron cortadas desde el grampón, hacia la parte más distal sobre el eje más largo (Fig.11).

PSA: Peso seco de las frondes de *A. nodosum* (unidad de medición: mg).

NRP: Número total de ramas primarias desde el eje principal (Fig. 11).

NRR: Número total de ramas rotas.

LSA'04, LSA'05, LSA'06, LSA'07: Largo de los segmentos de *A. nodosum* formados en el 2004, 2005, 2006 y 2007, respectivamente (unidad de medición: cm). El largo del segmento fue medido desde el final de la última vesícula de aire formada hacia la próxima, incluyéndola (Fig. 11).

PSSA'04, PSSA'05, PSSA'06, PSSA'07: Peso seco de los segmentos de *A. nodosum* formados en 2004, 2005, 2006 y 2007, respectivamente (unidad de medición: g).

EF: Edad de las frondes de *A. nodosum*. La estimación de la edad de las frondes fue basada en el número actual de vesículas de aire sobre el eje más viejo (más largo) de la fronde. Comenzando desde la punta distal del eje más largo, cada vesícula de aire fue contada como un año de crecimiento. En dos casos fue corregida la edad de las frondes. El primer caso fue sobre las frondes rotas, donde se agregó un año a la edad registrada, considerando que esas frondes tendrían al menos un año más de vida. El segundo caso fue implementado cuando el eje más largo es en realidad una rama lateral, aquí se ajustó la edad agregando un año adicional, el cual reflejó una estimación de crecimiento más acertada.

NRA'04, NRA'05, NRA'06, NRA'07: Número de receptáculos sobre cada segmento de *A. nodosum* formados entre 2004 y 2007, respectivamente (Fig. 11).

PSRA'04, PSRA'05, PSRA'06, PSRA'07: Peso seco de los receptáculos formados en cada segmento de *A. nodosum*, respectivamente (unidad de medición: g).

NRIA: Número de receptáculos iniciales sobre el segmento formado en el año 2006 (Fig. 11).

LPI: Largo de las puntas iniciales del nuevo crecimiento formado entre junio y julio del 2008 (unidad de medición: cm) (Figs. 12 y 13).

Sobre la población de *A. nodosum* infectada con *Vertebrata lanosa*, fueron medidas las siguientes características (Fig. 13):

NAV: Número total de agrupaciones de *V. lanosa* (Fig. 13).

PSV: Peso seco total de las agrupaciones de *V. lanosa* sobre *A. nodosum* (unidad de medición: mg).

PSV'04, PSV'05, PSV'06, PSV'07: Peso seco de *V. lanosa* sobre cada segmento formado entre los años 2004 y 2007, respectivamente (unidad de medición: mg).

6. Experimento en el campo sobre los talos de *Ascophyllum nodosum*

Para evaluar el posible efecto de *V. lanosa* sobre *A. nodosum* en el ambiente natural fue diseñado un experimento a desarrollar en el campo. Este experimento consistió en seleccionar dos frondes de *A. nodosum* infectadas por *V. lanosa*, creciendo desde el mismo grampón. Ambas frondes fueron identificadas usando diferentes colores de precintos plásticos (Fig. 14). El número total de réplicas fue 25. En las frondes consideradas como control (una fronde del par) fueron registrados los siguientes parámetros: número de receptáculos, número de vesículas de aire formadas sobre el eje principal, largo del eje más largo, número de ramas primarias formadas sobre el eje principal y número de ramas rotas. En el otro grupo considerado como tratamiento (segundo fronde del par) fueron registrados los mismos parámetros antes nombrados para el control y además todos los talos de *V. lanosa* fueron removidos para estimar su biomasa (peso húmedo y peso seco).

El experimento se desarrolló desde el 22 de abril al 9 de julio de 2008 cuando se realizó la cosecha de todos los pares de frondes.

7. Análisis de los datos

7.1. Sobre los datos de *Dictyota dichotoma*

Los datos fueron analizados usando métodos estadísticos no-paramétricos y paramétricos, siguiendo a Sokal y Rohlf (1995). El test Levene fue aplicado para

testear la homogeneidad de la varianza de los datos. Para estudiar los efectos de la estacionalidad sobre los talos de *D. dichotoma*, los datos agrupados de a 3 meses fueron usados para cada estación (otoño: marzo, abril y mayo; invierno: junio, julio y agosto; primavera: septiembre, octubre, noviembre, y verano: diciembre, enero y febrero. Análisis de la varianza de una vía (ANOVA) fue usado para detectar la variación temporal entre las estaciones y entre las fases de los ciclos de vida.

Para las variables: a) número de ramas primarias originadas a partir del eje principal y b) ángulo apical y basal de ramificación de *D. dichotoma* fue utilizado un test no paramétrico de Kruskal-Wallis para comparar las muestras estacionales.

Los programas estadísticos usados fueron ANCOVA (planillas de cálculo EXCEL programadas por Lic. R. Camina, Departamento de Matemática de la Universidad Nacional del Sur y Info-Stat-Profesional, versión 2008, Universidad Nacional de Córdoba- Estadística y Diseño (F.C. A.).

7.2. Sobre los datos de *Ascophyllum nodosum* y *Vertebrata lanosa*

Para comparar las dos poblaciones de *A. nodosum*, infectadas y no infectadas, fueron utilizados análisis de la varianza (ANOVA), previa transformación de las variables cuando fue observado heterocedasticidad y/o ausencia de normalidad. Para testear la homocedasticidad fue usado el test de Levene y para la normalidad fueron empleados los gráficos de probabilidad Normal. Sobre los datos que no cumplieron alguno de los dos supuestos fueron utilizadas las transformaciones logarítmicas y de raíz cuadrada.

Debido a algunas diferencia que podrían deberse a los diferentes largos de las frondes en cada población de *A. nodosum*, fue incorporado en todos los modelo como una co-variable (ANCOVA).

El porcentaje de ramas rotas de *A. nodosum* en ambas poblaciones presenta un grado de discretización muy diferente a medida que el número de ramas primarias de *A. nodosum* cambia. Como lo anterior no pudo corregirse con ninguna transformación, se agruparon los datos siguiendo determinados rangos que pueden tomar el denominador, de esta manera, se mejoraron las condiciones para un análisis estadístico, siempre y cuando cada grupo contuvo las suficientes réplicas. Éstos, actuaron como niveles de un segundo factor (ANOVA doble).

En la población de *A. nodosum* infectada, se intentó correlacionar las variables consideradas sobre *A. nodosum* con las correspondientes a las abundancia de *V. lanosa*.

Para cada población de *A. nodosum* (infectada y no infectada) y para cada año de estudio fue determinada la frecuencia de segmentos con un determinado número de receptáculos. En cada año fue aplicado un test no-paramétrico de Kruskal-Wallis para comparar ambas poblaciones. Para la representación gráfica se agrupó la información en cinco categorías, según el número de receptáculos (0, 1 - 5, 6 - 10, 11 - 15 y >15 receptáculos).

Los programas estadísticos usados fueron ANCOVA (planillas de cálculo EXCEL programadas por el Lic. R. Camina del Departamento de Matemática de la Universidad Nacional del Sur y Info-Stat-Profesional, versión 2008, Universidad Nacional de Córdoba- Estadística y Diseño (F.C. A.).



Figura 1: Zonas de muestreo: Tor Bay Park, Nova Scotia, Canadá ($45^{\circ}18'N$; $61^{\circ}35'O$) y Las Grutas, Provincia de Río Negro, Argentina ($40^{\circ}48'S$, $64^{\circ}48'O$) de las poblaciones de macroalgas pardas bentónicas *Ascophyllum nodosum* y *Dictyota dichotoma*, respectivamente.



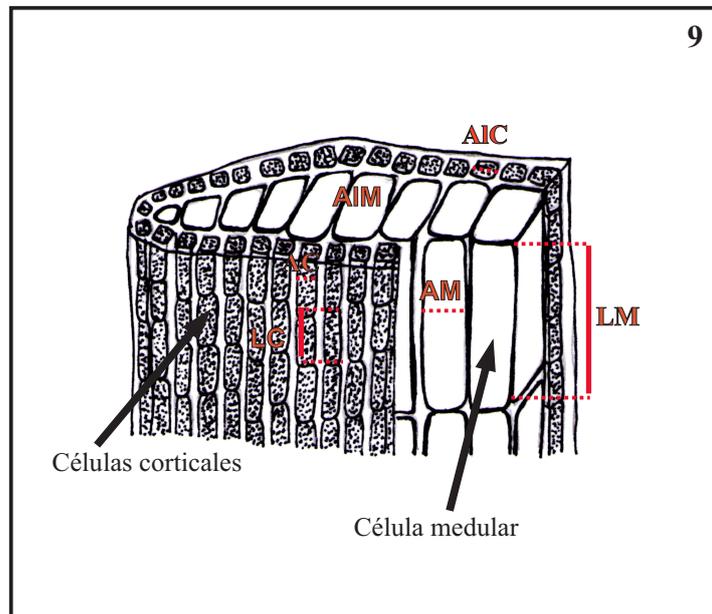
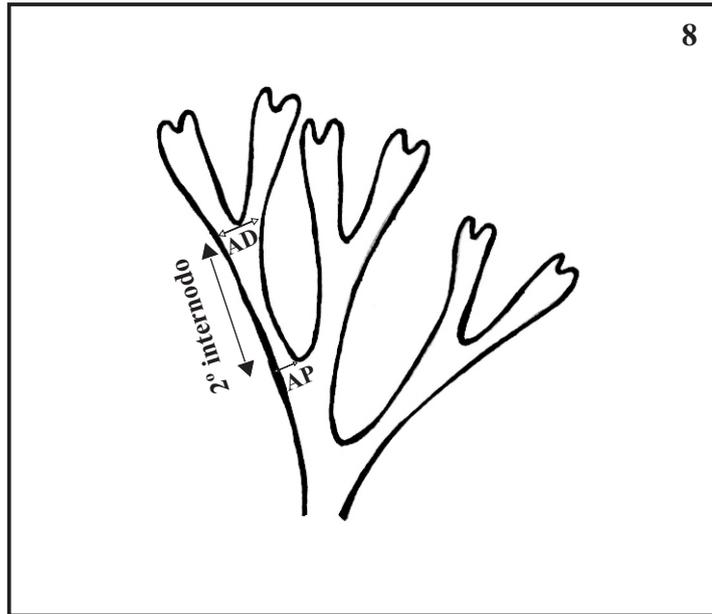
Figuras 2 y 3. Zona de muestreo en la costa del Océano Atlántico Occidental Sur. **2:** América de Sur **3:** Golfo San Matías, Argentina, indicando la localización del Balneario Las Grutas, sitio de estudio de la población de *Dictyota dichotoma*.



Figuras 4 y 5. Zona de muestreo en la costa del Océano Atlántico Occidental Norte. **4:** América del Norte. **5:** Detalle de la Provincia de Nova Scotia, mostrando la localización del Tor Bay Park, donde fue realizado el muestreo de la población de *Ascophyllum nodosum*.



Figuras 6 y 7. Algas estudiadas en su ambiente natural. **6:** Talo de *Dictyota dichotoma* en pozas de marea de la región intermareal de Las Grutas. **7:** Densas camas de *Ascophyllum nodosum*, en el Tor Bay Park, Nova Scotia.



Figuras 8 y 9. *Dictyota dichotoma*. **8:** Esquema del ápice de talo . **AD:** ancho distal del segundo internodo, **AP:** ancho proximal del segundo internodo. **9:** Corte transversal. **LC:** largo de célula cortical, **LM:** largo de célula medular, **AIM:** altura de célula medular, **AIC:** altura de célula cortical.

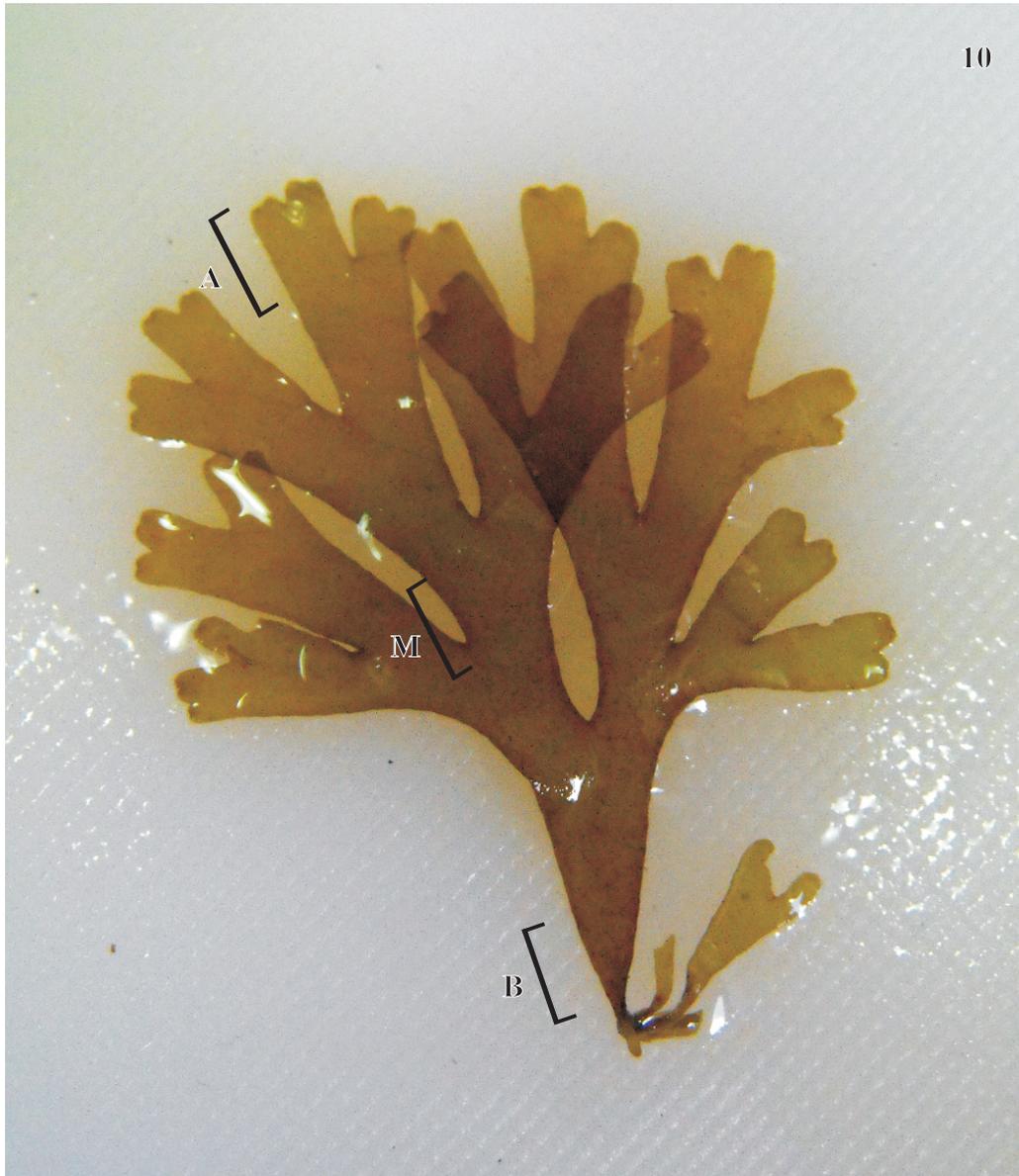


Figura 10. Áreas en los talos de *Dictyota dichotoma*, en las cuales fue calculada la carga epifítica. Cada región representa un área de 1 cm. la carga epifítica fue estimada en las regiones apicales (A), medias (M) y basales (B).

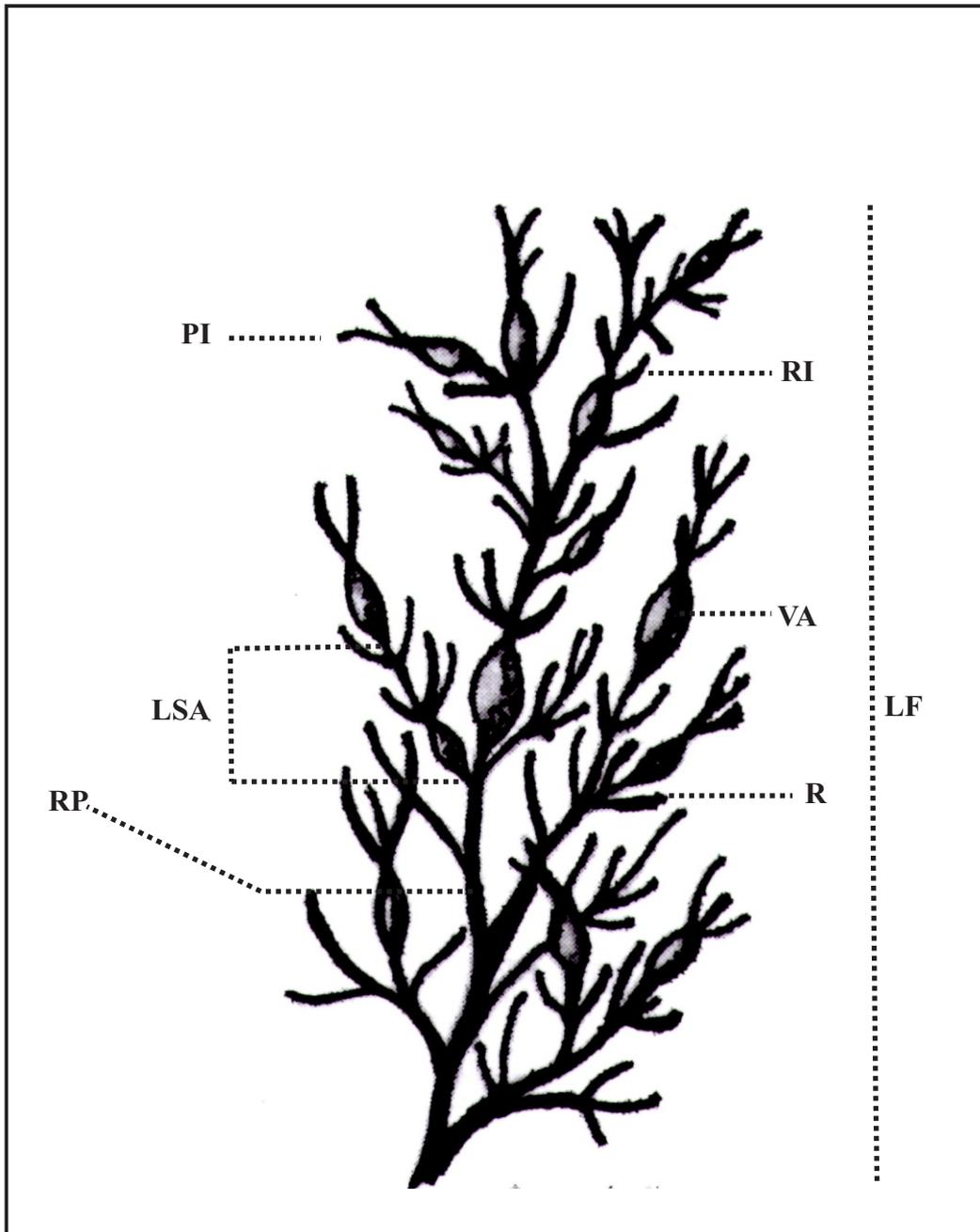


Figura 11. Diagrama de *Ascophyllum nodosum* indicando las diferentes estructuras vegetativas y reproductivas. **LF:** largo del fronde **RP:** rama primaria, **R:** receptáculo; **VA:** vesícula de aire; **LS:** largo de segmento; **RI:** receptáculo inicial; **PI:** puntas vegetativas iniciales.



Figuras 12 - 14. *Ascophyllum nodosum*. **12:** Porción distal de talo de mostrando puntas iniciales (puntas de flecha) y crecimientos laterales que corresponden receptáculos nuevos (flechas). **13:** Talo adulto de *A. nodosum* altamente epifitado con *Vertebrata lanosa*. **14:** Experimento a campo. Talos de *Ascophyllum nodosum* en el ambiente natural, marcados con precintos plásticos. El fronde marcado con color blanco representa el “talo control”, mientras que el señalado en colores corresponde al “talo tratamiento”.

RESULTADOS

A. *Dictyota dichotoma* (Hudson) J.V. Lamouroux 1809: 42

Phyllum Heterokontophyta

Classis Phaeophyceae

Ordo Dityotales

Familia Dictyotaceae

Genus *Dictyota*

- **Especie tipo:** *Dictyota dichotoma* es la especie tipo (holotipo) del género *Dictyota*.
- **Estado del nombre:** el nombre es una entidad que está taxonómicamente aceptado en la actualidad.
- **Basiónimo:** *Ulva dichotoma* Hudson.
- **Localidad tipo:** Isla Walney, Lancashire, Gran Bretaña (Silva *et al.* 1996).
- **Origen del nombre de la especie:** adjetivo del latín *dichotomous*, teniendo siempre ramificaciones de a pares (Stearn 1973).

- **Sinónimos homotípicos:**

Ulva dichotoma Hudson 1762

Zonaria dichotoma (Hudson) C. Agardh 1817

Fucus dichotomus (Hudson) Bertolini 1819

Haliseris dichotoma (Hudson) Sprengel 1827

Dichophyllum dichotomum (Hudson) Kützing 1843

▪ **Sinónimos heterotípicos:**

Fucus zosteroides Lamouroux 1805

Dictyota rotundata Lamouroux 1809

Zonaria rotundata (Lamouroux) C. Agardh 1817

Dictyota dichotoma var. *acuta* Chauvin ex Duby 1830

Dictyota setosa Duby 1830

Dictyota acuta Kützing 1845

Dictyota volubilis Kützing 1849

Dictyota acuta var. *patens* Kützing 1849

Dictyota dichotoma var. *rigida* P. Crouan y H. Crouan 1852

Dictyota aequalis var. *minor* Kützing 1859

Dictyota attenuata Kützing 1859

Dictyota elongata Kützing 1859

Dictyota latifolia, Kützing 1859

Dictyota dichotoma var. *elongata* (Kützing) Grunow 1874

Dictyota dichotoma f. *latifrons* Holmes y Batters 1890

Dictyota areolata Schousboe 1892

Dictyota complanata Schousboe 1892

Dictyota dichotoma f. *attenuata* (Kützing) Vinassa 1892

Dictyota dichotoma f. *latifolia* (Kützing) Vinassa 1892

Neurocarpus annularis Schousboe 1892

Neurocarpus areolatus Schousboe 1892

Dictyota apiculata J. Agardh 1894

Dictyota dichotoma var. *minor* Kützing 1891

Dictyota dichotoma f. *spiralis* Nizamuddin 1981

1. Distribución geográfica mundial

Esta especie presenta una amplia distribución geográfica mundial y fue citada en diferentes regiones del mundo:

Dictyota dichotoma fue citada en:

- **Europa: Mar Adriático:** Giaccone (1978), Munda (1979), Ribera *et al.* (1992) y Curiel *et al.* (1998). **Mar Negro:** Dimitrova-Konaklieva (1981) y Ribera *et al.* (1992). **Irlanda:** Drummond (1837), Sanders (1860), Adams (1907), Cotton (1912, 1913), Synnott (1969), Parkes y Scannell (1969), Norton (1970), Cullinane (1971), Pybus (1974), Cullinane *et al.* (1975), Guiry (1978), McMillan y Morton (1979), De Valéra *et al.* (1979), Maggs y Guiry (1982), Maggs (1983), Fletcher y Maggs (1985), Cullinane y Whelan (1983, 1984) y Morton (1974, 1994, 2003). **Gran Bretaña:** Newton (1931), Hardy y Guiry (2003). **Francia:** Feldmann (1937, 1954), Augier *et al.* (1971), Coppejans (1972, 1995), Ben Maiz *et al.* (1988), Ribera *et al.* (1992), Verlaque (2001), De Clerck *et al.* (2006), Dizerbo y Herpe (2007), Loiseaux-de Goër y Noailles (2008), Hwang *et al.* (2009). **Grecia:** Diannelidis (1953), Gerloff y Geissler (1974), Haritonidis y Tsekos (1976), Tsekos y Haritonidis (1977), Diapoulis *et al.* (1986), Athanasiadis (1987), Ribera *et al.* (1992), Tsirika y Haritonidis (2005).

Alemania (Helgoland): Bartsch y Kuhlenkamp (2000). **Holanda**: Stegenga y Mol (1983), Stegenga *et al.* (2007). **Noruega**: Rueness (1997). **Portugal**: De Mesquita Rodrigues (1963), Ardré (1970), Rull Lluch *et al.* (2005), Araujo *et al.* (2009). **España**: Lázaro Ibiza (1889), Sauvageau (1897), Hamel (1928), Miranda (1931), Seoane-Camba (1957, 1965), Fischer-Piette y Seoane Camba (1962), Ballesteros (1981), Ballesteros y Romero (1982), Barcelo y Seoane (1982), Fernández y Niell (1982), Anadón (1983), Boisset y Barceló (1984), Sierra y Fernández (1984), Gallardo *et al.* (1985), Soto y Conde (1989), Fernández y Menéndez (1991), Ribera *et al.* (1992), Granja *et al.* (1992), Conde Poyales (1992), Flores-Moya *et al.* (1994, 1995), Bárbara y Cremades (1996), Veiga *et al.* (1998), Peña y Bárbara (2002, 2008), Sánchez *et al.* (2003), Gorostiaga *et al.* (2004), Bárbara *et al.* (2004, 2005), Diaz-Tapia y Bárbara (2005), Rull Lluch *et al.* (2005), Mercado *et al.* (2009). **Suecia**: Kylin (1907, 1947).

- **Islas del Océano Atlántico**: Børgesen (1926), Taylor (1960), Levring (1974), Neto (1994), Tittley y Neto (1994), Price *et al.* (1978), Gil-Rodríguez y Afonso-Carrillo (1980), Audiffred y Weisscher (1984), Viera-Rodríguez *et al.* (1987), Gil-Rodríguez *et al.* (1987, 2003), Ballesteros *et al.* (1992), Otero-Schmitt y Sanjuan (1992), Guadalupe *et al.* (1995), Parente *et al.* (2000), Neto *et al.* (2001), Haroun *et al.* (2002), Aldanondo-Aristizábal *et al.* (2003), Moreira-Reyes *et al.* (2003), John *et al.* (2004), Hernández-González *et al.* (2004), Domínguez-Alvarez *et al.* (2005) y por Prud'homme van Reine *et al.* (2005).

- **Islas del Océano Indico**: Silva *et al.* (1996).

- **América del Norte:** Taylor (1960) y Humm (1979).
- **América Central: México:** Pedroche *et al.* (2008). **Islas del Caribe: Bahamas, Islas Caimán, Cuba, Jamaica, Puerto Rico y Barbados:** Taylor (1960) y **Trinidad y Tobago** Richardson (1975), Duncan y Lee Lum (2006).
- **América del Sur: Brasil:** Taylor (1930, 1960), Joly (1965), **Chile:** Santelices (1989), Ramírez y Santelices (1991), **Colombia:** Taylor (1960), **Perú:** Ramírez y Santelices (1991), **Venezuela:** Taylor (1960) y Ganesan (1990). En **Argentina** fue sólo citada por Boraso y Zaixo (2010); Boraso *et al.* (2004) para las provincias de Chubut y Santa Cruz. También fue observada en las costas de Puerto Madryn (Chubut) por Piriz *et al.* (2003).
- **África:** Dangeard (1949), Børgesen (1953), Papenfuss (1968), Price *et al.* (1978), Meñez y Mathieson (1981), Lawson y John (1987), Ben Maiz *et al.* (1987), Ribera *et al.* (1992), Aleem (1993), Silva *et al.* (1996), Stegenga *et al.* (1997), Welten *et al.* (2002), John *et al.* (2003, 2004), Ateweberhan y Prud'homme van Reine (2005) y Oliveira *et al.* (2005).
- **Asia: China:** Tseng (1984), **Hong Kong:** Wang *et al.* (2008); **Japón:** Yoshida *et al.* (1990), Yoshida (1998) y Ni-Ni-Win *et al.* 2010, **Corea:** Lee y Kang (2001), Lee (2008) y Taiwan por Huang (2000).
- **Australia y Nueva Zelanda:** Lewis (1985), Womersley (1987), Huisman y Walker (1990), Nelson y Phillips (1996) y Huisman (2000).

- **Regiones subantárticas y antárticas: Isla Macquarie:** Zinova (1958) y Papenfuss (1964).

2. *Consideraciones taxonómicas teóricas del Orden Dictyotales – Género Dictyota*

Dictyotales es uno de los pocos órdenes de algas pardas cuyos miembros pueden formar floras algales marinas conspicuas o dominantes en ambientes tropicales y templados (Lüning 1990). Debido a sus sistemas de defensas químicas eficientes, los cuales involucran varios diterpenos como volátiles gaseosos (Hay *et al.* 1987, Wiesemeier *et al.* 2007) y su capacidad de propagarse exitosamente por fragmentación (Herren *et al.* 2006), las especies son capaces de mantener una biomasa significativa aún bajo altas presiones de herbivoría y por lo tanto tener un importante rol en la estructuración de las comunidades bentónicas en los ecosistemas marinos. Asimismo esta capacidad hace a estas algas importantes competidores de corales u otros organismos bentónicos sésiles, por el espacio y la luz en muchos ecosistemas costeros marinos (De Clerck *et al.* 2006). Es por ello que, como en otras regiones del mundo, en la región submareal e intermareal de Las Grutas, la población de *Dictyota* estudiada en esta tesis, constituye la macroalga más abundante y por ende dominante entre las algas pardas existentes en dicha región. Desde un punto de vista sistemático el Orden Dictyotales está bien definido. Todos sus miembros se caracterizan por su crecimiento apical, sus talos parenquimatosos flabeliformes y por la presencia pelos agregados en pequeñas matas sobre la superficie de los talos. El ciclo de vida es diplobionte haplodiplonte isomórfico. La reproducción

sexual es siempre oogámica y las gametas masculinas son generalmente uniflageladas (van den Hoek *et al.* 1995, Phillips 1997). El esporófito diploide típicamente produce esporangios uniloculares con cuatro meiósporas aflageladas (tetrásporas) (De Clerck *et al.* 2006). El Orden Dictyotales posee una gran familia Dictyotaceae, con 20 géneros actualmente reconocidos y otra familia más pequeña, Dictyotopsidaceae (Allender 1980) y Scoresbyellaceae (Womersley 1987) con dos géneros poco conocidos monoespecíficos, *Dictyotopsis* Troll y *Scoresbyella* Womersley. La Familia Dictyotaceae está subdividida en dos tribus, Dictyoteae y Zonarieae, sobre la base del número de células meristemáticas en las frondes apicales. En las Zonarieae existe una hilera o un grupo de pequeñas células, mientras que los miembros de las Dictyoteae están caracterizados por una única célula apical lenticular orientada transversalmente. Recientes estudios sobre filogenias moleculares han confirmado esta clasificación tradicional y clásica (Lee y Bae 2002, Hoshina *et al.* 2004, Kraft *et al.* 2004).

Existe sin embargo menos consenso acerca de las delimitaciones de géneros dentro de la tribu Dictyoteae. J. Agardh (1882, 1894) originalmente reconoció 4 géneros: *Dictyota*, *Dilophus* J. Agardh, *Glossophora* J. Agardh, y *Pachydictyon* J. Agardh, que estaban diferenciados por el número de capas de células corticales y medulares y por la presencia o ausencia de proliferaciones superficiales.

La distinción entre estos 4 o 5 géneros es muy difícil ya que algunas especies son particularmente difíciles de asignar a uno u otro género (Setchell y Gardner 1925, Taylor 1945, Dawson 1950). Hörnig *et al.* (1992 a, b) demostraron experimentalmente que el número de capas de células medulares puede ser alterado en muchas especies

dependiendo de las condiciones de cultivo. Por lo tanto, estos autores propusieron fusionar a *Dilophus* con *Dictyota*. Por otro lado, autores como Phillips (1992) y Huisman (2000) continúan reconociendo a *Dilophus* como un género separado, hasta que no sea clarificada la taxonomía de *Dictyota*. Esta falta de decisión, es el reflejo de observaciones en especies de *Dictyota*, donde el número de capas medulares muestra una considerable variación entre las diferentes especies. Algunas especies pueden poseer talos que consisten enteramente de una médula unilaminar o multilaminar, mientras en otras especies, la médula multilaminar está restringida a la región basal, al grampón estolonífero o a los márgenes de los talos (Setchell y Gardner 1925, Dawson 1950).

En el sistema de Agardh, *Dictyota*, incluyendo alrededor de 70 especies, comprende especies con una corteza y médula formadas por una única capa, mientras que aquellas especies con médula multilaminar, en al menos alguna parte de los talos, fueron asignadas al género *Dilophus*. Las especies con un médula uni-laminar y con una corteza que está al menos localmente compuesta de varias capas fueron puestas en el género *Pachydictyon*. *Glossophora*, un género compuesto sólo de 3 especies restringidas a Australia, Nueva Zelanda, las costas del Pacífico de Sur América y el Archipiélago Galápagos, fue principalmente caracterizado por la presencia de proliferaciones múltiples en superficie que ocasionalmente pueden portar estructuras reproductivas (Nizamuddin y Campbell 1995).

Las proliferaciones de superficie han sido señaladas para varias especies *Dictyota* y *Dilophus*, pero ellas son siempre menos abundantes que en *Glossophora* y nunca sirven como esporofilos (Nizamuddin y Campbell 1995).

3. Morfología vegetativa y reproductiva de *Dictyota dichotoma* de las costas de la Argentina

3.1. Morfología vegetativa

Los talos de *D. dichotoma* estudiados fueron erectos, con un largo de (1,7-) (7,90 - 7,92) (-19,3) cm (Fig. 15), flexibles, y adheridos por rizoides que ocasionalmente formaron un grampón discoide. Los talos fueron pardo amarillentos *in vivo* (Fig. 15), mientras secos se tornaron pardos oscuros. La longitud del segundo internodo fue de (0,3-) (0,736 - 0,749) (-1,9) cm y el ancho registrado fue de (0,01-) (0,163 - 0,164) (-0,5) cm. Los talos fueron ramificados dicotómicamente, con un eje principal del cual se originaron (4-) (8,50 - 8,52) (-17) ramas (Fig. 15). Los ápices fueron redondeados a obtusos (Fig. 16). Los ángulos de ramificación fueron muy agudos en la región apical de (7-) (33,28 - 33,39) (-81)° (Fig. 16), mientras que los de la región basal alcanzaron (10-) (59,47 - 59,68) (-135)° (Fig. 17). Los márgenes y las superficies de los talos fueron lisos, aunque ocasionalmente, las regiones basales o las regiones con heridas podían presentar proliferaciones, generadas perpendicularmente a la superficie de los talos (Fig. 18). Los

pelos hialinos se dispusieron en matas densas (Fig. 19). La corteza fue unilaminar y estuvo formada por células corticales alargadas, rectangulares en vista superficial, (15-) (45,91 - 49,06) (-95) μm de largo y (5-) (15,34–16,84) (-77,5) μm de ancho (Figs. 20 - 22). En la región apical de las frondes, las células corticales, fueron en general alargadas en sección transversal de (5-) (13,48–13,53) (-45) μm de ancho y de (3,75-) (9,32 - 9,35) (-25) μm de altura. En la región basal, estas células observadas en cortes transversales fueron sub-cuadradas más grandes que las de posición apical con un grosor de (5-) (15,18 - 15,24) (-85) μm y una altura de (5-) (13,89 - 13,94) (-55) μm (Fig. 20). Las células corticales presentaron numerosos plástidos discoideos ordenados a lo largo de la periferia celular (Fig. 21). La capa medular fue unilaminada en todas las partes de la fronde. Las células medulares fueron hialinas, rectangulares en vista superficial con un largo de (25-) (85,07 - 92,39) (-182,5) μm y un ancho de (20-) (53,47 - 56,59) (-100) μm . En vista transversal fueron rectangulares, presentando un grosor de (7,5-) (45,62 - 45,77) (-97,5) μm y una altura de (5-) (15,52 - 15,6) (-57,5) μm en las células ubicadas en posición apical. Las células de posición basal fueron más grandes que las apicales y presentaron un ancho de (10-) (65,61 - 65,81) (-162,5) μm y un altura de (7,5-) (43,41 - 43,62) (127,5) μm (Fig. 20). En sección transversal, hubo entre 3 a 4 células corticales por célula medular, para las secciones apicales y entre 4 a 5 para las regiones basales de los talos.

Muchas células medulares presentaron sus paredes celulares engrosadas. Estos engrosamientos formaron estructuras tipo molduras entre dos células, observadas en vista transversal (Fig. 22). También fueron observados engrosamientos de paredes

celulares y oscurecimiento del contenido celular en las células corticales de las frondes. En vista superficial estos engrosamientos fueron observados en forma de letra U, ubicados principalmente en las regiones basales de los talos (Figs. 23 y 24).

Bajo el microscopio electrónico de barrido (MEB) se observó que la superficie de los talos fue lisa y en posición apical los márgenes carecieron de proliferaciones marginales. Las células corticales fueron alargadas. Claramente en la región más apical de los talos se destacaron las dos células meristemáticas que producen el crecimiento de los mismos (Fig. 25). En secciones transversales de las frondes, se pudo observar una evidente capa medular de células de mayores dimensiones que las corticales (Fig. 26).

Los talos exhibieron en su superficie matas de pelos, las cuales estuvieron constituidas por más de 10 pelos individuales originados desde un punto común. Sus paredes celulares presentaron una suave ornamentación (Figs. 27 y 28). En algunas matas los pelos alcanzaron más de 100 μm y su diámetro no excedió los 8 a 10 μm (Figs. 27 y 28).

3.2. *Morfología reproductiva*

Los esporófitos portaron esporangios dispersos sobre ambas superficies, restringidos a la parte central de las frondes (Fig. 29). Los esporangios eran oscuros, subsféricos, presentando un ancho de (12,5-) (59,87 - 61,13) (-200) μm y un largo de (12,5-) (65,56 - 66,83) (-197,5) μm (Fig. 30). No presentaron involucro (Fig. 31). Esporangios maduros en división fueron raramente observados sobre los talos. Es probable que la división

esporangial ocurriera inmediatamente previa a la liberación de las esporas. Después que las esporas fueron liberadas, la pared esporangial persistió (Fig. 31).

Los gametófitos masculinos poseían soros de gametangios esparcidos sobre la superficie (Figs. 32 y 37). Estos soros anteridiales estuvieron formados por más de 40 anteridios (Fig. 38). Cada soro anteridial estuvo rodeado por un involucro de paráfisis pigmentadas (Fig. 34), el cual se rompió a medida que los soros maduraron, dejándolos a éstos descubiertos sobre la superficie de los talos (Figs. 37 y 38). Cada soro estuvo rodeado de un anillo de hileras. Estos soros de forma irregular a veces podían fusionarse con soros adyacentes para formar grandes parches. En vista superficial, los soros anteridiales fueron elipsoidales, midiendo de (30-) (99,77 - 100,28) (-227,5) μm de ancho y de (25-) (104,42 - 104,89) (-170) μm de largo (Fig. 33). Los anteridios se presentaron subcilíndricos, uniseriados, conteniendo entre 6 y 8 lóculos por gametangio (Fig. 35). Cada gametangio estuvo sostenido por una única célula, de aproximadamente 15 - 20 μm de altura (Fig. 36). Los anteridios no presentaron ornamentaciones sobre la pared celular (Fig. 39). Las paráfisis persistieron como un anillo después de que los anterozoides fueran liberados (Fig. 40).

Los gametangios femeninos también estuvieron agrupados en soros (Fig. 41). Estuvieron esparcidos por toda la superficie del talo. En vista superficial, los soros oogoniales fueron redondeados a ovals, midiendo (37,5-) (92,62 - 93,09) (-230) μm de ancho y (45-) (96,29 - 96,72) (-225) μm de largo (Fig. 42). Los oogonios variaron de subclavados a piriformes y cada uno de ellos estuvo sostenido por una única célula de aproximadamente 15 - 18 μm de altura (Fig. 43).

4. Fenología vegetativa de *Dictyota dichotoma*

4.1. Análisis de las variables morfológicas

PS_t : peso seco de los talos,

L_t : longitud total del talo (cm),

$N \cdot R_I$: número de ramas primarias generadas desde el eje principal,

LA_{2i} : longitud y ancho del segundo internodo del talo,

A_{tb} : ancho del talo en región basal,

AR_{ayb} : ángulo de ramificación apical y basal,

AC_{aybt} : altura de células corticales de posición apical y basal, en sección transversal,

AM_{aybt} : altura de células medulares de posición apical y basal, en sección transversal,

LAC_{as} : longitud y ancho de células corticales de posición apical en vista superficial,

LAM_{as} : longitud y ancho de células medulares de posición apical, en vista superficial,

LAC_{bs} : longitud y ancho de células corticales de posición basal, en vista superficial,

LAM_{bs} : longitud y ancho de células medulares de posición basal, en vista superficial.

4.1.1. Variable: peso seco de los talos (PS_t)

- **Análisis anual de la variable PS_t**

Los especímenes de *D. dichotoma* fueron analizados durante todo el año. El peso seco total promedio (g) fue mayor en los meses de diciembre-enero y marzo, registrándose el pico máximo durante este último mes ($0,20 \pm 0,13$ g); (n=234) (Fig. 44). Los valores mínimos de peso seco ocurrieron en los meses junio, julio y agosto (Fig. 44). El menor valor registrado de peso seco fue en julio, con $0,014 \pm 0,010$ g (n=234) (Fig. 44).

Al considerar los diferentes talos reproductivos de la especie, se determinó que el peso seco promedio de los talos esporofíticos fue mayor durante mayo ($0,17 \pm 0,09$ g) (n=36) y menor durante el mes de julio ($0,013 \pm 0,005$ g) (n=36) (Fig. 45). En las muestras de análisis de peso seco en los meses de diciembre, enero y febrero no hubo talos esporofíticos (Fig. 45).

Los talos gametofíticos femeninos estuvieron presentes durante todo el año. El peso seco de los mismos fue alto durante mayo, disminuyendo hacia los meses de invierno, con un posterior gradual aumento desde agosto hasta enero y disminuyendo nuevamente en febrero, para volver a aumentar durante marzo. El pico máximo de peso seco de los talos gametofíticos femeninos fue registrado en enero ($0,25 \pm 0,15$ g) (n=90). El peso seco más bajo de estos talos productores de oogonios fue observado en julio ($0,1 \pm 0,013$ g) (n=90) (Fig. 46).

Los talos gametofíticos masculinos también fueron observados durante todo el año completo de muestreo, presentaron un máximo peso seco promedio durante mayo ($0,255 \pm 0,33$ g) (n=98). Durante el mes de julio el peso seco fue relativamente más bajo, siendo de $0,013 \pm 0,012$ g (n=98), coincidiendo con el pico mínimo de peso seco de los gametofitos femeninos (Fig. 46). Se pudo determinar que generalmente, ambos tipos de

talos gametofíticos presentaron un comportamiento similar respecto a sus pesos secos (Fig. 46). El peso seco de los gametófitos femeninos fue mayor que el de los masculinos, excepto para los meses mayo, agosto, febrero y marzo (Fig. 46).

Los talos no fértiles fueron observados en las muestras de los meses de mayo, julio, noviembre, diciembre, febrero y en mayor medida en marzo. El peso seco máximo medio fue registrado durante marzo, siendo de $0,17 \pm 0,11$ g (n=12).

▪ ***Análisis estacional de la variable PS_t***

Al considerar el peso seco total de los talos, se estableció que existieron diferencias entre las diferentes estaciones del año ($F_{(3, 231)}=41,87$; $p \ll 0,01$). Claramente se observó que el peso seco fue considerablemente menor durante el invierno, aumentando hacia la primavera y alcanzando mayores valores durante verano-otoño (Fig. 47, Tabla 1, Anexo 1 - Tabla Anova 1).

Estadísticamente no se observaron diferencias en el peso seco de los talos de las diferentes fases del ciclo de vida de la especie (fases gametofíticas, esporofíticas y no fértiles) durante los meses de otoño e invierno (Otoño: $F_{(3, 51)}=0,74$; $p > 0,01$; Invierno: $F_{(3, 56)}=0,23$; $p > 0,01$) (Tablas 2 y 3, Anexo 1 - Tablas Anova 2 y 3).

Durante el análisis de los datos primaverales de peso seco, no se pudieron detectar diferencias entre los pesos secos de las diferentes fases de talos ($F_{(3, 56)}=2,57$; $p > 0,01$) (Tabla 4, Anexo 1 - Tabla Anova 4).

Sin embargo, durante los meses estivales se pudieron observar diferencias estadísticamente significativas en la variable, entre los tipos de talos de la especie ($F_{(2, 57)}=4,92$; $p < 0,05$). El peso seco de los talos gametofíticos femeninos fue estadísticamente mayor respecto a los otros tipos de talos (Fig. 47, Tabla 5, Anexo 1 - Tabla Anova 5).

4.1.2. Variable: longitud de talos (L_t)

▪ Análisis anual de la variable L_t

Talos de diferentes edades, desde juveniles a adultos, estuvieron presentes a lo largo de los meses de muestreo, produciendo tendencias variables en los parámetros del hábito de crecimiento. En diciembre, los individuos presentaron los valores medios de longitud más altos ($10,72 \pm 2,21$ cm) ($n=465$) (Fig. 48). Durante los meses de junio y julio los ejemplares exhibieron menor tamaño ($4,59 \pm 1,49$ cm; $4,58 \pm 1,43$ cm) ($n=465$), respectivamente (Fig. 48).

En el gráfico 48, además se puede observar que los aumentos de longitud de las frondes de *D. dichotoma*, acompañan a los aumentos de temperatura del agua ocurridos entre los meses octubre a diciembre.

Las diferentes fases del ciclo de vida tuvieron patrones diferentes de la variación temporal en la longitud de los talos.

La longitud de los talos esporofíticos incrementó desde junio a septiembre ($7,93 \pm 2,04$ cm) (n=28). El gráfico muestra que durante octubre a marzo estos talos no estuvieron representados en la muestra (Fig. 49).

La longitud de los talos no fértiles fue menor desde los meses abril a septiembre, respecto a diciembre – marzo. Longitudes máximas fueron registradas en marzo ($11 \pm 5,5$ cm) (n=22) y las longitudes mínimas se presentaron en julio y septiembre siendo ambas de $3,3 \pm 0,21$ y de $3,3 \pm 0,49$ (n=22), respectivamente (Fig. 49).

Las longitudes de los talos gametofíticos femeninos fueron incrementando desde julio a agosto, desde septiembre a octubre y desde enero a febrero. Los decrecimientos de esta variable fueron observados en varias épocas del año, desde septiembre a octubre, de noviembre a enero y desde febrero a abril. Este tipo de talo presentó en el mes de febrero las máximas longitudes ($9,99 \pm 1,12$ cm) (n=98) (Fig. 50). Los valores medios mínimos fueron registrados en junio y julio, siendo de $4,93 \pm 1,72$ cm y de $4,93 \pm 1,50$ cm (n=98), respectivamente (Fig. 50). Los gametofitos femeninos presentaron mayor longitud que los masculinos en los meses de mayo, noviembre, febrero y marzo (Fig. 50).

La longitud de los talos gametofíticos masculinos presentó un aumento desde marzo a octubre y desde noviembre a diciembre. Las longitudes máximas fueron registradas en el mes de abril ($12,7 \pm 3,22$ cm) (n=82) (Fig. 50). Las longitudes mínimas se observaron en el mes siguiente siendo de $4,12 \pm 0,43$ (n=82) (Fig. 54). En general este tipo particular de gametofito fue más largo respecto a los femeninos (Fig. 50).

- **Análisis estacional de la variable L_t**

La longitud de los talos de *D. dichotoma*, presentó variaciones estadísticamente significativas a lo largo de las estaciones del año. Durante el invierno se registraron las menores longitudes y en el resto del año ascendieron, siendo las mayores en el verano ($F_{(3, 227)}=38,70$; $p \ll 0,01$) (Fig. 51, Tabla 1, Anexo 1 - Tabla Anova 6).

Durante los meses de otoño e invierno no fueron registradas diferencias estadísticas entre las longitudes de las diferentes fases de los talos de *D. dichotoma* (Otoño: $F_{(3, 47)}=0,59$; $p > 0,01$; Invierno: $F_{(3, 46)}=0,52$; $p > 0,05$) (Fig. 52, Tablas 2 y 3, Anexo 1 - Tablas Anova 7 y 8). En las muestras primaverales se pudo observar que existieron diferencias entre las longitudes de los diferentes tipos de talos ($F_{(3, 55)}=7,86$; $p \ll 0,01$) (Fig. 52, Tabla 4, Anexo 1 - Tabla Anova 9). En el gráfico 52 se observa que los talos no fértiles presentaron longitudes estadísticamente menores que el resto de los tipos de frondes.

En los meses de verano no se observaron diferencias entre las longitudes de los diferentes talos reproductivos y no fértiles ($F_{(3, 56)}=0,28$; $p > 0,01$) (Fig. 52, Tabla 5, Anexo 1 - Tabla Anova 10).

4.1.3. Variable: número de ramas primarias ($N \cdot R_1$)

- **Análisis anual de la variable $N \cdot R_1$**

En general, el número de ramas originadas a partir del eje principal fue relativamente constante en la muestra a través del año. El valor máximo promedio de ramificación fue observado en el mes de diciembre siendo de $9,55 \pm 1,79$ ramas ($n=230$) y el valor mínimo medio fue de $6,3 \pm 1,52$ ramas ($n=230$), correspondiente al mes de julio (Fig. 53).

Los talos gametofíticos masculinos presentaron una disminución en el número de ramas primarias desde abril a julio, volviendo aumentar desde julio a enero. El número de ramas promedio máximo fue de $11 \pm 0,57$ ramas ($n=82$) registrado en el mes de abril y mínimo en julio $6,67 \pm 1,52$ ramas ($n=82$) (Fig. 54). Este tipo de talos reproductivo, presentó mayor número de ramas primarias respecto a los talos femeninos en todos los meses del año, excepto para el mes de febrero (Fig. 54). En la población de gametofitos femeninos, el promedio de ramas máximo fue de $8,90 \pm 1,51$ ramas ($n=98$) en el mes de diciembre y el mínimo de $6,11 \pm 1,54$ ramas ($n=98$) en el mes de julio (Fig. 54).

En el gráfico 55, se observa que el número de ramas primarias fue muy fluctuante en los talos no fértiles en los meses del año que estuvieron presentes. El valor medio máximo fue observado durante el mes de enero, siendo de $10,5 \pm 2,12$ ramas, ($n=22$) y el mínimo fue registrado en julio, siendo de $5,5 \pm 0,71$ ramas ($n=22$) (Fig. 55). Los valores mínimos de las ramas primarias de los talos no reproductivos, coincidió con los mínimos observados en la población de gametofitos masculinos y femeninos (Fig. 55).

El número medio de ramas primarias de los talos esporofíticos disminuyó desde marzo a julio, mes donde en el resto de talos la presencia de ramas fue escasa. El valor medio observado más alto fue en el mes de mayo, siendo de $10,66 \pm 5,13$ ramas ($n=28$),

mientras que el valor mínimo medio fue registrado en julio siendo de $6,66 \pm 1,86$ ramas (n=28) (Fig. 55).

▪ ***Análisis estacional de la variable $N \cdot R_1$***

Al considerar la muestra total de los talos de *D. dichotoma*, se pudo determinar que existieron diferencias estadísticas entre el número de ramas primarias a lo largo de las estaciones del año ($H=12,15$; $p<0,05$) (Tabla 1). En el gráfico 56, se observó que durante la primavera un mayor porcentaje de talos presentaron más de 6 ramas desde el eje principal, no observándose talos con pocas ramificaciones. Durante el invierno, fueron observados menores porcentajes de frondes formando entre 12 y 17 ramas primarias (Fig. 56).

Durante las cuatro estaciones no se observaron diferencias estadísticas en el número de ramas primarias originadas desde el eje principal entre los diferentes tipos de talos (Otoño: $H=7,81$; $p>0,05$; Invierno: $H=7,81$; $p>0,05$; Primavera: $H=7,81$; $p>0,05$; Verano: $H=7,81$; $p>0,05$) (Tablas 2, 3, 4 y 5).

Al comparar el número de ramas primarias formadas a partir del eje principal de los talos y el peso seco de los mismos a lo largo del año de muestreo, se pudo determinar que el número de disminución de las ramas primarias no estuvo apropiadamente reflejado en menores valores de peso seco. Esto indicó, que la mayor parte del peso seco de las frondes, no estuvo determinado por la abundancia de ramas originadas sobre ellos

(Coef. Correlación: 0,415) (Fig. 57). Estacionalmente, al comparar ambas variables, se observó una disminución de ambas durante el invierno, pero no una fuerte correlación entre ellas (Coef. Correlación: 0,535) (Fig. 58).

4.1.4. Variable: longitud y ancho de la segunda interdicotomía (LA_{2i})

- **Análisis anual de la variable LA_{2i}**

Del análisis de las dimensiones de la segunda interdicotomía de los talos de *D. dichotoma*, se desprende que tanto su longitud como su ancho promedios no presentaron el mismo comportamiento durante el año. La primera variable siempre fue considerablemente mayor que su ancho. La longitud promedio presentó dos fuertes aumentos durante los meses de marzo a junio y de enero a febrero. El valor máximo registrado fue de $1,04 \pm 0,23$ cm (n=230) en el mes de febrero y el mínimo fue de $0,49 \pm 0,15$ cm (n=230) para el mes de marzo (Fig. 59).

La variable ancho de esta estructura, fue menos variable a lo largo del año. Fue observado un aumento desde abril a junio, para luego mantener valores bajos el resto del año. El ancho medio máximo fue registrado para el mes de julio, siendo de $0,29 \pm 0,08$ cm (n=230) y el mínimo en enero de $0,09 \pm 0,03$ cm (n=230) (Fig. 59).

Analizando ambas variables de la región del segundo internodo sobre los talos gametofíticos masculinos, se pudo observar que las dos variables presentaron un

aumento desde marzo a julio, para luego disminuir, siguiendo el ancho relativamente constante mientras que la longitud aumentó de diciembre a febrero (Fig. 60). La longitud máxima media y el ancho máximo promedio se dieron en julio, siendo de $1,03 \pm 0,35$ cm (n=82) y de $0,35 \pm 0,15$ cm (n=82), respectivamente. Los valores mínimos para la longitud fueron registrados en marzo $0,53 \pm 0,15$ cm (n=82) y en abril para la variable ancho $0,08 \pm 0,03$ cm (n=82) (Fig. 60).

Para los talos gametofíticos femeninos también fue observado un aumento en ambas variables durante marzo-junio y disminuciones para el resto del año para la variable ancho. La longitud, además, presentó aumentos de valores durante enero y febrero (Fig. 61). La longitud media fue más fluctuante y mayor que el ancho medio. Los valores máximos medios ocurrieron en el mes de febrero, para la variable longitud ($1,04 \pm 0,20$ cm) (n=98) y en el mes de julio ($0,28 \pm 0,09$ cm) (n=98) para el ancho de la segunda interdicotomía. Los valores mínimos medios fueron registrados ambos en enero, siendo de $0,47 \pm 0,15$ cm (n=98) para la longitud y de $0,094 \pm 0,046$ cm (n=98) para el ancho (Fig. 61).

En los talos no fértiles, en general, las dos variables tuvieron el mismo comportamiento, excepto para los períodos abril - marzo y diciembre - enero (Fig. 62). Los valores máximos medios fueron registrados en febrero, alcanzando un largo de 1,4 cm (n=22) y un ancho de 0,15 cm (n=22) en junio. Los valores mínimos medios fueron en marzo para la longitud ($0,37 \pm 0,15$ cm, n=22) y en el mes de abril (0,05 cm, n=22) para el ancho del segundo internodo (Fig. 62).

Ambas variables sobre los talos esporofíticos presentaron el mismo comportamiento, con valores máximo medios durante julio con un largo de $1 \pm 0,43$ cm (n=28) y un ancho de $0,3 \pm 0,08$ cm (n=28). Los valores mínimos medios se registraron en septiembre y marzo, siendo para la longitud de $0,6 \pm 0,20$ cm (n=28) y para el ancho de $0,10 \pm 0,04$ cm (n=28) (Fig. 63).

▪ **Análisis estacional de la variable LA_{2i}**

En la muestra total de los talos de *D. dichotoma*, se observó, luego del análisis de la varianza de la variable longitud del segundo internodo, que existen diferencias significativas entre las diferentes estaciones del año ($F_{(3, 226)} = 5,18$; $p < 0,01$) (Fig. 64, Tabla 1, Anexo 1 - Tabla Anova 11). Durante las estaciones de invierno y verano las longitudes del segundo internodo fueron más largas. Para la variable ancho del segundo internodo se observó que también existieron diferencias entre las diferentes estaciones del año ($F_{(3, 226)} = 31,80$; $p < 0,01$) (Fig. 64, Tabla 1, Anexo 1 - Tabla Anova 12). El gráfico 64, mostró una disminución del ancho desde invierno a verano.

Durante las estaciones del año no pudieron señalarse diferencias al analizar la longitud de sus segundo internodo de las frondes entre los distintos tipos de talos (Otoño: $F_{(3, 46)} = 1,44$; $p > 0,01$; Invierno: $F_{(3, 56)} = 1,21$; $p > 0,01$; Primavera: $F_{(3, 56)} = 0,96$; $p > 0,01$; Verano: $F_{(3, 56)} = 0,225$; $p > 0,01$) (Tablas 2, 3, 4 y 5, Anexo 1 - Tablas Anova 13, 15, 17 y 19).

Al considerar la variable ancho del segundo internodo, tampoco fueron observadas diferencias significativas entre las cuatro estaciones del año (Otoño: $F_{(3, 46)}=1,44$; $p>0,01$); Invierno: $F_{(3, 56)}= 0,17$; $p>0,01$; Primavera: $F_{(3, 56)}=0,17$; $p>0,01$ y Verano: ($F_{(3, 56)}=0,19$; $p>0,01$) (Tablas 2, 3, 4 y 5, Anexo 1 - Tablas Anova 14, 16, 18 y 20).

4.1.5. Variable: ancho de los talos en las porciones basales (A_{tb})

- **Análisis anual de la variable A_{tb}**

El ancho basal de los talos fue relativamente constante a través del año. Fue observado un aumento en el mes de octubre, disminuyendo desde octubre a marzo, pero no alcanzando los bajos valores presentados desde abril a septiembre (Fig. 65). El valor máximo medio logrado por el ancho de la porción basal de los talos fue de $0,41 \pm 0,102$ cm ($n=230$) en octubre y el mínimo fue de $0,193 \pm 0,072$ cm ($n=230$) en el mes de marzo (Fig. 65).

Analizando la variable sobre los talos gametofíticos masculinos, se observó que presentaron un aumento entre los meses septiembre y octubre, siendo los valores mayores desde octubre a marzo y menores desde abril a septiembre (Fig. 66). El valor medio máximo registrado fue de $0,40 \pm 0,099$ cm ($n=82$) en octubre y el mínimo de $0,13 \pm 0,047$ cm ($n=82$) en mayo (Fig. 66).

Los talos gametofíticos femeninos en general presentaron el mismo comportamiento que los masculinos. Presentaron mayor dimensiones respecto a los masculinos en casi todos los meses del año, excepto en abril, agosto, noviembre y enero. Este tipo de talo reproductivo presentó como valor máximo medio de $0,42 \pm 0,12$ cm (n=98) en octubre y un valor mínimo de $0,19 \pm 0,10$ cm (n=98) observado en el mes de abril (Fig. 66).

Durante los meses que los talos no fértiles y los talos esporofíticos estuvieron presentes, el ancho de la región basal de ambas poblaciones se comportó de la misma manera. Los talos esporofíticos presentaron un ancho mayor que los talos no fértiles (Fig. 67).

▪ *Análisis estacional de la variable A_{tb}*

Al considerar la muestra total, sin discriminar los tipos diferentes de talos y analizando los datos por estaciones, se observaron diferencias estadísticamente significativas entre los anchos registrados en las estaciones del año ($F_{(3, 226)}=16,69$; $p \ll 0,01$) (Fig. 68, Tabla 1). (Anexo 1 - Tabla Anova 21). Se registró un aumento de esta variable desde el invierno hacia el verano y posterior disminución hacia el otoño (Fig. 68).

Los diferentes tipo de talos reproductivos y no fértiles, no se presentaron diferencias significativas en tres estaciones del año (Otoño: $F_{(3, 46)}=0,03$; $p > 0,01$; Invierno: $F_{(3, 56)}=0,23$; $p > 0,01$; Verano: $F_{(3, 56)}=0,572$; $p > 0,01$) (Fig. 69, Tablas 2, 3 y 5, Anexo 1 - Tablas Anova 22, 23 y 25). Sin embargo, si hubo diferencias entre el ancho basal de los talos de las muestras de primavera ($F_{(3, 56)}=5,16$; $p < 0,01$) (Fig. 69, Tabla 4, Anexo 1 -

Tabla Anova 24). En el gráfico 69, se observa que los talos gametofíticos masculinos y femeninos presentaron en sus frondes mayor ancho basal respecto a los talos esporofíticos y no fértiles.

4.1.6. Variable: ángulo apical y basal (AR_{ayb})

- **Análisis anual de la variable AR_{ayb}**

Durante todo el año de estudio, el ángulo basal de ramificación fue mayor que el ángulo apical (Fig. 70). Si bien ambas variables presentaron un aumento en el mes de diciembre, no exhibieron el mismo comportamiento. El ángulo máximo promedio registrado en la región apical fue de $49,05 \pm 13,70^\circ$ (n=230) y en la basal de $83,35 \pm 18,76^\circ$ (n=230). Los valores mínimos promedio fueron de $26,4 \pm 18,56^\circ$ (n=230) durante abril en las partes apicales de los talos y de $44,40 \pm 13,69^\circ$ (n=230) para el mes de agosto para las zonas basales (Fig. 70).

Los ángulos de ramificación de la población de talos gametofíticos masculinos presentaron el mismo comportamiento, al igual que la muestra total. El ángulo de ramificación basal fue mayor en todo el año, excepto para el mes de mayo (Fig. 71). El valor de los ángulos de ramificación máximo promedio registrado en este tipo de talo fue de $45,5 \pm 5,71^\circ$ (n=82) en la posición apical en diciembre y de $99 \pm 16,09^\circ$ (n=82) en las regiones basales en abril (Fig. 71). Los valores mínimos medios fueron registrados en

el mes de abril de $17,5 \pm 7,5^\circ$ (n=82) para el ángulo de ramificación apical y en el mes de junio de $34,5 \pm 4,94^\circ$ (n=82) para la región basal (Fig. 71).

En el caso de la población de los gametófitos femeninos, ambos ángulos de ramificación presentaron el mismo comportamiento excepto en el período marzo - abril (Fig. 72). El ángulo de ramificación apical presentó valor máximo medio en el mes de diciembre de $53,63 \pm 15,55^\circ$ (n=98) y un valor mínimo medio de $22,5 \pm 7,14^\circ$ (n=98) en el mes de octubre (Fig. 72). El ángulo de ramificación basal fue máximo también durante el mes de diciembre ($85,63 \pm 17,95^\circ$) (n=98) y mínimo en agosto ($42,85 \pm 11,79^\circ$) (n=98) (Fig. 72).

Los ángulos de las ramificaciones apicales y basales de los talos no fértiles no presentaron el mismo patrón que los de las poblaciones gametofíticas. En este tipo de talo se observó que el ángulo basal siempre fue mayor que el apical, excepto para el período agosto-septiembre (Fig. 73). El valor máximo medio registrado en el ángulo basal fue 89° (n=22) en febrero y el mínimo promedio fue de $41 \pm 14,14^\circ$ (n=22) en junio (Fig. 73). En el ángulo de ramificación apical el valor máximo fue en el mes de agosto de 60° (n=22) y el mínimo en 20° en abril (Fig. 73).

En la población de talos esporofíticos se observaron ángulos de ramificación basales mayores que los apicales (Fig. 74). Los valores máximos medios de ambos ángulos fueron, en el caso del basal de $49,83 \pm 21,65^\circ$ (n=28) en el mes de julio y del apical de $38,5 \pm 5,65^\circ$ (n=28) en agosto (Fig. 74). Los valores mínimos promedio de ángulo basal y apical registrados fueron de $42,37 \pm 12,98^\circ$ (n=28) en septiembre y de $25 \pm 13,21^\circ$ (n=28) en junio, respectivamente (Fig. 74).

- ***Análisis estacional de la variable AR_{ayb}***

Estacionalmente y luego de aplicar el test no-paramétrico de Kruskal-Wallis, se observó que existieron diferencias estadísticas entre los ángulos apicales y basales en las diferentes estaciones del año ($H=7,81$; $p<0,001$) (Tabla 1). Respecto al ángulo apical, se observó que durante el invierno, hubo mayor cantidad de talos con ángulos de la menor categoría (más pequeños). Durante el verano se presentaron en la muestra mayor proporción de talos con ángulos de ramificación mayores. (Fig. 75).

En la figura 76, que presenta la variación estacional de las diferentes categorías de los ángulos basales, se muestra que esta alta proporción de individuos durante el invierno presentaron ángulos menores y muy pocos de ellos ángulos de valores mayores. Durante la estación de verano, fue mayor la proporción de talos con ángulos de ramificación basal más amplia (Fig. 76).

No fueron observadas diferencias estadísticas entre las 4 estaciones del año entre los ángulos apicales y basales entre las diferentes fases reproductivas y no-fértiles *D. dichotoma* ($H=7,81$; $p > 0,05$; ($H=5,99$; $p > 0,05$; respectivamente) (Tablas 2, 3, 4 y 5).

4.1.7. Variable: altura de células corticales de posición apical y basal en sección transversal (AC_{aybt})

- ***Análisis anual de la variable AC_{aybt}***

Al analizar esta variable sobre diferentes posiciones en el talo, se pudo observar, en sección transversal, que las células corticales presentaron una altura basal mayor que la apical. Estas variables exhibieron casi el mismo comportamiento en todos los meses del año, excepto para el mes de febrero, donde la altura apical aumentó y la basal disminuyó (Fig. 77). Las alturas máxima y mínima promedio en las células apicales fueron de $12,37 \pm 3,14 \mu\text{m}$ (n=230) en septiembre y de $6,37 \pm 2,31 \mu\text{m}$ (n=230) en junio, respectivamente (Fig. 77). Respecto a la variable altura de las células corticales basales se pudo observar como valores máximos y mínimos promedios de $18,50 \pm 5,03 \mu\text{m}$ (n=230) registrado también en septiembre y de $9,63 \pm 4,08 \mu\text{m}$ (n=230) durante abril, respectivamente (Fig. 77).

En los talos gametofíticos masculinos se observó que ambas variables presentaron un mismo comportamiento en el período agosto - marzo (Fig. 78). En general, siempre fue mayor la altura basal, excepto para el mes de junio, donde ambos valores se igualaron (Fig. 78). Los valores de la variable altura apical mínima y máxima medio fueron de $5 \mu\text{m}$ (n=82) en el mes de junio y de $12,5 \pm 2,16 \mu\text{m}$ (n=82) en el mes de febrero, respectivamente (Fig. 78). Los valores promedio de altura mínima y máxima basal fueron en julio de $7,5 \pm 4,33 \mu\text{m}$ (coincidiendo con los valores máximos de la altura apical) y de $21,66 \pm 5,62 \mu\text{m}$ (n=82) en los meses de septiembre, respectivamente (Fig. 78).

Respecto a la población de los gametofitos femeninos se pudo observar que ambas alturas de las células corticales de posición apical y basal, presentaron el mismo comportamiento excepto para el mes de octubre (Fig. 79). La altura máxima y mínima

apical promedio fue de $11,66 \pm 2,16 \mu\text{m}$ (n=98) en el mes de enero y de $6,81 \pm 2,26 \mu\text{m}$ (n=98) en diciembre, respectivamente. Los valores mínimos y máximos medios de las células corticales basales registrados fueron de $9,31 \pm 3,88 \mu\text{m}$ (n=98) también en diciembre y de $18,75 \pm 4,78 \mu\text{m}$ (n=98) para octubre (Fig. 79).

En la población de talos no fértiles, se registró que ambas variables en general no presentaron el mismo comportamiento en los meses que estuvieron presentes en el estudio. La altura de las células corticales apicales presentó valores máximos de $12,5 \pm 3,53 \mu\text{m}$ (n=22) durante septiembre y enero y valores mínimos de $5 \mu\text{m}$ (n=22) en abril y julio (Fig. 80). La altura de las células corticales de posición basal presentó valores medios máximos de $17,5 \pm 7,05 \mu\text{m}$ (n=22) en septiembre y mínimos de $7,5 \mu\text{m}$ (n=22) en abril (Fig. 80).

En el gráfico 81, se puede señalar que la variable sobre los talos esporofíticos tuvo el mismo comportamiento desde el período junio - agosto, no siendo igual en el resto de los meses en que este tipo de talo fue registrado. Los valores mínimos y máximos promedio de la altura de las células corticales apicales fueron: $6,25 \pm 2,5 \mu\text{m}$ (n=28) para junio y de $12,96 \pm 5,66 \mu\text{m}$ (n=28) para septiembre, respectivamente. Para la variable altura de las células corticales basales, el mínimo promedio fue de $6,25 \pm 1,76 \mu\text{m}$ (n=28) para marzo y el máximo medio fue de $21,25 \pm 8,90 \mu\text{m}$ (n=28) para agosto (Fig. 81).

▪ *Análisis estacional de la variable AC_{aybt}*

En las distintas estaciones del año, se pudo observar que la altura de las células corticales apicales presentó diferencias estadísticamente significativas, considerando la muestra total ($n=230$) ($F_{(3, 226)}=4,23$; $p < 0,01$) (Fig. 82, Tabla 1, Anexo 1 - Tabla Anova 26). La altura de estas células aumentó sus dimensiones desde el invierno hacia la primavera - verano (Fig. 82).

Además, también fueron observadas diferencias estacionales analizando la variable altura celular de las células corticales basales ($F_{(3, 226)}=5,54$; $p < 0,01$) (Tabla 1, Anexo 1 - Tabla Anova 27). En el gráfico 82, se observó que la altura celular basal de las muestras primaverales y estivales fue mayor que la altura de las células del resto del año.

En las muestras recolectadas durante el otoño, no fueron observadas diferencias significativas entre la altura de las células apicales y basales de los diferentes tipos de talos reproductivos y no-fértiles de *D. dichotoma* (Altura apical: $F_{(3, 46)}=1,99$; $p > 0,01$; Altura basal: $F_{(3, 46)}=0,92$; $p > 0,01$) (Figs. 83 y 84, Tabla 2, Anexo 1 - Tablas Anova 28 y 29).

Sin embargo, existieron diferencias entre la altura de las células corticales apicales y basales de diferentes talos de la especie, analizando las muestras de los meses de invierno (Altura apical: $F_{(3, 56)}=3,02$; $p < 0,05$; Altura basal: $F_{(3, 56)}=2,99$; $p < 0,05$) (Figs. 83 y 84, Tabla 3, Anexo 1 - Tablas Anova 30 y 31). Aquí, se observó en el caso de la altura de las células corticales apicales de los talos no fértiles fue menor que el resto de los talos reproductivos (Fig. 83). Sin embargo, claramente se observó que las células corticales basales de los talos no fértiles y de los gametófitos masculinos presentaron menor altura respecto a los otros dos tipos de frondes de la muestra (Fig. 84).

También fueron observadas diferencias estadísticamente significativas en las muestras primaverales al analizar la variable altura de las células corticales apicales (Altura apical: $F_{(3, 56)}=4,72$; $p < 0,01$) (Fig. 83, Tabla 4, Anexo 1 - Tabla Anova 32). Aquí se observó que la altura de las células corticales de los talos gametofíticos femeninos fue menor. Sin embargo, la altura basal de las células de esta muestra no presentó diferencias estadísticas entre los diferentes tipos de talos (Altura basal: $F_{(3, 56)}=0,82$; $p > 0,01$) (Fig. 84, Tabla 4, Anexo 1 - Tabla Anova 33).

Al analizar las muestras de verano, no fueron observadas diferencias entre la altura apical ni basal de las células corticales de los diferentes tipos de talos de *D. dichotoma* (Altura apical: $F_{(3, 56)}=1,42$; $p > 0,01$; Altura basal: $F_{(3, 56)}=1,82$; $p > 0,01$) (Figs. 83 y 84, Tabla 5, Anexo 1 - Tablas Anova 34 y 35).

4.1.8. Variable: altura de células medulares de posición apical y basal en sección transversal (AM_{aybt})

- ***Análisis anual de la variable AM_{aybt}***

Con respecto a la altura de las células medulares apicales y basales, se observó que la primera variable, siempre fue menor que la segunda, durante todos los meses del año. En el mes de marzo, la altura de las células basales alcanzó valores menores, pero no tan bajos como los alcanzados por la altura de las células apicales (Fig. 85). Los valores máximos y mínimos promedios registrados sobre la altura de las células medulares

apicales fueron de $26 \pm 10,35 \mu\text{m}$ (n=230) para el mes de octubre y de $9 \pm 2,68 \mu\text{m}$ (n=230) para diciembre, respectivamente (Fig. 85). Respecto a la altura de las células medulares basales el valor medio mínimo fue registrado en el mes de marzo, siendo de $15 \pm 3,72 \mu\text{m}$ (n=230) y el promedio máximo fue de $58,75 \pm 31,84 \mu\text{m}$ en febrero (n=230) (Fig. 85).

En la población de los gametófitos masculinos de *D. dichotoma*, se observó que la altura de las células medulares basales fue mayor que la apical (Fig. 86). En la población de las células medulares basales hubo un gradual aumento de la altura desde abril a febrero, pudiéndose observar dos períodos de descenso de valores, julio - agosto y octubre - noviembre (Fig. 86). La altura apical de estas células fue más estable y menos variable en el año (Fig. 86). Esta variable registró un periodo de aumento de altura desde junio a octubre y un periodo de valores menores desde noviembre a marzo (Fig. 86). Los valores mínimos y máximos promedios registrados en la altura apical celular medular fueron de $10,71 \pm 4,49 \mu\text{m}$ (n=82) en el mes de noviembre y de $24,68 \pm 13,03 \mu\text{m}$ (n=82) en octubre (Fig. 86). El valor mínimo medio determinado de la altura basal de las células medulares fue de $17,5 \pm 3,53 \mu\text{m}$ (n=82) en el mes de marzo y el valor máximo promedio fue de $63,61 \pm 33,42 \mu\text{m}$ (n=82), en febrero (Fig. 86).

Al igual que los talos gametofíticos masculinos, la población de gametofitos femeninos presentó la altura de las células medulares basales mayor a la apical (Fig. 87). Ambas alturas presentaron un pico máximo en el mismo mes de observación y el mismo comportamiento (Fig. 87). Los valores medios mínimos y máximos de la altura de las células medulares apicales fueron de $11 \pm 3,57 \mu\text{m}$ (n=98) en el mes de febrero y de

28,12 ± 8,98 μm (n=98) en el mes de octubre, respectivamente (Fig. 87). Respecto a la altura de las células basales, se registró un promedio mínimo de 19,25 ± 8,16 μm (n=98) en marzo y un valor medio máximo de 65,62 ± 32,87 μm (n=98), coincidiendo en el momento del año con el pico máximo de la altura apical (Fig. 87).

Respecto a la población de talos no fértiles de *D. dichotoma*, se observó que la altura basal fue más variable que la altura de las células medulares de posición apical (Fig. 88). La altura de las células medulares apicales presentó un aumento desde abril a septiembre y desde enero a febrero (Fig. 88). La altura promedio máxima de las células apicales fue registrado en febrero, siendo de 20,5 μm (n=22) y la mínimo medio fue en marzo de 9,37 ± 4,26 μm (n=22) (Fig. 88). La altura basal presentó valores muy altos durante abril y febrero, siendo más bajos en el resto de los meses registrados. Los valores mínimos y máximos medios de la altura basal fueron de 15 μm (n=22) para el mes de agosto y de 67,5 μm (n=22) para abril, respectivamente (Fig. 88).

Observando los valores de estas variables sobre los talos esporofíticos, se determinó que tanto la altura de las células medulares de posición apical presento un gradual aumento desde marzo a agosto, con un periodo de descenso junio - julio (Fig. 89). Los valores máximos y mínimos promedio de la variable sobre las células medulares apicales fueron de 21,25 ± 4,47 μm (n=28) para agosto y de 6,25 ± 1,76 μm (n=28) para marzo, respectivamente (Fig. 89). La altura de las células basales aumentó más abruptamente desde marzo a septiembre. Respecto a los valores mínimos y máximos promedio sobre las células medulares basales fueron registrados para marzo, siendo de 12,5 ± 7,07 μm

(n=28) y de $62,96 \pm 21,43 \mu\text{m}$ (n=28) para el mes de septiembre, respectivamente (Fig. 89).

▪ *Análisis estacional de la variable AM_{aybt}*

La altura de las células medulares apicales y basales en las distintas estaciones del año, mostraron diferencias estadísticamente significativas entre cada una de ellas (Altura apical: $F_{(3, 226)}=4,35$; $p < 0,01$; Altura basal: $F_{(3, 226)}=6,19$; $p \ll 0,01$) (Fig. 90, Tabla 1, Anexo 1 - Tablas Anova 36 y 37). Respecto a la altura apical de estas células, presentó una disminución durante la primavera - verano, mientras que la altura celular basal aumentó desde invierno hacia la primavera - verano (Fig. 90).

Observando las muestras de otoño y realizando análisis de la varianza, no se comprobaron diferencias estadísticas entre los diferentes tipos de talos reproductivos y no fértiles en ninguna de las dos alturas celulares medulares registradas (Altura apical: $F_{(3, 46)}=1,44$; $p > 0,01$; Altura basal: $F_{(3, 46)}=0,58$; $p > 0,01$) (Fig. 91, Tabla 2, Anexo 1 - Tablas Anova 38 y 39). Tampoco fueron observadas diferencias entre las alturas celulares de los diferentes tipos de talos de la especie, considerando las muestras de invierno (Altura apical: $F_{(3, 56)}=0,33$; $p > 0,01$; Altura basal: $F_{(3, 56)}=0,61$; $p > 0,01$) (Fig. 91, Tabla 3, Anexo 1 - Tablas Anova 40 y 41), al igual que en las muestras primaverales (Altura apical: $F_{(3, 56)}=0,393$; $p > 0,01$; Altura basal: $F_{(3, 56)}=2,08$; $p > 0,01$) (Fig. 91, Tabla 4, Anexo 1 - Tablas Anova 42 y 43).

Sin embargo, fueron observadas diferencias entre en la altura celular apical en los diferentes tipos de talos reproductivos y no fértiles, analizando las muestras estivales (Altura apical: $F_{(3, 56)}=2,97$; $p < 0,01$) (Fig. 91, Tabla 5, Anexo 1 - Tabla Anova 44). En este grupo de muestra los talos gametofíticos femeninos y esporófitos presentaron menor altura celular que los gametófitos masculinos y talos no fértiles (Fig. 91). En las células medulares de posición basal, esta diferencias no fueron observadas (Altura basal: $F_{(3, 56)}=0,84$; $p > 0,01$) (Fig. 91, Tabla 5, Anexo 1 - Tabla Anova 45).

4.1.9. Variable: longitud y ancho de células corticales de posición apical en vista superficial (LAC_{as})

▪ Análisis anual de la variable LAC_{as}

En las células corticales, en vista superficial de los talos, la longitud fue ampliamente mayor que su ancho. El ancho fue la variable considerablemente más estable de las dos, presentando su valor máximo medio en el mes de enero, siendo de $15,55 \pm 4,55 \mu\text{m}$ ($n=240$) y un valor mínimo promedio de $12 \pm 2,37 \mu\text{m}$ ($n=240$) en marzo (Fig. 92). La longitud presentó un aumento gradual desde abril a octubre, disminuyendo levemente hacia febrero y volviendo a aumentar hacia marzo (Fig. 92). El valor máximo medio de longitud fue registrado en octubre, siendo de $47,87 \pm 11,12 \mu\text{m}$ ($n=240$) y el mínimo en mayo de $33,87 \pm 10,01 \mu\text{m}$ ($n=240$) (Fig. 92).

En los talos gametofíticos masculinos, la variable longitud de las células corticales apicales presentó tres períodos de disminución, abril - marzo, agosto - septiembre y diciembre - febrero (Fig. 93). La variable ancho de estas células corticales en los talos gametofíticos masculinos también fue constatare al igual que en la muestra total, pero en estas muestras fue observado un aumento en el mes de enero (Fig. 93). Los valores mínimos y máximos promedios de la longitud celular cortical fueron de $36,25 \pm 1,76 \mu\text{m}$ (n=62) en el mes de febrero y de $48,12 \pm 10,68 \mu\text{m}$ (n=62) en diciembre, respectivamente (Fig. 93). El ancho celular cortical presentó un valor mínimo promedio de $11,25 \pm 1,76 \mu\text{m}$ (n=62) en abril y un valor máximo medio de $20 \pm 7,07 \mu\text{m}$ (n=62) en enero (Fig. 93).

En la población de gametofitos femeninos, se observó que el ancho de las células corticales fue considerablemente estable a lo largo del año, sin embargo la longitud de estas células evidenció un gradual aumento desde marzo a octubre para luego disminuir hacia febrero (Fig. 94). Los valores mínimos y máximos medio del ancho de las células corticales apicales fueron de $10,62 \pm 2,39 \mu\text{m}$ (n=99) en junio y de $14,75 \pm 2,75 \mu\text{m}$ (n=99) en octubre, respectivamente (Fig. 94). Respecto a la longitud celular cortical, se observó un valor máximo de $50,05 \pm 9,98 \mu\text{m}$ (n=99), también en el mes de octubre y como valor mínimo medio en marzo $29,16 \pm 11,79 \mu\text{m}$ (n=99) (Fig. 94).

Al analizar la población de talos no fértiles se observó que la longitud celular cortical presentó un gradual aumento desde abril a diciembre, conteniendo dos períodos de descenso marzo - junio y octubre - noviembre (Fig. 95). El ancho celular se mantuvo relativamente constante a través de todo el año (Fig. 95), con valores menores desde

junio a diciembre. Los valores mínimos medios de la longitud y del ancho de estas células corticales apicales fueron $33 \pm 15,94 \mu\text{m}$ (n=54) en abril y de $10 \pm 2,5 \mu\text{m}$ (n=54) en los meses septiembre, octubre y marzo (Fig. 95). Los valores máximos promedio registrados fueron de $51,66 \pm 6,29 \mu\text{m}$ en el mes de diciembre para la longitud y de $17,2 \pm 3,13 \mu\text{m}$ (n=54) en enero para el ancho de las células corticales apicales (Fig. 95).

Considerando la población de los talos esporofíticos se determinó que la longitud de los talos, presentó valores menores desde abril a agosto y mayores desde noviembre a marzo (Fig. 96). La variable ancho de las células corticales apicales fue más estable y presentó dos aumentos en dos períodos del año julio-agosto y diciembre-enero (Fig. 96). Los valores máximos medio de ambas variables fueron de $62,5 \mu\text{m}$ (n=25) para la longitud en el mes de marzo y de $15 \mu\text{m}$ (n=25) para el ancho celular en agosto, noviembre y enero (Fig. 96). Los valores mínimos promedio registrados fueron en el ancho: $10 \mu\text{m}$ (n=25) para junio y diciembre y de longitud: $22,5 \mu\text{m}$ (n=25) para julio y agosto (Fig. 96).

▪ *Análisis estacional de la variable LAC_{as}*

En la muestra en su totalidad y comparándolas entre las 4 estaciones del año, las variables longitud y ancho de las células corticales apicales presentaron diferencias estadísticas (Longitud: $F_{(3, 236)}=8,01$; $p \ll 0,01$; Ancho: $F_{(3, 236)}=3,71$; $p < 0,05$) (Fig. 97,

Anexo 1 - Tablas Anova 46 y 47). Respecto a la longitud de estas células fue observado que durante la primavera esta variable fue mayor respecto a las otras 3 estaciones (Fig. 97). Si bien, el ancho celular fue menos variables entre las 4 estaciones, se evidenció que durante el verano alcanzo dimensiones mayores (Fig. 97).

En las muestras otoñales, no se observaron diferencias entre la longitud y el ancho de las células corticales de los diferentes tipos de talos (Longitud: $F_{(3, 56)}=0,97$; $p > 0,01$; Ancho: $F_{(3, 56)}=1,35$; $p > 0,01$) (Tabla 2, Anexo 1 - Tablas Anova 48 y 49).

Tampoco fueron observadas diferencias entre la longitud y en el ancho de estas células en las muestras invernales (Longitud: $F_{(3, 56)}=1,70$; $p > 0,01$; Ancho: $F_{(3, 56)}=1,94$; $p > 0,01$) (Tabla 3; Anexo 1-Tablas Anova 50 y 51) primaverales (Longitud: $F_{(3, 56)}=0,50$; $p > 0,01$; Ancho: $F_{(3, 56)}=3,50$; $p > 0,01$) (Tabla 4, Anexo 1 - Tablas Anova 52 y 53) y estivales (Longitud: $F_{(3, 56)}=0,50$; $p > 0,01$; Ancho: $F_{(3, 56)}=1,47$; $p > 0,01$) (Tabla 5, Anexo 1 - Tablas Anova 54 y 55).

4.1.10. Variable: longitud y ancho de células medulares de posición apical en vista superficial (LAM_{as})

- ***Análisis anual de la variable LAM_{as}***

Estas variables en la muestra total de talos fueron analizadas a lo largo de un año completo. Se observó que la longitud de las células medulares apicales presentó un gradual aumento desde abril a marzo, exhibiendo cinco periodos de descenso abril -

marzo, julio - agosto, octubre - noviembre, diciembre - enero y febrero - marzo (Fig. 98). La variable ancho celular medular fue menos variable que la longitud, y mantuvo los valores relativamente constantes, excepto en el periodo abril - junio donde fueron menores a los del resto del año (Fig. 98). Los valores máximos medio de ambas variables fueron de $89,5 \pm 13,77 \mu\text{m}$ (n=240) en diciembre para la longitud y de $46 \pm 11,07 \mu\text{m}$ (n=240) en noviembre para el ancho celular (Fig. 98). El valor mínimo promedio del ancho medular apical fue registrados en abril, siendo de $33,12 \pm 8,76 \mu\text{m}$ (n=240) y el de la longitud celular en marzo, siendo de $56,37 \pm 14,94 \mu\text{m}$ (n=240) (Fig. 98).

En la población de talos gametofíticos masculinos, se observó que la longitud celular fue la variable más fluctuante de ambas (Fig. 99). Respecto a la longitud de células en esta población se determinaron 4 periodos de aumento de valores, desde abril a junio, agosto a septiembre, de noviembre a diciembre y desde enero a febrero (Fig. 99). En el ancho celular de estas células fue sólo observado un único periodo de fuerte ascenso de valores desde marzo a junio (Fig. 99). Los valores máximos medio fueron de $122,5 \mu\text{m}$ para la longitud y de $57,5 \mu\text{m}$ (n=62) para el ancho, ambos valores registrados en junio (Fig. 99). Los valores mínimos medio fueron de $40 \pm 24,74 \mu\text{m}$ (n=62) medida en la longitud durante el mes de abril (alcanzando valores menores que el ancho celular) y de $39,37 \pm 5,15 \mu\text{m}$ (n=62) en el ancho en el mes de enero (Fig. 99).

Observando el gráfico 100 perteneciente a los talos gametofíticos femeninos, se evidenció que el ancho de las células medulares apicales presentó un gradual aumento desde abril a septiembre, disminuyendo luego en febrero para alcanzar nuevamente

valores altos en marzo (Fig. 100). La longitud de estas células aumentó desde abril a febrero, presentando cinco periodos de descenso, desde abril – mayo, junio – agosto, octubre – noviembre, diciembre – enero y febrero – marzo (Fig. 100). La longitud máxima media fue registrada en febrero, siendo de $89 \pm 26,72 \mu\text{m}$ (n=99) y la mínima en el mes de mayo, siendo de $52,5 \pm 10,72 \mu\text{m}$ (n=99) (Fig. 100). Respecto al ancho celular, se evidenció como valor máximo medio de $47,5 \pm 7,82 \mu\text{m}$ (n=99) en septiembre y como valor mínimo promedio de $34,37 \pm 12,47 \mu\text{m}$ (n=99) en junio (Fig. 100).

Sobre la población de talos no-fértiles se observó que el ancho celular medular presentó 3 fuertes aumentos en el año. El primero de ellos se evidenció desde abril a junio, el segundo desde septiembre a noviembre y el último desde diciembre a febrero (Fig. 101). La longitud celular siempre fue mayor que el ancho en todo el año de muestreo y presentó un descenso desde abril a septiembre para aumentar sus valores hacia el resto del periodo de estudio (Fig. 101). Se registraron como valores máximos y mínimos medio de la longitud celular a $98,33 \pm 11,27 \mu\text{m}$ (n=54) en el mes de diciembre y a $50 \pm 12,5 \mu\text{m}$ (n=54) en marzo, respectivamente (Fig. 101). El ancho máximo promedio registrado fue en el mes de enero, siendo de $53,33 \pm 8,03 \mu\text{m}$ (n=54) y el mínimo medio fue de $33,33 \pm 3,81 \mu\text{m}$ (n=54) en septiembre (Fig. 101).

Considerando la población de talos esporofíticos se observó que tanto la longitud como el ancho celular, presentaron valores mayores desde noviembre a marzo, que desde abril a agosto (Fig. 102). Los valores máximos medio de ambas variables fueron respecto a la longitud, de $95 \mu\text{m}$ (n=25) en marzo y para el ancho de $50 \mu\text{m}$ (n=25) en diciembre (Fig.

102). Los valores longitud y ancho mínimos promedio fueron de $42,5 \pm 10,89 \mu\text{m}$ (n=25) en marzo y de $26,66 \pm 3,81 \mu\text{m}$ en abril (n=25) (Fig. 102).

▪ *Análisis estacional de la variable LAM_{as}*

Se comprobaron diferencias estadísticamente significativas entre la longitud y ancho de los talos y las estaciones del año (Longitud: $F_{(3, 236)}=17,95$; $p \ll 0,01$; Ancho: $F_{(3, 236)}=5,51$; $p \ll 0,01$) (Fig. 103, Tabla 1, Anexo 1 - Tablas Anova 56 y 57). En ambas variables se observó que los valores primaverales y estivales fueron mayores que los otoñales e invernales (Fig. 103).

Al comparar talos reproductivos y no reproductivos de la especie, no se observaron diferencias en las muestras otoñales en la longitud de las células medulares apicales (Longitud: $F_{(3, 56)}=1,56$; $p > 0,01$) pero si, en el ancho celular de las mismas (Ancho: $F_{(3, 56)}=3,39$; $p < 0,05$) (Fig. 104, Tabla 2, Anexo 1 - Tablas Anova 58 y 59). Se observó que los talos gametofíticos masculinos y femeninos presentaron un ancho mayor que los talos esporofíticos y los no fértiles (Fig. 104).

En el invierno no fueron registradas diferencias significativas entre la longitud y el ancho de las células medulares apicales de los diferentes talos reproductivos y no reproductivos (Longitud: $F_{(3, 56)}=0,53$; $p > 0,01$; Ancho: $F_{(3, 56)}=1,88$; $p > 0,01$) (Tabla 3, Anexo 1 - Tablas Anova 60 y 61). Tampoco fueron observadas diferencias en ambas variables en las muestras de primavera (Longitud: $F_{(3, 56)}=0,89$; $p > 0,01$; Ancho: $F_{(3,$

$_{56}=0,16$; $p > 0,01$) (Tabla 4, Anexo 1 - Tablas Anova 62 y 63). Analizando las muestras de verano tampoco fueron observadas diferencias entre estas dos variables y los diferentes talos (Longitud: $F_{(3, 56)}=0,064$; $p > 0,01$; Ancho: $F_{(3, 56)}=0,36$; $p > 0,01$) (Tabla 5, Anexo 1 - Tablas Anova 64 y 65).

4.1.11. Variable: longitud y ancho de células corticales de posición basal en vista superficial (LAC_{bs})

▪ Análisis anual de la variable LAC_{bs}

En las células corticales de posición basal, fue observado que el ancho fue más estable en todo el año, respecto a la longitud celular. El ancho celular presentó un aumento en el mes de junio (Fig. 105). La longitud exhibió un descenso desde abril a junio y un posterior aumento hacia noviembre, para volver a disminuir hacia enero y aumentar nuevamente en febrero (Fig. 105). Los valores mínimos medios observados fueron de $39,25 \pm 13,20 \mu\text{m}$ ($n=240$) para la longitud registrado en junio, y de $14,62 \pm 2,59 \mu\text{m}$ ($n=240$) para el ancho en el mes de agosto (Fig. 105). La longitud máxima promedio fue de $55,87 \pm 11,64 \mu\text{m}$ ($n=240$) en febrero y el ancho máximo medio fue de $20,5 \pm 15,98 \mu\text{m}$ ($n=240$) en junio (Fig. 105).

En la población de talos gametofíticos masculinos de la especie se observó en la longitud celular un aumento gradual desde abril hacia el mes de diciembre y que el ancho de las mismas células fue relativamente constante a lo largo del año, presentando

mayores valores en marzo (Fig. 106). Los valores máximos y mínimos medios registrados de longitud fueron de $55,62 \pm 13,44 \mu\text{m}$ (n=62) en diciembre y de $35 \pm 7,07 \mu\text{m}$ (n=62) en abril, respectivamente (Fig. 106). También, fue registrado como ancho mínimo promedio de $12,5 \mu\text{m}$ (n=62) en junio y como máximo $18,75 \pm 10,75 \mu\text{m}$ (n=62) en marzo (Fig. 106).

En la población de los talos gametofíticos femeninos, se observó que ambas variables no exhibieron el mismo comportamiento. Hubo una disminución de la longitud y un aumento en el ancho en el mismo periodo, desde abril a junio. Luego el ancho se mantuvo casi invariable, mientras que la longitud aumentó hacia los meses siguientes (Fig. 107). Las longitudes máximas y mínimas media fueron $59,5 \pm 12,04 \mu\text{m}$ (n=99) en febrero y de $35,62 \pm 16,63 \mu\text{m}$ en junio (n=99), respectivamente (Fig. 107). El ancho celular alcanzó el máximo de $23,75 \pm 19,20 \mu\text{m}$ (n=99) en junio y el mínimo $13,92 \pm 1,96 \mu\text{m}$ (n=99) en agosto (Fig. 107).

Respecto a los talos no fértiles, se evidenció un ancho celular relativamente constante, exhibiendo tres periodos de ascensos desde abril a junio, agosto a octubre y diciembre a enero (Fig. 108). La longitud exhibió un comportamiento contrario en el primer periodo de ascenso del ancho. La longitud mayor fue observada desde junio a marzo (Fig. 108). Los valores máximos medio de ambas variables fueron registrados en noviembre, siendo $53,33 \pm 3,81 \mu\text{m}$ (n=25) para la longitud y de $17 \pm 4,10 \mu\text{m}$ (n=25) para el ancho en el mes de enero (Fig. 108). Los valores de longitud y ancho mínimos promedio fueron de $38,33 \pm 11,96 \mu\text{m}$ (n=25) en junio y de $12,5 \pm 2,5 \mu\text{m}$ (n=25) en diciembre, respectivamente (Fig. 108).

En la población de talos esporofíticos se observó que ambas variables fueron estables a lo largo de los meses en los cuales estos talos estuvieron presentes. El ancho celular exhibió un aumento en junio, para permanecer con valores menores el resto del año (Fig. 109). La longitud de las células corticales basales presentó, en general, valores más altos desde noviembre a marzo (Fig. 109). Los valores máximos fueron registrados en marzo, siendo de 70 μm (n=25) para la longitud celular y en junio, siendo $25,41 \pm 25,71 \mu\text{m}$ (n=25) para el ancho celular (Fig. 109). Los valores de longitud mínima media fue de 35 μm (n=25) y el ancho mínimo promedio fue de 10 μm (n=25) ambas registradas en diciembre (Fig. 109).

▪ *Análisis estacional de la variable LAC_{bs}*

Al analizar la muestra total estacionalmente, se observaron diferencias estadísticamente significativas entre las longitudes de las células corticales basales (Longitud: $F_{(3, 236)}=13,73$; $p \ll 0,01$) (Fig. 110, Tabla 1, Anexo 1 - Tabla Anova 66), pero no en el ancho celular de (Ancho: $F_{(3, 236)}=0,36$; $p > 0,01$) (Fig. 110, Tabla 1, Anexo 1 - Tabla Anova 67). La longitud de estas células fue mayor durante la primavera y verano (Fig. 110).

En las muestras otoñales, no se observaron diferencias en la longitud de las células corticales basales (Longitud: $F_{(3, 56)}=2,57$; $p > 0,01$) (Tabla 2, Anexo 1 - Tabla Anova 68), ni en el ancho celular (Ancho: $F_{(3, 56)}=0,21$; $p > 0,01$) (Tabla 2, Anexo 1 - Tabla

Anova 69). Analizando las muestras de invierno no se evidenciaron diferencias ni en la longitud ni en el ancho de las células corticales entre los diferentes talos (Longitud: $F_{(3, 56)}=1,05$; $p > 0,01$; Ancho: $F_{(3, 56)}=1,01$; $p > 0,01$) (Tabla 3, Anexo 1 - Tablas Anova 70 y 71), ni tampoco en las muestras primaverales (Longitud: $F_{(3, 56)}=0,029$; $p > 0,01$; Ancho: $F_{(3, 56)}=0,299$; $p > 0,01$) (Tabla 4, Anexo 1 - Tablas Anova 72 y 73) ni en las muestras de verano (Longitud: $F_{(3, 56)}=0,957$; $p > 0,01$; Ancho: $F_{(3, 56)}=0,728$; $p > 0,01$) (Tabla 5, Anexo 1 - Tablas Anova 74 y 75).

4.1.12. Variable: longitud y ancho de células medulares de posición basal en vista superficial (LAM_{bs})

▪ Análisis anual de la variable LAM_{bs}

En el análisis de la variación anual de estas dos variables se evidenció que el ancho celular fue estable a lo largo del año y que la longitud de estas células presentaron un gradual aumento de abril a enero (Fig. 111). Respecto al ancho celular se registraron como valores máximos y mínimos promedio $63 \pm 10,50 \mu\text{m}$ ($n=240$) en enero y $48,75 \pm 8,05 \mu\text{m}$ ($n=240$) en abril (Fig. 111). Esta variable siempre fue menor que la longitud a lo largo de todo el año de muestreo. La longitud de las células medulares basales mínima promedio fue registrada también en abril con $67 \pm 24,12 \mu\text{m}$ ($n=240$) y la máxima nuevamente en enero con $18,75 \pm 27,90 \mu\text{m}$ ($n=240$) (Fig. 111).

En la población de gametófitos masculinos, la longitud celular medular basal fue más variable que el ancho de estas células. Desde octubre a febrero la longitud fue mayor, comparada al resto del año (Fig. 112). Los valores máximos y mínimos de ambas variables fueron, para la longitud de $130,62 \pm 30,57 \mu\text{m}$ (n=62) registrado en diciembre y $55 \pm 7,07 \mu\text{m}$ (n=62) en abril (cercano a los valores del ancho), respectivamente y para el ancho $59,25 \pm 9,93 \mu\text{m}$ (n=62) registrado en el mes de marzo y $48,75 \pm 14,07 \mu\text{m}$ (n=62), registrado en mayo, respectivamente (Fig. 112).

Al analizar los valores promedios de estas variables sobre las células medulares basales de la población de gametófitos femeninos, se observó en la longitud celular un largo periodo de aumento de valores desde julio a febrero. Respecto al ancho celular, éste presentó un gradual aumento desde agosto a enero (Fig. 113). Los valores máximos y mínimos medio de la longitud fueron registrados en febrero y junio, siendo de $130 \pm 16,48 \mu\text{m}$ (n=99) y de $68,75 \pm 13,92 \mu\text{m}$ (n=99), respectivamente (Fig. 113). El ancho máximo fue de $66,94 \pm 9,41 \mu\text{m}$ en enero y el mínimo promedio de $43,57 \pm 11,97 \mu\text{m}$ en agosto (Fig. 113).

En la población de talos no fértiles de *D. dichotoma*, estas dos variables no presentaron el mismo comportamiento (Fig. 114). Respecto a la longitud de las células medulares basales se observaron 4 periodos de aumentos de valores, desde abril a junio, junio a agosto, septiembre a octubre y desde noviembre a enero (Fig. 114). El ancho celular de estas mismas células fue relativamente constante todo el año. Exhibiendo dos periodos de aumento desde septiembre a octubre y desde enero a febrero (Fig. 114). Los valores máximos medio fueron registrados ambos en octubre, siendo de $125 \mu\text{m}$ (n=54) para la

longitud y $62,5 \mu\text{m}$ ($n=54$) para el ancho (Fig. 114). El mínimo medio para el ancho celular fue de $49 \pm 3,79 \mu\text{m}$ ($n=54$) y para la longitud de $62,5 \pm 36,78 \mu\text{m}$ ($n=54$) ambos para el mes de abril (Fig. 114).

En la población de talos esporofíticos también se determinó que ambas variables no se comportaron de la misma manera. Aquí, los valores del ancho superaron los valores de la longitud en el mes de julio (Fig. 115). La longitud celular exhibió en general valores más altos en el periodo desde noviembre a marzo (Fig. 115). El valor máximo medio alcanzado en el ancho fue de $71,25 \pm 5,30$ ($n=25$) μm en enero y el valor mínimo fue de $45 \mu\text{m}$ ($n=25$) en diciembre y marzo (Fig. 115). Los valores máximos y mínimos medio en la longitud celular fueron de $130 \mu\text{m}$ ($n=25$) en marzo y de $60 \mu\text{m}$ en julio, respectivamente (Fig. 115).

▪ *Análisis estacional de la variable LAM_{bs}*

El análisis estacional de las variables longitud y ancho de las células medulares basales, determinó que existieron diferencias estadísticamente significativas en ambas variables respecto a las estaciones del año (Longitud: $F_{(3, 236)}=20,00$; $p \ll 0,01$; Ancho: $F_{(3, 236)}=8,32$; $p \ll 0,01$) (Fig. 116, Tabla 1, Anexo 1 - Tablas Anova 76 y 77). En la figura 116, se observó claramente que en ambas variables los valores fueron mayores en primavera y verano, respecto al otoño - invierno.

Comparando estas variables en los diferentes tipos de talos reproductivos de *D. dichotoma* y las cuatro estaciones del año, no se observaron diferencias significativas entre ellos (Longitud otoño: $F_{(3,56)}=0,42$, $p>0,01$; Ancho otoño: $F_{(3,56)}=0,40$, $p>0,01$) (Longitud invierno: $F_{(3,56)}=0,76$, $p>0,01$; Ancho invierno: $F_{(3,56)}=2,64$, $p>0,01$); (Longitud primavera: $F_{(3,56)}=0,37$, $p>0,01$; Ancho primavera: $F_{(3,56)}=0,18$, $p>0,01$); (Longitud verano: $F_{(3,56)}=0,30$, $p>0,01$; Ancho verano: $F_{(3,56)}=1,57$, $p>0,01$) (Tablas 2, 3, 4 y 5 Anexo 1 - Tablas Anova 78,79,80, 81, 82, 83, 84 y 85).

5. Fenología reproductiva de *Dictyota dichotoma*

5.1. Variable: Porcentaje de representación de los diferentes talos reproductivos y no reproductivos (%TRynR)

El mayor porcentaje de la muestra ($n= 452$ individuos) estuvo representada por los talos gametofíticos femeninos (43,37%), luego le siguieron los talos gametofíticos masculinos (39,60%), después los no fértiles (10,62%) y por último los talos esporofíticos (5,53%).

Además un 0,88% estuvo representado por aquellos talos reproductivos en los cuales los soros no se pudieron llegar a distinguir entre femeninos y masculinos (Fig. 117).

▪ Análisis anual de la variable %TRynR

Considerando el porcentaje de talos perteneciente a cada estadio reproductivo y no reproductivo de la especie, se pudo observar que la población de los talos esporofíticos sólo estuvo representada en algunos meses del año. En estos meses, los porcentajes de presencia fueron en general bajos, y sólo durante junio, julio y agosto los valores fueron relativamente más altos (Fig. 118).

La población de talos gametofíticos femeninos, estuvo bien representada durante todos los meses del año (Fig. 118). Durante junio y octubre exhibieron bajos porcentajes de presencia, siendo de 12,5% y 25%, respectivamente. El valor máximo fue registrado en noviembre, representando un 70% de la muestra (Fig. 118).

Los talos gametofíticos masculinos, en general mantuvieron porcentajes más bajos que los talos gametofíticos femeninos, excepto para los meses junio, agosto, septiembre, octubre, enero y marzo (Fig. 118). Los porcentajes menores fueron registrados en los meses abril, noviembre y diciembre, no superando el 30% (Fig. 118). El porcentaje máximo fue observado en octubre, cuando los talos gametofíticos masculinos representaron el 71,87% de la muestra (Fig. 118).

Los mayores porcentajes de talos no fértiles de la especie fueron registrados en abril y junio, cuyos valores no superaron el 40% de representación en la muestra (Fig. 118). En el resto de los meses, donde se registrados talos no fértiles, los valores de representación en la muestra fueron considerablemente bajos, no superando el 20% (Fig. 118).

Los talos no determinados, aquellos donde el desarrollo de los soros fue incipiente y no se pudo determinar por soros femeninos o masculinos, estuvieron sólo presentes en marzo, octubre y diciembre, en bajos valores porcentuales (Fig. 118).

Analizando los porcentajes de presencia, agrupando en una misma categoría los talos gametofíticos femeninos y masculinos, los esporofíticos y talos no fértiles, estos incluyendo también los no determinados, se observó que la primera categoría de talos gametófitos fue la mayor y mejor representada en la muestra (Fig. 119). La población de talos gametofíticos tuvo menor porcentaje de representación en el mes abril y en el período desde julio a septiembre, coincidiendo estos momentos del año con las mayores representaciones de los talos no fértiles (Fig. 119).

▪ ***Análisis estacional de la variable %TRynR***

Del análisis de los porcentajes de presencia de los diferentes talos reproductivos y no-reproductivos en las estaciones del año, se desprende que los talos femeninos estuvieron mayormente representados en la muestra durante el verano (Fig. 120). De todos modos, en el resto de las estaciones, exhibieron altos porcentajes de presencia (Fig. 120).

Respecto a la población de talos gametofíticos masculinos se evidenció que durante la primavera fueron más abundantes en la muestra, alcanzado el porcentaje de talos femeninos (Fig. 120).

Los talos no fértiles estuvieron mejor representados durante los meses de invierno. También en ese periodo, la muestra fue más heterogénea entre los 4 diferentes tipos de talos (Fig. 120).

Los talos no determinados sólo fueron registrados en 3 estaciones anuales y en muy bajos porcentajes de representación (Fig. 120).

5.2 Variable: Número de estructuras reproductivas por 4 mm² del talo algal analizado (N°ERx4)

▪ Análisis anual de la variable N°ERx4

Fue considerada la muestra a lo largo de un año de estudio y se contaron en ellas las estructuras reproductivas formadas mensualmente, sin la discriminación en los diferentes tipos de órganos reproductivos, en región apical y basal de los talos de *D. dichotoma*.

Se estableció que la región apical fue más reproductiva y formó mayor cantidad de estructuras reproductivas por cada 4 mm² del talo algal (Fig. 121). Esto fue observado a lo largo del año, excepto para los meses julio y agosto. En el primer mes, no se observó en la muestra la formación de gametangios en la zona apical las frondes gametofíticos masculinos, pero si en la basal y en el segundo mes los talos esporofíticos también estuvieron reproductivos sólo en la región basal (Fig. 121). Se puede afirmar observando el gráfico 121, que en los meses abril, mayo, enero febrero y marzo el número de estructuras reproductivas son cercanas en ambas regiones del talo. Sin embargo en el

mes junio y en el período desde septiembre a diciembre, la zona apical estuvo ocupada por mayor cantidad de estructuras reproductivas (Fig. 121).

En general, en la zona apical de los talos el mayor número de estructuras reproductivas registrado fue de $6,82 \times 4 \text{ mm}^2$ del talo algal en el mes de mayo y el mínimo fue $1,23 \times 4 \text{ mm}^2$ en julio (Fig. 121). Respecto a la región basal, la mayor cantidad de estructuras reproductivas también fue registrada en mayo, siendo de $6,51 \times 4 \text{ mm}^2$ y la mínima fue en el mes de abril con sólo 2 órganos reproductivos por 4 mm^2 (Fig. 121).

En la población de talos gametofíticos femeninos se observó que en las zonas apicales, los meses en los que se formaron más de 2 gametangios por 4 mm^2 fueron mayo, de septiembre a diciembre y febrero (Fig. 122). Durante septiembre se registró el mayor número de gametangios por área de análisis, exhibiendo de 3,37 gametangios por 4 mm^2 (Fig. 122). El valor mínimo fue en el mes de junio, de 1,23 gametangios por 4 mm^2 (Fig. 122).

En general, las porciones basales de este tipo de talo reproductivo, fueron más fértiles que las apicales. Sólo en los meses marzo, junio y febrero, fueron registrados más gametangios sobre las porciones basales (Fig. 122).

Los valores máximo y mínimo de formación de gametangios femeninos en las porciones basales fueron de 2,45 gametangios por 4 mm^2 en mayo y de 1,74 gametangios por 4 mm^2 en abril y octubre, respectivamente (Fig. 122).

Respecto a la formación de gametangios masculinos, se pudo determinar que aquí también las porciones apicales fueron más reproductivas que las basales (Fig. 123). Sólo

en los meses mayo, julio y marzo, estas regiones formaron mayor cantidad de gamentangios (Fig. 123). En las zonas apicales, los gametangios fueron principalmente registrados en mayor número (más de 2 x 4 mm²) en mayo, febrero y marzo (Fig. 123). En esta región del talo el mayor número de gamentangios masculinos registrado fue de 2,92 x 4 mm² en febrero y ausencia total de estas estructuras en julio (Fig. 123). En las regiones basales de los talos de *D. dichotoma*, los gamentangios masculinos fueron principalmente más abundantes en mayo, febrero y marzo (Fig. 123). El valor más bajo de formación de estas estructuras reproductivas fue en abril con 1 gamentangio por 4 mm² (Fig. 123).

Los esporangios estuvieron presentes principalmente en agosto, enero y marzo. En estos dos últimos meses, estas estructuras fueron originadas en secciones apicales y basales, pero en agosto sólo fueron observadas en posición basal (Fig. 124). Para la región apical se registró el mayor número de esporangios 2 esporangios x 4 mm² en el mes de marzo y en la sección basal 2,2 esporangios x 4 mm² en agosto (Fig. 124).

Las estructuras reproductivas no determinadas por su estado de madurez, principalmente fueron registradas en el mes de mayo en las zonas apicales de los talos (Fig. 124).

▪ ***Análisis estacional de la variable N°ERx4***

Estacionalmente, también se observó que en las zonas apicales se formaron mayor cantidad de estructuras reproductivas (Fig. 125). Durante la primavera los ápices de los

talos exhibieron mayor número de órganos reproductivos por cada 4 mm² del talo algal examinado (valor máximo de estructuras reproductivas: 3,11 x 4 mm²) (Fig. 125). En los meses de invierno en esta región sólo se formaron 1,76 órganos reproductivos por 4 mm². (Fig. 125).

En general, en las zonas basales de los talos, el número de estructuras reproductivas fue más constante que en las secciones apicales (Fig. 125). Durante el invierno, estas porciones también exhibieron menor cantidad de órganos reproductivos formados sobre los estas porciones (Valor mínimo: 1,25 estructuras reproductivas x 4 mm² del talo algal) (Fig. 125). Las zonas basales fueron mayormente reproductivas en los meses de otoño, exhibiendo sobre estas regiones 1,88 órganos reproductivos por 4 mm² del talo (Fig. 125).

En las porciones apicales de los talos de *D. dichotoma*, se observó que durante el otoño, los gametangios masculinos fueron las estructuras reproductivas formadas con más abundancia por cada 4 mm² del talo (Fig. 126). Respecto a los otros 3 tipos de órgano reproductivo (gametangios femeninos, esporangios y no determinados), mantuvieron valores cercanos, no superando los 2 órganos reproductivos por 4 mm² (Fig. 126).

Durante los meses de invierno, sólo se formaron gamentangios masculinos y femeninos, en proporciones relativamente similares, pero ninguno de estos dos tipos reproductivos superaron los 2 gametangios por 4 mm² (Fig. 126).

En la primavera se observó un aumento considerable de los gametangios femeninos, alcanzando los 3,67 gamentangios femeninos por 4 mm² del talo y no se registraron esporangios apicales (Fig. 126). Durante los meses de verano, los gametangios

femeninos siguieron siendo abundantes, pero en valores menores respecto a los primaverales (Fig. 126) y fueron observados esporangios y gametangios masculinos sobre las zonas apicales (Fig. 126).

En la zona basal de los talos de *D. dichotoma*, durante el otoño se observaron gametangios masculinos y esporangios (Fig. 127). También en esta estación se registraron las mayores abundancias de gamentangios femeninos (Fig. 127). En invierno, los números de ambos tipos de gamentangios fueron cercanos (gametangios femeninos: $1,21 \times 4 \text{ mm}^2$; gametangios masculinos: $1,19 \times 4 \text{ mm}^2$) (Fig. 127). Durante la primavera, también ambos tipos de gamentangios presentaron la misma abundancia, con valores relativamente mayores que los invernales, pero no tan altos como los otoñales (Fig. 127). Por último, en el verano, las abundancias de los gamentangios masculinos fueron similares a la de los esporangios, manteniéndose los gamentangios femeninos en valores bajos, similares a los exhibidos en el invierno (Fig. 127).

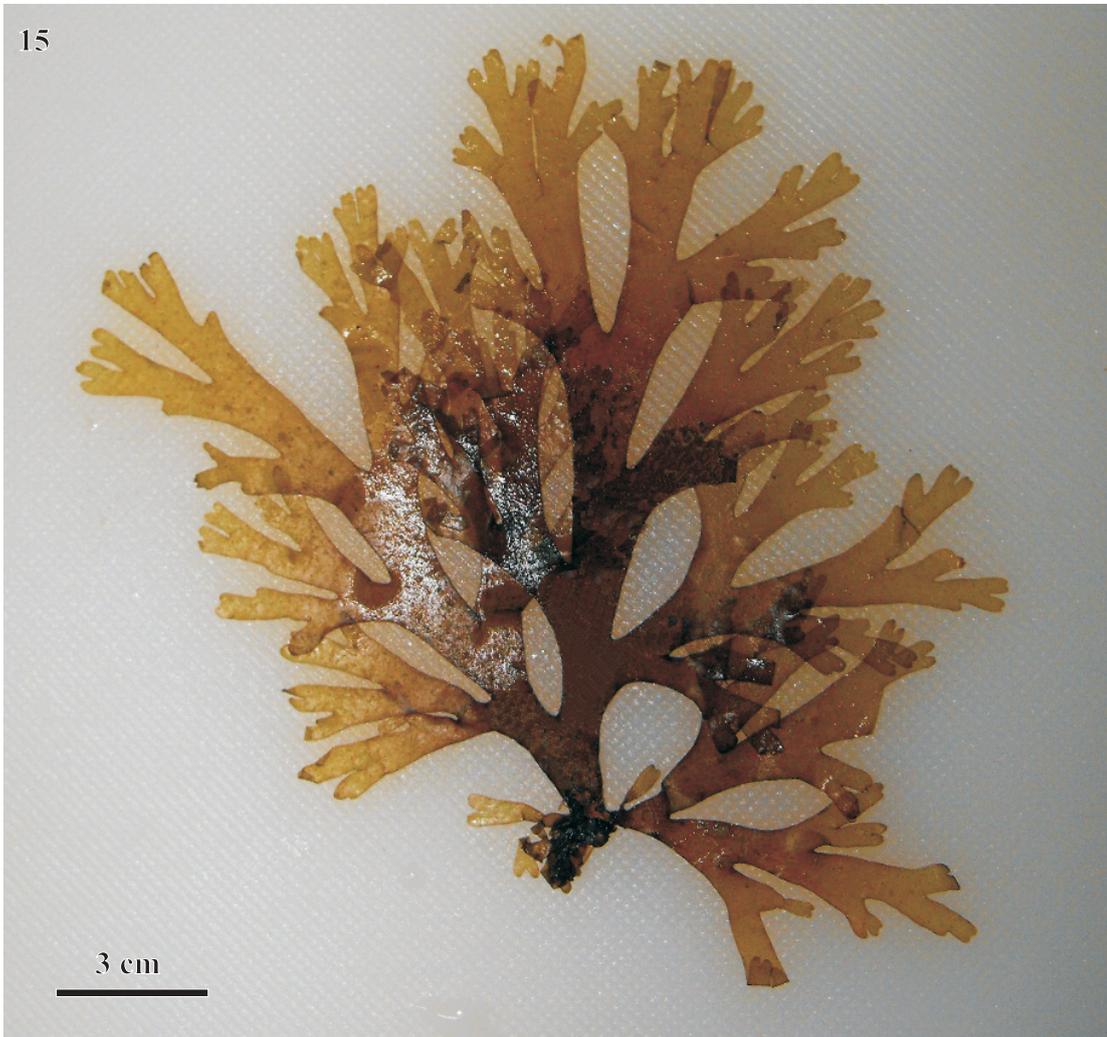
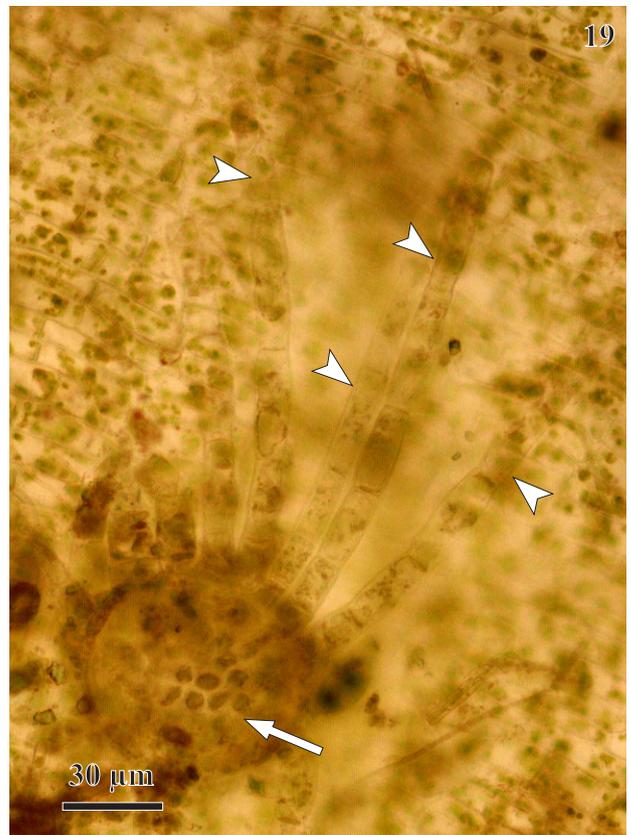
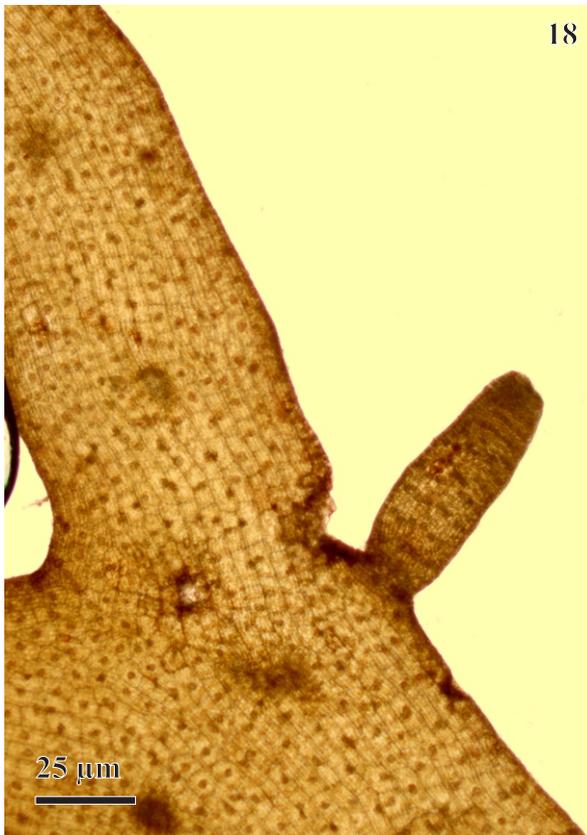
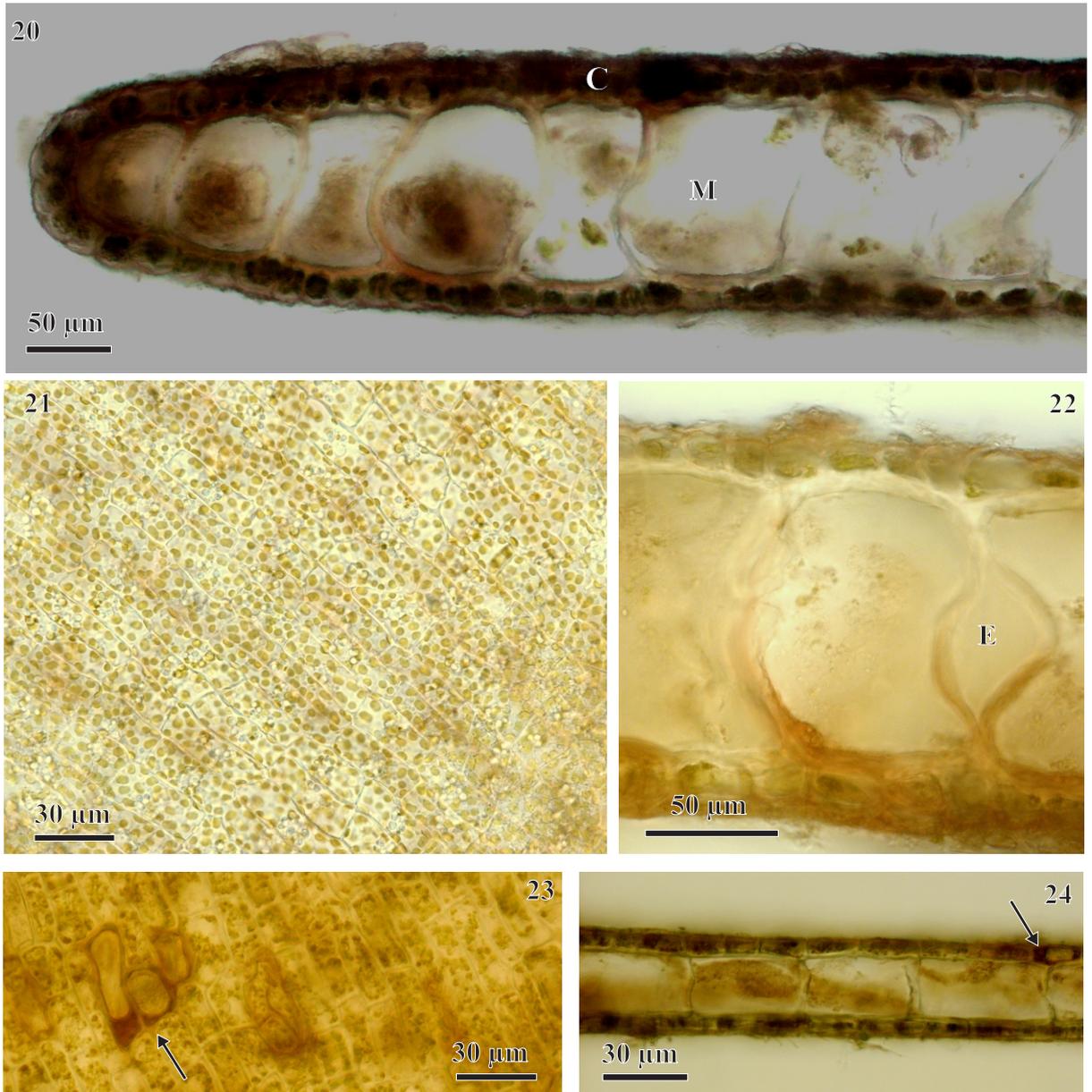


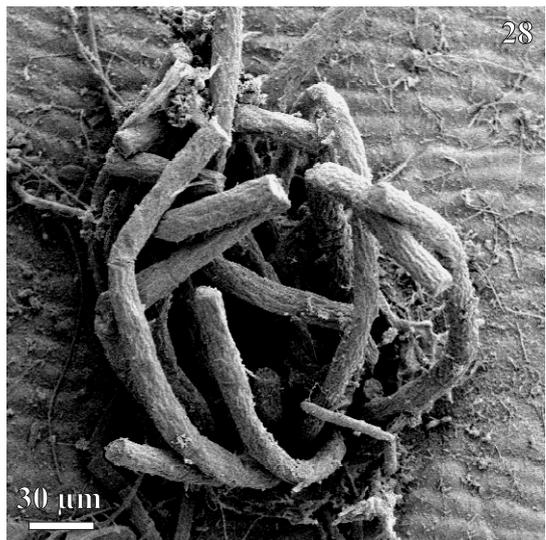
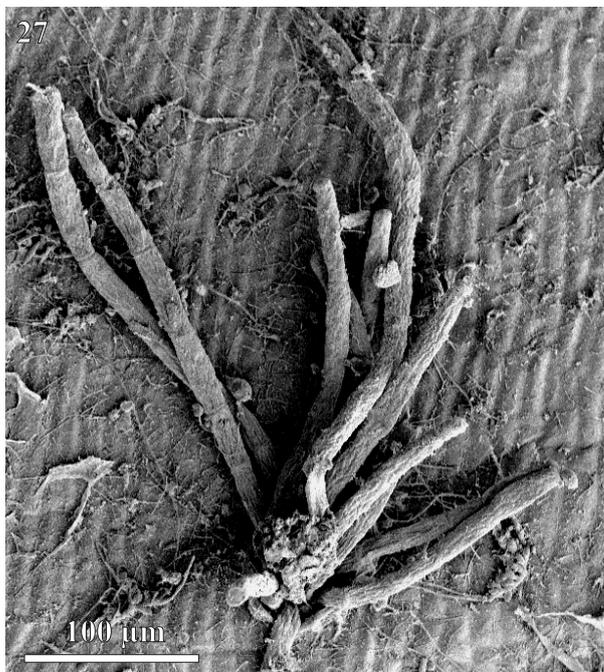
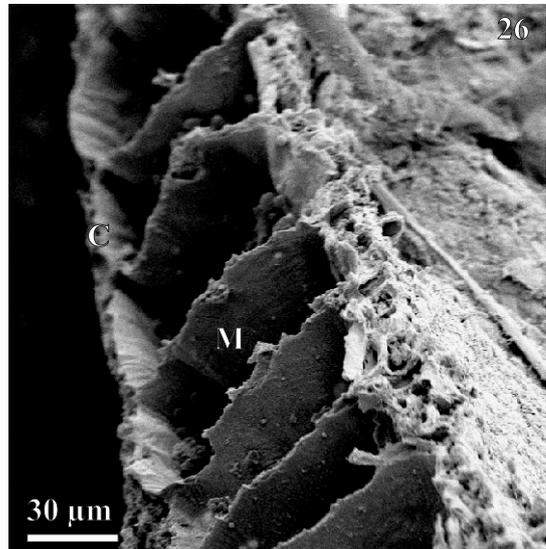
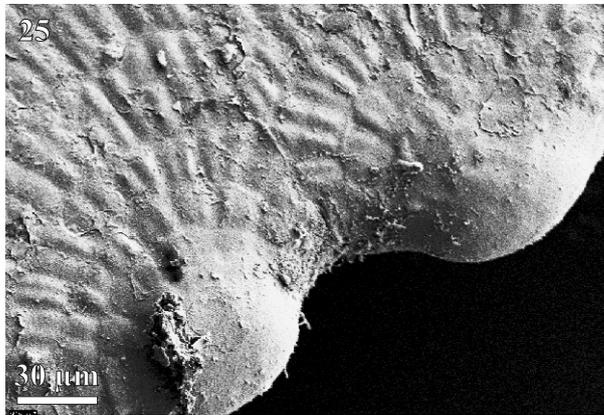
Figura 15: *Dictyota dichotoma*. Talo vivo donde se observa el hábito de crecimiento y la coloración pardo amarillenta que presentaron los ejemplares.



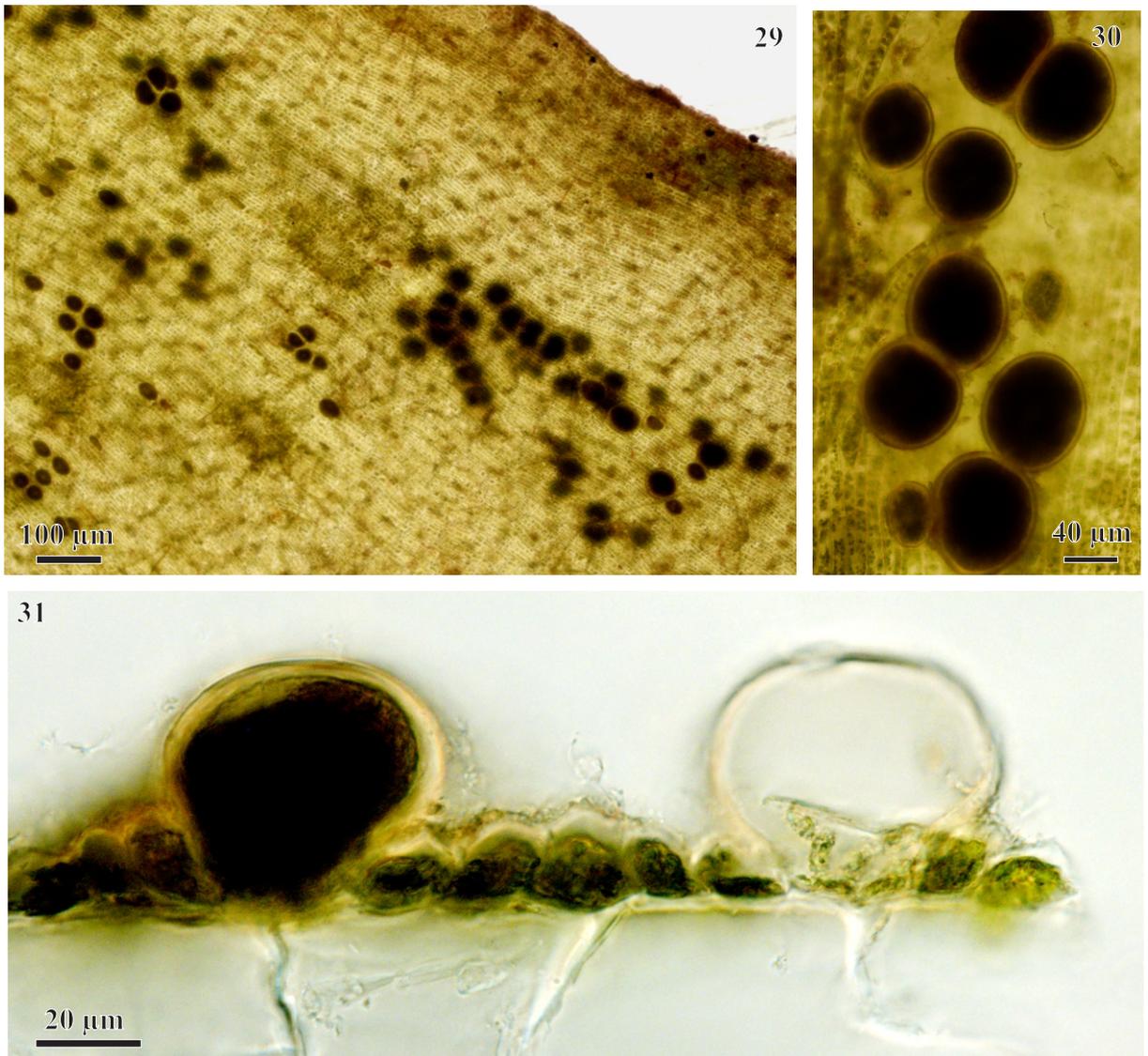
Figuras 16 - 19. *Dictyota dichotoma*. **16:** Región apical de un talo mostrando ángulos de ramificación muy agudos. **17:** Región basal de otro talo distinto, mostrando ángulos de ramificación más abiertos. **18:** Proliferaciones sobre los márgenes del talo, ubicadas principalmente en regiones basales o sobre sitios heridos de los frondes. **19:** Mata de pelos (puntas de flecha) asociada a estructura reproductiva (flecha) .



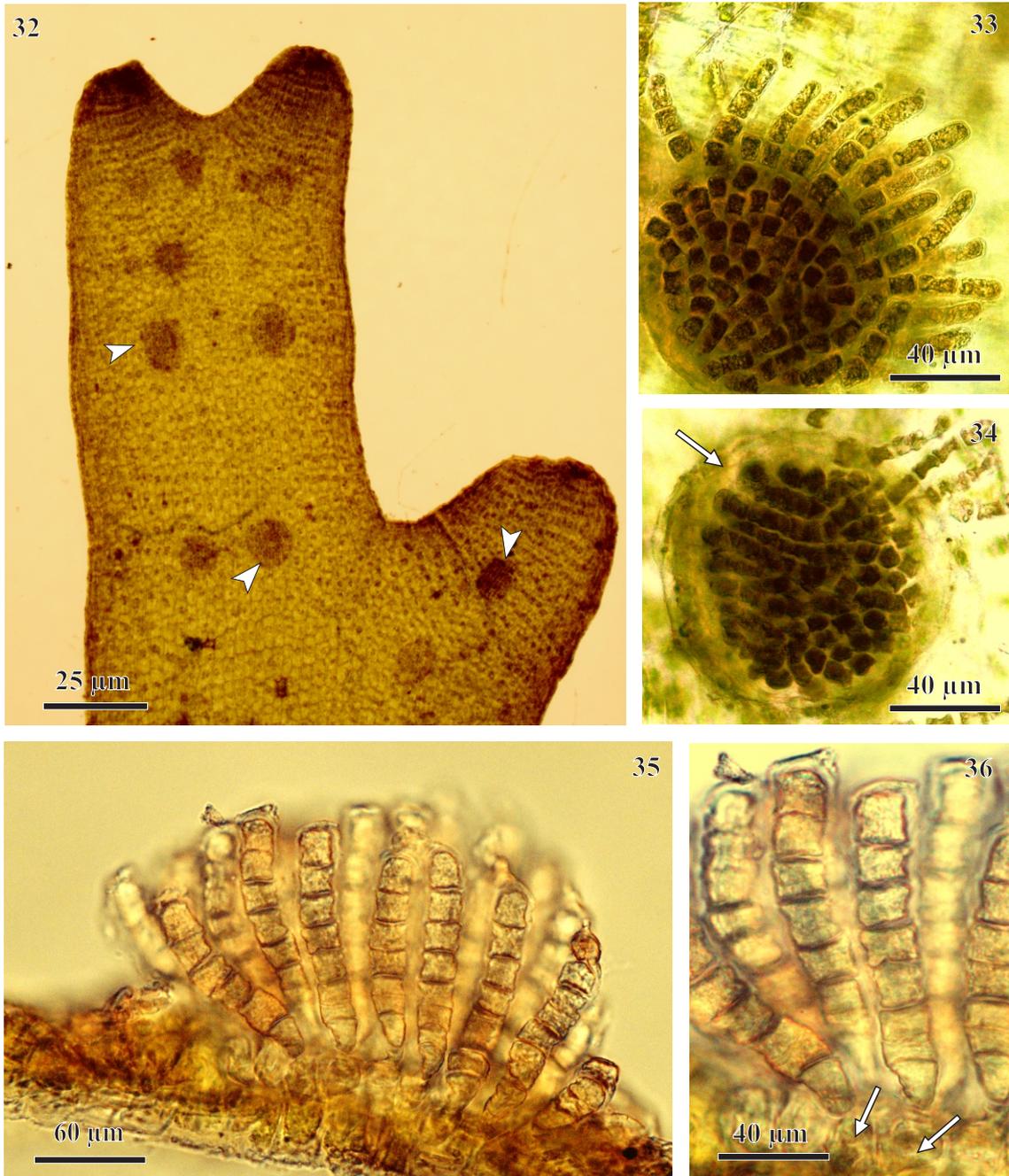
Figuras 20 - 24. *Dictyota dichotoma*. **20:** Corte transversal del fronde mostrando la capa cortical (C) y la capa medular (M), ambas unilaminares. **21:** Vista superficial de células corticales, dentro de cada célula se observan plástidos discoides ubicados hacia la periferia celular. **22:** Engrosamientos de las paredes celulares (E) de células medulares, observadas en vista transversal. **23:** Engrosamientos de las paredes celulares de las células corticales (flecha). **24:** Corte transversal mostrando célula cortical con paredes engrosadas (flecha).



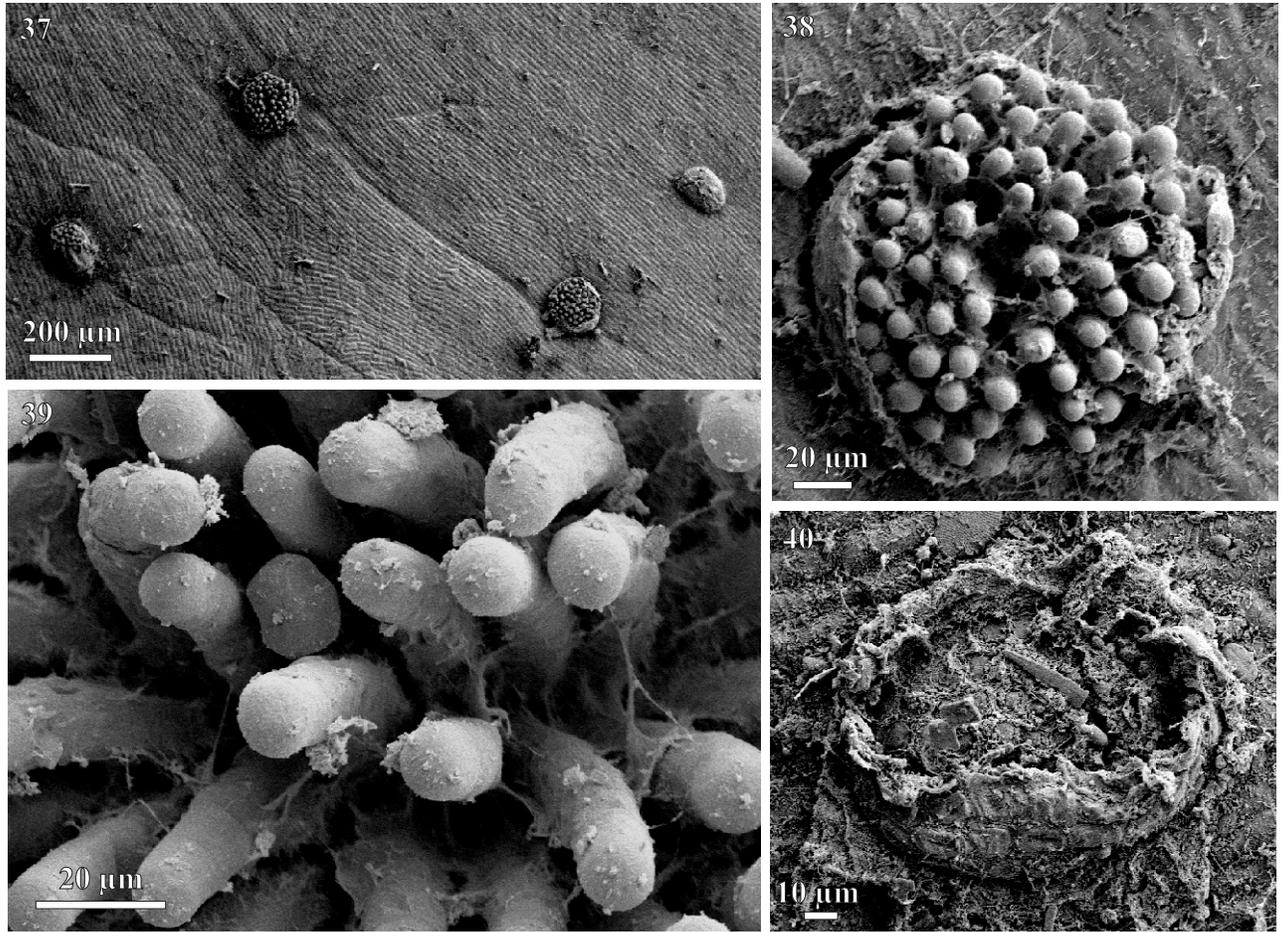
Figuras 25 - 28. *Dictyota dichotoma*. **25:** Porción apical del talo mostrando las dos células meristemáticas apicales. **26:** Corte transversal del talo donde se observa la capa medular (M) y la capa cortical (C) . **27 y 28:** Matas de pelos, mostrando ornamentación en sus paredes celulares.



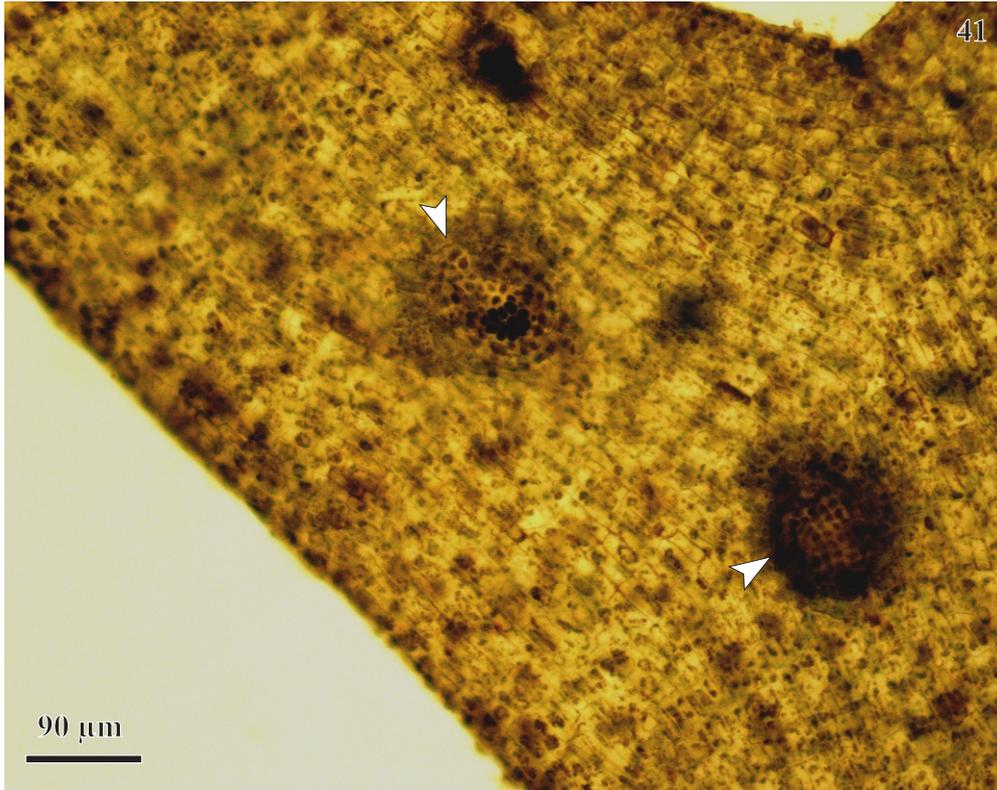
Figuras 29 - 31. *Dictyota dichotoma*. **29:** Esporangios en vista superficial distribuidos sobre del talo. **30:** Detalle de esporangios. **31:** Corte transversal mostrando esporangio y paredes celulares de esporangio vacío sobre la superficie del talo.



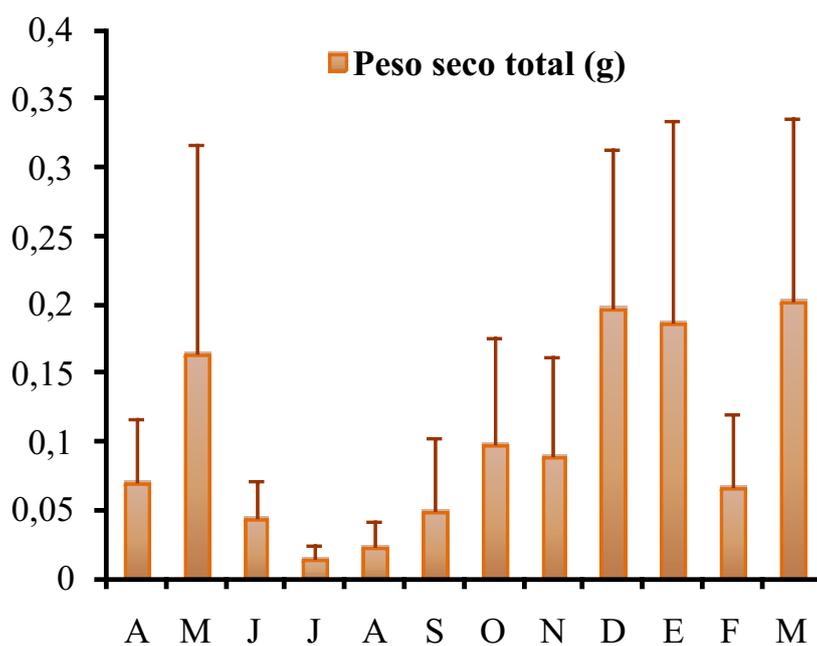
Figuras 32 - 36. *Dictyota dichotoma*. **32:** Vista superficial de los gametófitos masculinos, mostrando soros anteridiales (puntas de flecha). **33:** Detalle de soro anteridial. **34:** Soro anteridial mostrando paráfisis de células. **35:** Corte transversal mostrando gametangios formados por 6 - 8 lóculos. **36:** Detalle de célula portadora de gametangio (flechas).



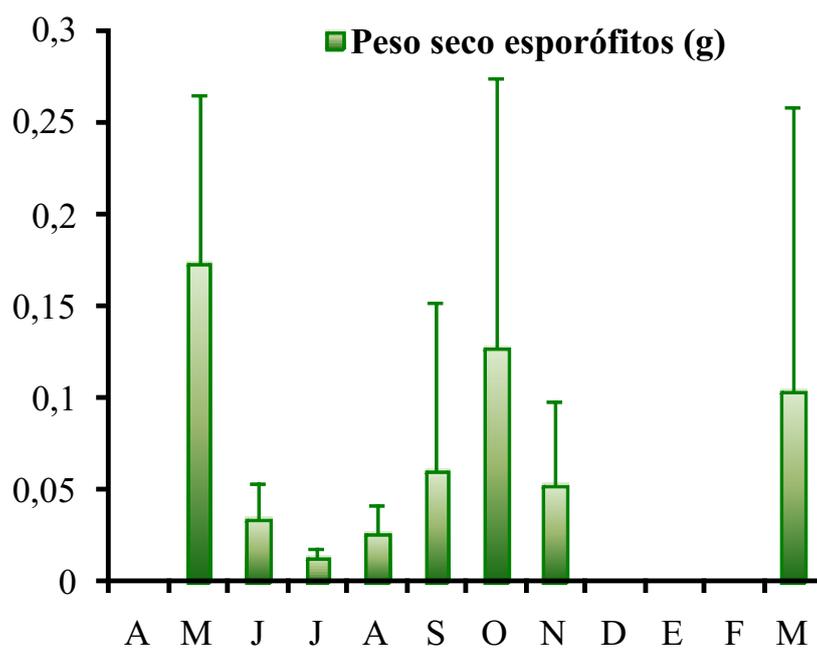
Figuras 37 - 40. *Dictyota dichotoma* (MEB). **37:** Soros anteridiales con diferentes grados de madurez, sobre la superficie de gametófitos femeninos. **38:** Soro anteridial rodeado por células involucales. **39:** Detalle de filamentos anteridiales. **40:** Restos del involucreo luego de la liberación de los filamentos anteridiales.



Figuras 41 - 43. *Dictyota dichotoma*. **41:** Talos gametofíticos femeninos, con soros oogoniales ovales (puntas de flecha). **42:** Detalle de soro oogonial. **43:** Corte transversal del soro oogonial, con oogonios subclavados (flechas).

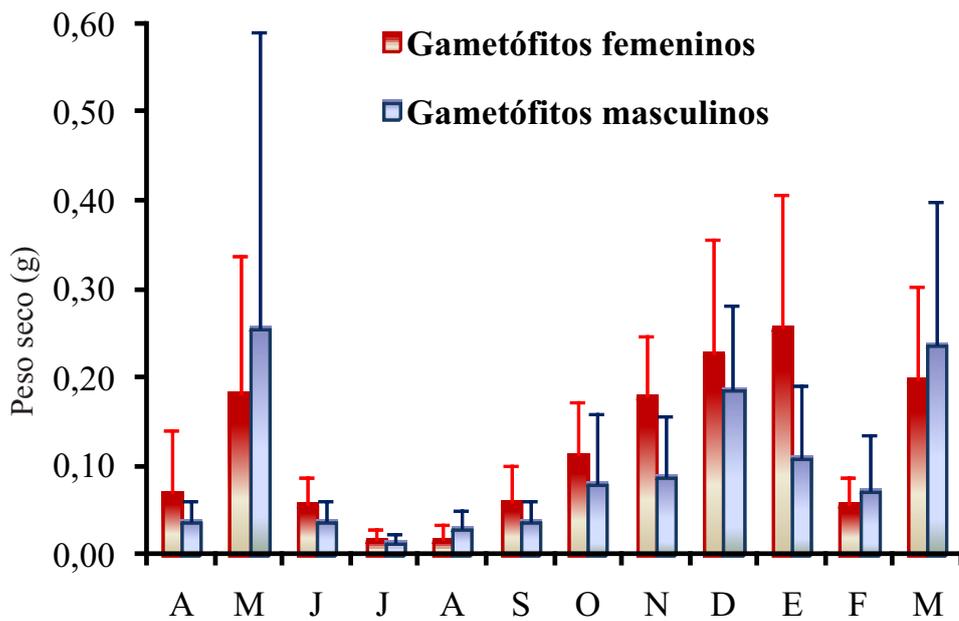


44

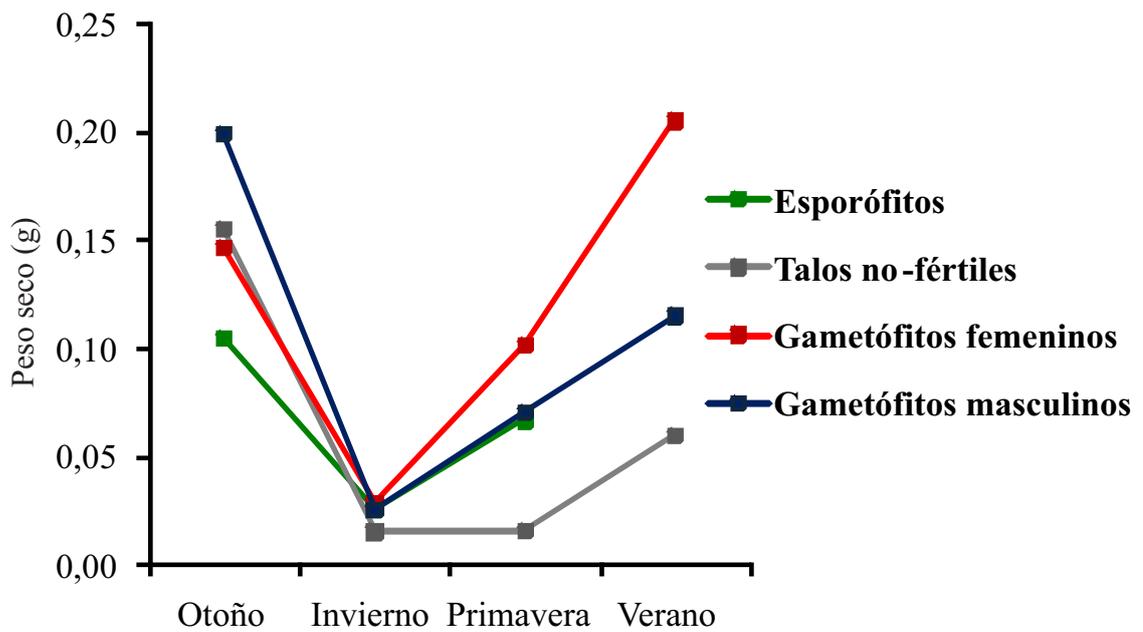


45

Figuras 44 - 45. *Dictyota dichotoma*. Variación anual del peso seco total (g) durante el período de muestreo de este estudio. **44:** Talos colectados en un año de muestreo. **45:** Talos esporófitos.

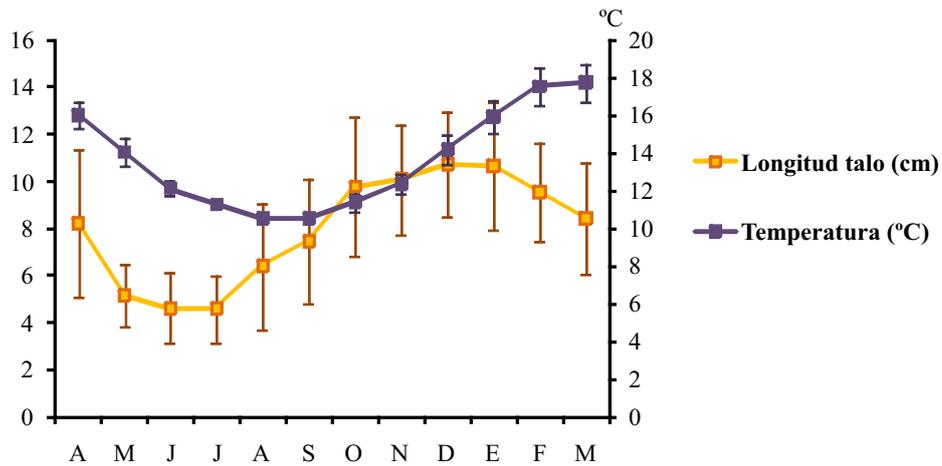


46

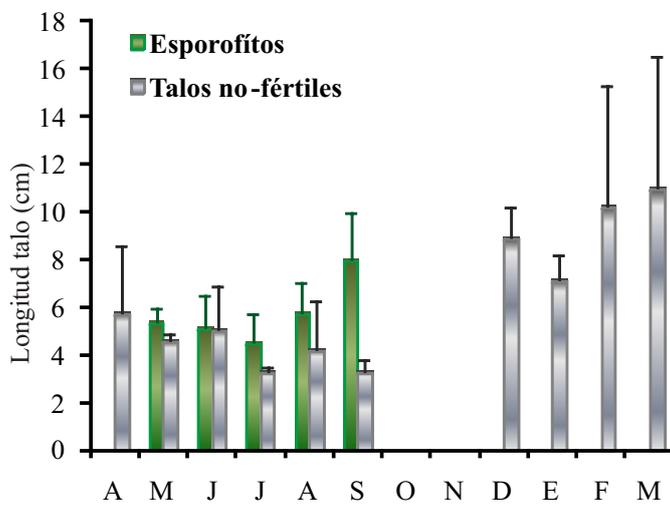


47

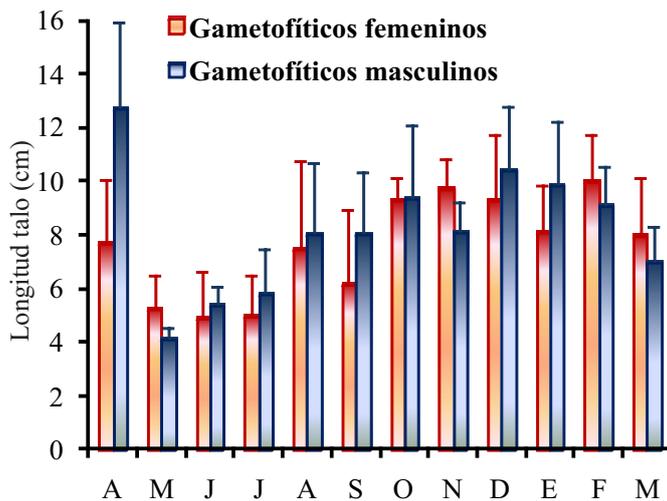
Figuras 46 - 47. *Dictyota dichotoma*. Variación anual del peso seco total (g) durante el período de muestreo de este estudio. **46:** Talos gametofíticos femeninos y masculinos. **47:** Diferentes talos reproductivos y no fértiles.



48

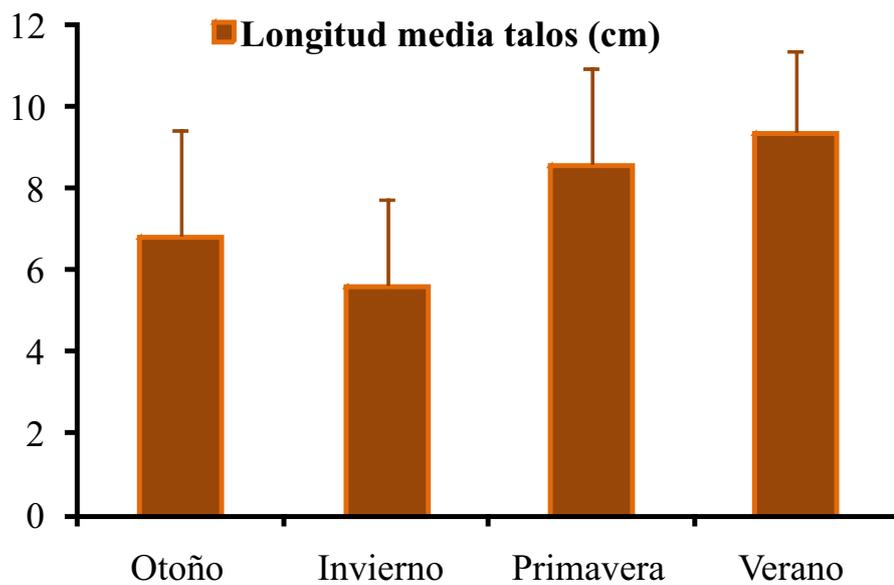


49

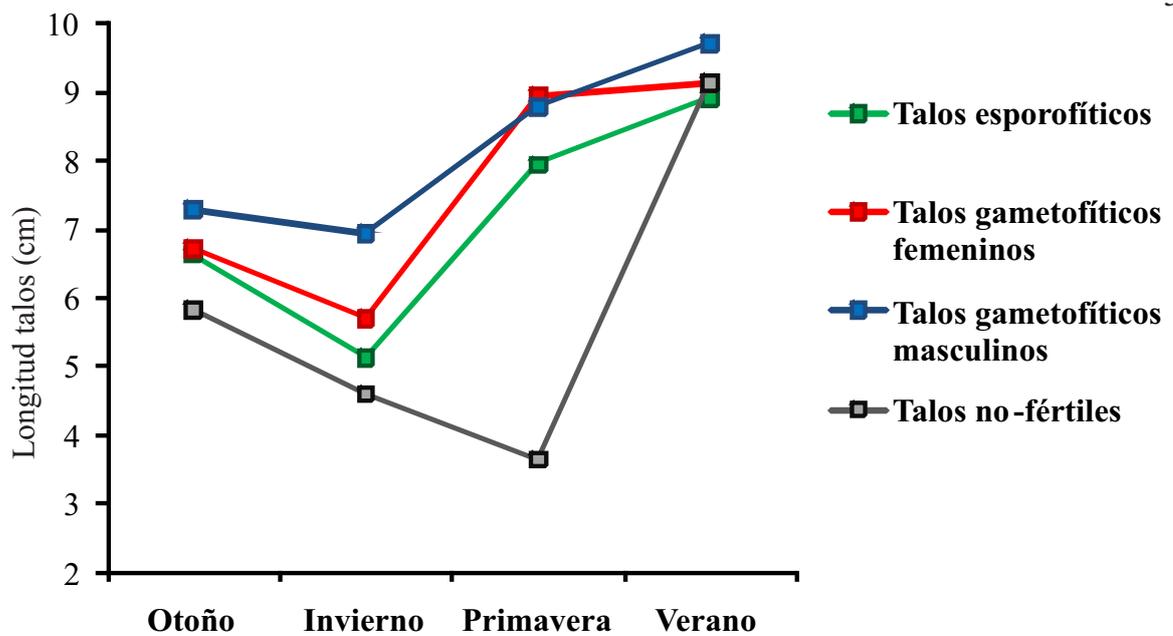


50

Figuras 48 - 50. *Dictyota dichotoma*. Variación anual de la longitud (cm) de los talos. **48:** Longitud de los talos considerando la muestra total (n=445) y temperatura (°C) del agua. **49:** Talos esporofíticos y no-fértiles. **50:** Talos gametofíticos femeninos y masculinos.

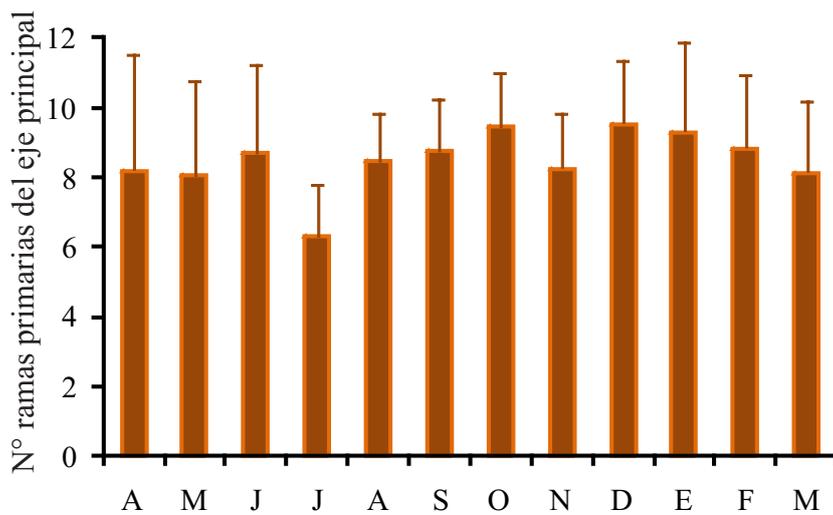


51

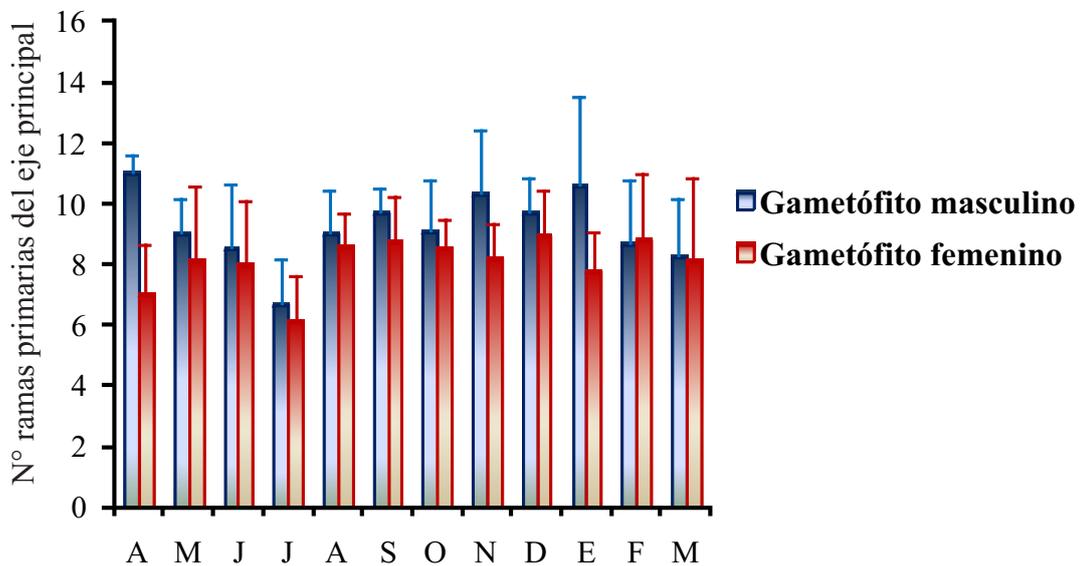


52

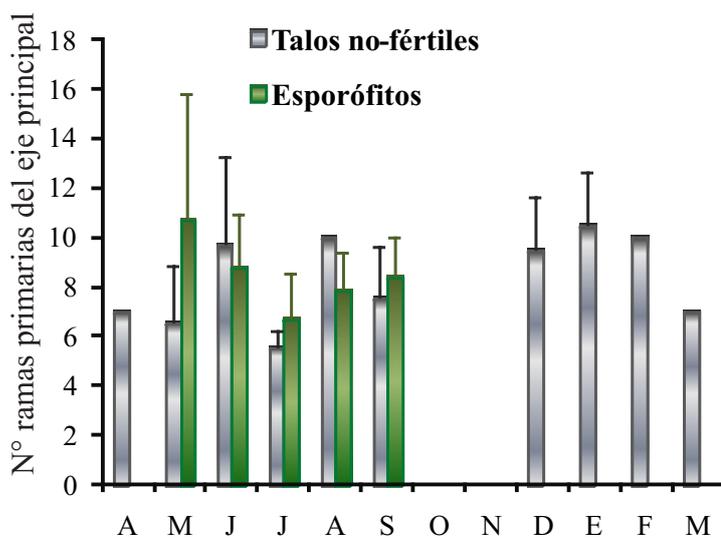
Figuras 51 - 52. *Dictyota dichotoma*. Variación anual de la longitud (cm) de los talos. **51:** Talos considerando la totalidad de la muestra. **52:** En los 4 tipos diferentes talo.



53

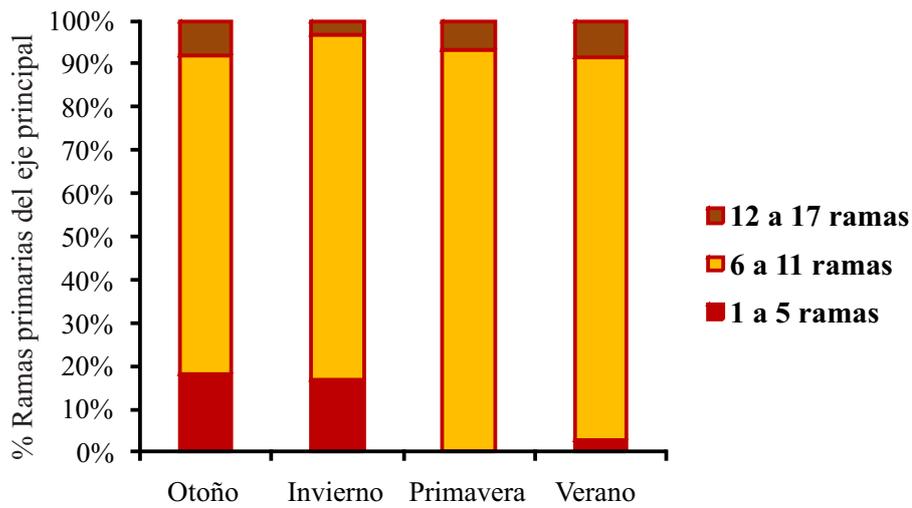


54

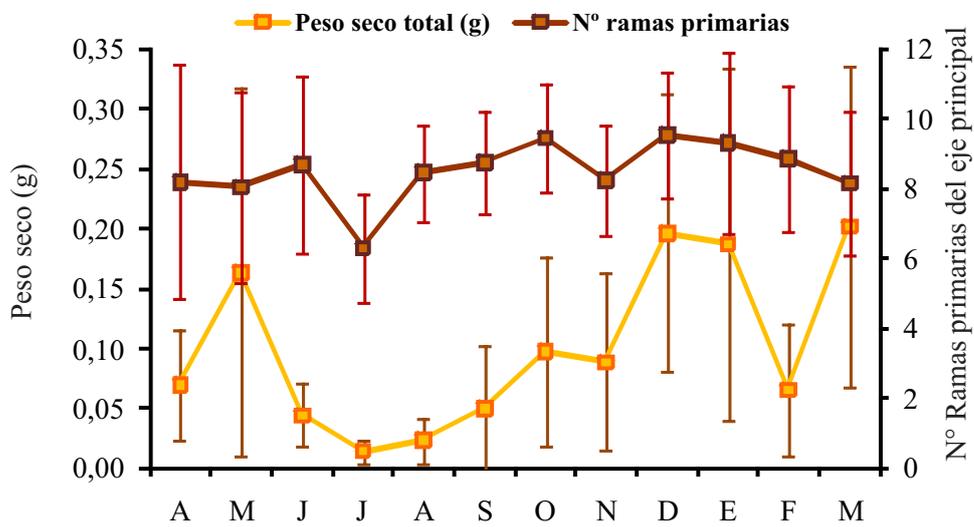


55

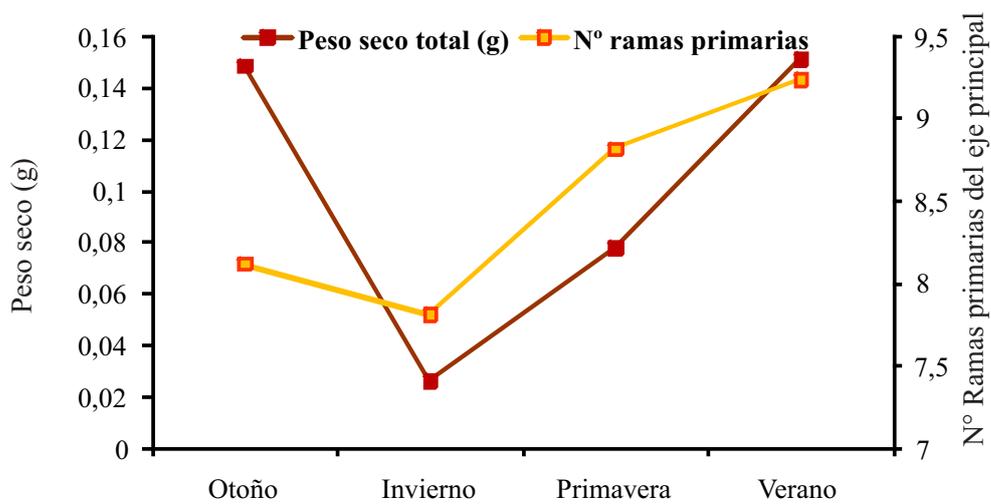
Figuras 53 - 55. *Dictyota dichotoma*. Variación anual del número de ramas primarias. **53:** En la totalidad de los talos (n=230). **54:** Talos gametofíticos. **55:** Talos no-fértiles y esporofíticos.



56

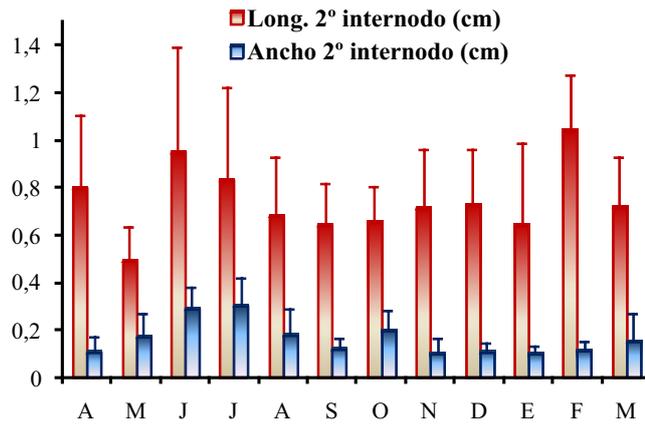


57

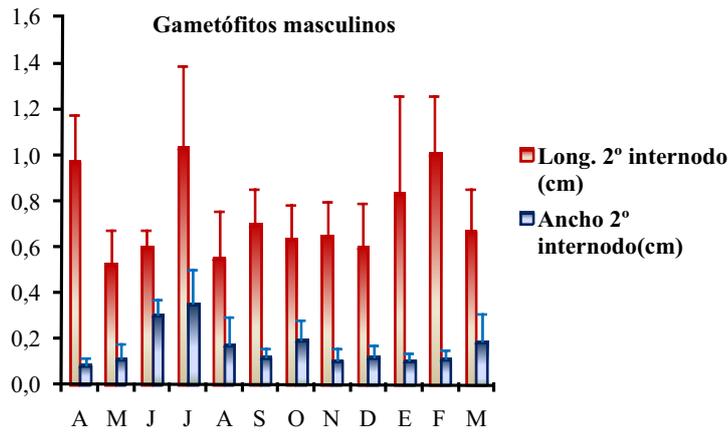


58

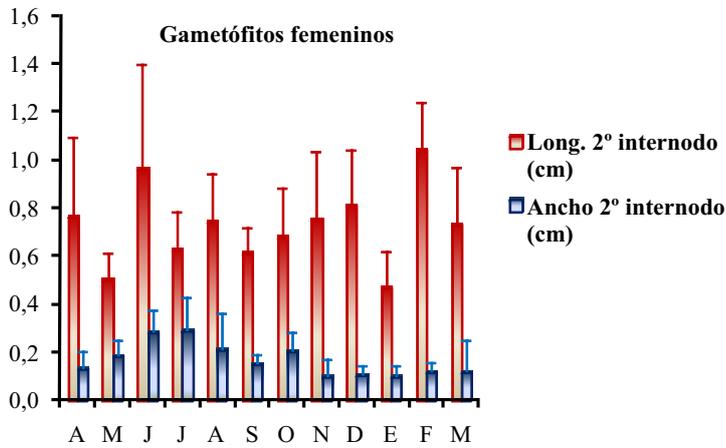
Figuras 56 - 58. *Dictyota dichotoma*. Variación anual del número de ramas primarias. **56:** Porcentaje de talos contenido en las diferentes categorías de ramas primarias. **57.** Variación anual en el total de talos. **58.** Variación estacional.



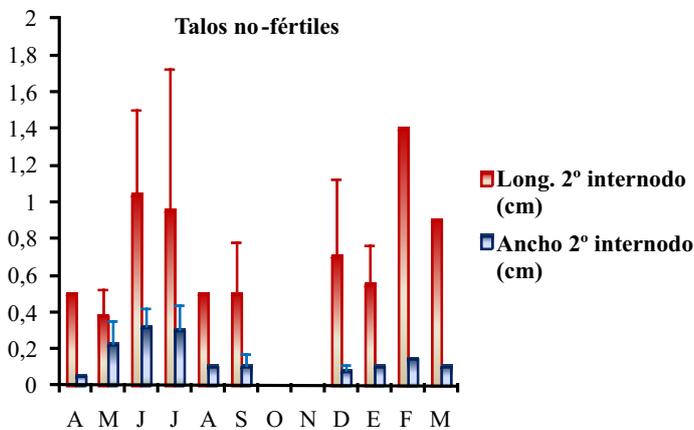
59



60

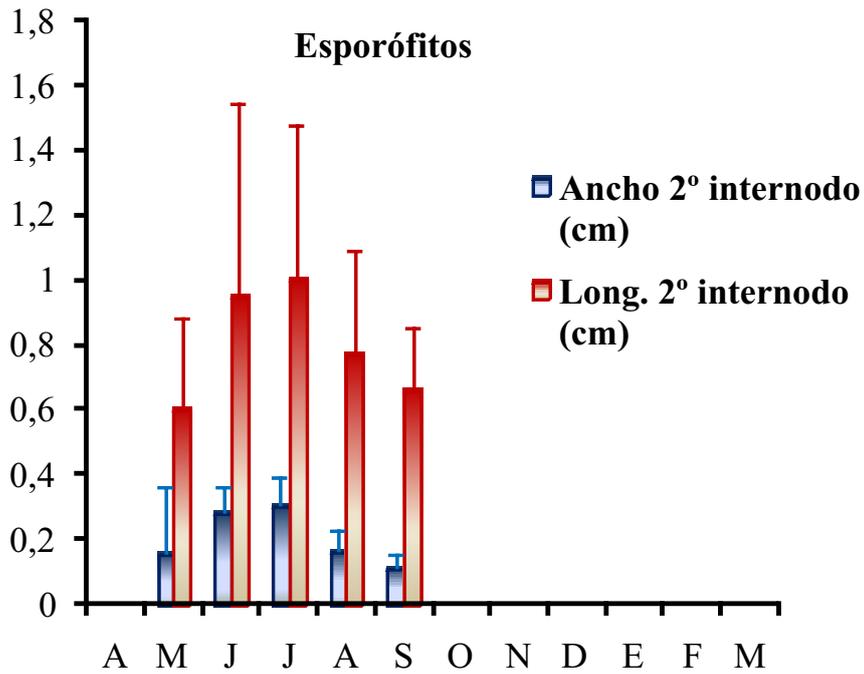


61

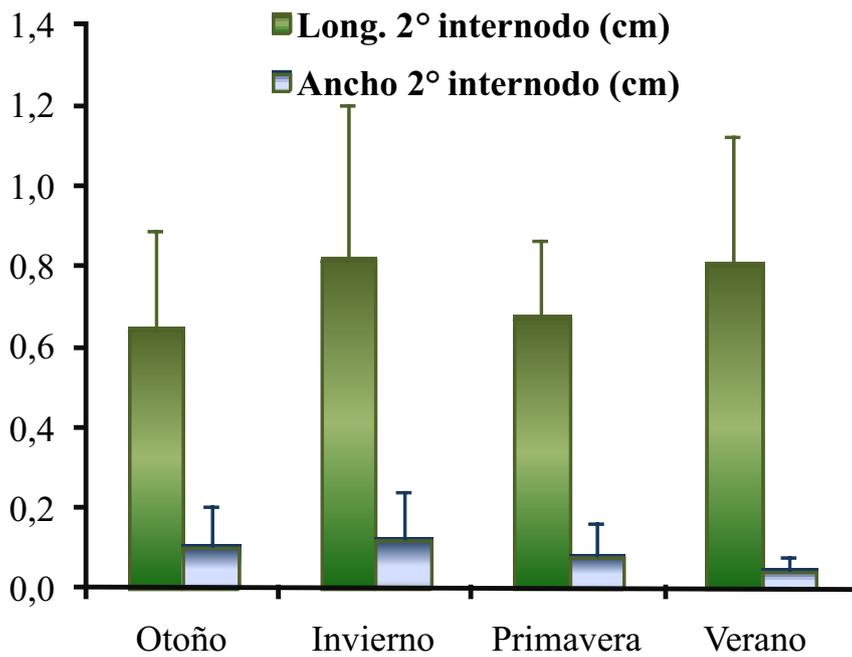


62

Figuras 59 - 62. *Dictyota dichotoma*. Variación anual de la longitud y el ancho del segundo internodo. **59:** Considerando la población entera **60:** Gametófitos masculinos.**61:** Gametófitos femeninos. **62:** Talos no-fértiles.

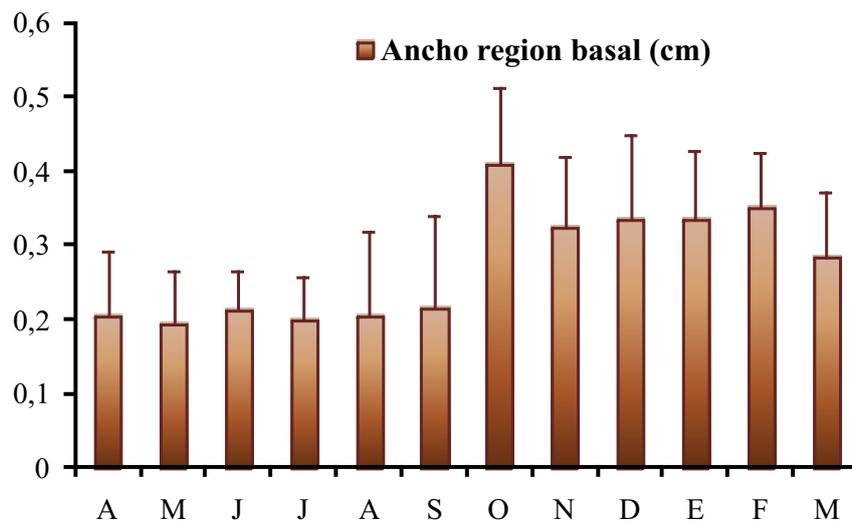


63

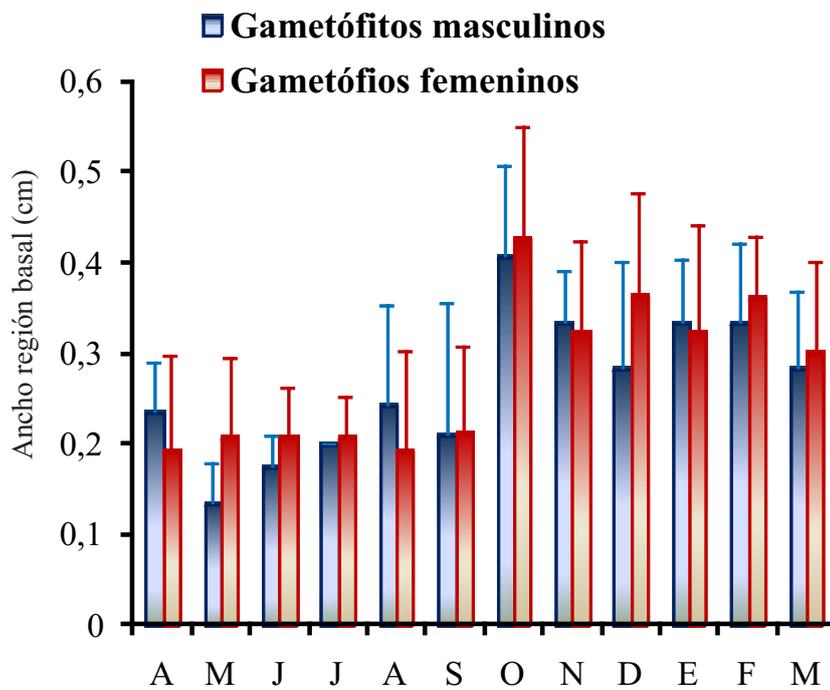


64

Figuras 63 - 64. *Dictyota dichotoma*. Variación anual de la longitud y del ancho medio (cm) del segundo internodo de los talos. **63:** Talos esporófitos. **64:** Variación estacional.

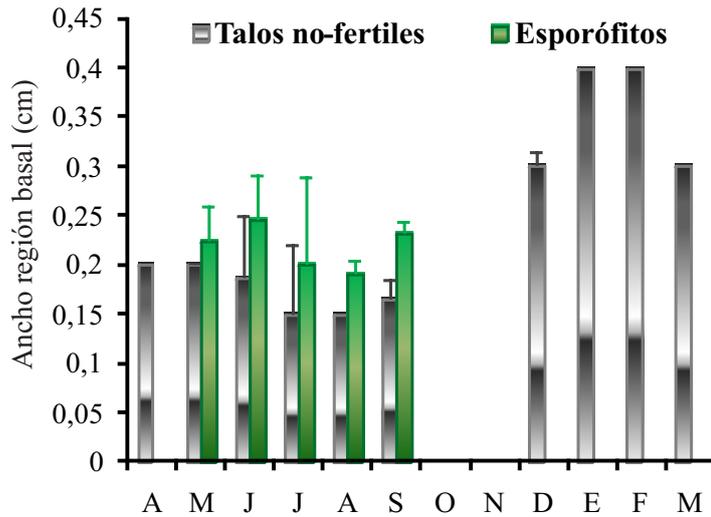


65

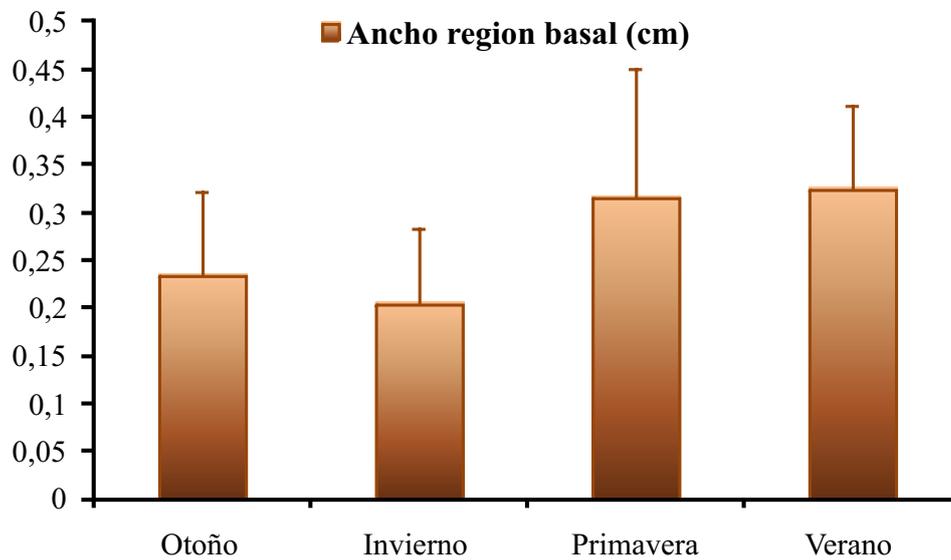


66

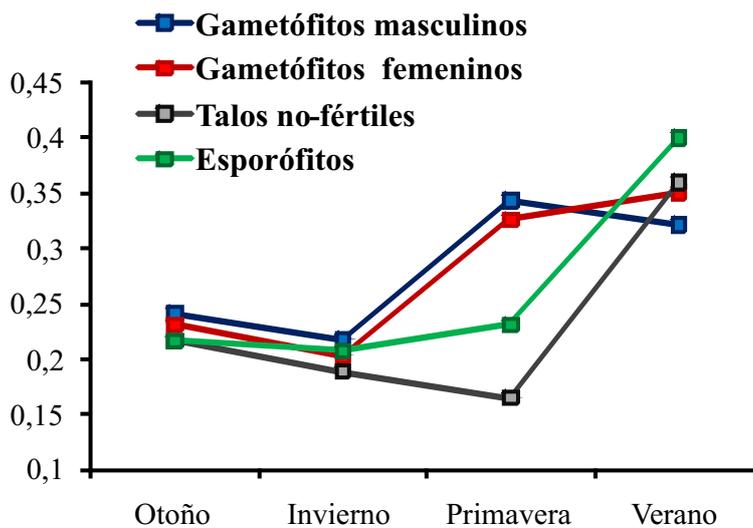
Figuras 65 - 66. *Dictyota dichotoma*. Variación anual de la longitud y del ancho medio (cm) del segundo internodo de los talos. **65:** Variación anual del ancho de la porción basal del total de los talos. **66:** Talos gametofíticos masculinos y femeninos.



67

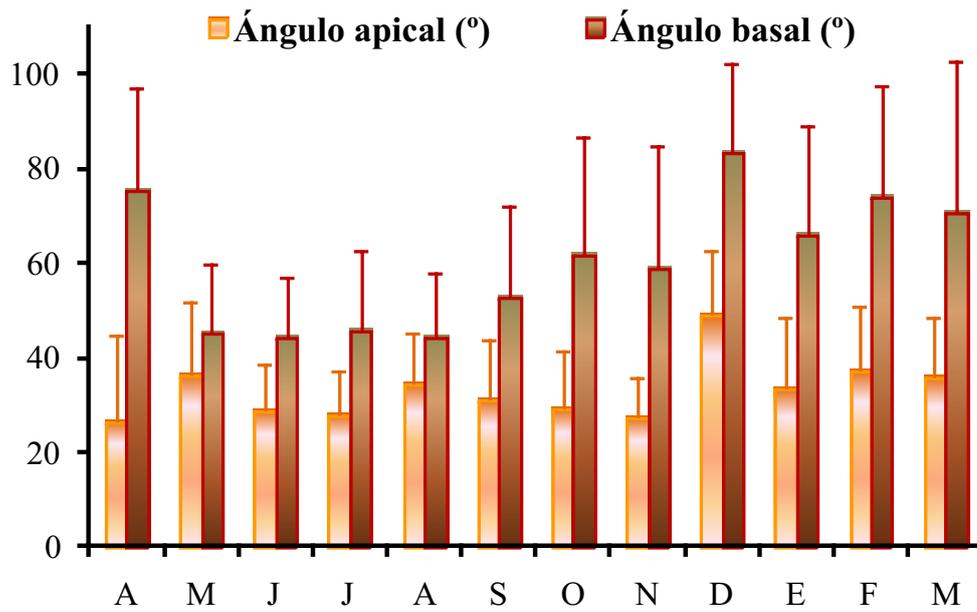


68

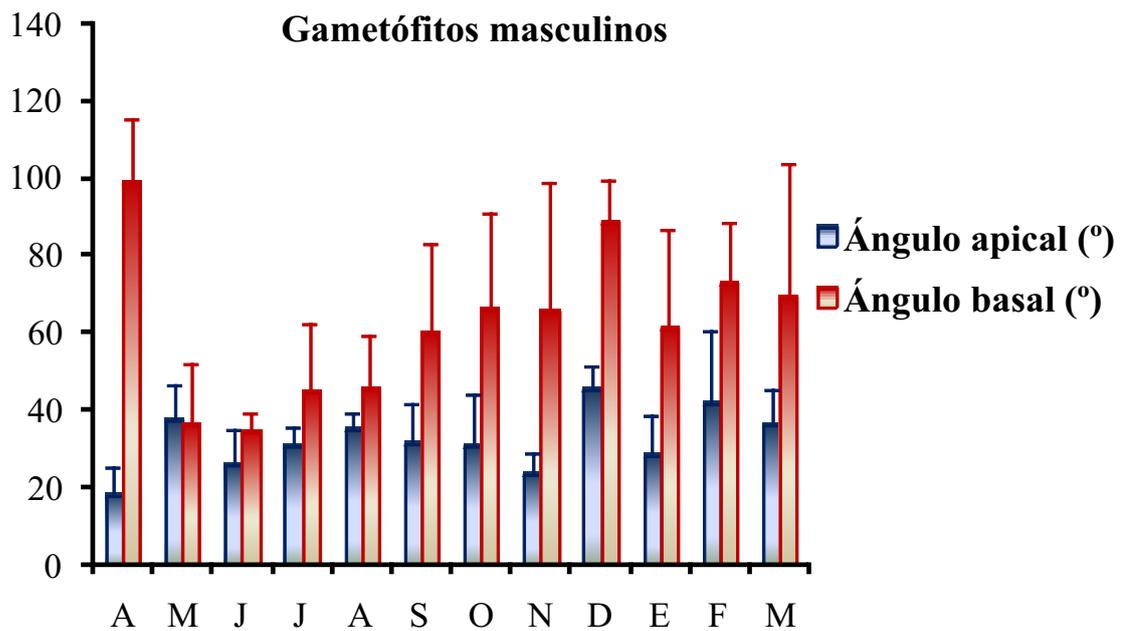


69

Figuras 67 - 69. *Dictyota dichotoma*. Variación anual del ancho (cm) de las porciones basales de los talos. **67:** Talos no-fértiles y esporófitos. **68:** Talos de la muestra total. **69.** Diferentes tipos de talos reproductivos y no-fértiles.

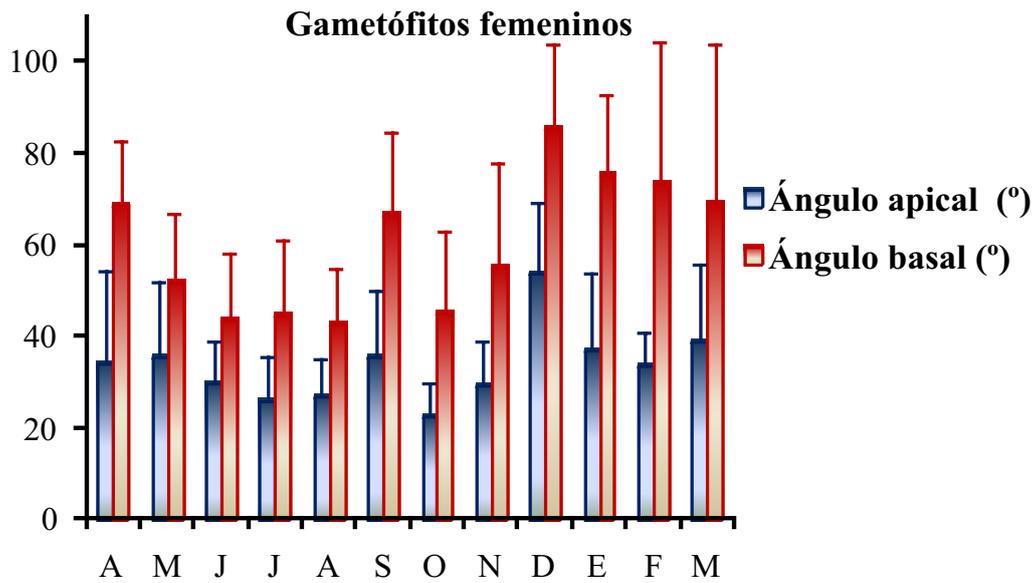


70

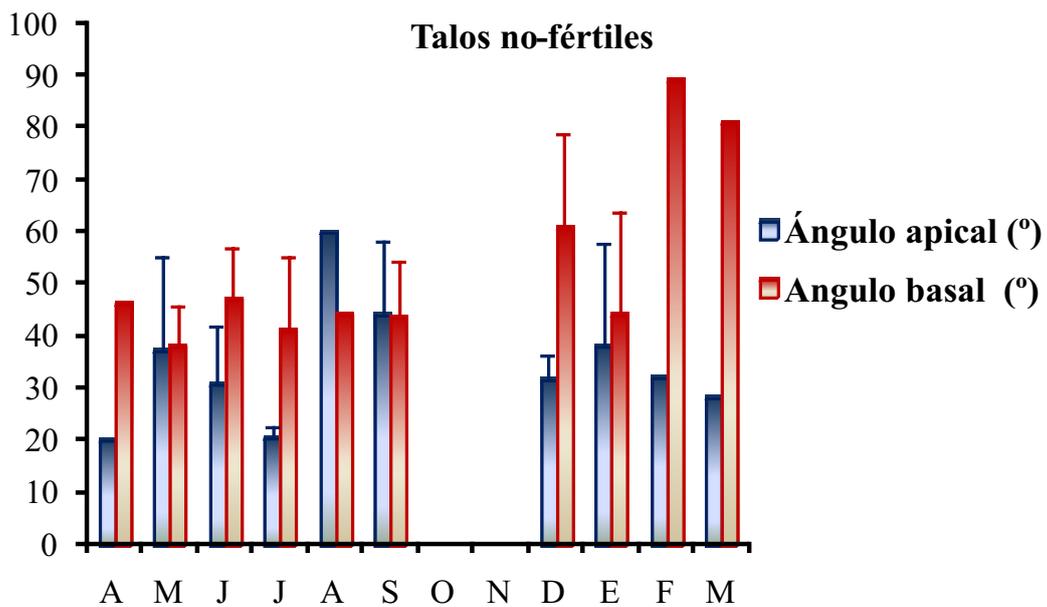


71

Figuras 70 y 71. *Dictyota dichotoma*. Variación anual del ángulo de las ramificaciones en el ápice y la base del talo. **70:** En la totalidad de los talos. **71:** Talos gametofíticos masculinos.

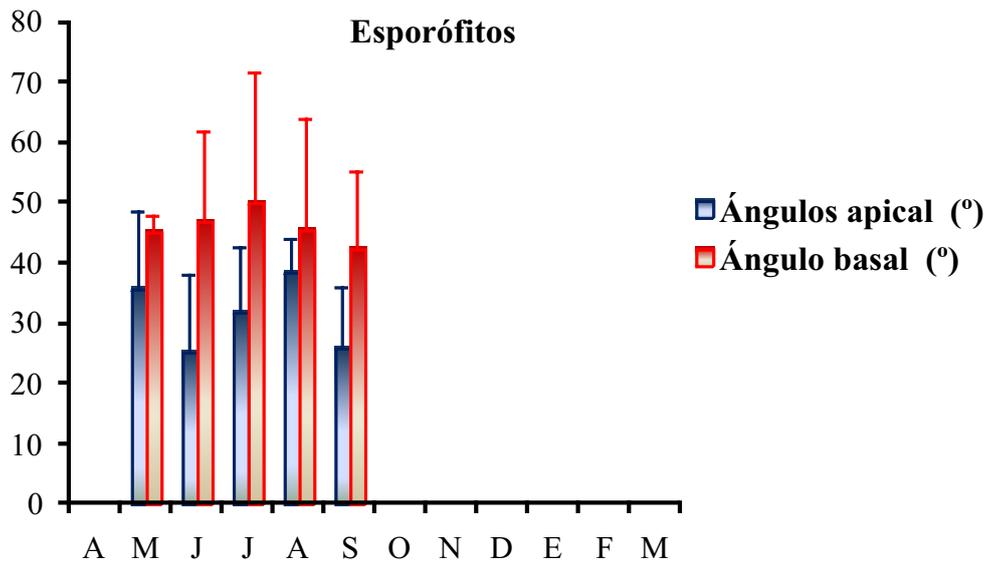


72

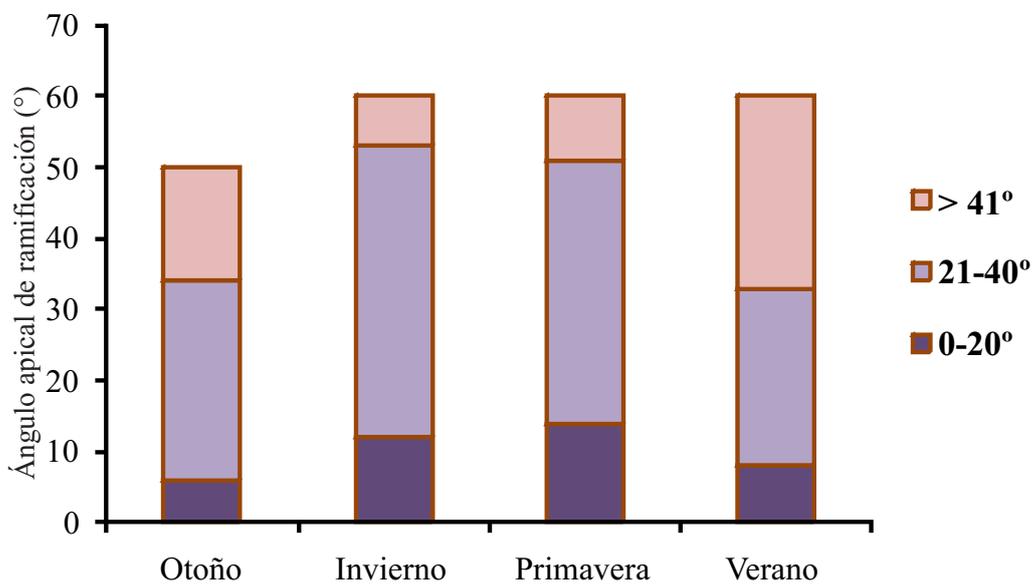


73

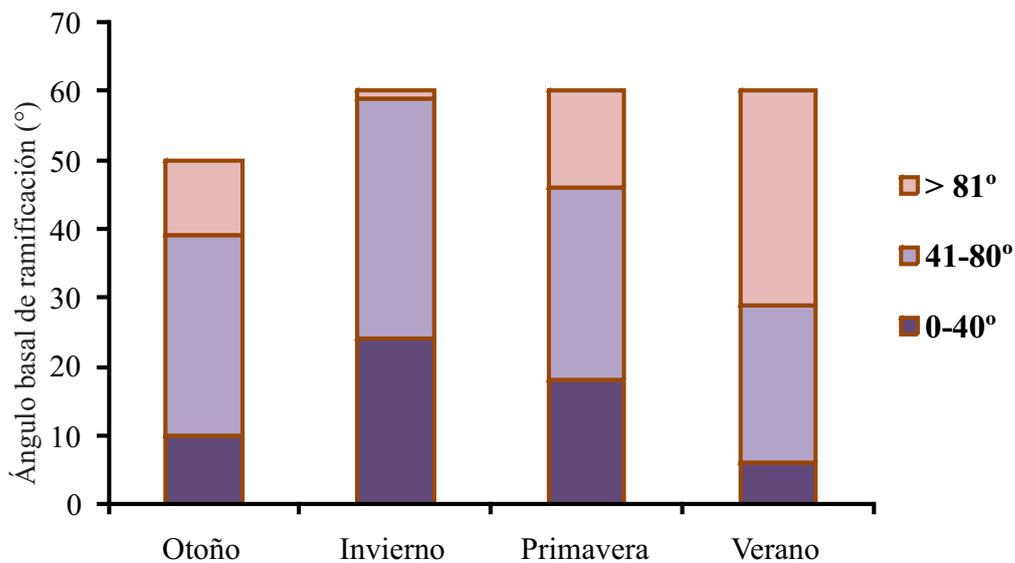
Figuras 72 y 73. *Dictyota dichotoma*. Variación anual del ángulo de las ramificaciones en el ápice y la base del talo. **72:** Gametófitos femeninos. **73:** Talos no-fértiles.



74

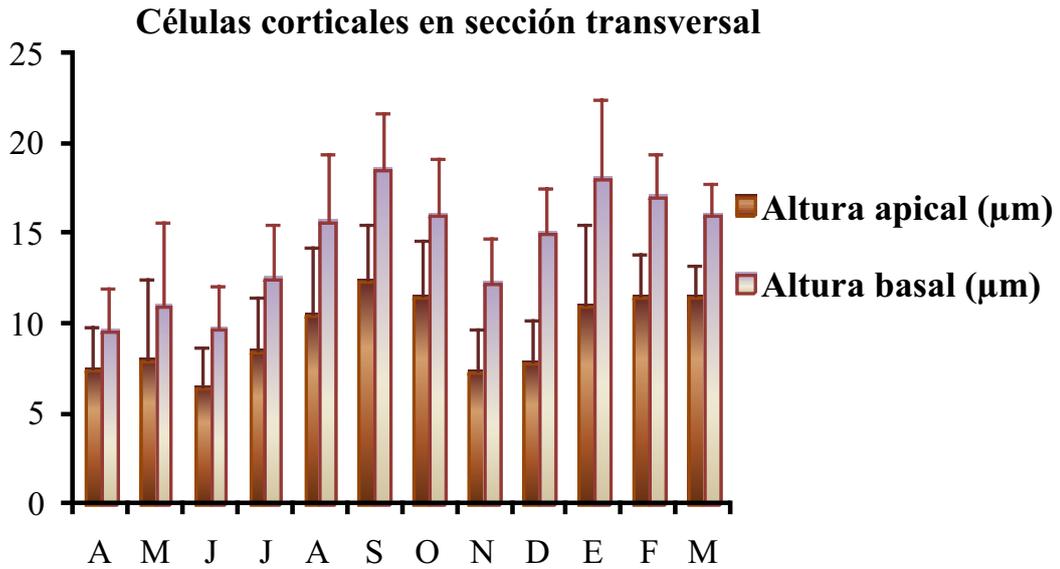


75

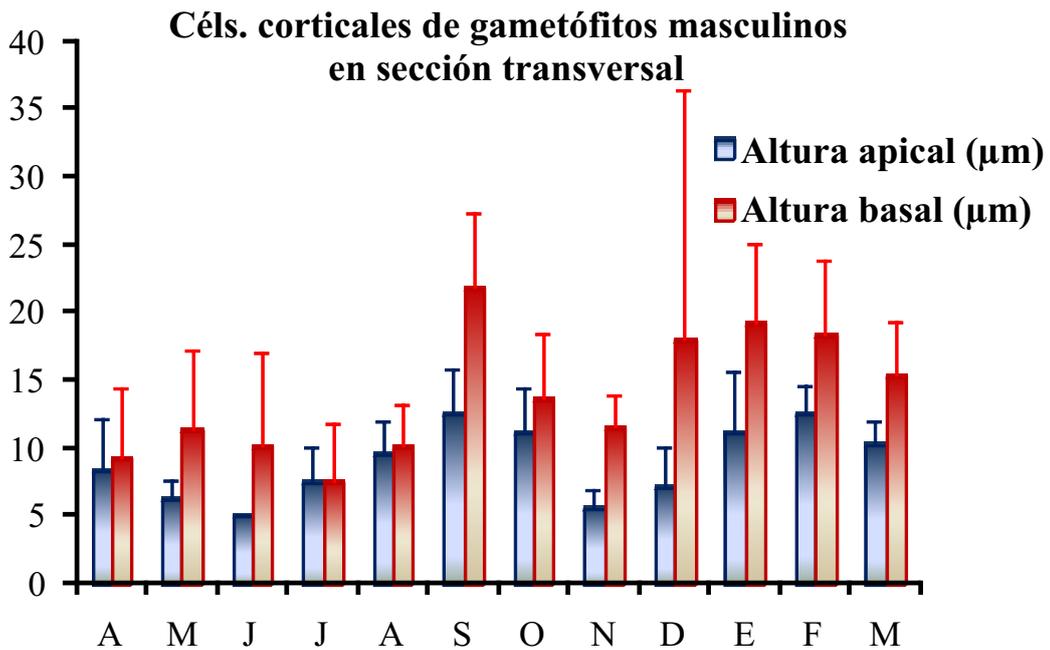


76

Figuras 74 - 76. *Dictyota dichotoma*. Variación anual del ángulo de las ramificaciones apicales y basales de los talos. **74.** Talos esporofíticos. **75:** Variación temporal de las diferentes categorías del ángulo de las ramificaciones apicales de los talos. **76:** Variación temporal de las categorías del ángulo de las ramificaciones basales de los talos.

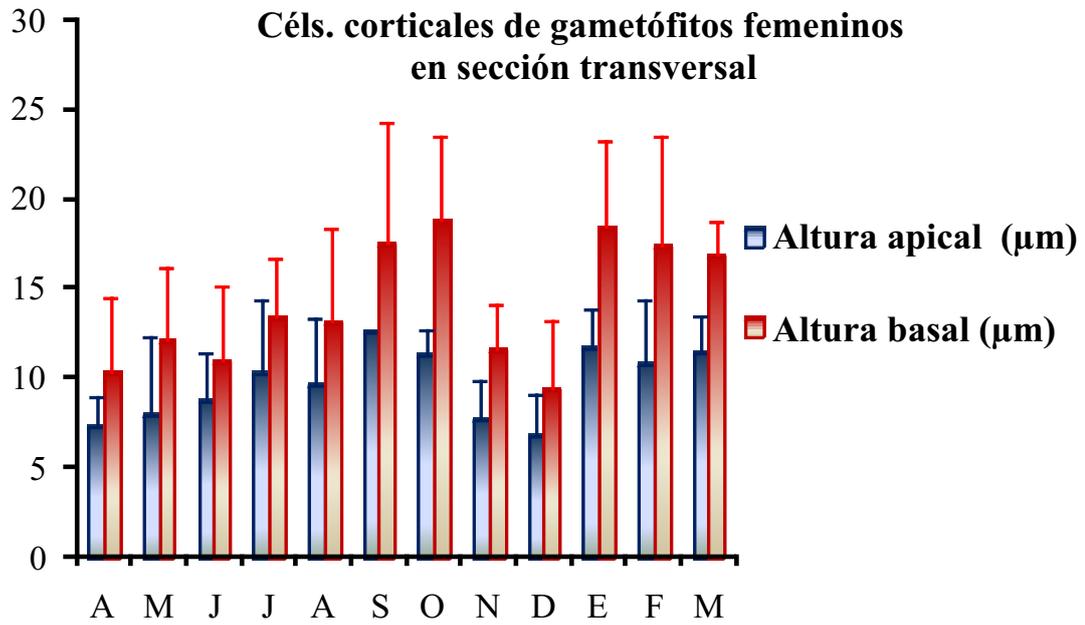


77

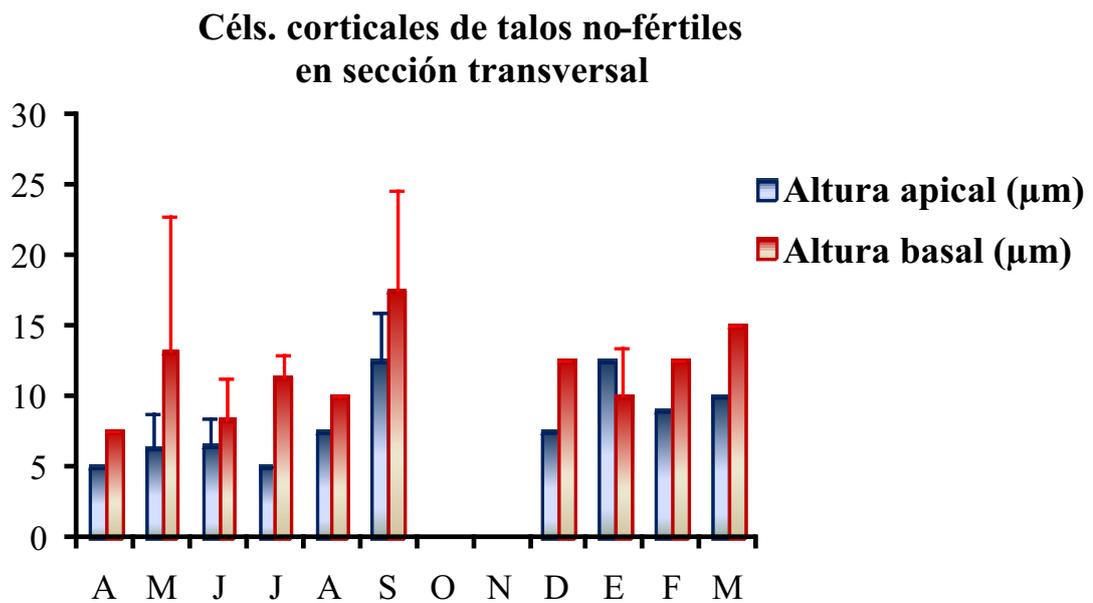


78

Figuras 77 y 78. *Dictyota dichotoma*. Variación anual de la altura de las células corticales de posición apical y basal. **77:** Talos considerando la muestra total (n=230). **78:** Talos gametofíticos masculinos.

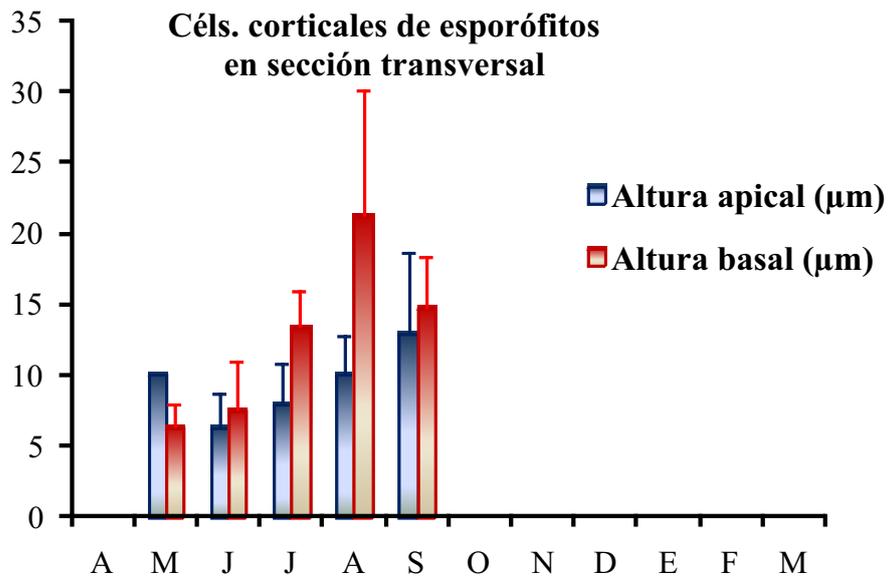


79

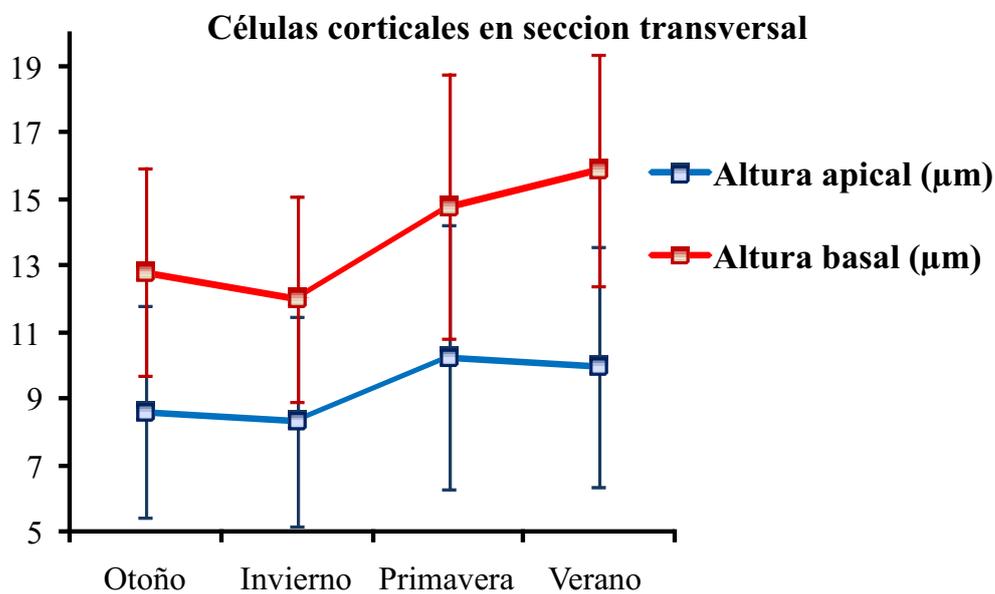


80

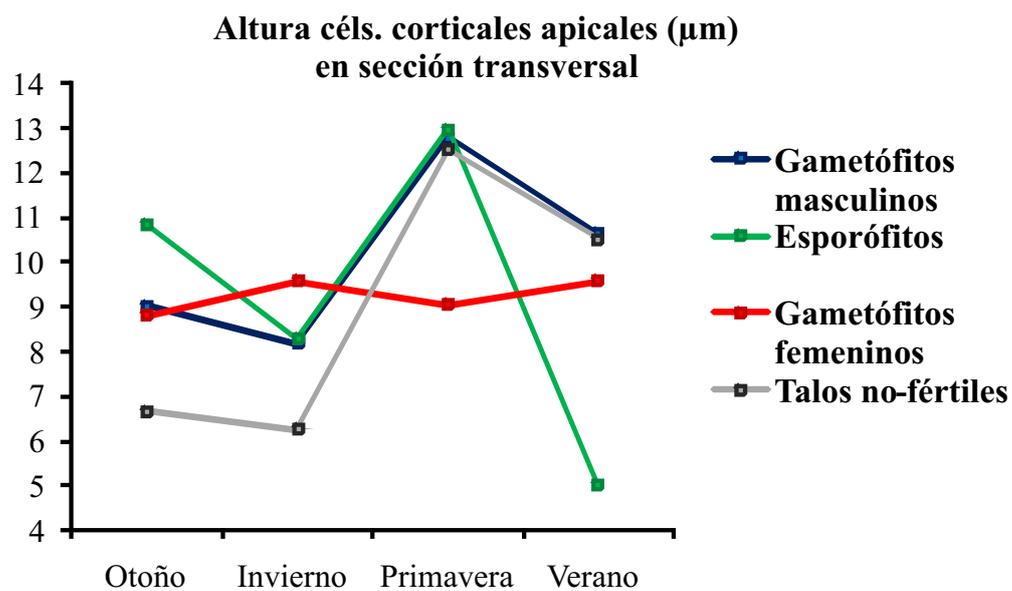
Figuras 79 y 80. *Dictyota dichotoma*. Variación anual de la altura de las células corticales de posición apical y basal. **79:** Talos gametofíticos femeninos. **80:** Talos no-fértiles.



81

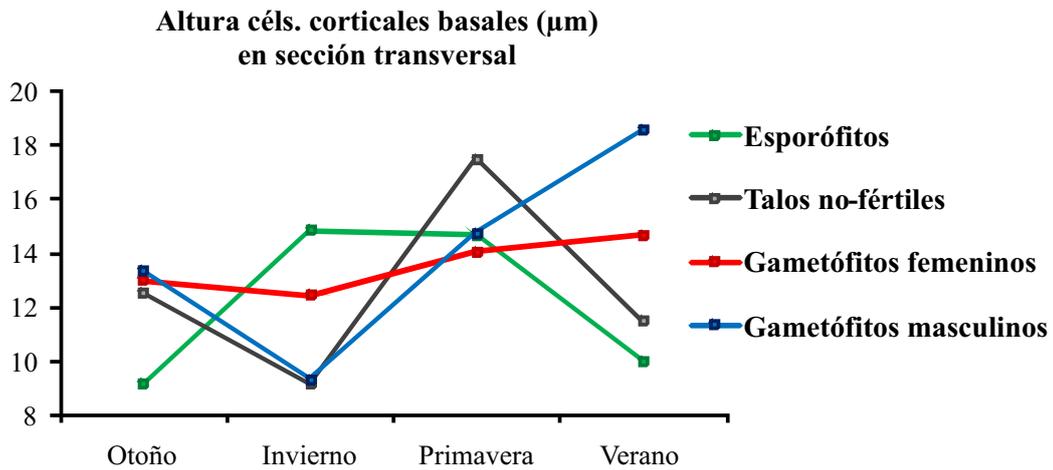


82

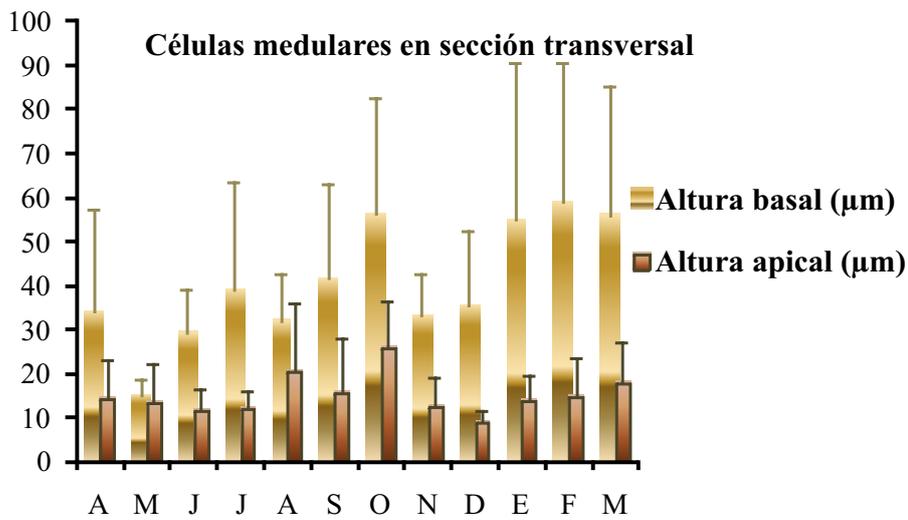


83

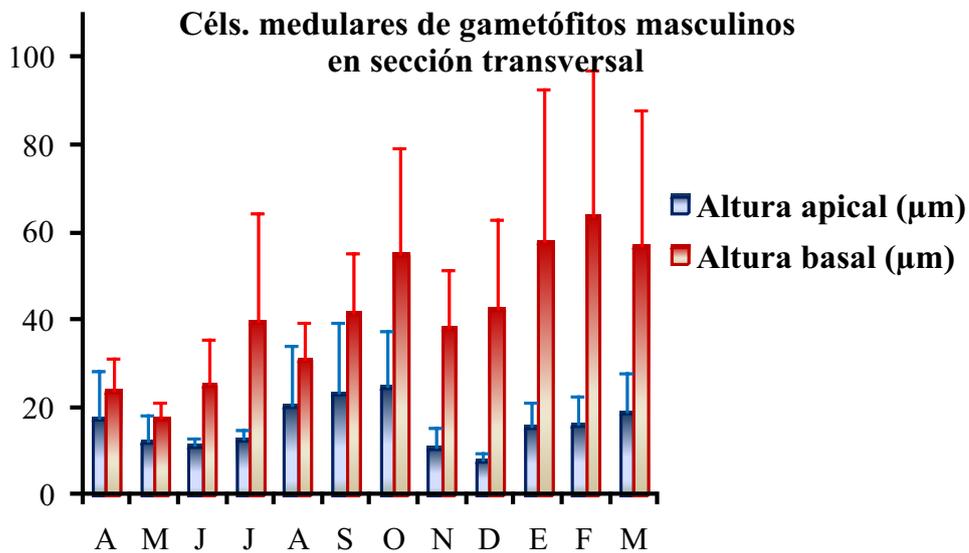
Figuras 81 - 83. *Dictyota dichotoma*. Variación anual de la altura de las células corticales de posición apical y basal en los talos **81**: Talos esporofíticos. **82**: Variación estacional. **83**: Variación estacional en células corticales apicales de los talos reproductivos y no-fértiles.



84

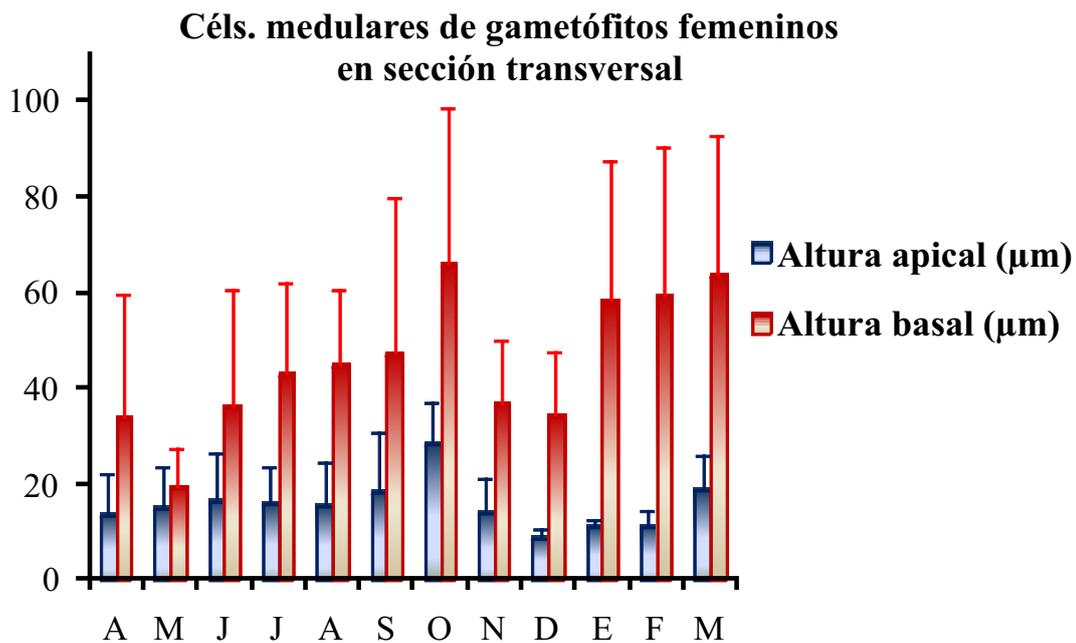


85

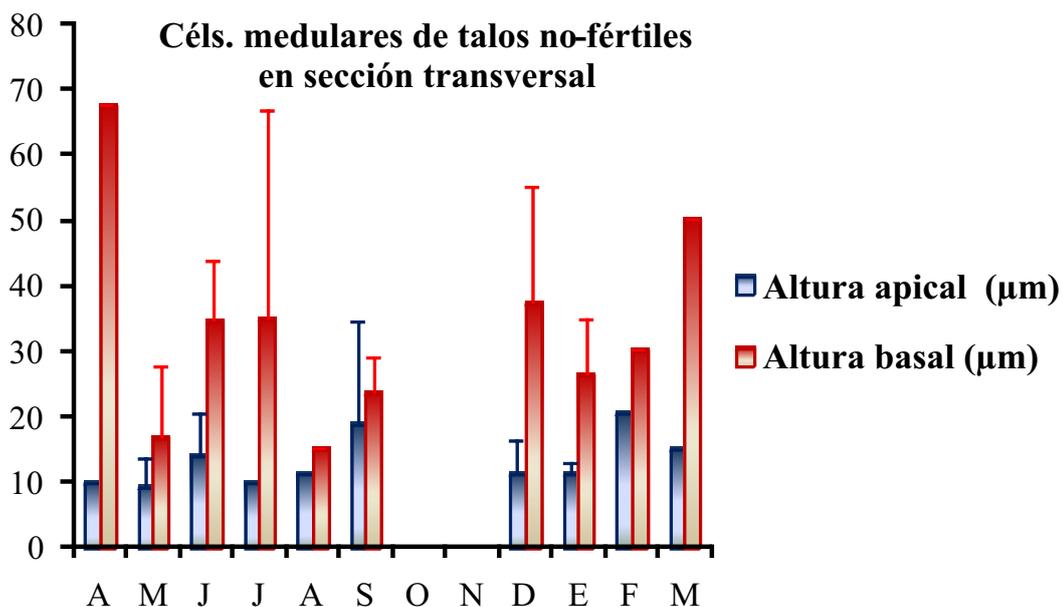


86

Figuras 84 - 86. *Dictyota dichotoma*. Variación anual de la altura de las células corticales y medulares apicales y basales de los talos. **84:** Variación estacional en células corticales basales de los diferentes tipos reproductivos y no-reproductivos. **85- 86.** Variación de la altura de las células medulares de posición apical y basal en los talos. **85:** Totalidad de los talos. **86:** Talos gametofíticos masculinos.

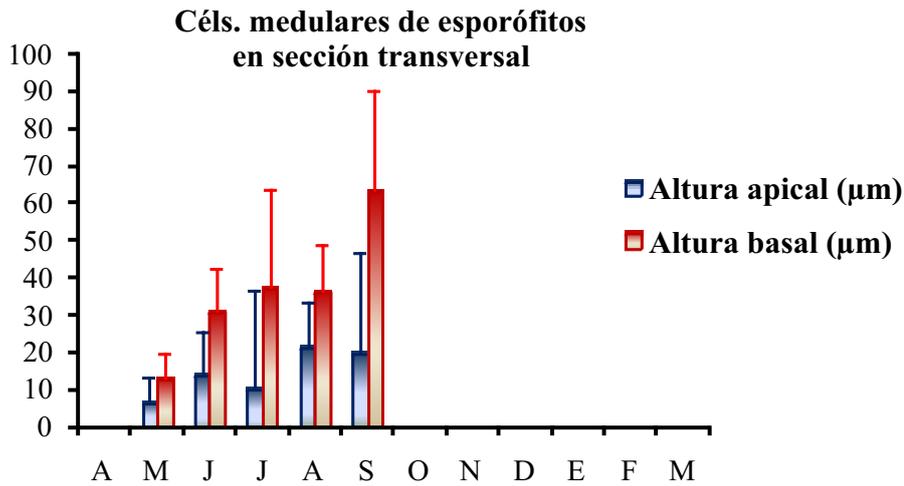


87

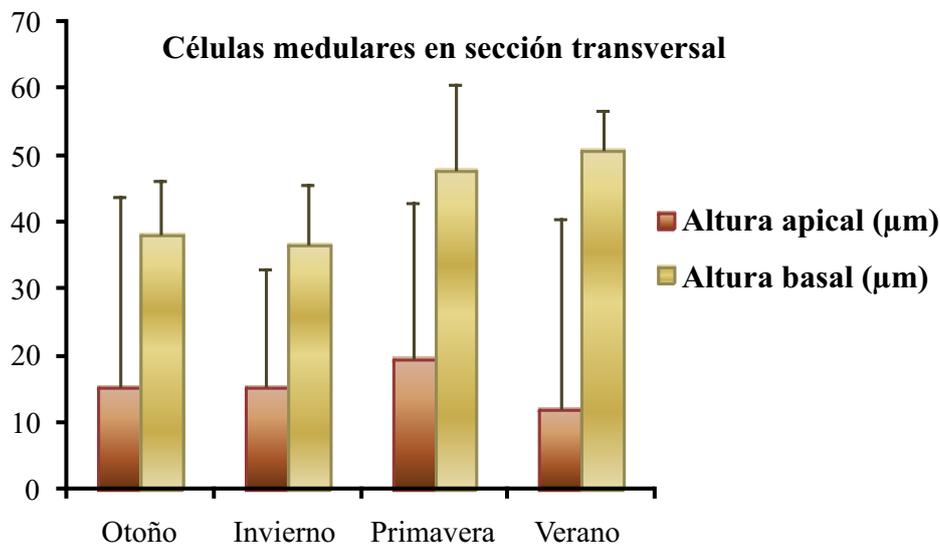


88

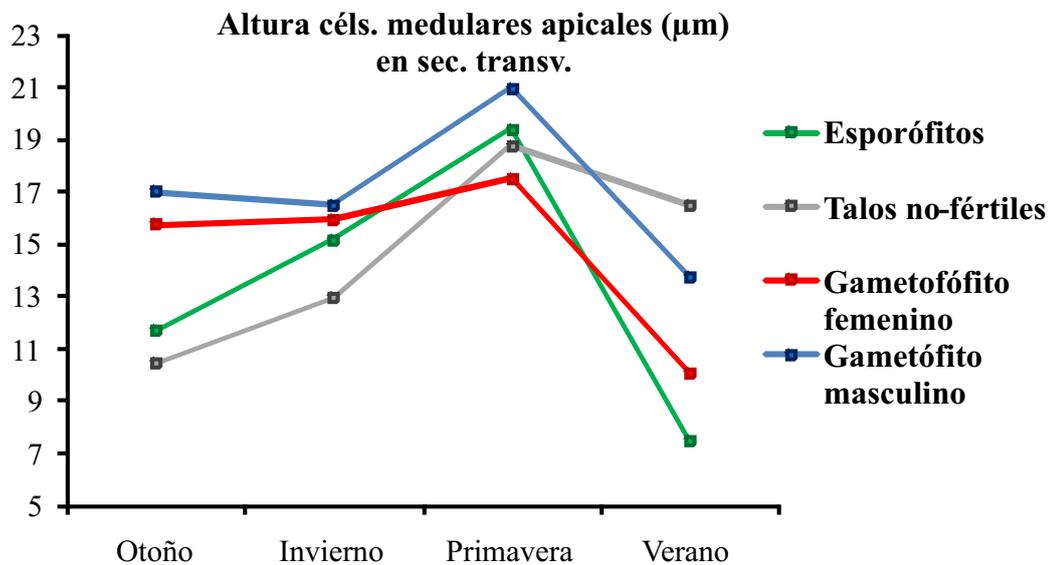
Figuras 87 - 88. *Dictyota dichotoma*. Variación anual de la altura de las células medulares apicales y basales de los talos. **87:** Talos gametofíticos femeninos. **88:** Talos no fértiles.



89



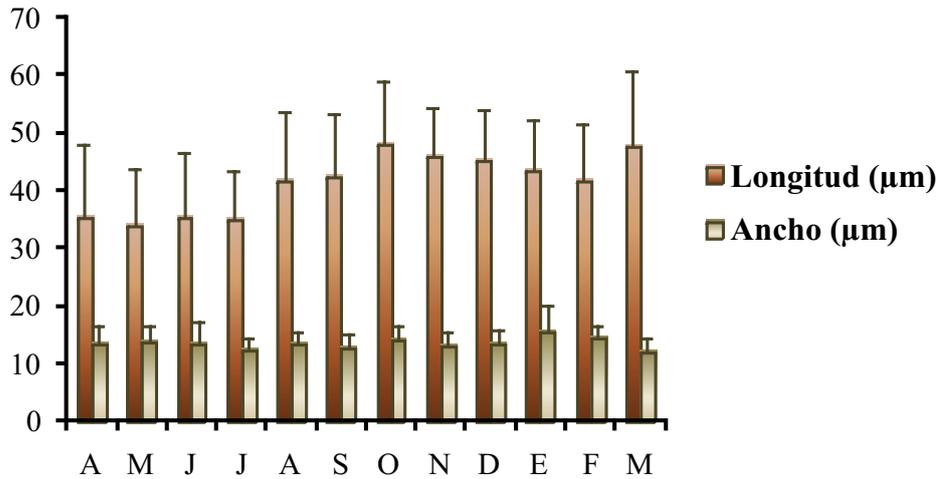
90



91

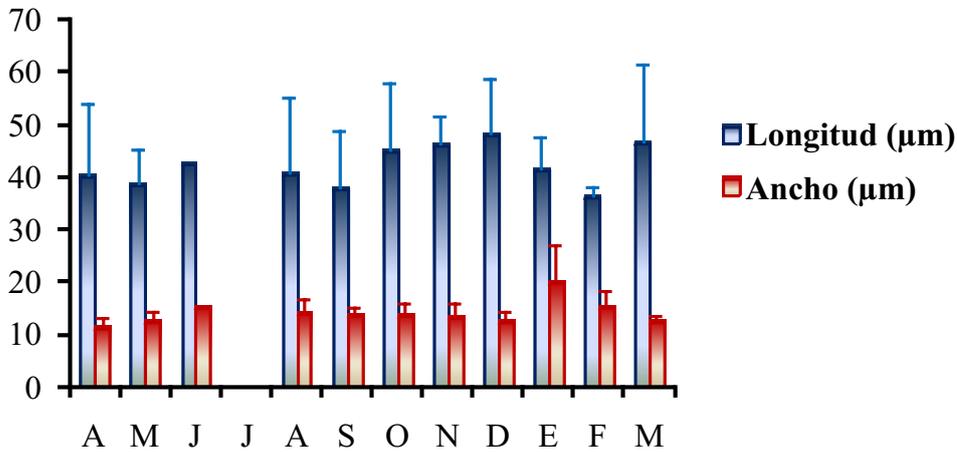
Figuras 89 - 91. *Dictyota dichotoma*. Variación de la altura de las células medulares apicales y basales de los talos. **89:** Variación anual en talos esporofíticos. **90:** Variación estacional en los diferentes tipos de talos reproductivos y no-fértiles. **91.** Variación estacional considerando las diferentes poblaciones de talos reproductivos y no-reproductivos.

Céls. corticales apicales en vista superficial



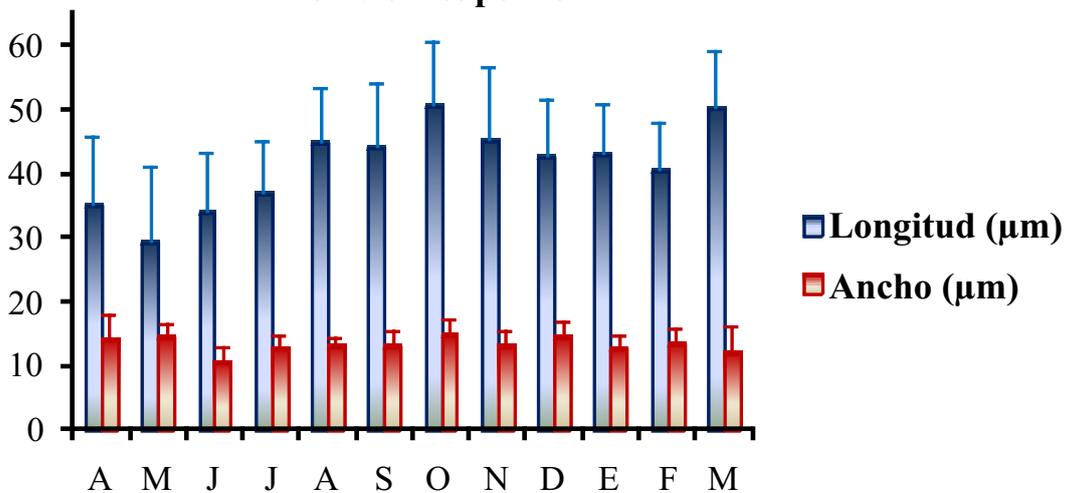
92

Céls. corticales apicales de gametófitos masculinos en vista superficial



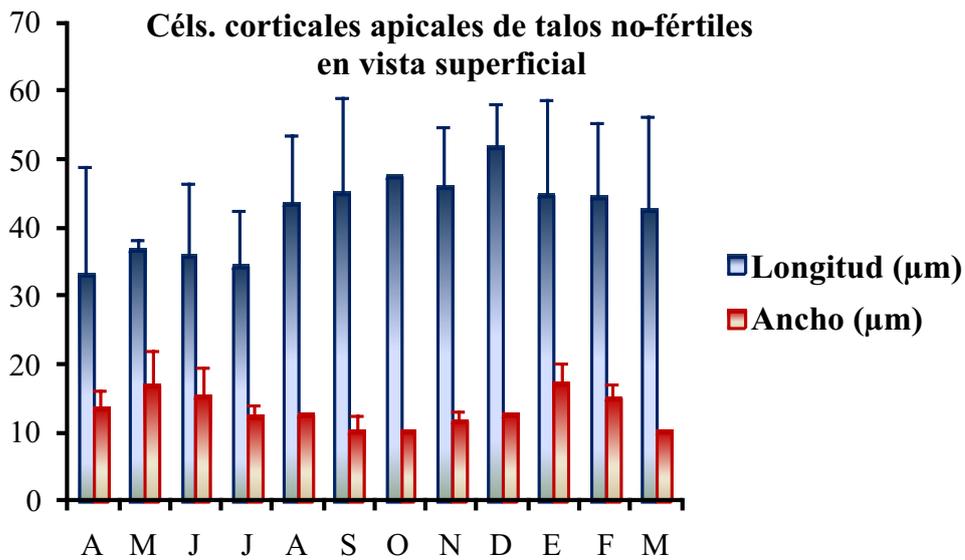
93

Céls. corticales apicales de gametófitos femeninos en vista superficial

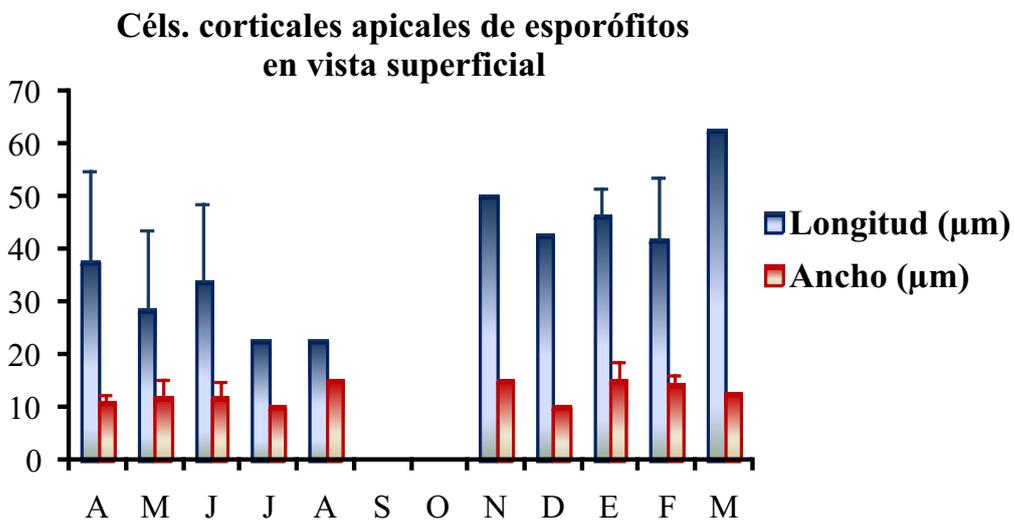


94

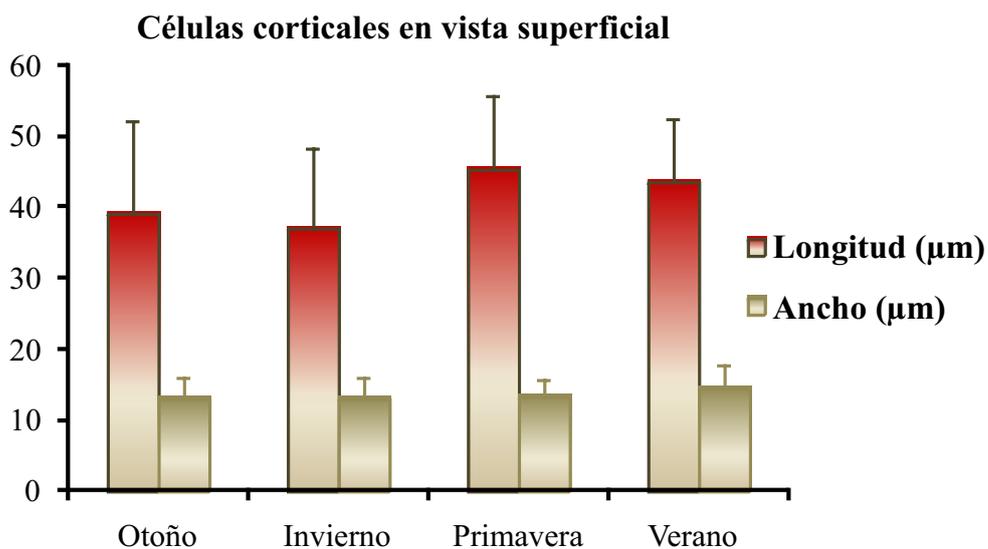
Figuras 92 - 94. *Dictyota dichotoma*. Variación anual de las variables longitud y ancho de las células corticales apicales en vista superficial. **92:** Totalidad de talos del muestreo. **93:** Talos gametofíticos masculinos. **94.** Talos gametofíticos femeninos.



95



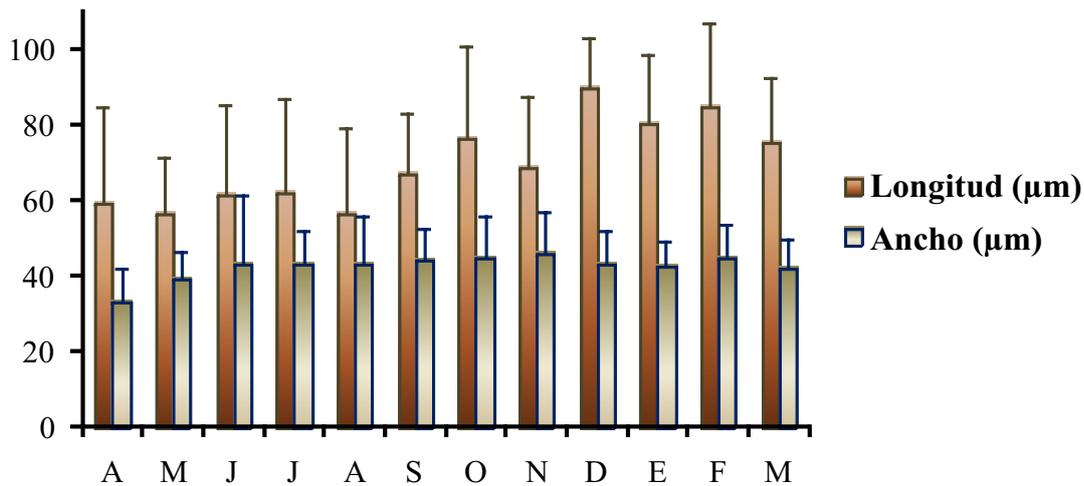
96



97

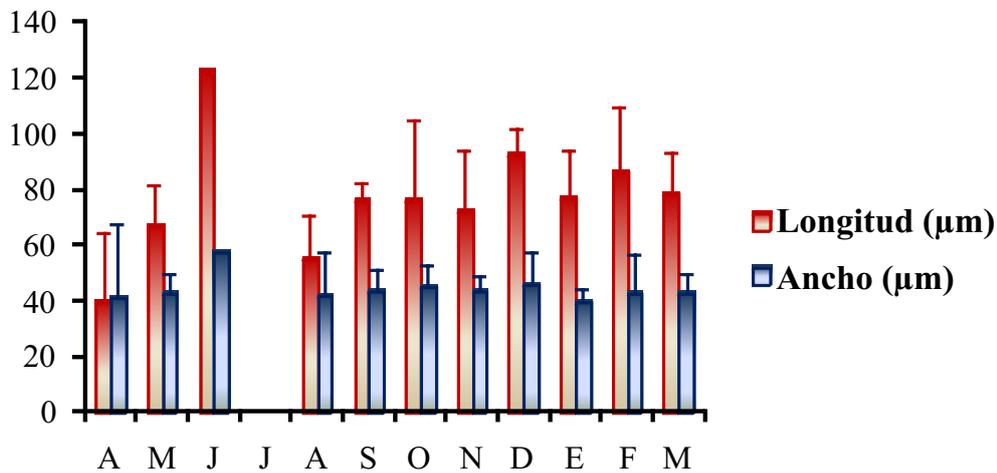
Figuras 95 - 97. *Dictyota dichotoma*. Variación anual de la longitud y del ancho de células corticales apicales. **95:** Talos no-fértiles. **96:** Talos esporofíticos. **97:** Variación estacional en la totalidad de los talos muestreados.

Células medulares apicales en vista superficial



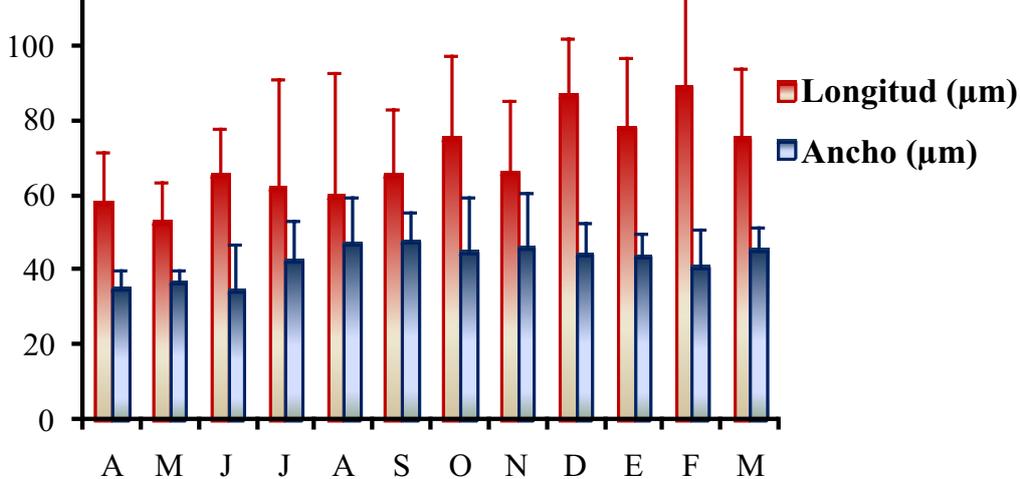
98

Céls. medulares apicales gametófitos masculinos en vista superficial



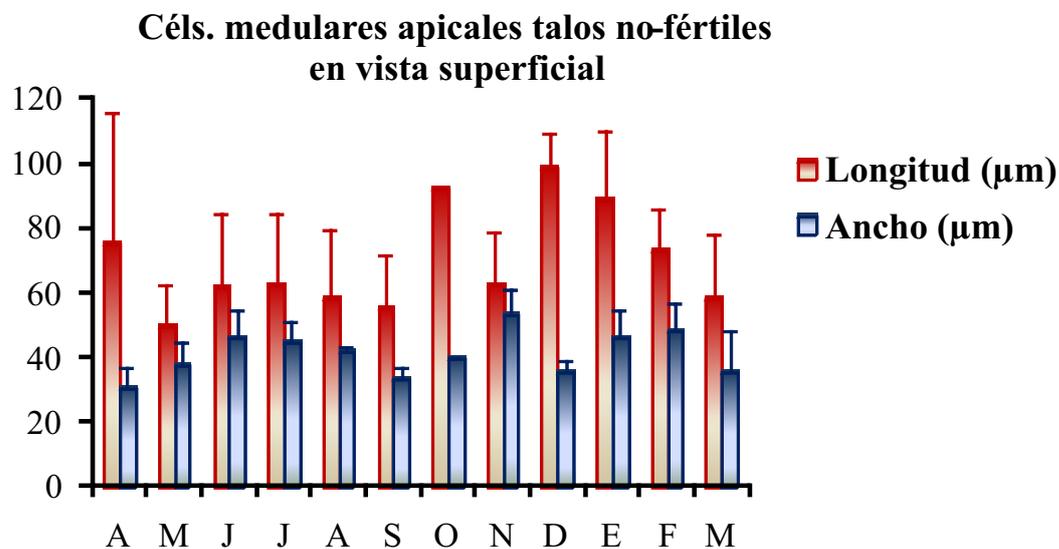
99

Céls. medulares apicales gametófitos femeninos en vista superficial

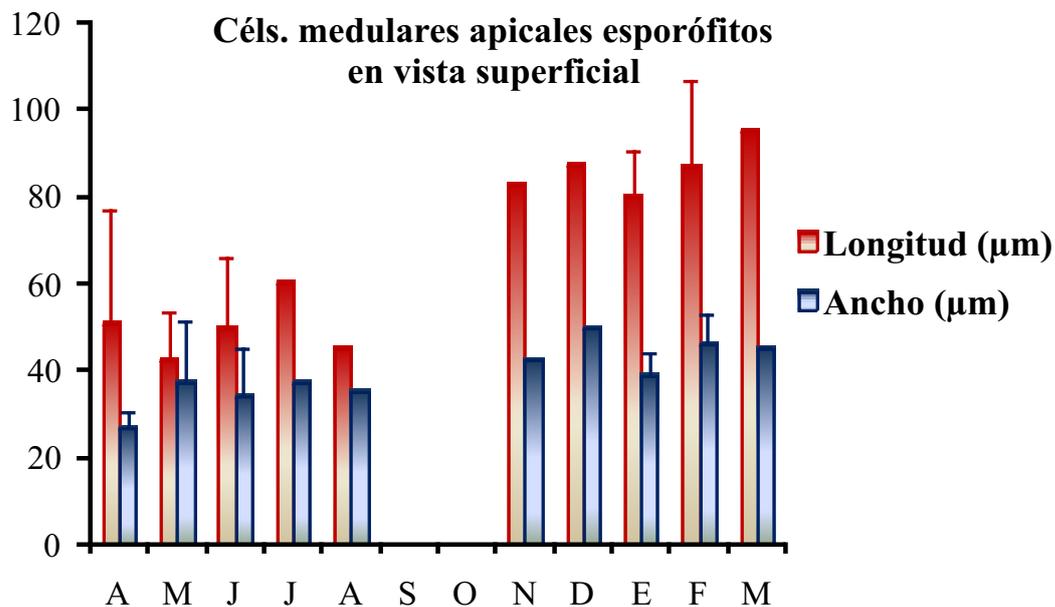


100

Figuras 98 - 100. *Dictyota dichotoma*. Variación anual del ancho y de la longitud de las células medulares apicales **98:** Talos de la totalidad de la muestra. **99:** Gametófitos masculinos. **101.** Gametófitos femeninos.

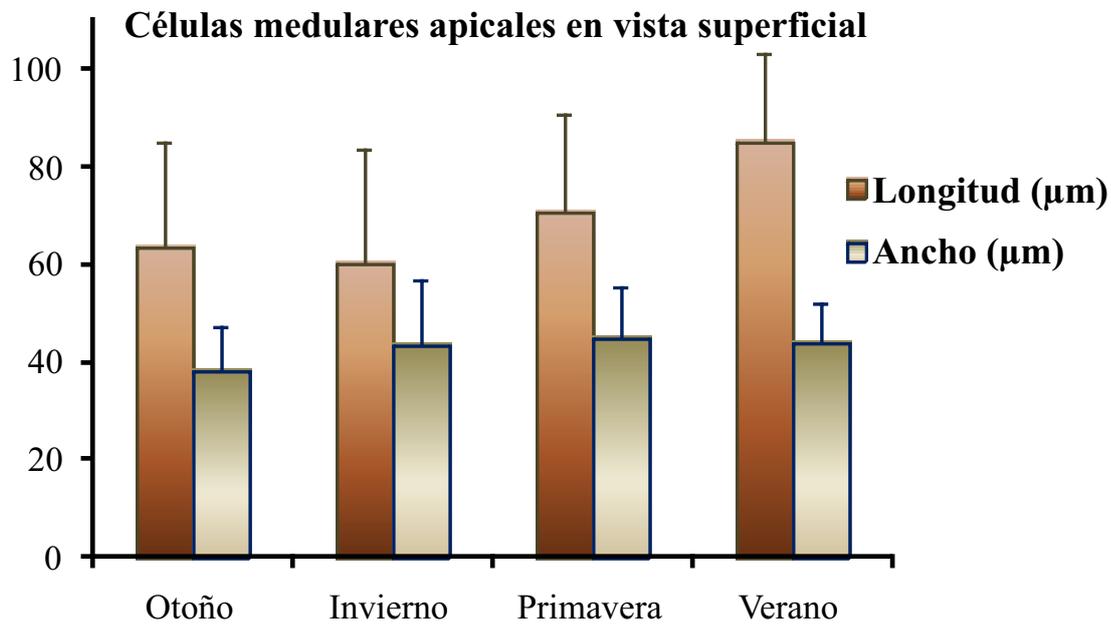


101

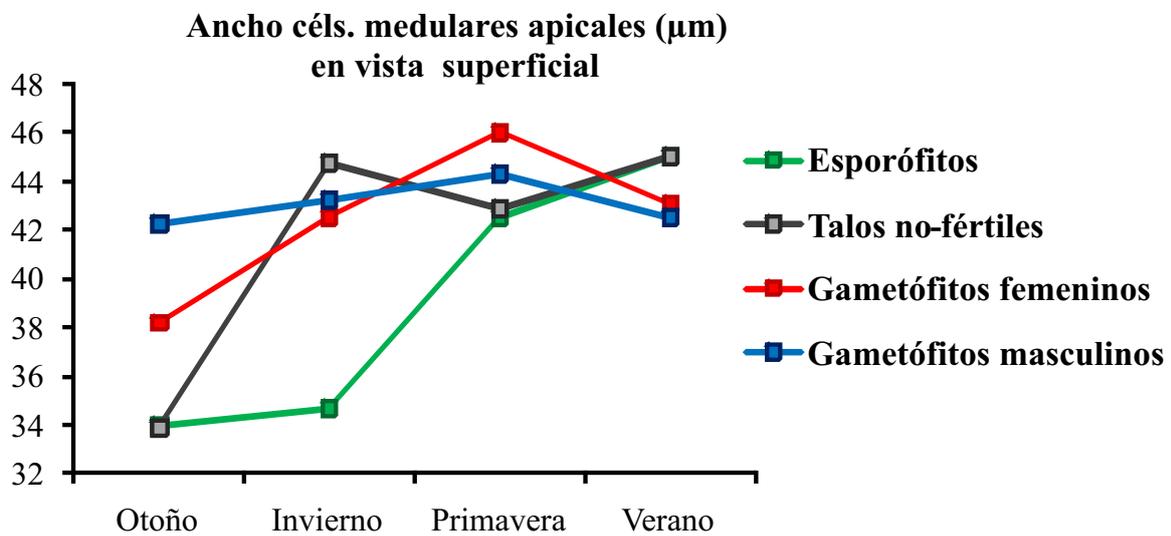


102

Figuras 101 - 102. *Dictyota dichotoma*. Variación anual de la longitud y el ancho de las células medulares apicales. **101:** Variación anual en talos no-fértiles. **102:** Variación anual en talos esporofíticos.



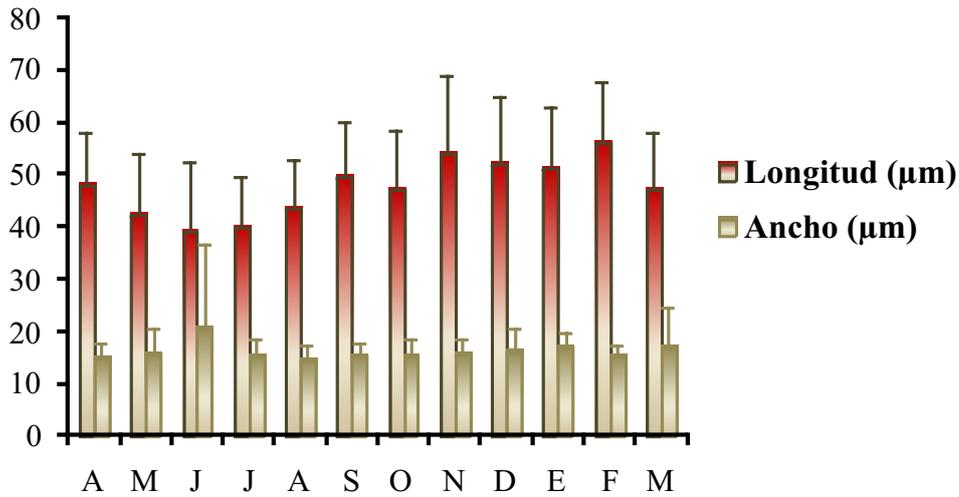
103



104

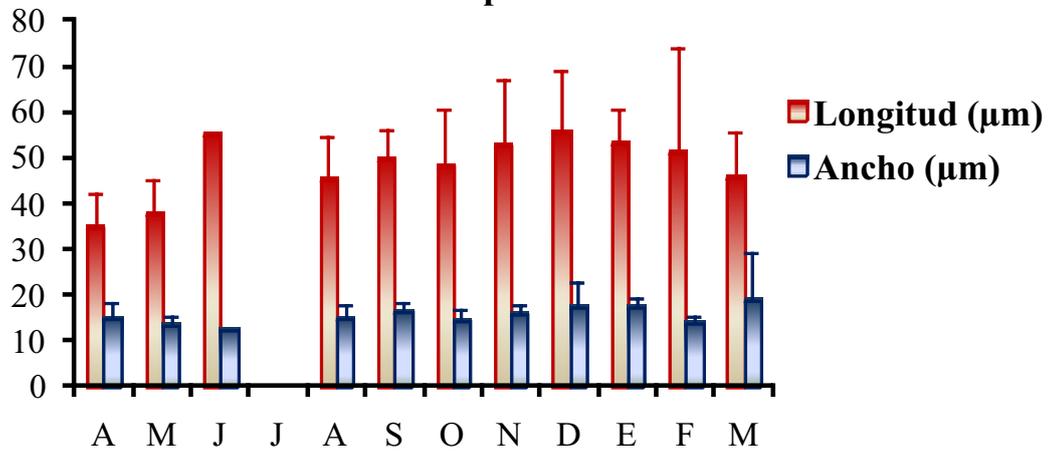
Figuras 103 - 104. *Dictyota dichotoma*. Variación anual de la longitud y el ancho de las células medulares apicales. **103:** Variación estacional considerando la muestra total. **104:** Variación estacional del ancho en los diferentes tipos de talos.

Células corticales basales en vista superficial



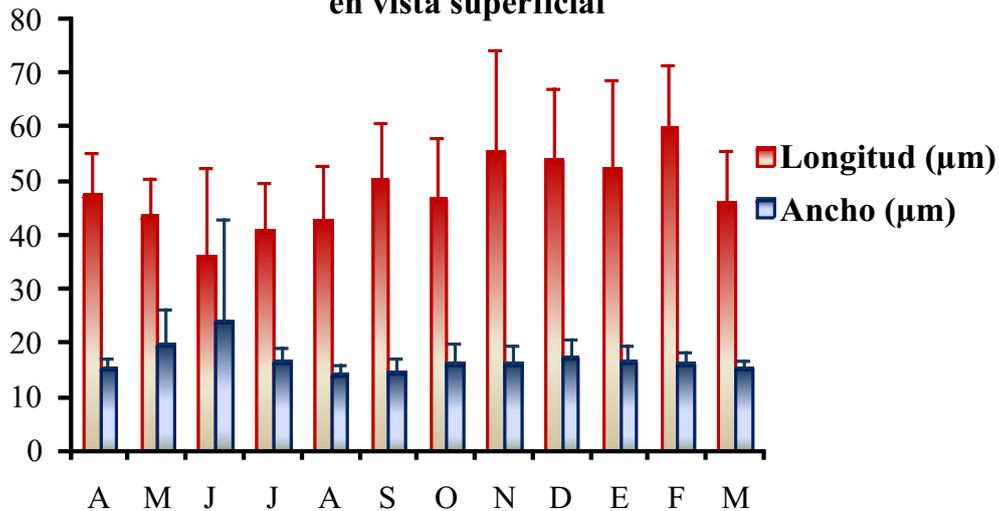
105

Células corticales basales gametófitos masculinos en vista superficial



106

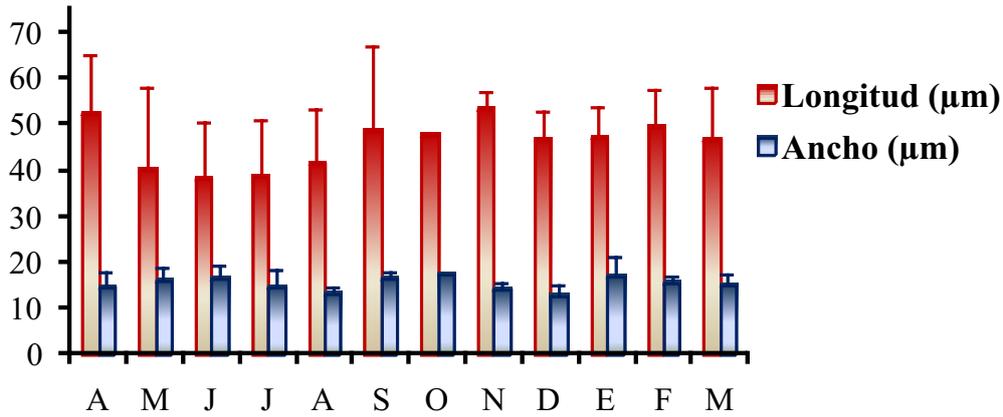
Células corticales basales gametófitos femeninos en vista superficial



107

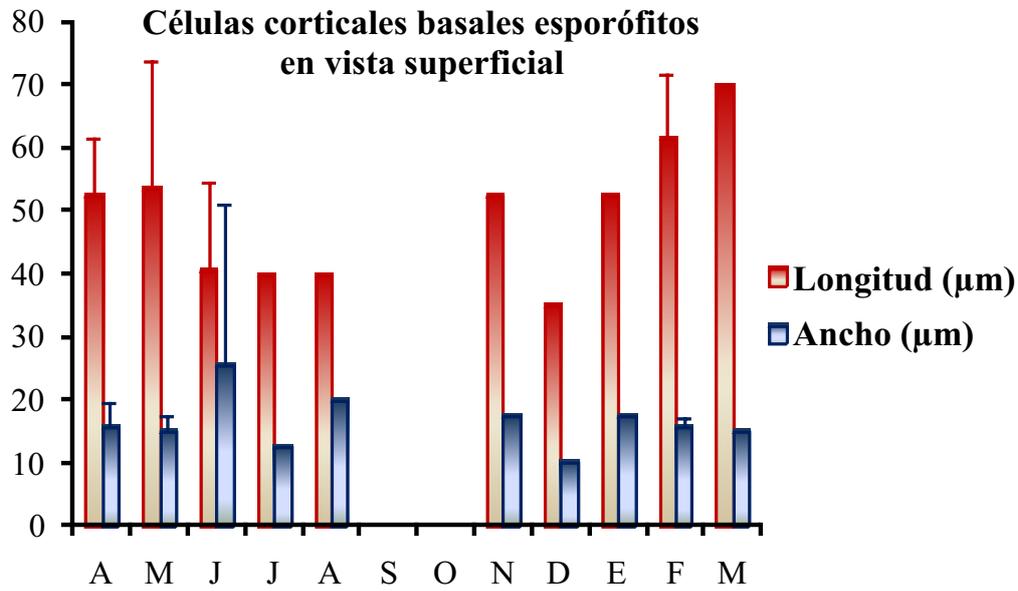
Figuras 105 - 107. *Dictyota dichotoma*. Variación anual de la longitud y del ancho de las células corticales basales de los talos, en vista superficial. **105.** Totalidad de talos muestreados **106:** Talos gametofíticos masculinos. **107:** Talos gametofíticos femeninos.

**Células corticales basales talos no-fértiles
en vista superficial**



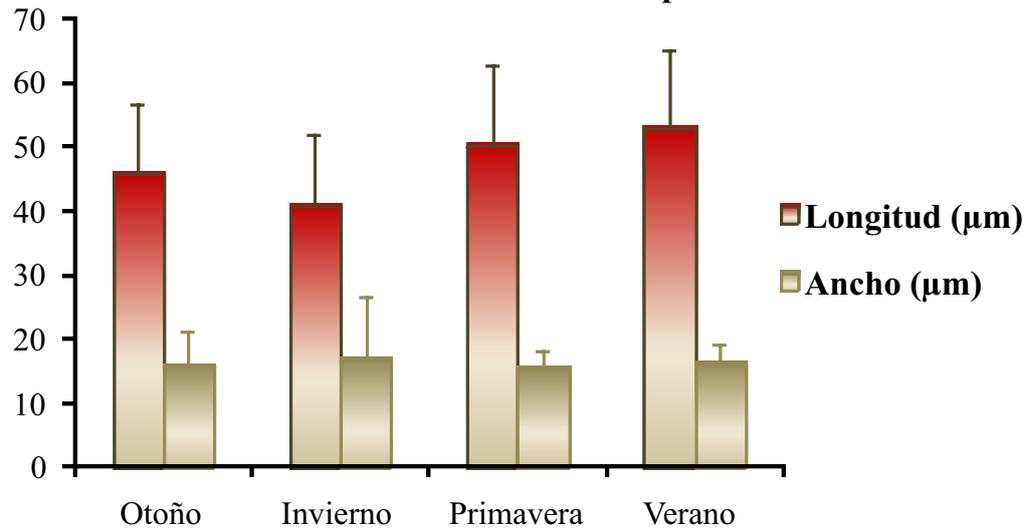
108

**Células corticales basales esporófitos
en vista superficial**



109

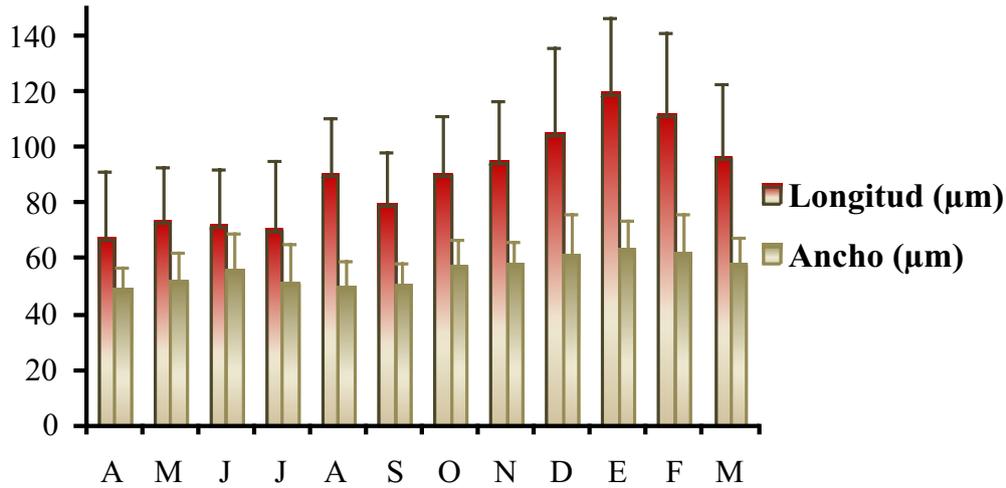
Células corticales basales en vista superficial



110

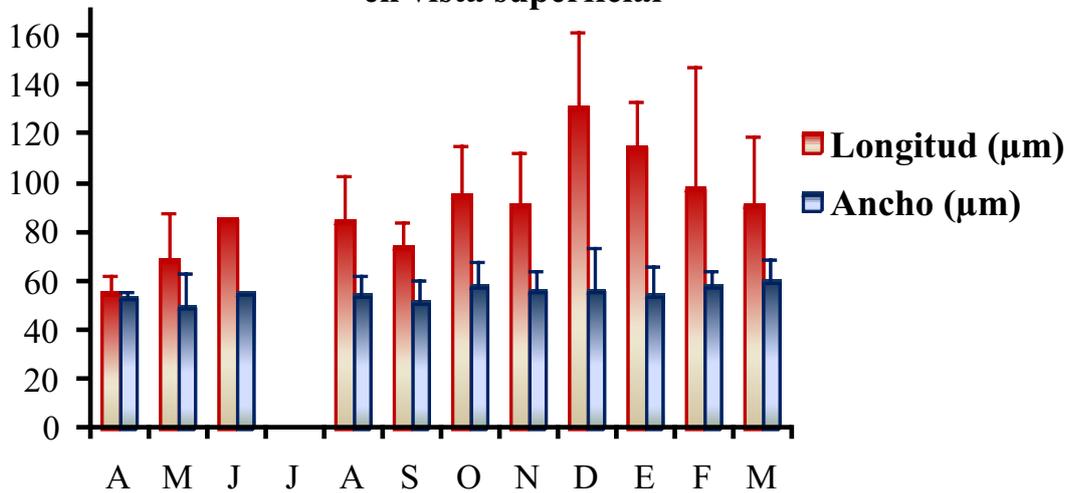
Figuras 108 - 109. *Dictyota dichotoma*. Variación anual de la longitud y del ancho de las células corticales basales de los talos, en vista superficial. **108.** Talos no-fértiles. **109.** Talos esporófitos. **110:** Células corticales. Variación estacional en la totalidad de talos muestreados.

Células medulares basales en vista superficial



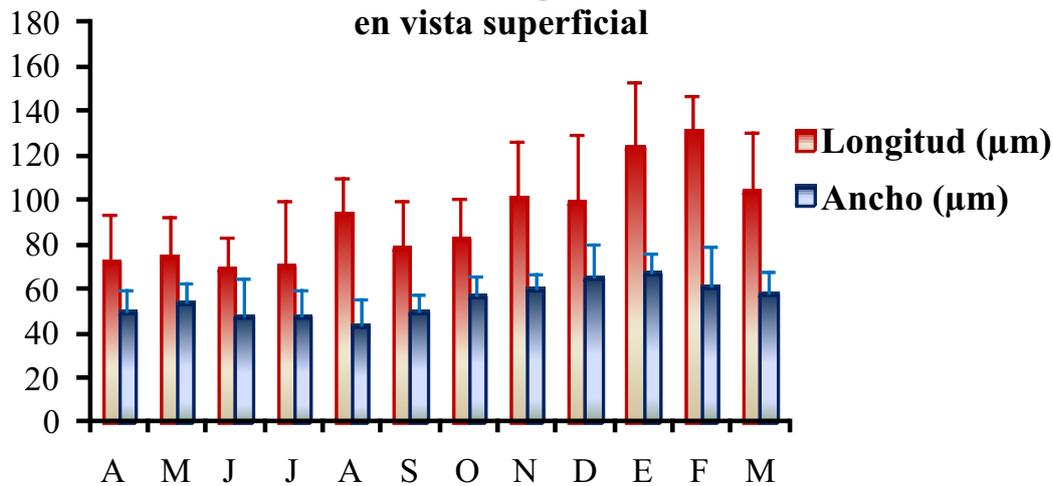
111

Células medulares basales gametófitos masculinos en vista superficial



112

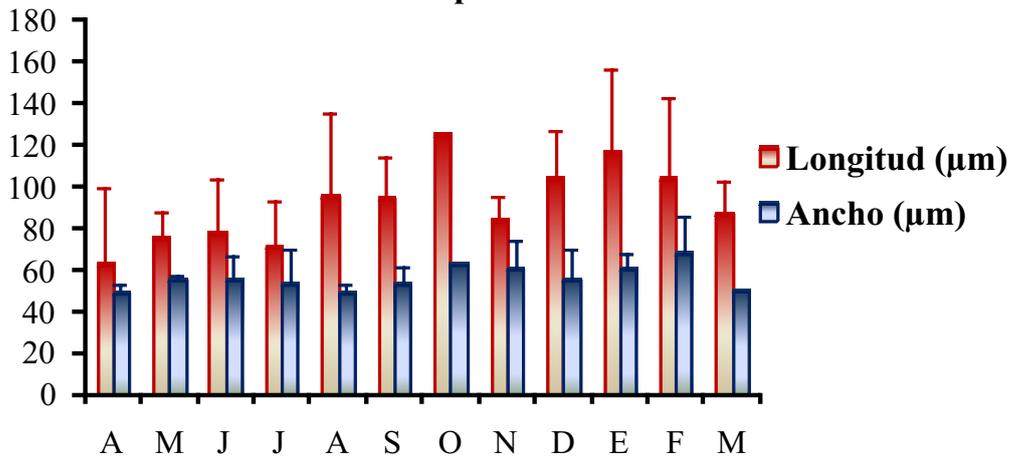
Células medulares basales gametófitos femeninos en vista superficial



113

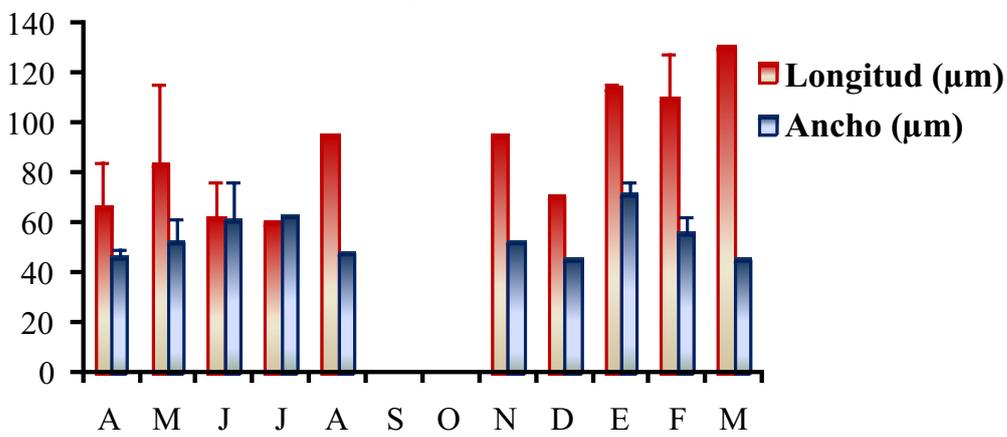
Figuras 111 - 113. *Dictyota dichotoma*. Variación de la longitud y del ancho de las células medulares basales de los talos. **111:** Variación anual considerando la muestra en su totalidad. **112:** Talos gametofíticos masculinos. **113:** Población de los gametófitos femeninos.

Células medulares basales talos no-fértiles en vista superficial



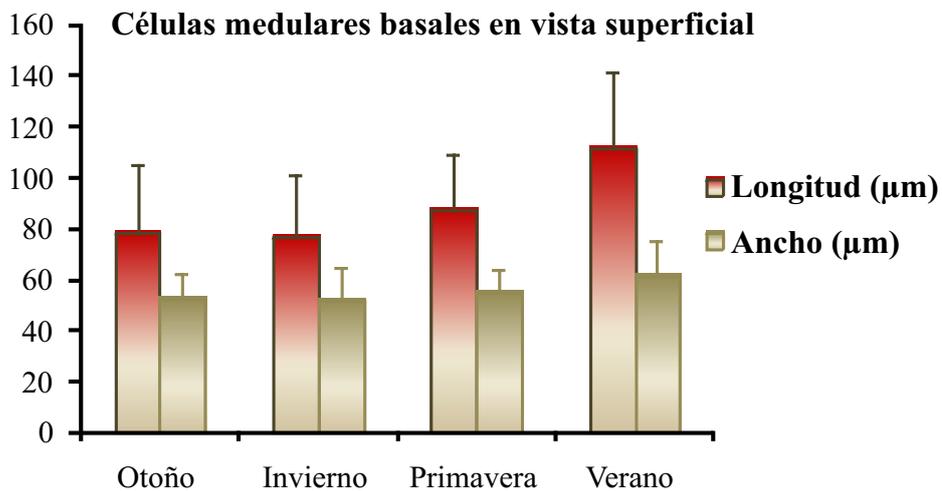
114

Células medulares basales esporófitos en vista superficial



115

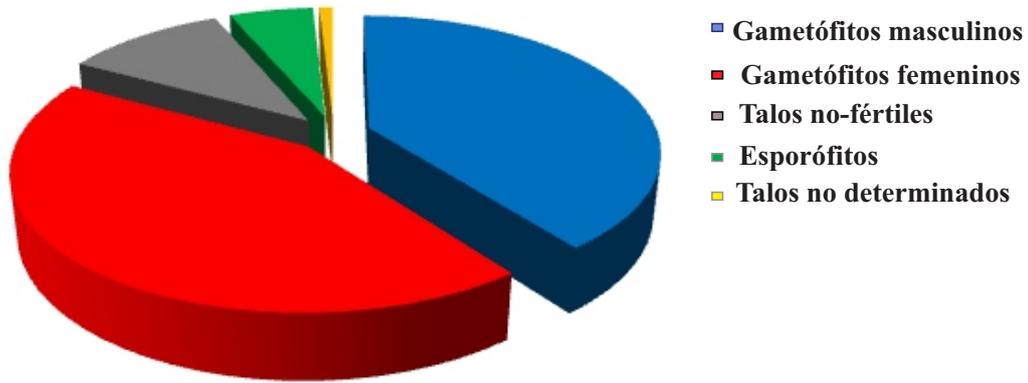
Células medulares basales en vista superficial



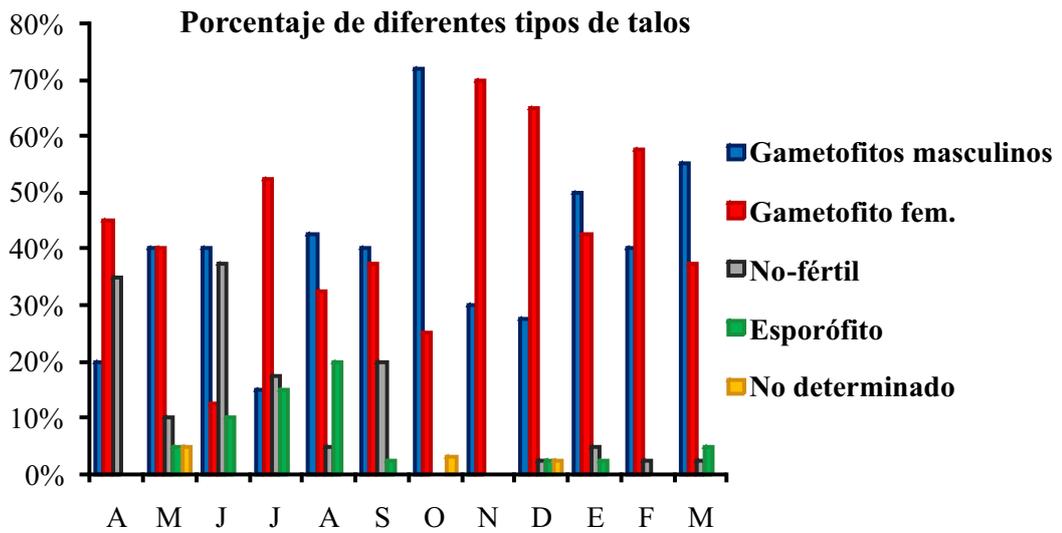
116

Figuras 114 - 116. *Dictyota dichotoma*. Variación de la longitud y del ancho de las células medulares basales de los talos. **114:** Variación anual en talos no-fértiles. **115:** Variación anual en talos esporófitos. **116.** Variación estacional en la totalidad de los talos.

Porcentaje de representación de los diferentes talos

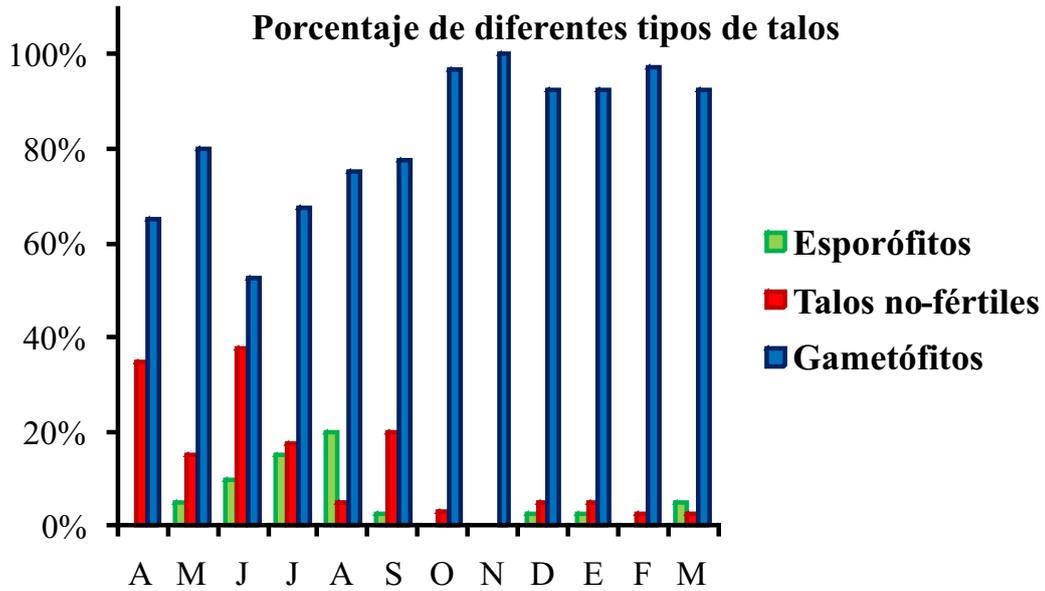


117

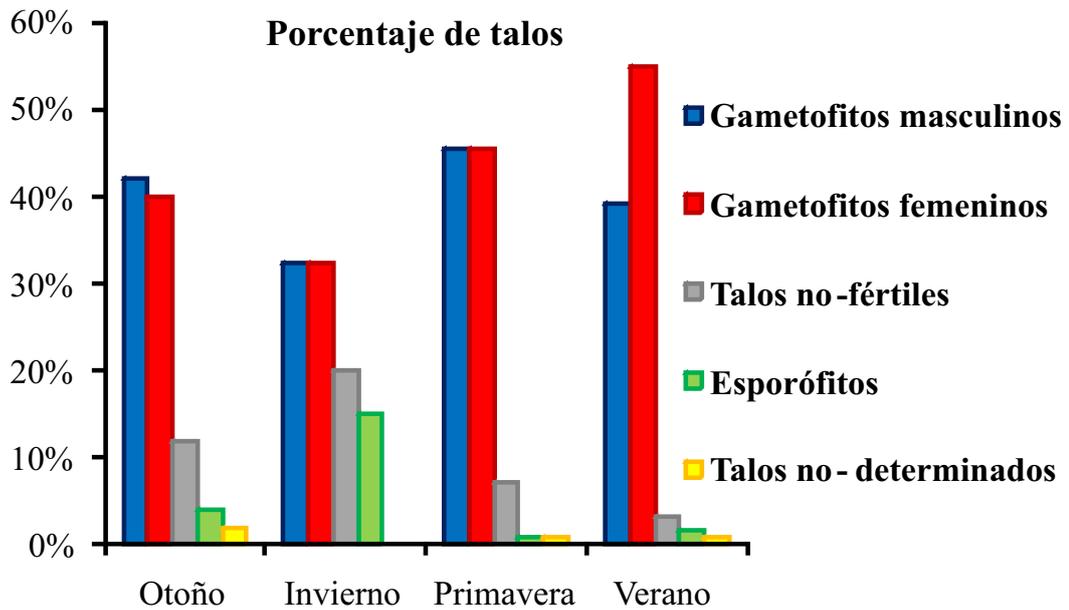


118

Figuras 117 - 118. *Dictyota dichotoma*. Porcentaje de presencia de cada tipo de talos (n=452). **117:** Talos reproductivos, no-fértiles y no-determinados. **118:** Variación anual de los porcentajes de esporofíticos y gametofíticos femeninos y masculinos, no-fértiles y no-determinados.

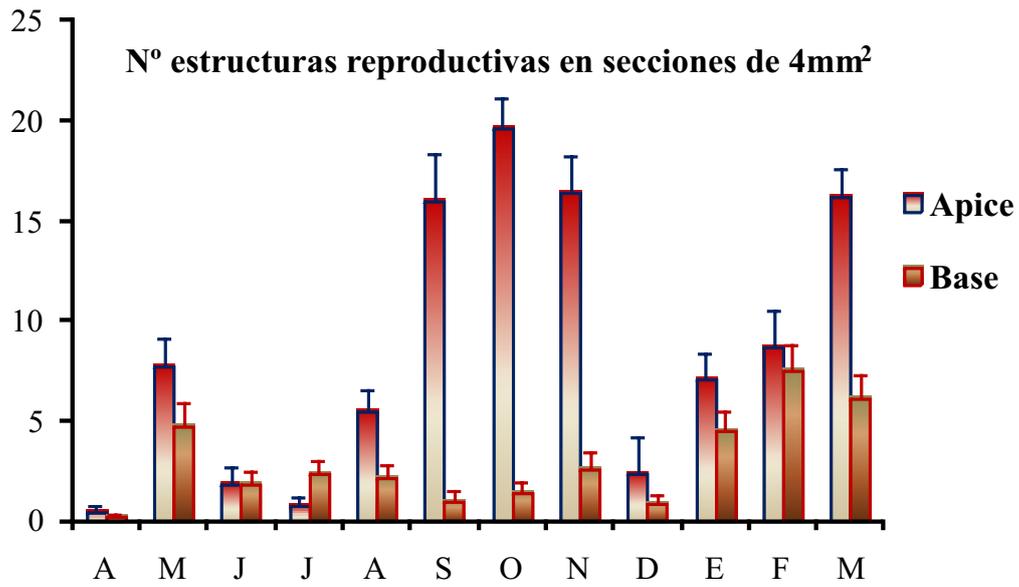


119

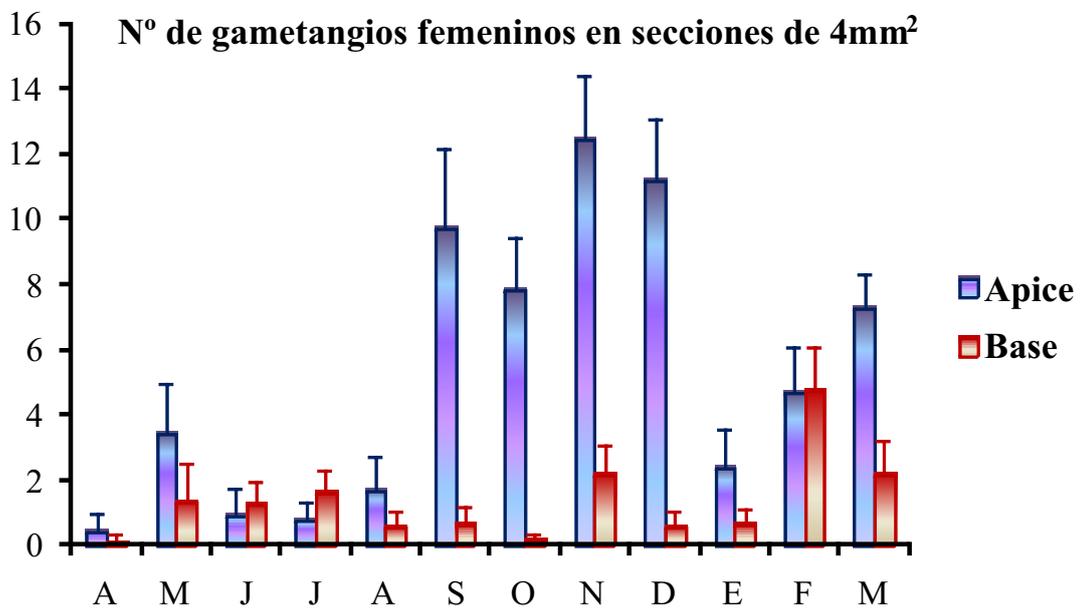


120

Figuras 119 - 120. *Dictyota dichotoma*. Porcentaje de presencia de cada tipo de talos (n=452). **119:** Variación anual de los porcentajes de talos esporofíticos y no-fértiles (incluyendo los no-determinados). **120:** Variación estacional de los porcentajes de los tipos de talos reproductivos y no-reproductivos.



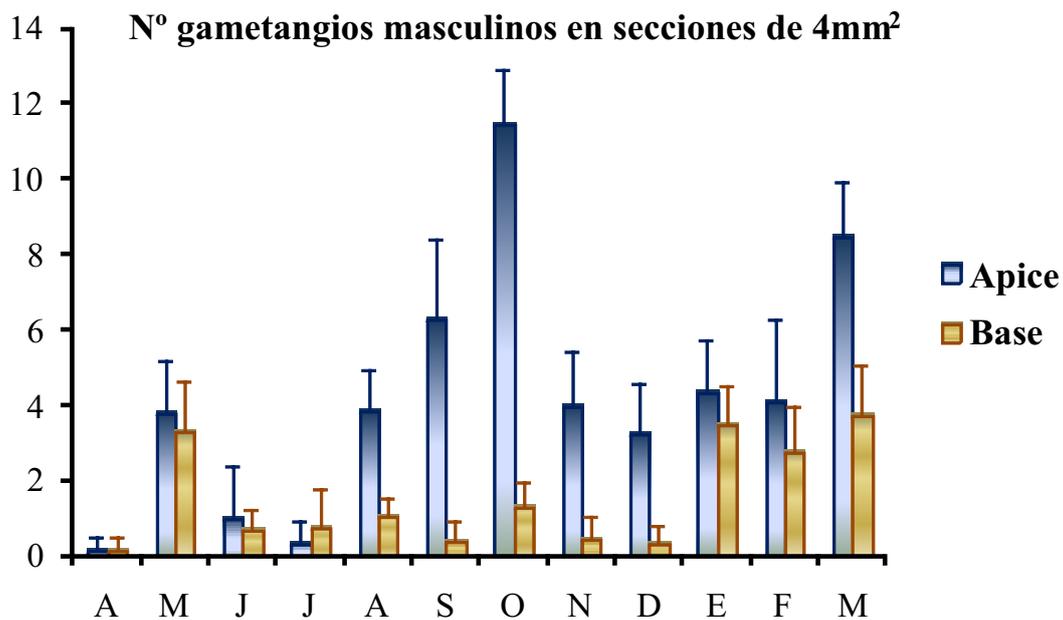
121



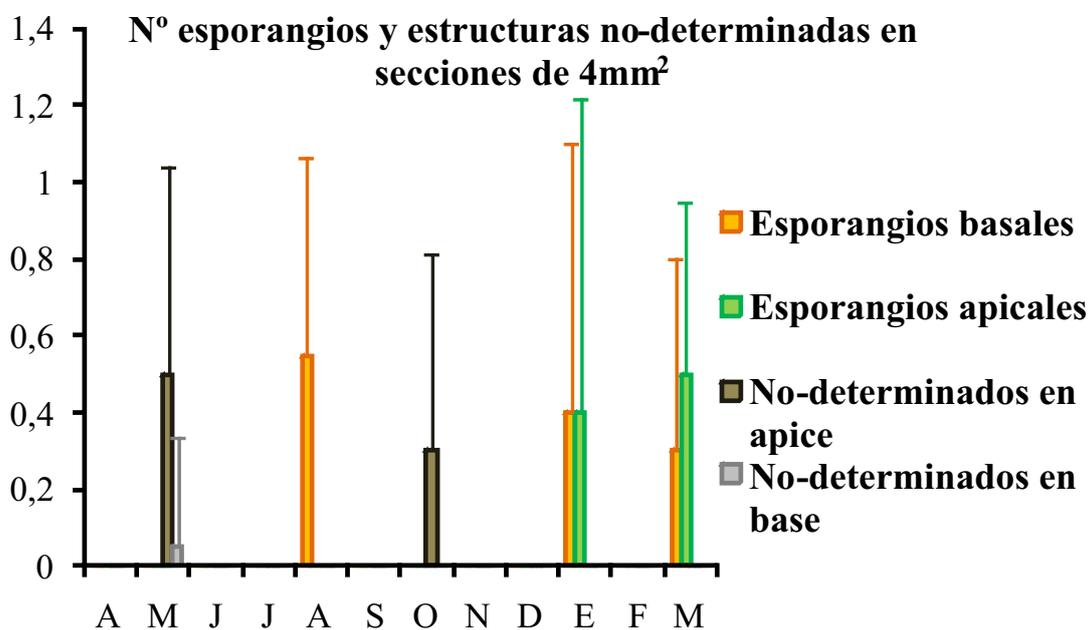
122

Figuras 121 - 122. *Dictyota dichotoma*. Variación anual del número de estructuras reproductivas formadas en secciones de 4 mm² del ápice y de la base del talo. **121:** Talos totales del muestreo. **122:** Gametangios femeninos.

141

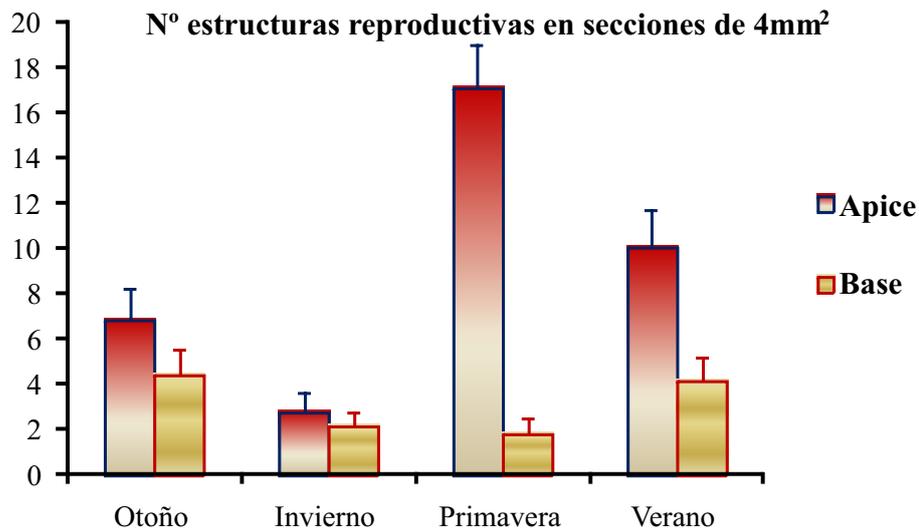


123

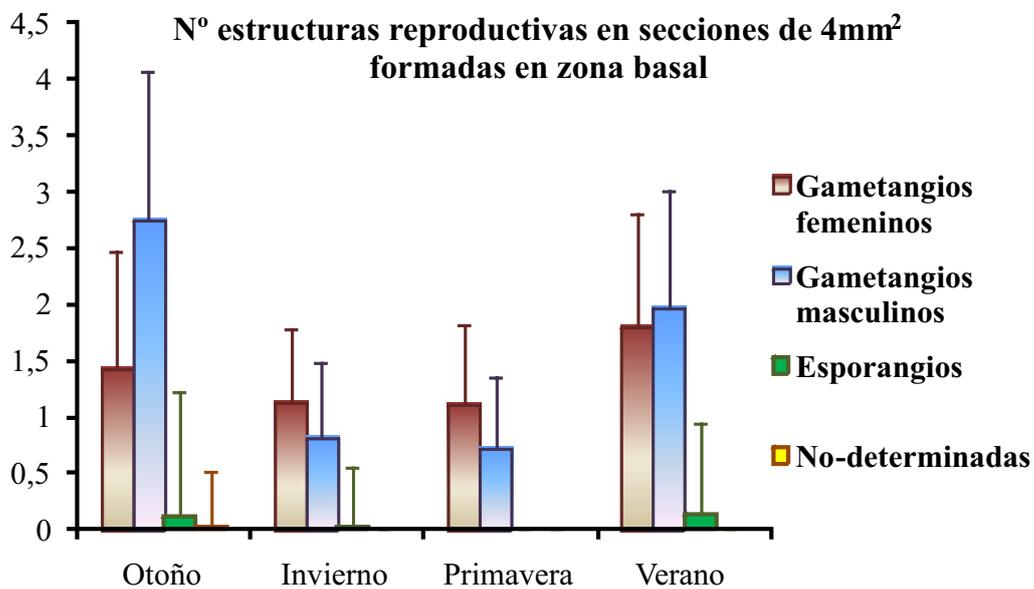


124

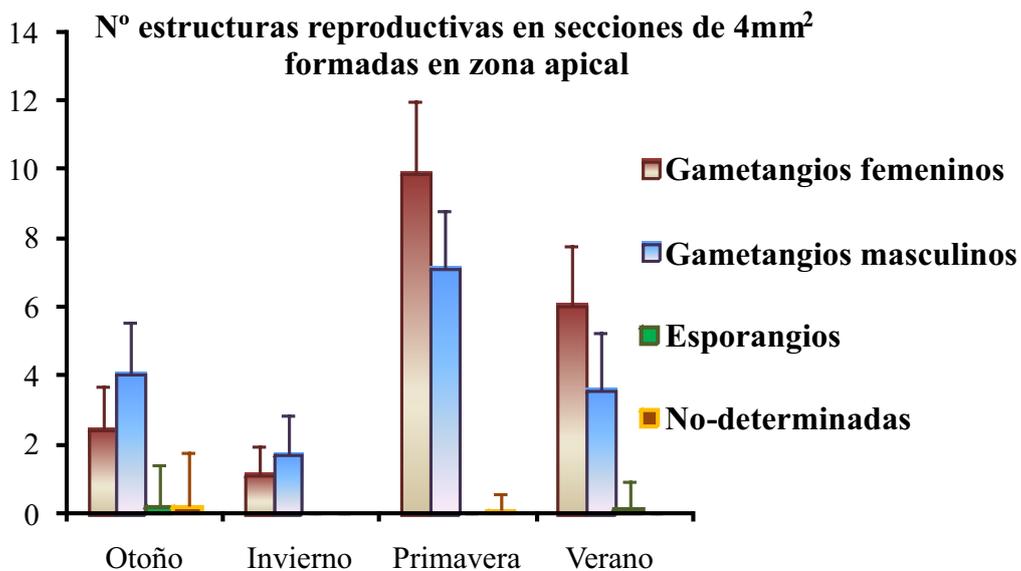
Figuras 123 - 124. *Dictyota dichotoma*. Variación anual del número de estructuras reproductivas formadas en secciones de 4 mm² del ápice y de la base del talo. **123:** Gametangios masculinos. **124:** Esporangios y estructuras reproductivas no-determinadas.



125



126



127

Figuras 125 - 127. *Dictyota dichotoma*. Variación estacional del número de estructuras reproductivas formadas en secciones de 4 mm² examinadas en posición apical y basal de los talos. **125:** Número total de estructuras reproductivas en los talos del muestreo. **126:** Estructuras de la zona apical. **127:** Estructuras de la zona basal.

Tabla 1. Comparación estacional de características morfológicas de 240 frondes de *Dictyota dichotoma*. Los valores de significancia fueron basados en análisis de la varianza, asumiendo igualdad de varianza. (Tamaño de la muestra entre paréntesis).

Características	Otoño	Invierno	Primavera	Verano	Significancia (p)
Peso seco (g)	0,16±0,18 (n=55)	0,02±0,02 (n=60)	0,07±0,06 (n=60)	0,15±0,12 (n=60)	< 0,01
Longitud talo (cm)	6,81±2,60 (n=50)	5,61±2,14 (n=60)	8,58±2,34 (n=60)	9,36±2,02 (n=60)	< 0,01
Nº ramas primarias	8,12±2,58 (n=50)	7,80±2,16 (n=60)	8,82±1,60 (n=60)	9,57±2,18 (n=60)	< 0,01
Longitud 2 ^{do} internodo (cm)	0,64±0,24 (n=50)	0,82±0,38 (n=60)	0,67±0,19 (n=60)	0,80±0,19 (n=60)	< 0,01
Ancho 2 ^{do} internodo (cm)	0,15±0,10 (n=50)	0,26±0,12 (n=60)	0,14±0,08 (n=60)	0,11±0,04 (n=60)	< 0,01
Ancho sector basal (cm)	0,23±0,08 (n=50)	0,20±0,07 (n=60)	0,31±0,13 (n=60)	0,32±0,08 (n=60)	< 0,01
Ángulo apical (°)	34,16±5,20 (50)	30,26±9,59 (n=60)	29,25±1,84 (n=60)	39,81±6,35 (n=60)	< 0,01
Ángulo basal (°)	61,54±7,36 (n=50)	44,91±4,21 (n=60)	57,81±3,49 (n=60)	74,36±22,8 (n=60)	< 0,01
Altura céls. corticales apicales (µm)	8,62 ± 3,18 (n=50)	8,35±3,12 (n=60)	10,25±3,95 (n=60)	10±3,59 (n=60)	< 0,01
Altura céls. corticales basales (µm)	12,82 ± 5,10 (n=50)	12,02 ± 5,60 (n=60)	14,79±5,39 (n=60)	15,87±7,98 (n=60)	< 0,01
Altura céls. medulares apicales (µm)	15,32±8,20 (n=50)	15,37±9,07 (n=60)	19,45±12,8 0 (n=60)	12,04±5,81 (n=60)	< 0,01
Altura céls. medulares basales (µm)	38±28,50 (n=50)	36,56±17,69 (n=60)	47,81±23,5 4 (n=60)	50,79±28,3 4 (n=60)	<< 0,01
Longitud céls. corticales apicales (µm)	39±13,26 (n=60)	37,16±11,06 (n=60)	45,37±10,3 1 (n=60)	43,41±9,13 (n=60)	<< 0,01
Ancho céls. corticales apicales (µm)	12,95±3,00 (n=60)	13,04 ± 2,84 (n=60)	13,25±2,53 (n=60)	14,47±3,29 (n=60)	0,012
Longitud céls. medulares apicales (µm)	63,62±21,28 (n=60)	60,12±23,44 (n=60)	70,58±20,2 7 (n=60)	84,91±18,4 5 (n=60)	<< 0,01
Ancho céls. medulares apicales (µm)	38,25±8,76 (n=60)	43,16±13,52 (n=60)	44,95±10,2 2 (n=60)	43,75±8,18 (n=60)	<< 0,01
Longitud céls. corticales basales (µm)	45,79±11,02 (n=60)	40,87±10,95 (n=60)	52,95±12,1 4 (n=60)	52,95±12,1 4 (n=60)	<< 0,01
Ancho céls. corticales basales (µm)	15,91 ± 5,36 (n=60)	16,83 ± 9,74 (n=60)	15,45±2,74 (n=60)	16,16±3,17 (n=60)	0,366
Longitud céls. medulares basales (µm)	78,65±26,51 (n=60)	77±23,80 (n=60)	87,75±21,5 1 (n=60)	111,54±29, 6(n=60)	<< 0,01
Ancho céls. medulares basales (µm)	52,62±10,05 (n=60)	51,70±12,87 (n=60)	54,95±9,24 (n=60)	61,66±13,5 8 (n=60)	<< 0,01

Tabla 2: Comparación otoñal de características morfológicas de 240 frondes de *Dictyota dichotoma*. Los valores de significancia fueron basados en análisis de la varianza, asumiendo igualdad de varianza. (Tamaño de la muestra entre paréntesis).

Características	Esporófitos	Talos no-fértiles	Gametófitos femeninos	Gametófitos masculinos	Significancia (p)
Peso seco (g)	0,10 ± 0,11 (n=5)	0,15 ± 0,08 (n=5)	0,14 ± 0,12 (n=23)	0,19 ± 0,24 (n=22)	0,520
Longitud talos (cm)	6,63 ± 2,26 (n=3)	5,81 ± 2,59 (n=6)	6,7 ± 2,22 (n=23)	7,29 ± 3,15 (n=18)	0,669
Nº ramas primarias	9,0 ± 4,0 (n=3)	6,66 ± 1,86 (n=6)	7,82 ± 2,32 (n=23)	8,6 2 ± 2,68 (n=18)	0,354
Longitud 2 ^{do} internodo (cm)	0,77 ± 0,35 (n=3)	0,48 ± 0,24 (n=6)	0,63 ± 0,24 (n=23)	0,69 ± 0,22 (n=18)	0,241
Ancho 2 ^{do} internodo (cm)	0,14 ± 0,14 (n=3)	0,17 ± 0,12 (n=6)	0,15 ± 0,09 (n=23)	0,15 ± 0,10 (n=18)	0,241
Ancho región basal (µm)	0,21 ± 0,02 (n=3)	0,21 ± 0,04 (n=6)	0,23 ± 0,10 (n=23)	0,24 ± 0,09 (n=18)	0,941
Ángulo apical (°)	31 ± 22,86 (n=3)	30,5±18,57 (n=6)	36,13 ± 6,84 (n=23)	33,38± 11,14 (n=18)	0,998
Ángulo basal (°)	59 ± 24,33 (n=3)	46,4±18,21 (n=6)	61,60 ± 3,16 (n=23)	66,88± 34,42 (n=18)	0,127
Altura céls. corticales apicales (µm)	10,83 ± 1,44 (n=3)	6,66 ± 2,58 (n=6)	8,80 ± 3,58 (n=23)	9,02 ± 2,59 (n=18)	0,128
Altura céls. cortical basal (µm)	9,16 ± 5,20 (n=3)	12,5 ± 7,90 (n=6)	12,98 ± 4,40 (n=23)	13,33 ± 5,07 (n=18)	0,435
Altura células medulares apicales (µm)	11,66 ± 9,46 (n=3)	10,41 ± 4,0 (n=6)	15,76 ± 8,09 (n=23)	17,01 ± 8,94 (n=18)	0,241
Altura céls. medulares basales (µm)	36,66±42,15 (n=3)	30,83±23,8 (n=6)	36,52±23,85 (n=23)	42,5 ± 30,29 (n=18)	0,627
Longitud céls. corticales apicales (µm)	37,14±18,05 (n=7)	36,59±12,5 6 (n=11)	37,5 ± 13,09 (n=22)	42,62± 12,23 (n=20)	0,413
Ancho céls. corticales apicales (µm)	11,42±2,43 (n=7)	13,40±3,91 (n=11)	13,75 ± 3,51 (n=22)	12,37 ± 1,51 (n=20)	0,265
Longitud céls. medulares apicales (µm)	53,57±24,91 (n=7)	63,63±30,0 2 (n=11)	61,13± 16,47 (n=22)	69,87± 18,73 (n=20)	0,208
Ancho céls. medulares apicales (µm)	33,92±11,07 (n=7)	33,86±8,31 (n=11)	38,18 ± 6,64 (n=22)	42,25 ± 8,91 (n=20)	0,024
Longitud céls. corticales basales (µm)	55,35±14,39 (n=7)	47,5±13,55 (n=11)	45,79 ± 8,14 (n=22)	41,5 ± 9,33 (n=20)	0,063
Ancho céls. corticales basales (µm)	15,35 ± 2,67 (n=7)	15 ± 2,73 (n=11)	16,25 ± 4,13 (n=22)	16,25 ± 7,96 (n=20)	<< 0,01
Longitud céls. medulares basales (µm)	82,5±31,42 (n=7)	72,68±27,1 6 (n=11)	81,13±15,56 (n=22)	77,87±26,96 (n=20)	0,737
Ancho céls. medulares basales (µm)	48,57 ± 6,74 (n=7)	50,90±3,75 (n=11)	52,38 ± 10,56 (n=22)	54,37 ± 12,10 (n=20)	0,750

Tabla 3: Comparación invernal de características morfológicas de 240 frondes de *Dictyota dichotoma*. Los valores de significancia fueron basados en análisis de la varianza, asumiendo igualdad de varianza. (Tamaño de la muestra entre paréntesis).

Características	Esporófitos	Talos no-fértiles	Gametófitos femeninos	Gametófitos Masculinos	Significancia (p)
Peso seco (g)	0,02±0,01 (n=18)	0,01±0,01 (n=2)	0,02±0,02 (n=24)	0,02±0,02 (n=16)	0,870
Longitud talos (cm)	5,13±1,31 (n=16)	4,6±1,62 (n=9)	5,69±2,42 (n=24)	6,94±2,38 (n=11)	0,050
Nº ramas primarias	7,43±1,86 (n=16)	8,77±3,38 (n=9)	7,45±1,91 (n=24)	8,18±2,13 (n=11)	0,595
Longitud 2 ^{do} internodo (cm)	0,9±0,43 (n=16)	0,96±0,49 (n=9)	0,77±0,31 (n=24)	0,69±0,30 (n=11)	0,314
Ancho 2 ^{do} internodo (cm)	0,25±0,10 (n=16)	0,28 ± 0,11 (n=9)	0,26 ± 0,12 (n=24)	0,25±0,13 (n=11)	0,915
Ancho porción basal (µm)	0,20±0,09 (n=16)	0,18 ± 0,06 (n=9)	0,20 ± 0,07 (n=24)	0,21±0,08 (n=11)	0,872
Ángulo apical (°)	32,5±11,8 (n=16)	31,7±4,4 (n=9)	27,41±8,95 (n=24)	31,9±5,92 (n=11)	0,338
Ángulo basal (°)	47,4±17,9 (n=16)	45,44±9,65 (n=9)	43,87±13,81 (n=24)	43,1±13,4 (n=11)	0,905
Altura céls. corticales apicales (µm)	8,3±3 (n=16)	6,2±1,8 (n=9)	9,6±3,4 (n=24)	8,2±2,7 (n=11)	0,036
Altura céls. corticales basales (µm)	14,8±8 (n=16)	9,16 ± 2,79 (n=9)	12,44 ± 4,21 (n=24)	9,3±4 (n=11)	0,038
Altura céls. medulares apicales (µm)	15,1±11 (n=16)	12,9±5,3 (n=9)	15,9 ± 8,5 (n=24)	16,5±11 (n=11)	0,799
Altura céls. medulares basales (µm)	35,1±18 (n=6)	32,5±15 (n=9)	41,1±19,7 (n=24)	32±14,2 (n=11)	0,609
Longitud céls. corticales apicales (µm)	31±14 (n=8)	36,2±9,7 (n=21)	38,8±9,3 (n=21)	40,7±14 (n=10)	0,176
Ancho céls. corticales apicales (µm)	11,9±3,2 (n=8)	13,5±3,3 (n=21)	12,4±2,1 (n=21)	14,2±2,4 (n=10)	0,133
Longitud céls. medulares apicales (µm)	50,3±14,3 (n=8)	61,5±21 (n=21)	61,7±27,3 (n=21)	61,7±26,1 (n=10)	0,662
Ancho cels. medulares apicales (µm)	34,7±9,4 (n=8)	44,8±7 (n=21)	42,5 ± 11,8 (n=21)	43,2±15,4 (n=10)	0,143
Longitud céls. corticales basales (µm)	40,3±12 (n=8)	39±11,3 (n=21)	40,3 ± 10,8 (n=21)	40,3±10,8 (n=10)	0,375
Ancho células corticales basales (µm)	23,1±22,2 (n=8)	16,5±3,2 (n=21)	14±8,5 (n=21)	15±2,7 (n=10)	0,391
Longitud céls. medulares basales (µm)	65,6±17,5 (n=8)	77,4±26,3 (n=21)	47,6±25,5 (n=21)	84 ± 17,9 (n=10)	0,517
Ancho céls. medulares basales (µm)	59±14 (n=8)	53,7±12,7 (n=21)	46±12,8 (n=21)	53,5±8,6 (n=10)	0,057

Tabla 4: Comparación primaveral de características morfológicas de 240 frondes de *Dictyota dichotoma*. Los valores de significancia fueron basados en análisis de la varianza, asumiendo igualdad de varianza. (Tamaño de la muestra entre paréntesis).

Características	Esporófitos	Talos no-fértiles	Gametófitos femeninos	Gametófitos masculinos	Significancia (p)
Peso seco (g)	0,66 ± 0,07 (n=13)	0,02±0,001 (n=2)	0,10 ± 0,06 (n=17)	0,07 ± 0,06 (n=29)	0,063
Longitud talos (cm)	7,93 ± 2,04 (n=8)	3,65 ± 0,49 (n=2)	8,95 ± 1,99 (n=21)	8,77 ± 2,38 (n=29)	< 0,01
Nº ramas primarias	8,37 ± 1,59 (n=8)	7,5 ± 2,12 (n=2)	8,33 ± 1,19 (n=21)	9,31 ± 1,62 (n=29)	0,100
Longitud 2 ^{do} internodo (cm)	0,66 ± 0,19 (n=8)	0,5 ± 0,28 (n=2)	0,71 ± 0,24 (n=21)	0,65 ± 0,14 (n=29)	0,417
Ancho 2 ^{do} internodo (cm)	0,11 ± 0,05 (n=8)	0,1 ± 0,07 (n=2)	0,13 ± 0,08 (n=21)	0,16 ± 0,09 (n=29)	0,296
Ancho porción basal (µm)	0,23 ± 0,13 (n=8)	0,16 ± 0,19 (n=2)	0,32 ± 0,11 (n=21)	0,34 ± 0,13 (n=29)	0,003
Ángulo apical (°)	25,87±10,21 (n=8)	44 ± 24,04 (n=2)	29,23±10,47 (n=21)	29,17±11,33 (n=29)	0,638
Ángulo basal (°)	42,37±12,98 (n=8)	43,5±10,60 (n=2)	55,61 ±20,91 (n=21)	64,65±25,87 (n=29)	0,204
Altura céls. corticales apicales (µm)	12,96 ± 5,66 (n=8)	12,5 ± 5,66 (n=2)	9,04 ± 2,67 (n=21)	12,75 ± 3,68 (n=29)	< 0,01
Altura céls. corticales basales (µm)	14,68 ± 3,64 (n=8)	17,5 ± 7,07 (n=2)	14,04 ± 5,02 (n=21)	14,74 ± 5,79 (n=29)	0,822
Altura céls. medulares apicales (µm)	19,37±18,40 (n=8)	18,75±15,9 0 (n=2)	17,5 ± 9,77 (n=21)	20,94±13,35 (n=29)	0,758
Altura céls. medulares basales (µm)	62,96±27,43 (n=8)	23,75 ± 5,30 (n=2)	44,04±23,78 (n=21)	48,01±21,38 (n=29)	0,112
Longitud céls. corticales apicales (µm)	50 (n=1)	45,71 ± 9,54 (n=7)	46,58±10,51 (n=30)	43,40±10,64 (n=22)	0,680
Ancho céls. corticales apicales (µm)	15 (n=1)	10,71 ± 1,88 (n=7)	13,58 ± 2,68 (n=30)	13,52 ± 2,13 (n=22)	0,021
Longitud céls. medulares apicales (µm)	82,5 (n=1)	63,57±18,8 6 (n=7)	68,58±19,89 (n=30)	75 ± 21,36 (n=22)	0,452
Ancho céls. medulares apicales (µm)	42,5 (n=1)	42,85±11,3 1 (n=7)	46 ± 12,34 (n=30)	44,31 ± 6,55 (n=22)	0,919
Longitud céls. corticales basales (µm)	52,5 (n=1)	50,35±11,4 0 (n=7)	50,5 ± 13,85 (n=30)	50 ± 11,36 (n=22)	0,993
Ancho céls. corticales basales (µm)	17,5 (n=1)	15,71 ± 1,88 (n=7)	15,5 ± 3,17 (n=30)	15,22 ± 2,42 (n=22)	0,826
Longitud céls. medulares basales (µm)	95 (n=1)	93,92±20,1 4 (n=7)	86,41 ±23,30 (n=30)	87,27±20,43 (n=22)	0,774
Ancho células medulares basales (µm)	52,5 (n=1)	57,14±10,4 5 (n=7)	54,33 ± 9,28 (n=30)	55,22 ± 9,35 (n=22)	0,904

Tabla 5: Comparación en verano de características morfológicas de 240 frondes de *Dictyota dichotoma*. Los valores de significancia fueron basados en análisis de la varianza, asumiendo igualdad de varianza. (Tamaño de la muestra entre paréntesis).

Características	Esporófitos	Talos no-fértiles	Gametófitos femeninos	Gametófitos masculinos	Significancia (p)
Peso seco (g)	-	0,05 ± 0,03 (n=3)	0,20 ± 0,14 (n=26)	0,11 ± 0,09 (n=31)	0,010
Longitud talos (cm)	8,9 (n=1)	9,12±1,41 (n=5)	9,19 ± 2,10 (n=30)	9,69 ± 2,04 (n=24)	0,837
Nº ramas primarias	9 (n=1)	10 ± 1,58 (n=5)	8,53 ± 1,73 (n=30)	9,70 ± 2,83 (n=24)	0,337
Longitud 2 ^{do} internodo (cm)	0,6 (n=1)	0,78 ± 0,42 (n=5)	0,78 ± 0,30 (n=30)	0,83 ± 0,34 (n=24)	0,878
Ancho 2 ^{do} internodo (cm)	0,1 (n=1)	0,1 ± 0,03 (n=5)	0,10 ± 0,04 (n=30)	0,11 ± 0,03 (n=24)	0,915
Ancho porción basal (µm)	0,4 (n=1)	0,36 ± 0,08 (n=5)	0,35 ± 0,10 (n=30)	0,32 ± 0,08 (n=24)	0,591
Ángulo apical (°)	55 (n=1)	34,2±15,44 (n=5)	42,06±16,04 (n=30)	37,54±15,09 (n=24)	0,415
Ángulo basal (°)	74 (n=1)	59,6±28,69 (n=5)	78,6 ±22,69 (n=30)	72,16±21,63 (n=24)	0,685
Altura céls. corticales apicales (µm)	5 (n=1)	10,5 ± 2,73 (n=5)	9,58 ± 3,41 (n=30)	10,65 ± 3,91 (n=24)	0,244
Altura céls. corticales basales (µm)	10 (n=1)	11,5 ± 2,23 (n=5)	14,66 ± 6,39 (n=30)	18,54 ± 9,80 (n=24)	0,153
Altura céls. medulares apicales (µm)	7,5 (n=1)	18,75±15,90 (n=2)	17,5 ± 9,77 (n=21)	20,94±13,35 (n=29)	0,758
Altura céls. medulares basales (µm)	50 (n=1)	31,5±11,40 (n=5)	49,83±27,32 (n=30)	56,04±31,41 (n=24)	0,840
Longitud céls. corticales apicales (µm)	42,77±9,87 (n=9)	45,83±11,08 (n=15)	42,40±8,04 (n=26)	43±8,72 (n=10)	0,799
Ancho céls. corticales apicales (µm)	13,88 ± 2,53 (n=9)	15,16 ± 2,74 (n=15)	13,65 ± 2,36 (n=26)	16 ± 5,67 (n=10)	0,230
Longitud céls. medulares apicales (µm)	82,27± 16,5 (n=9)	85,83±17,56 (n=15)	83,94±19,0 (n=26)	85 ± 15,67 (n=10)	0,978
Ancho céls. medulares apicales (µm)	45 ± 6,73 (n=9)	45±8,91 (n=15)	43,07 ± 8,07 (n=26)	42,5 ± 9,35 (n=10)	0,775
Longitud céls. corticales basales (µm)	56,66± 12,0 (n=9)	48,16 ± 6,97 (n=15)	54,13± 14,26 (n=26)	53,75± 11,85 (n=10)	0,419
Ancho céls. corticales basales (µm)	15,55±2,42 (n=9)	15,33 ± 3,11 (n=15)	16,63 ± 3,23 (n=26)	16,75 ± 3,73 (n=10)	0,539
Longitud céls. medulares basales (µm)	106,1±19,9 (n=9)	107,83±34,83 (n=15)	113,26±30,38 (n=26)	117,5±29,58 (n=10)	0,823
Ancho céls. medulares basales (µm)	57,77±10,1 (n=9)	62,83±14,57 (n=15)	64,80 ± 13,78 (n=26)	55,25±12,98 (n=10)	0,206

B. Epifitismo en *Dictyota dichotoma*

1. Organismos epífitos de *Dictyota dichotoma*

De los organismos epífitos estudiados, 15 taxones (1 Cyanobacteria, 7 Bacillariophycophyta, 1 Dinoflagellata, 2 Rhodophycophyta, 1 Heterokontophycophyta, 2 Chlorophycophyta y 1 Ectoprocta) han sido identificadas sólo a nivel genérico, debido fundamentalmente al pequeño tamaño y desarrollo que alcanzan los especímenes sobre las plantas de *D. dichotoma*, así como a la ausencia de estructuras vegetativas, decisivas en la mayoría de los casos para su correcta identificación.

A lo largo del ciclo anual estudiado, se reconocieron un total de 37 taxones epifíticos sobre *Dictyota dichotoma* (Tabla 6):

***Phyllum* Cyanobacteria**

Classis Cyanophyceae

Calothrix fusca (Kützing) Bornet y Flahault

Oscillatoria pulchra Lindstedt

Oscillatoria corallinae (Kützing) Gomont

Microchaete aeruginea Batters

Pseudanabaena balatonica Scherffel y Kol

Lyngbya nordgaardii Wille

Spirulina sp.

Phyllum Bacillariophycophyta

Classis Bacillariophyceae

Grammatophora marina (Lyngbye) Kützing

Fragilaria sp.

Cocconeis sp.

Licmophora sp.

Synedra sp.

Nitzschia sp.

Navicula sp.

Pleurosigma sp.

Diatomeas Centrales no identificadas

Phyllum Dinoflagellata

Classis Dinophyceae

Prorocentrum lima (Ehrenberg) Dodge

Peridinium sp.

Phyllum Rhodophycophyta

Classis Stylonematophyceae

Stylonema alsidii (Zanardini) K. Drew

Classis Florideophyceae

Audouinella secundata (Lyngbye) Dixon

Polysiphonia sp.

Ceramium sp.

Phyllum Heterokontophycophyta

Classis Phaeophyceae

Sphacelaria cirrosa (Roth) C. Agardh

Hecatonema maculans (F.S. Collins) Sauvageau

Pylaiella tenella Setchell y N.L. Gardner

Microspongium globosum Reinke

Myrionema sp.

Phyllum Chlorophycophyta

Classis Ulvophyceae

Pringsheimiella scutata (Reinke) Marchewianka

Bolbocoleon piliferum Pringsheim

Acrochaete polymorpha (L. Moewus) R. Nielsen

Acrochaete marchantiae (Setchell y N.L. Gardner) R. Nielsen y McLachlan

Ulothrix sp.

Chaetomorpha sp.

Phyllum Ectoprocta

Classis Gymnolaemata

Scruparia ambigua d'Orbigny

Classis Stenolaemata

Tubulipora sp.

Phyllum Nematoda

Género y especie indeterminados.

Phyllum Foraminifera

Género y especie indeterminados.

2. Descripción de algunos de los epífitos observados sobre frondes de *D. dichotoma*

▪ ***Phyllum Cyanobacteria***

Classis Cyanophyceae

Ordo Nostocales

Familia Rivulariaceae

***Calothrix fusca* (Kützing) Bornet y Flahault**

Fig. 128

Filamentos solitarios o gregarios, largos, de 8 - 15 μm de ancho en la base. Extremo basal curvado y ápice atenuado. Vaina amplia y estratificada, difluente, de color pardo, que cubre casi todo el tricoma. Células basales doliiformes, hacia el ápice sub-cuadradas hasta sub-cilíndricas, atenuándose hacia el extremo distal. Heterocisto basal, solitario, sub-esférico.

Classis Cyanophyceae

Ordo Oscillatoriales

Familia Oscillatoriaceae

***Oscillatoria pulchra* Lindstedt**

Fig. 129

Tricomas solitarios, de color rosados a rojo oscuro, con un diámetro de 7 a 10 μm . Tricomas largos, constrictos en el nivel de las paredes transversales. Células más cortas que anchas, con contenidos celular granular. Células apicales ligeramente capitadas, sin la pared engrosada, de coloración pálida.

Classis Cyanophyceae
Ordo Nostocales
Familia Microchaetaceae

Microchaete aeruginea Batters

Fig. 130

Filamentos dispuestos desordenadamente formando céspedes, curvos, flexuosos, de color rosado a rojo. Vaina hialina, visible en el ápice de los filamentos. Tricomas levemente constrictos en el nivel de las paredes transversales, no atenuados, de entre 4 y 6 μm de diámetro. Células con igual alto que diámetro por lo que se observaban cuadradas a sub-cuadradas en vista lateral. Un heterocito basal esférico.

Classis Cyanophyceae
Ordo Pseudanabaenales
Familia Pseudanabaenaceae

Pseudanabaena balatonica Scherffel y Kol

Fig. 131

Tricomas delgados, marcadamente constrictos en nivel de las paredes transversales, con una vaina muy fina. Células cilíndricas más cortas o hasta dos veces más largas que anchas, con cromatoplasma claro.

Classis Cyanophyceae
Ordo Oscillatoriales
Familia Oscillatoriaceae

***Oscillatoria corallinae* (Kützing) Gomont**

Figs. 132 y 133

Talos largos, flexuosos, generalmente entrelazados unos con otros y replegados, constrictos a la altura de las paredes transversales. Diámetro de 10 a 12 μm , muy ligeramente atenuados hacia los ápices, los cuales algunas veces se presentaron algo curvados. Células 2-3 veces más cortas que anchas. Contenido con granulaciones dispersas por toda la célula. Célula apical ligeramente capitada, con la pared algo engrosada.

Classis Cyanophyceae

Ordo Oscillatoriales

Familia Oscillatoriaceae

***Lyngbya nordgaardii* Wille**

Figs. 134 y 135

Filamentos largos, más o menos flexuosos, solitarios o reunidos en pequeños grupos. Vainas firmes, delgadas e incoloras. Tricomas de color verde azulado claro, netamente constrictos a nivel de las paredes transversales, de 1,5 - 3 μm de diámetro, no atenuados hacia el ápice. Células vegetativas subcúbicas hasta 2 veces más cortas que anchas. Célula apical redondeada. Contenido celular homogéneo. Con microscopio electrónico de barrido se observaron tricomas adheridos por uno de sus extremos a los talos de *D. dichotoma*.

▪ ***Phyllum* Bacillariophycophyta**

Classis Bacillariophyceae

Ordo Striatellales

Familia Striatellaceae

***Grammatophora marina* (Lyngbye) Kützing**

Figs. 136 y 137

Especie abundante, cosmopolita de áreas costeras. Células rectangulares con ángulos redondeados en vista superficial. Cada célula se adhiere con otra por medio de corpúsculos de mucilago para formar colonias en zig-zag. Ambas valvas secretan mucilago desde un mismo extremo de las células o de los lados apuestos. Valvas en forma alargada con ápices redondeados, en vista conectiva con septos y una ondulación simple, líneas de estrías cortas en los polos y en la línea divisoria entre la banda central y la banda intercalar.

Classis Bacillariophyceae
Ordo: Fragilariales
Familia: Fragilariaceae
Genus *Fragilaria* Lyngbye

***Fragilaria* sp.**

Fig. 138

Valva linear, distintivamente con una forma más ancha a lanceolada en la porción media y en algunas ocasiones con los ápices capitados. Valvas con estrías paralelas. Frústulos en vista pleural lineares, más angostos hacia el centro.

Classis Bacillariophyceae
Ordo Achnanthes
Familia Cocconeidaceae
Genus *Cocconeis* Ehrenberg

***Cocconeis* sp.**

Figs. 139, 140 y 141

Células refringentes, con forma ovalada con polos redondeados en vista valvar. Valva superior combada, con un pseudorafe medio; valva inferior plana con rafe medio; margen de las valvas claro, delgado con estrías finas paralelas.

Classis Bacillariophyceae
Ordo Licmophorales
Familia Licmophoraceae
Genus *Licmophora* C.Agardh

***Licmophora* sp.**

Figs. 142 y 143

Células con valvas de forma triangular en vista pleural, refringente, largas y estrechas, lanceoladas atenuadas hacia el ápice inferior, el cual es inflado y subcapitado. Frústulos raramente septados. Cinturón cuneado muy estrecho.

Classis Bacillariophyceae
Ordo Fragilariales
Familia Fragilariaceae
Genus *Synedra* Ehrenberg

***Synedra* sp.**

Fig. 144

Valva linear, muy gradualmente a poco atenuados, con ápices en ocasiones capitados. Área central cuadrada. Con cortas estrías hacia los márgenes del área central. Estrías paralelas.

▪ ***Phyllum* Dinoflagellata**

Classis Dinophyceae
Ordo Prorocentrales

Familia Prorocentraceae

Prorocentrum lima (Ehrenberg) Dodge

Fig. 145

Las células son oblongas a ovaladas, de tamaño pequeño a medio, más anchas en la región media y más angostas hacia el extremo anterior. Las valvas tecales son gruesas, presentando una superficie porosa. Dos cloroplastos con un pirenoide central; núcleo posterior.

Classis Dinophyceae

Ordo Peridiniales

Familia Peridiniaceae

Genus *Peridinium* Ehrenberg

Peridinium sp.

Fig. 146

Células redondeadas ligeramente ovaladas con una superficie convexa dorsal y una cóncava ventral. Placas delgadas, frecuentemente ornamentadas o con lóbulos. Presentan *cingulum* próximo a la región media de la célula.

▪ ***Phyllum Rhodophycophyta***

Classis Stylonematophyceae

Ordo Stylonematales

Familia Stylonemataceae

Stylonema alsidii (Zanardini) K. Drew

Figs. 147, 148 y 149

Filamentos rojos a rosados, ramificados pseudodicotómicamente en forma irregular. Se fijan por medio de un pequeño disco formado por una célula basal. Los filamentos son

uniseriados, o en ocasiones multiseriados, contenidos en vainas gelatinosas gruesas, y terminan en un ápice redondeado. Células cilíndricas, tan largas como anchas sin *pit connections*. Cada célula contiene un único cloroplasto estrellado con un pirenoide en el centro. No se observaron órganos reproductivos.

Classis Florideophyceae
Ordo Acrochaetiales
Familia Acrochaetiaceae

Audouinella secundata (Lyngbye) Dixon

Figs. 150, 151, 152 y 153

Filamentos de hasta 5 mm de alto. Talos esparcidos sobre las frondes de *D. dichotoma*, formando basalmente discos pseudoparenquimatosos. A partir de estos discos basales se generan varios filamentos erectos, generalmente irregularmente ramificados con ramas laterales consistiendo de 1 a 5 células, con o sin pelos laterales o terminales unicelulares de hasta 300 µm de largo. Células del eje principal cilíndricas de 6 – 10 µm de ancho. Cada célula presenta un plástido estrellado parietal y un único pirenoide central. Los monosporangios son laterales o terminales, generándose sobre ramas laterales más cortas, sésiles o pedicelados, únicos o en pares o raramente en grupos de 3.

Classis Florideophyceae
Ordo Ceramiales
Familia Rhodomelaceae
Tribu Polysiphonieae
Genus *Polysiphonia* Greville

***Polysiphonia* sp.**

Figs. 154, 155, 156 y 157

Plantas filamentosas, erectas, agrupadas en matas de coloración rojiza. Se adhieren a las frondes por medio de un corto eje postrado de coloración rojo oscuro. Ejes con

desarrollo monopodial, ramificados en forma alterna o pseudodicotómica. Las ramas laterales están formadas por segmentos sucesivos, dispuestos radialmente o distribuidos en forma alterna. Ejes constituidos por cuatro células periaxiales rodeando la célula central. Tricoblastos incoloros, simples o ramificados, formados por un único segmento, dispuestos radialmente o agrupados en los ápices.

▪ ***Phyllum Heterokontophycophyta***

Classis Phaeophyceae
Ordo Sphacelariales
Familia Sphacelariaceae

Sphacelaria cirrosa (Roth) C. Agardh

Figs. 158, 159 y 160

Talo filamentosos formando pequeños agregados hemisféricos de 12 a 14 mm de alto de color castaño oscuro. Fijación al sustrato por medio de discos multicelulares monostromáticos. Las porciones erectas están compuestas por numerosos ejes con un número variable de ramas laterales de segundo y tercer orden. Pelos hialinos solitarios o frecuentes especialmente cerca de los ápices. Propágulos delgados con tres brazos largos de la misma longitud, levemente arqueados. Filamentos polisifónicos con crecimiento por una célula apical grande, llamada esfacelo.

Classis Phaeophyceae
Ordo Ectocarpales
Familia Chordariaceae

Hecatonema maculans (F.S.Collins) Sauvageau

Figs. 161 y 162

Talos pequeños formando matas, constituidos por filamentos erectos y postrados. Estos últimos forman una capa monostromática. Los filamentos erectos están formados por de 1 a 3 células. Sobre ellos se forman estructuras reproductivas. Los esporangios pluriloculares son sésiles o ligeramente pedicelados, ovals o siliquiformes.

Classis Phaeophyceae

Ordo Ectocarpales

Familia Pylaiellaceae

Pylaiella tenella Setchell y N.L. Gardner

Figs. 163, 164, 165 y 166

Filamentos erectos de color pardo oscuro o pardo amarillento, reunidos en mechones. Adheridos a la fronde por medio de rizoides, Ejes poco ramificados, ramas laterales alternas y opuestas en el mismo ejemplar. Los filamentos son uniseriados, con células apicales cónicas, con feoplastos parietales, discoides a ovoides, con más de un pirenoide por feoplasto. Zoosporangios uniloculares o pluriloculares, ambos con poro de dehiscencia lateral y apical. Los órganos reproductivos se disponen intercaladamente, aislados o en cadenas y a veces terminales.

Classis Phaeophyceae

Ordo Ectocarpales

Familia Chordariaceae

Microspongium globosum Reinke

Figs. 167 y 168

Talos epifíticos, formando parches pardos oscuros, de 0,5 a 1 mm en diámetro. Talos compuestos por filamentos erectos que se originan a partir de una base monostromática. Los filamentos erectos son uniseriados. Cada célula de estos filamentos contiene uno o dos cloroplastos con pirenoides. Los talos presentan pelos feofíceos. Los esporangios pluriloculares son muy numerosos, siendo uniseriados, cilíndricos, terminales y laterales ubicados sobre los filamentos erectos. Esporangios uniloculares no fueron observados.

Classis Phaeophyceae
Ordo Ectocarpales
Familia Chordariaceae
Genus *Myrionema* Greville

***Myrionema* sp.**

Figs. 169 y 170

Plantas formando parches sobre los talos hospedadores. Sistema basal unilaminar, compuesto de filamentos radiados, con ramificación pseudodicotómica, células centrales del sistema basal formando rizoides. Sistema erecto originado a partir de células del sistema basal, formado por cortos filamentos no ramificados. Filamentos erectos de igual altura, libres cada uno de ellos. Pelos incoloros, largos, dispuestos entre filamentos. Esporangios uniloculares originándose directamente del sistema basal o lateralmente de las células de los filamentos erectos. Esporangios pluriloculares uniseriados formados en las células del sistema basal.

▪ ***Phyllum* Chlorophycophyta**

Classis Ulvophyceae
Ordo Ulvales
Familia Ulvellaceae

***Pringsheimiella scutata* (Reinke) Marchewianka**

Figs. 171, 172, 173, 174 y 175

Talos discoides monostromáticos de diámetro variable. Los discos son pseudoparenquimatosos, formados por filamentos ramificados, radiados, con división marginal. Células centrales con diámetros mayores que las periféricas, hasta radialmente alargadas y bifurcadas hacia la periferia. Cloroplasto parietal con un pirenoide. Los esporangios se forman en las células centrales. Se observan grandes áreas centrales vacías, luego de la liberación de las zoósporas.

Classis Ulvophyceae
Ordo Ulvales
Familia Bolbocoleonaceae

Bolbocoleon piliferum Pringsheim

Fig. 177

Talos que consisten de dos sistemas, uno postrado y uno erguido. El sistema postrado consta de filamentos irregularmente ramificados con células de forma irregular. La división celular se produce en la región terminal de cada filamento. El sistema erecto es reducido y finaliza en una célula apical con un pelo con base bulbosa. Células con cloroplasto parietal y perforado con 1 a 5 pirenoides.

Classis Ulvophyceae
Ordo Ulvales
Familia Ulvellaceae

Acrochaete polymorpha (L.Moewus) R. Nielsen

Figs. 178, 179, 180, 181 y 182

Talos monostromáticos. El área central posee células redondeadas en vista superior y el área periférica está formada por filamentos alargados. Células vegetativas con cloroplasto parietal y entre 1 a 3 pirenoides. En cultivo, estas plantas adoptaron diferente apariencia, consistiendo de células globulares centrales, rodeadas de filamentos

ramificados radiales, compuestos por células cilíndricas. Los esporangios se formaron en las células globulares y presentaron un corto tubo de expulsión de las zoosporas.

Acrochaete marchantiae (Setchell y N.L. Gardner) R. Nielsen y McLachlan

Figs. 183, 184, 185, 186, 187, 188 y 189

Talos pseudoparenquimáticos y monostromáticos. La parte central de los talos compuesta por células poliédrico-irregulares. Los filamentos libres de la periferia ramificados alternamente, están compuestos por células cilíndricas. Las células vegetativas con un único pirenoide, ocasionalmente dos. Las células centrales de los talos formaron esporangios. Bajo condiciones de cultivo, los talos formaron masas de filamentos, con márgenes libres, constituidos por filamentos pluricelulares de distinta longitud cortos y largos. En los cultivos fueron observados pelos tipo-*Acrochaete*. Células vegetativas con un cloroplasto parietal, lobulado a ligeramente reticulado, normalmente con un único pirenoide, ocasionalmente con dos y raramente con tres. Los esporangios formados a partir de las células vegetativas, con forma de botella con un corto cuello.

▪ ***Phyllum Ectoprocta***

Classis Gymnolaemata

Ordo Cheilostomata

Familia Scrupariidae

Scruparia ambigua d'Orbigny

Figs. 190 y 191

Colonias con aspecto delicado, compuestas por una parte rastrera y porciones erectas. La parte rastrera formada por una hilera simple de zoecios adherentes, de los cuales surgen las cadenas libres. Los zoecios de la serie incrustante dan origen a brotes distales, frontales y laterales y cada uno de ellos dan nuevos zoecios. Los zoecios largos y

delgados, más estrechos en el extremo proximal y ensanchándose hacia el centro. Ovicelas más pequeñas que el zooide fértil.

Classis Stenolaemata
Genus *Tubulipora*

***Tubulipora* sp. Lamarck**

Figs. 192 y 193

Colonias multilobuladas piriformes. Porciones basales grandes adheridas al sustrato, y porciones erectas libres. Autozooides cónicos radiados, cada uno en un tubo distinto sin estar adheridos unos con otros. Calcificación delicada, de color blanquecino claro.

3. Análisis florístico

3.1. Estudios en la fronde entera de *D. dichotoma*

3.1.1. Características biológicas

Los organismos epífitos sobre *D. dichotoma* pertenecieron a distintos *phylla*: 7 (18,91% de los epífitos totales) a Cyanobacteria; 9 (24,32 %) a Bacillariophycophyta; 2 (5,40 %) a Dinoflagellata; 4 (10,81 %) a Rhodophycophyta; 5 (13,51 %) a Heterokontophycophyta, 6 (16,21 %) a Chlorophycophyta; 1 organismo (2,70 %) a Nematoda y 1 a Foraminifera y 2 (5,40 %) a Ectoprocta (Fig. 194).

El Phylum Bacillariophycophyta fue el mejor representado entre los organismos epífitos de *D. dichotoma* en todas las muestras mensuales, estando siempre presentes 5 a 8 representantes (Tabla 6 y Fig. 195).

Las especies dominantes fueron: *M. auriginea*, *C. fusca*, diatomeas centrales, diatomeas pennales, *G. marina*, *Navicula* sp., *Cocconeis* sp. *S. alsidii*, *A. secundata*, *Polysiphonia* sp., *A. marchantiae* y *P. tenella*, representadas en todos los meses de muestreo del año (Tabla 7). Luego continuaron con más de 6 meses de presencia en el año *P. lima*, *Peridinium* sp., *Fragilaria* sp., *Nitzschia* sp. *Licmophora* sp. *A. polymorpha*, *H. maculans* y *M. globosum*. Las especies presentes en menos de 6 meses del año fueron *O. pulchra*, *O. corallinae*, *L. nordgaardii*, *Spirulina* sp., *P. balatonica*, *Synedra* sp., *Pleurosigma* sp., *Ceramium* sp., *Ulothrix* sp., *Chaetomorpha* sp., *B. piliferum*, *P. scutata*, *Myrionema* sp., *S. cirrosa*, *S. ambigua*, *Tubulipora* sp. y un nematode y un foraminífero no determinados.

Respecto a la carga epifítica total (acumulada) se estableció que el mes de enero fue el que presentó mayor cantidad de organismos epífitos sobre *D. dichotoma*, correspondiente a un total de 27 taxones (Fig. 196). Le continuaron los meses abril y diciembre con 25 y 26 taxones registrados, respectivamente y luego octubre con 24 (Fig. 196). Durante los meses mayo, junio y agosto se observaron los menores registros, con 17 taxones en cada mes (Tabla 6 y Fig. 196).

Al considerar el número promedio de taxones epífitos registrados a lo largo del año de estudio, se evidenció que el mes de enero presentó el mayor número ($10,15 \pm 2,81$), mientras que el valor mínimo fue registrado en el mes de febrero ($4,2 \pm 1,39$) (Fig. 197).

Los meses con mayor abundancia de los diferentes grupos epífitos fueron agosto, octubre y enero. De estos 3 meses, agosto fue el mes con mayor cantidad de epífitos, registrándose un total de 4357 individuos sobre la superficie de *D. dichotoma* (Tabla 8, Fig. 198). Aproximadamente el 50% de este valor, estuvo representado por la especie *G. marina*. *M. auriginea* también aportó a esta abundancia total, representando un 22% de la carga epifítica total (Tabla 8, Fig. 198). Le continuó en abundancia el mes de octubre, pero en este caso, la especie más abundante fue *M. auriginea*, representando el 39,23% de la carga epifítica total del mes, siguiéndole *Cocconeis* sp. (20,90%) y luego *G. marina* (17,64%) (Tabla 8, Fig. 198). Durante el mes de enero, la máxima abundancia fue aportada también por *M. auriginea*, representando el 30,82% del número total de individuos de la muestra, siguiéndole *C. fusca* (26,92%) y *G. marina* (16,09%) (Tabla 8, Fig. 198).

El mes con menor cantidad de organismos epífitos fue mayo, siendo *S. alsidii* la especie de mayor abundancia con un 48,35% del total de individuos epífitos (Tabla 8, Fig. 198).

Al observar la tabla 8 y la figura 199, se revela que las abundancias de los meses muestreados fueron aportadas mayoritariamente por los siguientes taxones: *M. auriginea* en abril y en el periodo octubre-febrero; *S. alsidii* en mayo; *Cocconeis* sp. en el periodo junio - julio y en septiembre; *G. marina* en agosto y *L. nordgaardii* en marzo.

Estacionalmente, se determinó la mayor carga epifítica durante la primavera, alcanzó los 10357 organismos epífitos (Fig. 200). Este valor estuvo determinado principalmente por alta abundancia de *M. auriginea* (Fig. 200). Durante el invierno, la abundancia de esta

especie fue menor que durante la primavera, por lo que la alta carga epifítica de esta estación estuvo determinada por la presencia de *G. marina*.

3.1.2. Análisis de la estructura de la comunidad epifítica

La diversidad (H'), basada en abundancias absolutas, varió desde 1,24 a 2,20, observado febrero y abril respectivamente (Fig. 201). La riqueza específica (d) fue máxima en diciembre, llegando a 3,26 y mínima en junio (1,92). La equitatividad de especies (J) varió entre 0,43 en febrero, coincidiendo correctamente con bajos valores del índice de diversidad y 0,68 en abril, mes que presentó mayor índice de Shannon y Weaver (Fig. 201).

3.2. Estudios en las regiones apicales de los talos de *D. dichotoma*

3.2.1. Características biológicas

De la totalidad de 37 taxones epífitos registrados sobre las frondes de *D. dichotoma*, en las regiones apicales de los mismos sólo fueron observados 28 (Tabla 9). Éstos estuvieron distribuidos en 7 *phyla*: Cyanobacteria con el 21,42% del total de especies, Bacillariophycophyta con el 32,14%, Dinoflagellata con el 7,14%, Rhodophycophyta, Heterokontophycophyta y Chlorophycophyta con el 10,71% cada una de ellos y Ectoprocta con el 7,14% (Tabla 9 y Fig. 202).

La abundancia total de los organismos epífitos analizados a lo largo de los 12 meses de muestreo en las regiones apicales de *D. dichotoma* fue de 5383 organismos. Se determinó que durante enero la carga epifítica fue mayor (Tabla 9 y Fig. 203). Esta alta abundancia estuvo determinada principalmente por la especie *G. marina* y en menor medida por *Cocconeis* sp. (Tabla 9). Luego, con abundancias menores, continuaron abril y el periodo agosto-octubre (Tabla 9, Fig. 203). En ese periodo, la abundancia fue determinada principalmente por la presencia de *M. auriginea*, *Cocconeis* sp. y *G. marina*. En cambio, en abril la abundancia fue reflejo de la presencia de otros organismos, como *C. fusca*, *S. alsidii* y *H. maculans*, además de la presencia de *Cocconeis* sp. y *M. auriginea* (Tabla 9).

En marzo, presentó abundancias más bajas, determinadas principalmente por *M. auriginea* y *Cocconeis* sp. (Tabla 9, Fig. 203).

La mayor carga epifítica estacional ocurrió durante la primavera, con 1588 organismos (Fig. 204). Este valor estuvo determinado principalmente por las altas abundancias de la especie *M. auriginea*, pero también por el aporte en número de individuos de *Cocconeis* sp. y *G. marina* (Fig. 204). Durante el verano, la abundancia de *M. auriginea* fue menor que durante la primavera, por lo que la alta carga epifítica de esta estación estuvo determinada por la presencia de *G. marina* (Fig. 204). Durante el invierno, la carga epifítica fue aportada principalmente por *Cocconeis* sp. y *G. marina* (Fig. 204).

El análisis de la carga epifítica de la región apical, subdividiéndola en 5 secciones de 2 mm² cada una, reveló un gradual ascenso desde la sección 1 a la sección 5 (Fig. 205). Los valores variaron desde 367 organismos presentes en la sección 1 a 1423 organismos

registrados en la última. Este aumento en la abundancia de la carga epifítica, además, estuvo acompañado con un aumento del número total de taxones desde la sección 2 a la 5 (Fig. 205). Esta última sección presentó una especie y un género, que no fueron registrados en las otras 4 secciones (*O. corallinae* y *Tubulipora* sp.), pero estos organismos no aportaron abundancia a la sección.

3.2.2. Análisis de la estructura de la comunidad epifítica

La diversidad (H') de las zonas apicales de los talos de *D. dichotoma*, basada sobre abundancias absolutas, varió desde 0,020 a 2,58 en noviembre y abril respectivamente (Fig. 206). La riqueza específica (d) fue máxima en el mes de abril, siendo de 2,62 y mínima en julio (0,90) (Fig. 206). La equitatividad de especies (J) varió entre 0,008 en noviembre, coincidiendo correctamente con bajos valores del índice de diversidad y 0,89 en abril, mes que presentó el mayor índice de Shannon y Weaver (Fig. 206).

3.3. Estudios en las regiones medias de los talos de *D. dichotoma*

3.3.1. Características biológicas

Del total del número de taxones epífitos ($n=37$) registrados sobre las frondes de *D. dichotoma* en las regiones medias, fueron observados 35 (Tabla 10) distribuidos en 9 *phyla*: Cyanobacteria que representó el 20% del total de especies, Bacillariophycophyta el 25,71%, Dinoflagellata el 5,71%, Rhodophycophyta el 11,42%,

Heterokontophycophyta y Chlorophycophyta el 14,28%; Ectoprocta el 3,12% y Nematoda y Foraminifera el 2,85% (Tabla 10, Fig. 207). La abundancia total de la carga epifítica de la regiones medias de las frondes hospedadores correspondió a un valor de 15657 organismos epífitos. Esta carga epifítica fue casi 3 veces mayor que la carga epifítica de las zonas apicales.

La mayor carga epifítica, al analizar las abundancias de los organismos epífitos a lo largo del año de muestro de las regiones medias de *D. dichotoma*, se evidenció durante el mes de julio, no coincidiendo con la abundancia máxima apical (Tabla 10 y Fig. 208). Esta alta abundancia estuvo determinada principalmente por la presencia de *Cocconeis* sp. y en menor medida por *M. auriginea* (Tabla 10). Con abundancias menores, continuaron los meses de agosto y octubre (Tabla 10, Fig. 208). En el primer mes la abundancia estuvo determinada principalmente por la presencia de *G. marina*, en cambio, en octubre si bien se reflejó la presencia de este organismo, hubo también un fuerte aporte de *M. auriginea* (Tabla 10).

Las abundancias más bajas ocurridas en marzo coincidieron con las registradas para la región apical de los frondes del hospedador, pero en este caso estuvo dada por la alta presencia del alga roja *S. alsidii* (Tabla 10, Fig. 208).

La mayor carga epifítica estacional se observó durante el invierno, alcanzando un valor de 5139 organismos (Fig. 209). Este valor estuvo determinado principalmente por altas abundancias de *Cocconeis* sp., pero también por un fuerte aporte de individuos de *G. marina* y *M. auriginea* (Fig. 209). Durante la primavera, la carga epifítica fue determinada por la abundancia de *M. auriginea* y en menor medida por *G. marina* y

Cocconeis sp. (Fig. 209). En otoño y verano, *M. auriginea* explicó la mayor abundancia de organismos epífitos (Fig. 209).

La carga epifítica de la región media, analizada utilizando el mismo procedimiento que en la región apical, fue subdividida en 5 secciones de 2 mm² cada una y mostró un suave ascenso desde la primera sección hacia la última (Fig. 210). El número total de epífitos varió desde 1423 organismos presentes en la sección 1, a 3365 organismos registrados en la sección 5 (Fig. 210). La abundancia de taxones no estuvo reflejada con la variación de la carga epifítica, los valores variaron desde 27 a 30 organismos epífitos pertenecientes a diferentes *phylla* (Fig. 210).

3.3.2. Análisis de la estructura de la comunidad epifítica

La diversidad (H') de la estructura de la comunidad epifítica en las porciones medias de los talos de *D. dichotoma*, basada en las abundancias absolutas, varió desde 1,26 a 1,96 observada en el periodo julio-febrero y el mes de abril, respectivamente (Fig. 211). La riqueza específica (d) fue máxima en el mes de abril, siendo de 3,22 y mínima en agosto de 1,84 (Fig. 211). La equitatividad de especies (J) varió entre 0,43 en los meses de julio y diciembre y 0,89 en abril, mes que presentó mayor índice de Shannon y Weaver, al igual que las porciones apicales de los talos hospedadores (Fig. 211).

3.4. Estudios en las regiones basales de los talos de *D. dichotoma*

3.4.1. Características biológicas

Del total del número de taxones epífitos (n=37) registrados sobre las frondes de *D. dichotoma*, en las regiones basales fueron observados 34 (Tabla 11). Éstos estuvieron distribuidos en 8 *Phylla*: Cyanobacteria representando el 17,64% del total de especies, Bacillariophycophyta el 26,47%, Dinoflagellata el 5,88%, Rhodophycophyta el 11,76%, Heterokontophycophyta el 14,70%, Chlorophycophyta el 17,64%, Ectoprocta y Foraminifera el 2,94% (Tabla 11, Fig. 212).

La abundancia total de la carga epifítica de la regiones basales de las frondes hospedadores fue de 11493 organismos epífitos. Esta carga epifítica fue ligeramente menor a la carga epifítica de las zonas medias, pero mayor que las regiones apicales (Fig. 213). En las regiones medias y basales la carga epifítica principalmente reflejó las altas abundancia de *M. auriginea*. En cambio, en las regiones apicales de los talos hospedadores se registró un gran número de individuos perteneciente a la especie *G. marina* (Fig. 213).

Durante el mes de octubre se evidenció la mayor carga epifítica total dada por la máxima abundancia en las regiones basales de *D. dichotoma*, no coincidiendo esto con la abundancia máxima apical y media (Tabla 11, Fig. 214). Esta alta abundancia estuvo determinada principalmente por la presencia de la especie *M. auriginea* y en menor medida por *Cocconeis* sp. (Tabla 11). Abundancias menores se registraron en agosto (Tabla 11, Fig. 214). Aquí, a diferencia de octubre, la abundancia fue determinada principalmente por la presencia de *G. marina* y luego por altos valores de presencia de *M. auriginea* (Tabla 11).

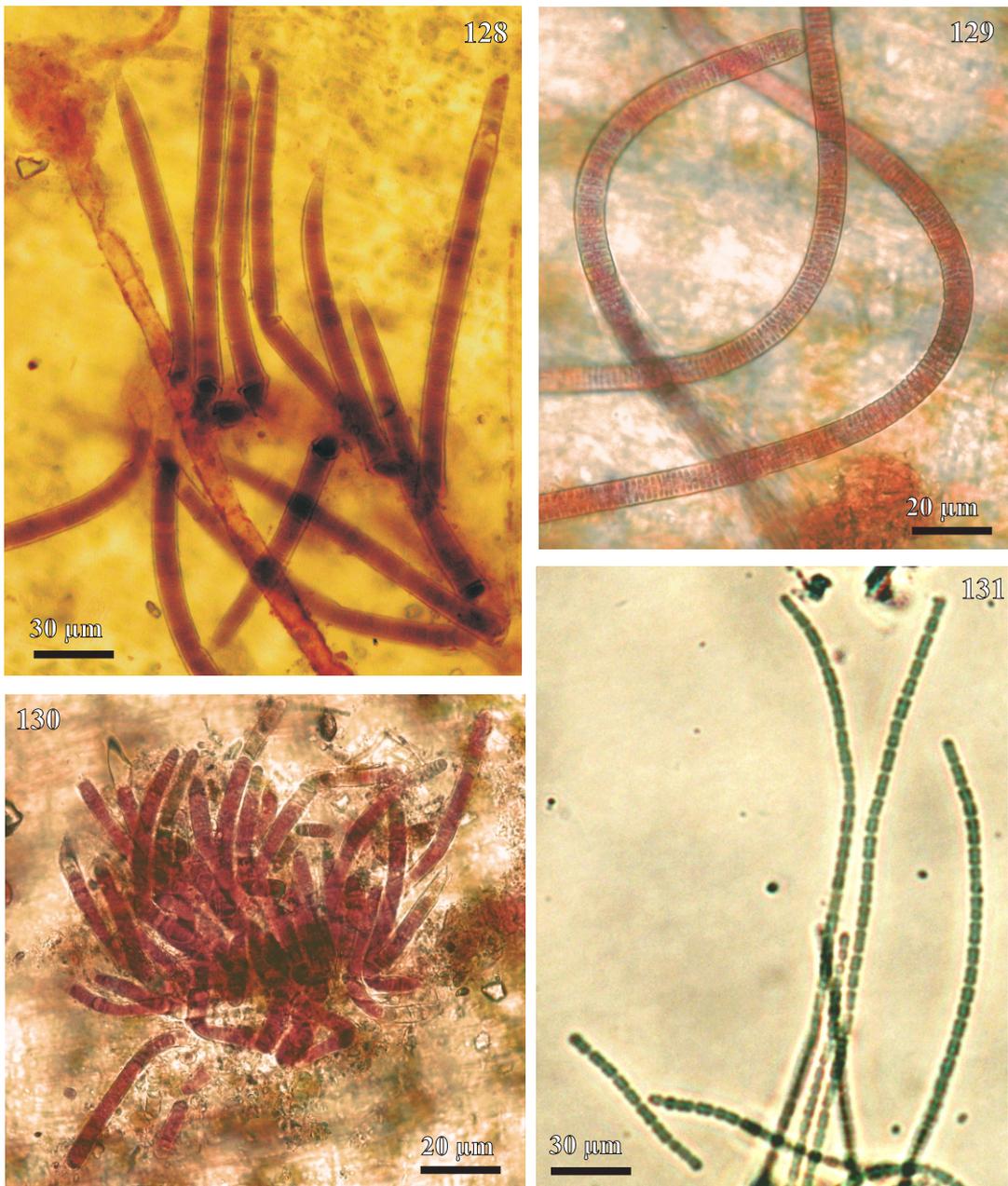
El mes de marzo presentó las abundancias más bajas, coincidiendo con lo ocurrido en las regiones apicales y medias de las frondes del hospedador. En este periodo del año, la carga epifítica fue determinada por la presencia de *S. alsidii* (Tabla 11).

Estacionalmente, se determinó que la mayor carga epifítica se observó durante los meses de primavera con 4050 organismos epífitos (Fig. 215). Este valor estuvo determinado principalmente por altas abundancias de la especie *M. auriginea* y también por un menor aporte de individuos de *Cocconeis* sp. (Fig. 215). Durante el invierno, la carga epifítica fue también determinada por la abundancia de *M. auriginea* y en menor medida por *G. marina* (Fig. 209). Durante el verano otra vez, la especie más abundante fue *M. auriginea*, la cual representó el mayor número de organismos epífitos, pero además colaboraron con este valor los ejemplares del género *Cocconeis* sp. (Fig. 215). Diferente fue la situación en el invierno, donde las abundancias máximas fueron determinadas por *S. alsidii* (Fig. 215).

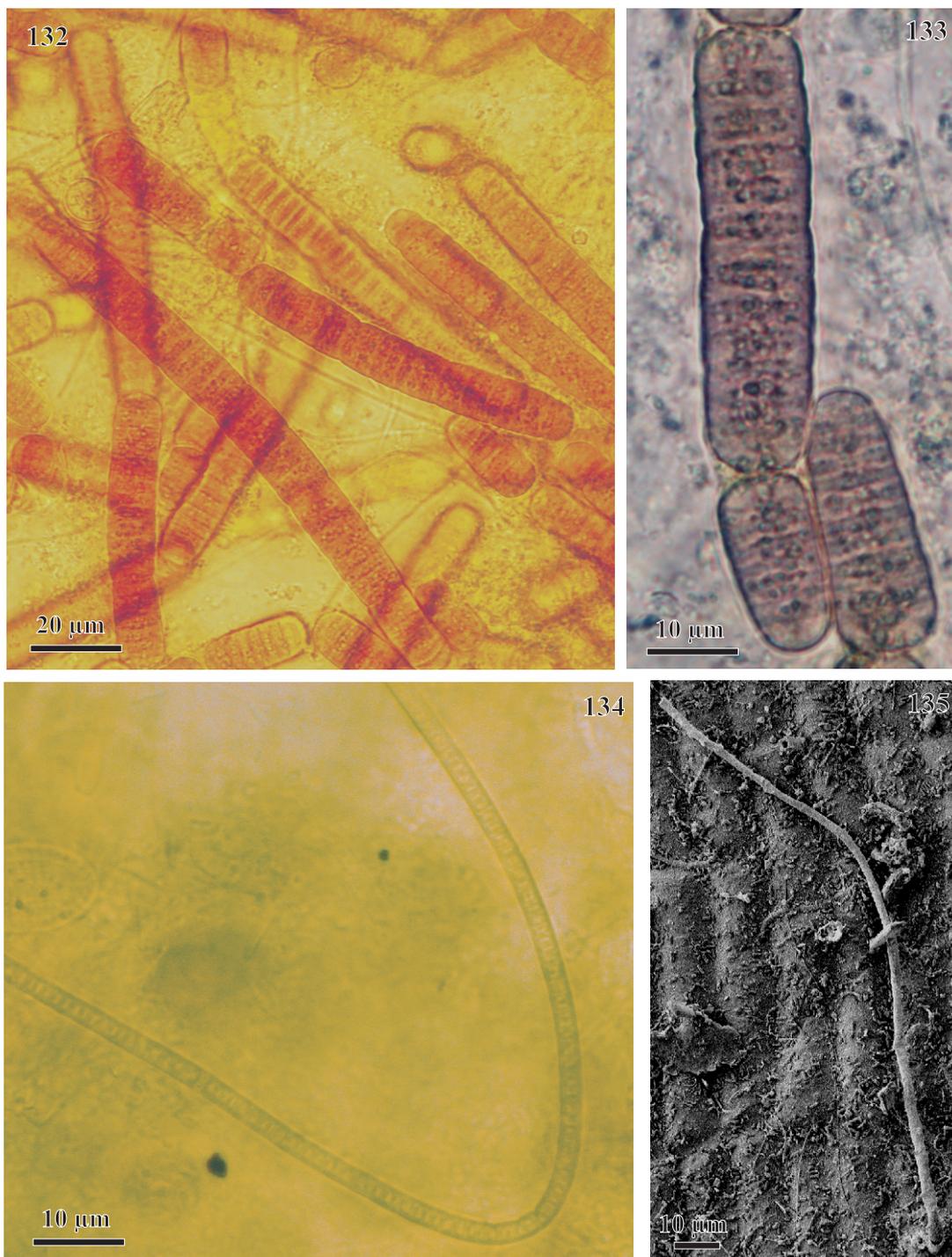
Del análisis de la carga epifítica de la región basal, utilizando el mismo procedimiento que en la sección anterior subdividiéndola en 5 secciones de 2 mm² cada una, se determinó un ascenso desde la primera sección hasta la última, como también se registró en las partes apicales y medias del hospedador (Fig. 216). El número total de epífitos varió desde 884 organismos presentes en la sección 1 a 2540 organismos registrados en la sección 5 (Fig. 216). La abundancia de taxones no estuvo reflejada en la variación de la carga epifítica, ya que ésta fue una variable muy estable, fluctuando desde 27 a 29 taxones epífitos (Fig. 216).

3.4.2. Análisis de la estructura de la comunidad epifítica

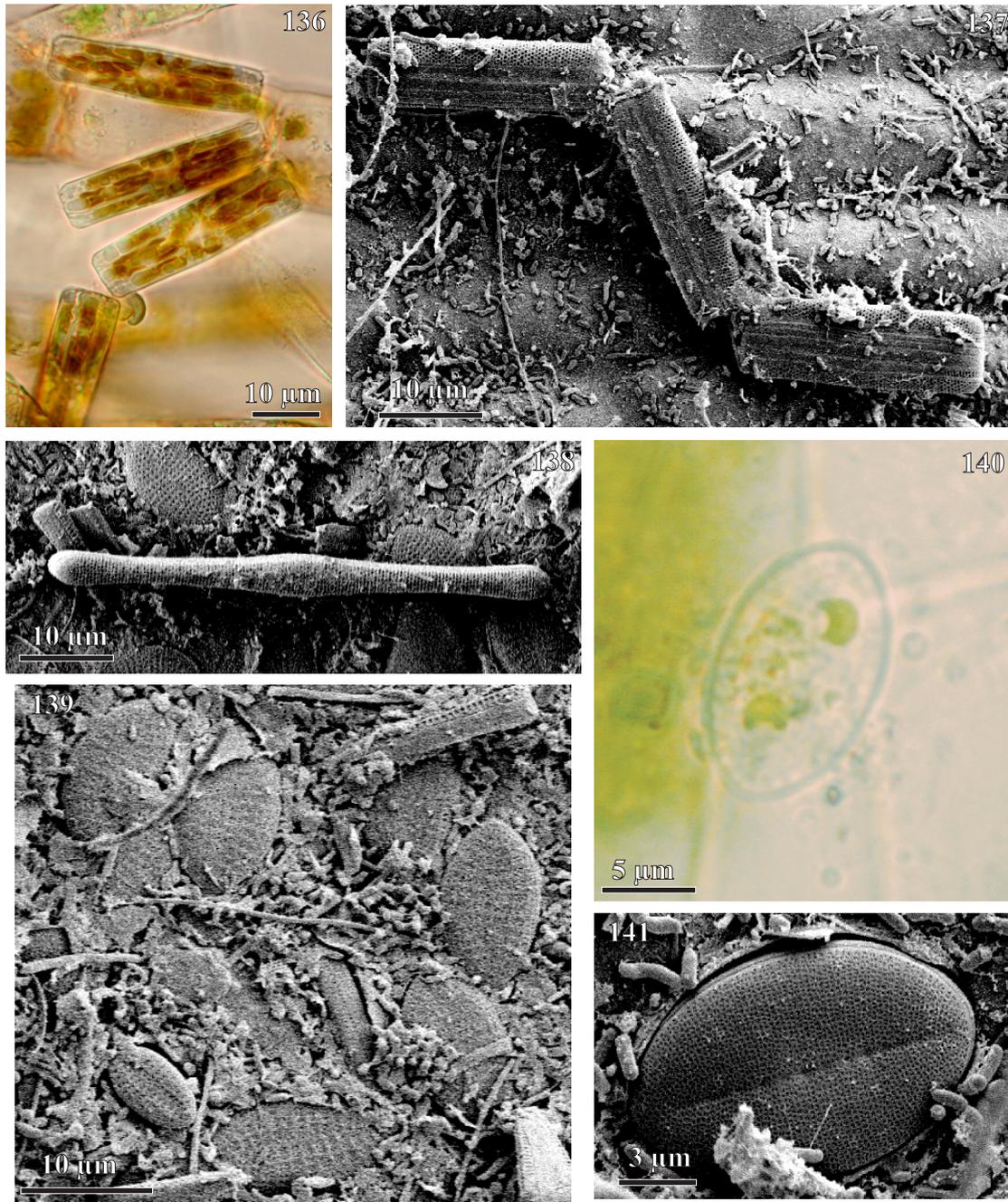
La diversidad (H') de la estructura de la comunidad epifítica en las porciones basales de los talos de *D. dichotoma*, basada en abundancias absolutas varió de 1,26 a 2,15, valores observados en los meses febrero y abril respectivamente (Fig. 217). La riqueza específica (d) fue máxima en el mes de enero con un valor de 3,33 y mínima en marzo con 1,75 (Fig. 217). La equitatividad de especies (J) varió entre 0,48 en el mes de diciembre y 0,84 en junio, no coincidiendo con el valor máximo del índice de Shannon y Weaver (Fig. 217).



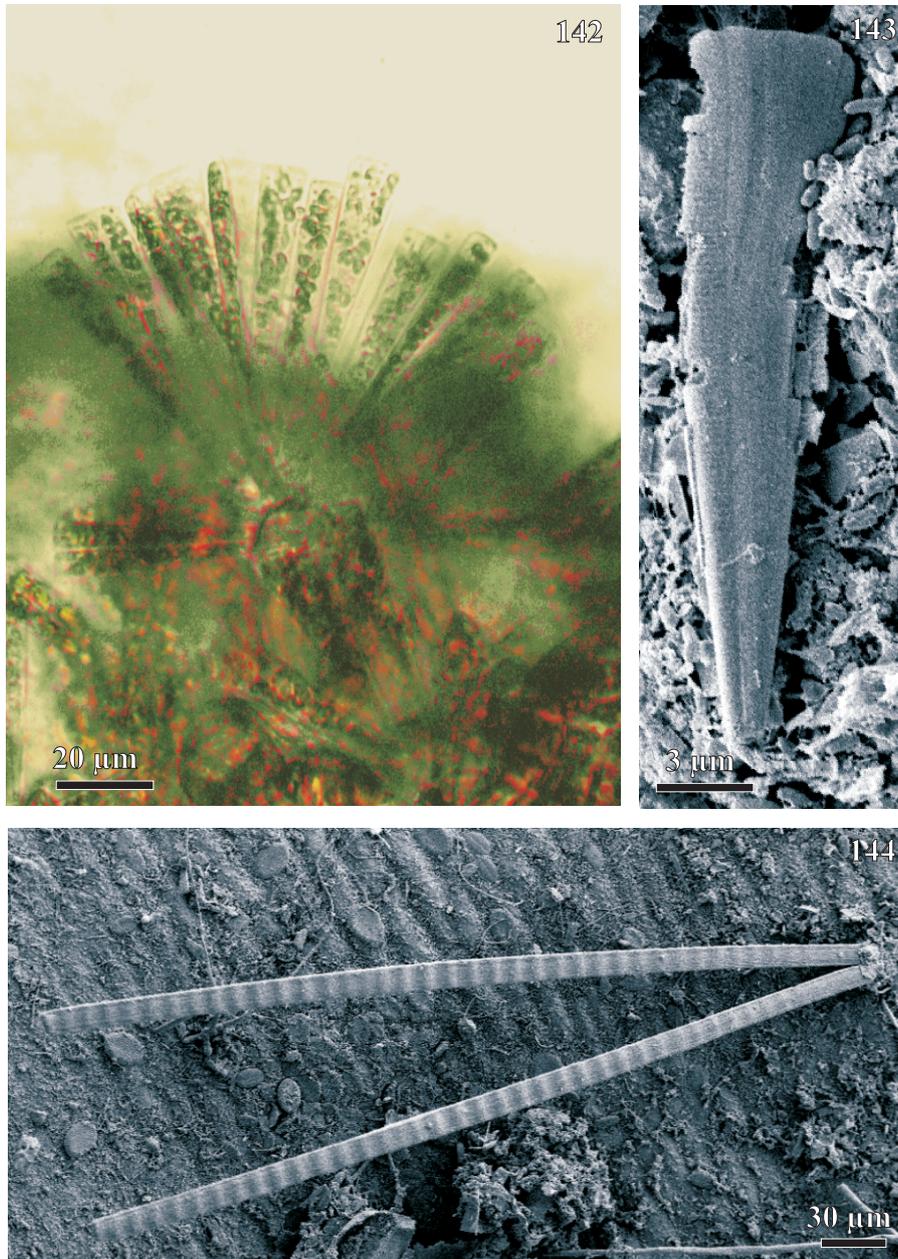
Figuras 128 - 131. Cianobacterias epífitas sobre los talos de *Dictyota dichotoma* . **128:** Aspecto general de los talos de *Calothrix fusca*. **129:** Detalle de tricomas de *Oscillatoria pulchra*. **130:** Aspecto general de los filamentos de *Microchaete aeruginea*. **131:** Tricomas de *Pseudanabaena balatonica*.



Figuras 132 - 135. Cianobacterias epífitas sobre los talos de *Dictyota dichotoma*. . **132:** Aspecto general de filamentos de *Oscillatoria corallinae*. **133:** Detalle de tricoma de *O. corallinae*. **134:** Aspecto de filamento de *Lyngbya nordgaardii*. **135:** Vista de tricoma de *L. nordgaardii* (MEB).



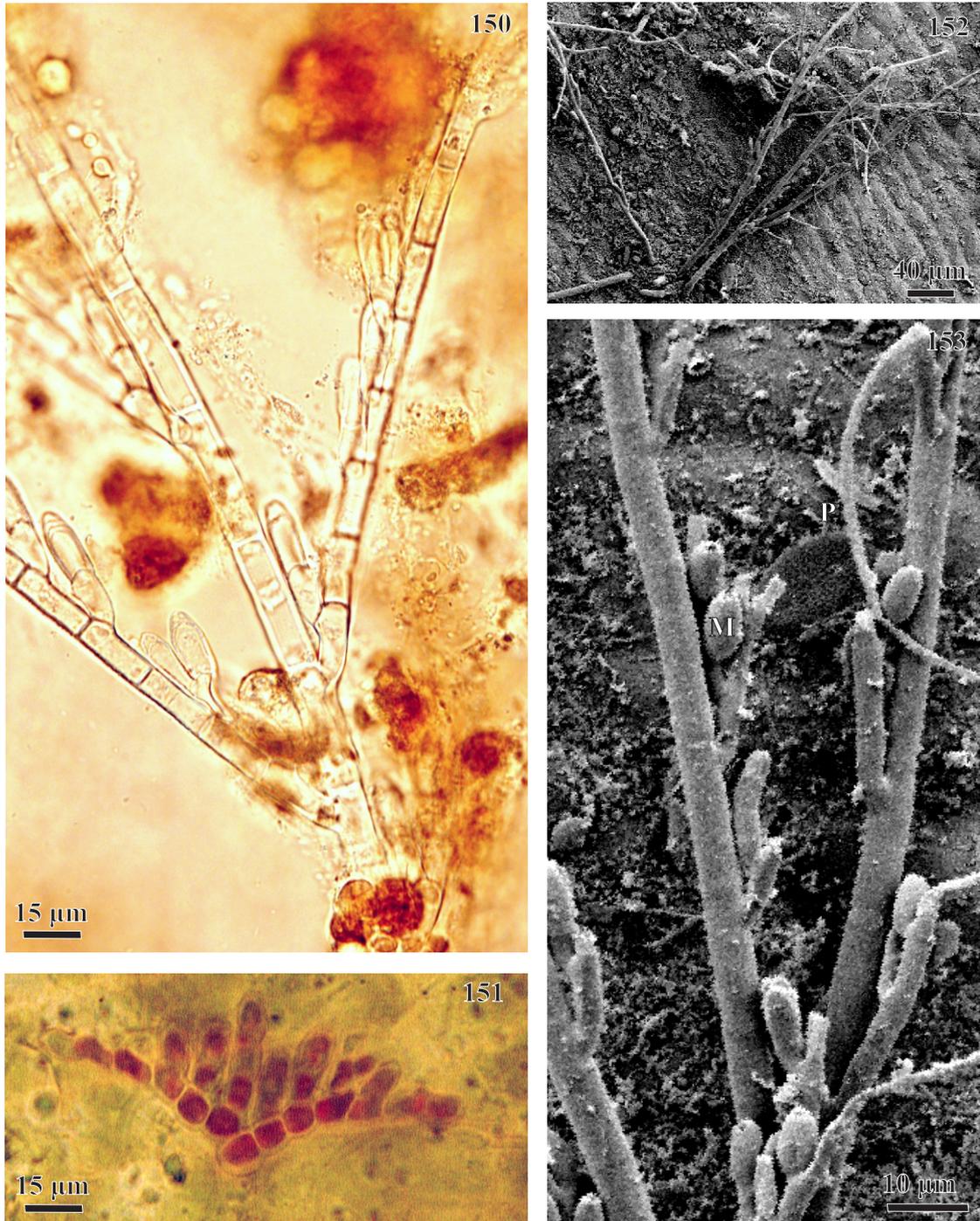
Figuras 136 - 141. Diatomeas epífitas sobre los talos de *Dictyota dichotoma*. **136:** Células de *Grammatophora marina*. **137:** Colonia de *G. marina* (MEB). **138:** Aspecto general de *Fragilaria* sp. **139:** Talos epifitados por *Cocconeis* sp. (MEB). **140:** *Cocconeis* sp. **141:** Detalle del frústulo de *Cocconeis* sp. (MEB).



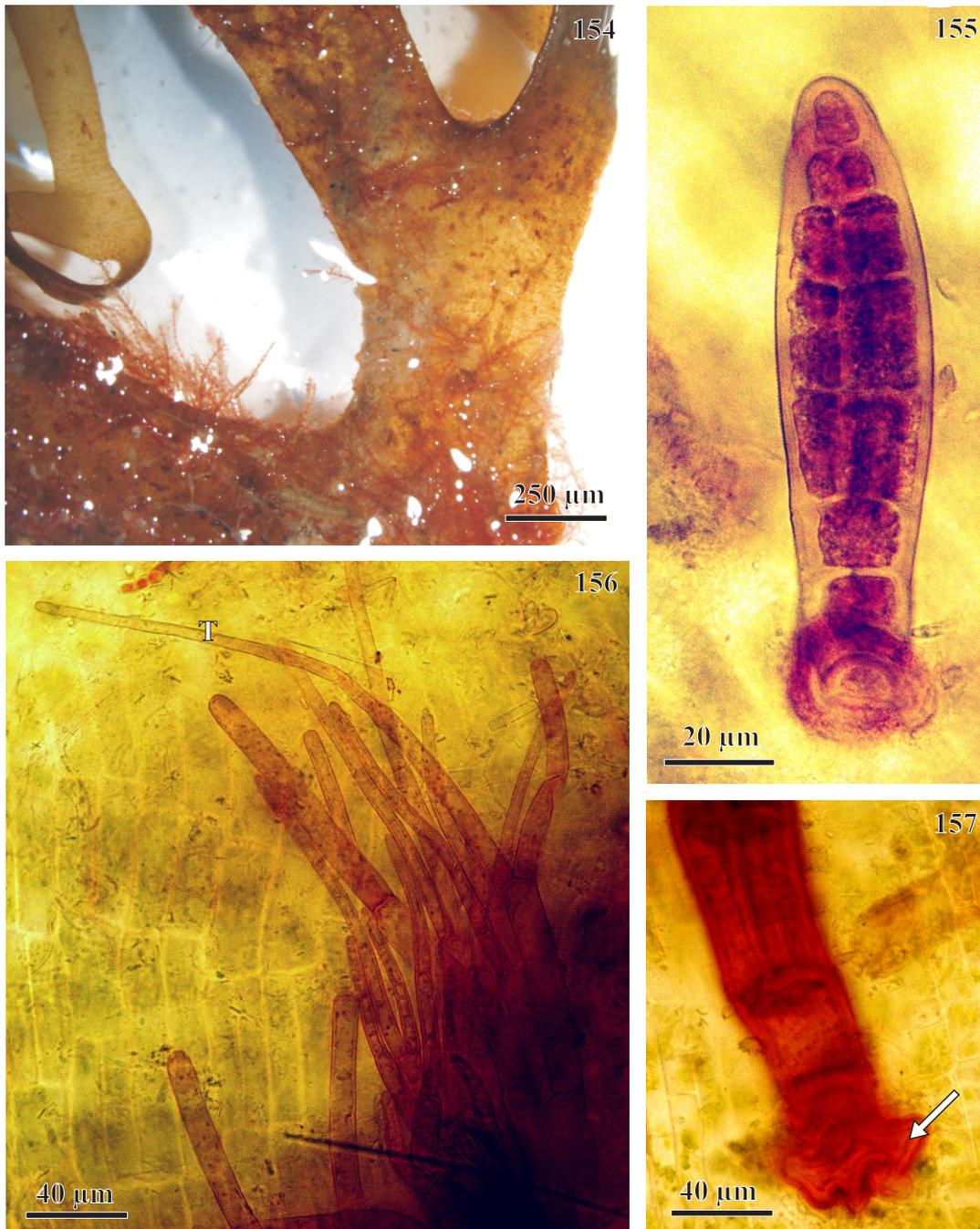
Figuras 142 - 144. Diatomeas epífitas sobre los talos de *Dictyota dichotoma*. **142:** Aspecto general de la colonia de *Licmophora* sp. **143:** Detalle de su célula (MEB). **144:** Vista de frústulos de *Synedra* sp. unidos en un mismo punto de adhesión sobre los talos (MEB).



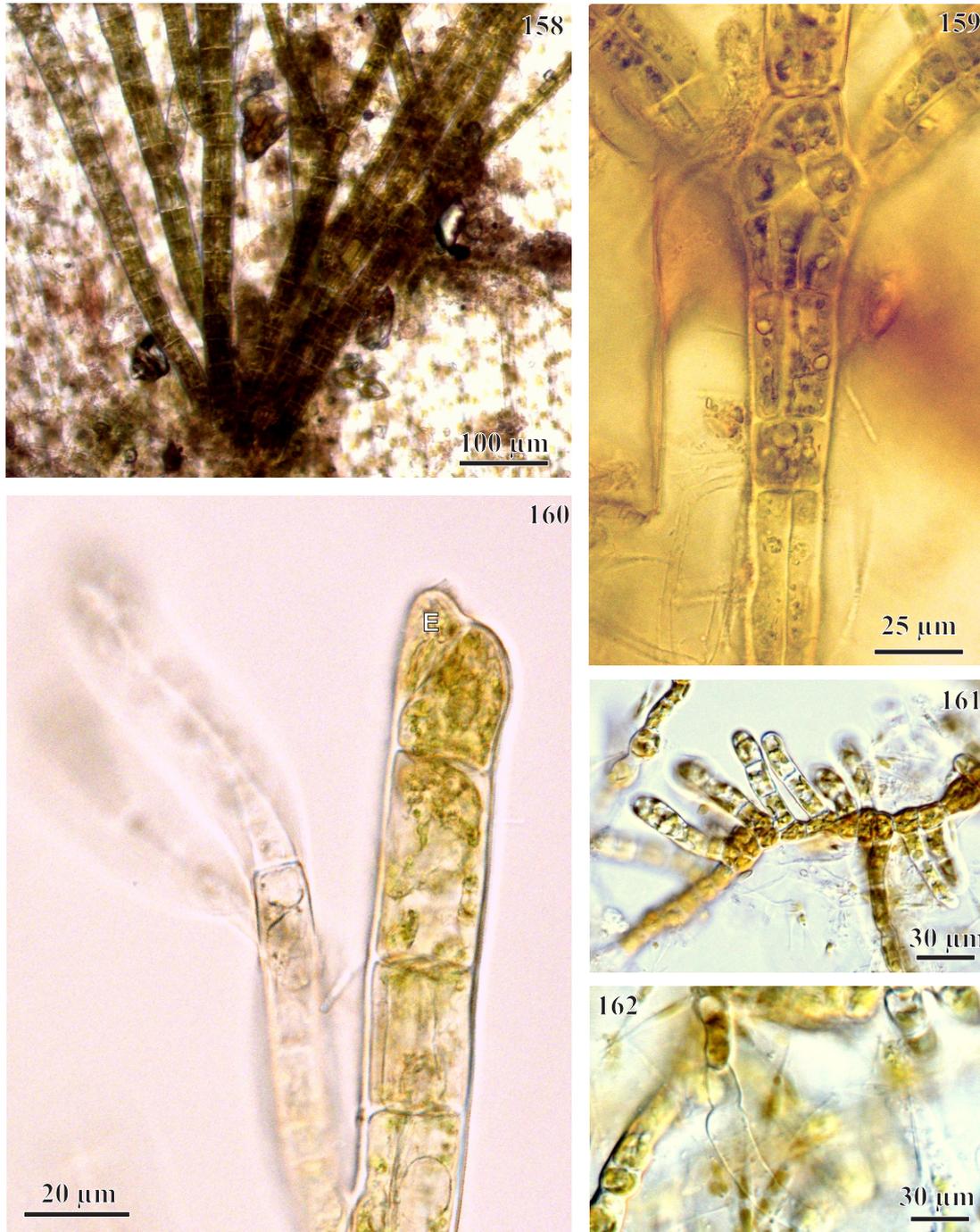
Figuras 145 - 149. Dinoflagelados y algas rojas epífitos sobre talos de *Dictyota dichotoma*. **145:** Detalle de *Prorocentrum lima* (C: cloroplastos, P: pirenoide, N: núcleo. **146:** Célula de *Peridinium* sp. sobre el talo. **147 - 149.** *Stylonema alsidii*. **147:** Filamentos epífitos. **148:** Detalle de un filamento mostrando células y gruesas paredes celulares (flechas). **149:** Talo joven de pocas células, mostrando disco de fijación (flecha).



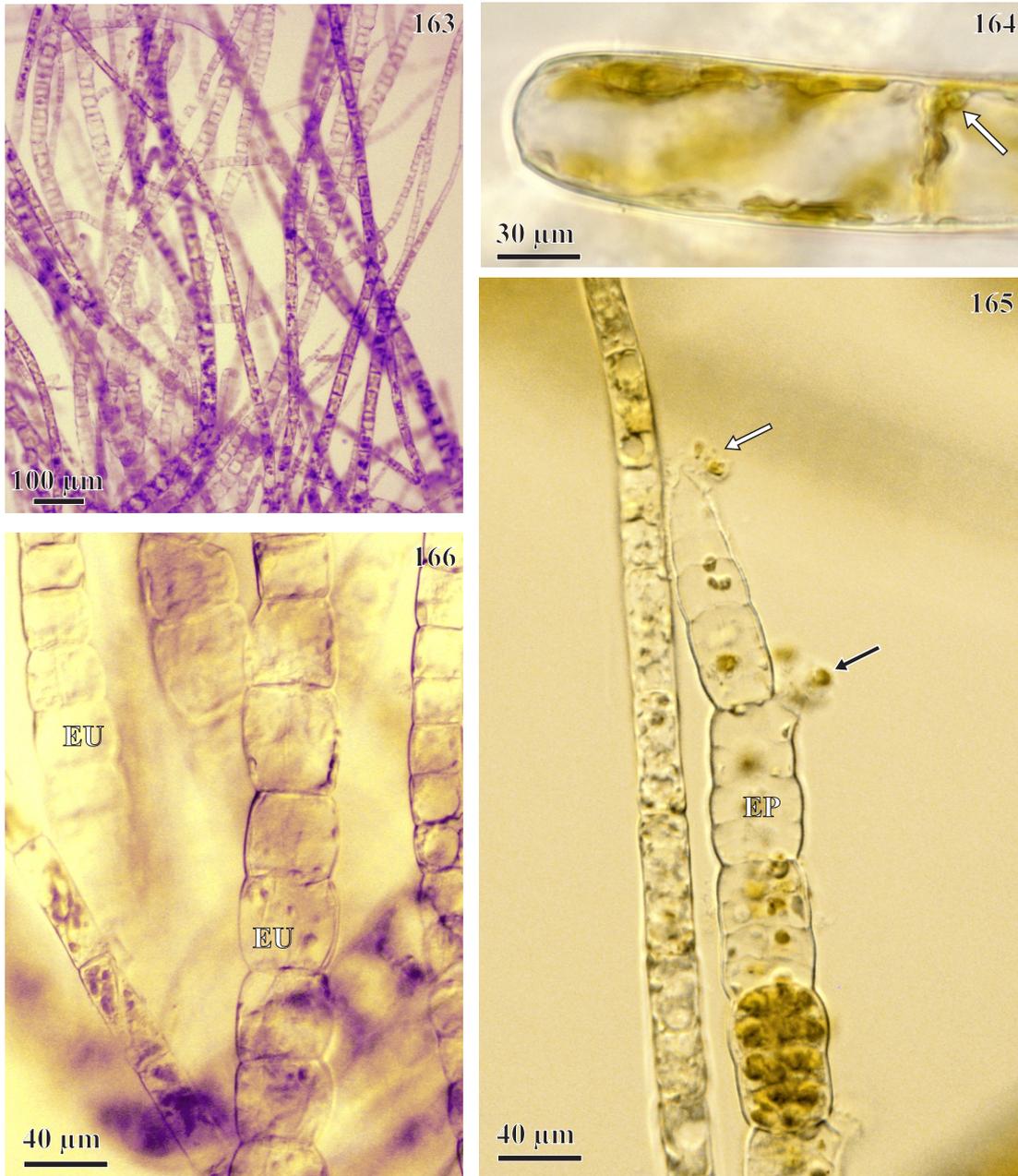
Figuras 150 - 153. Algas rojas epífitas sobre *Dictyota dichotoma*: *Audouinella secundata*. **150:** Talo epifítico y reproductivo. **151:** Talo pseudoparenquimático basal, desde el cual se origina los filamentos erectos. **152:** Talo (MEB). **153:** Detalle al MEB del talo mostrando monosporangios (M) y pelos hialinos (P).



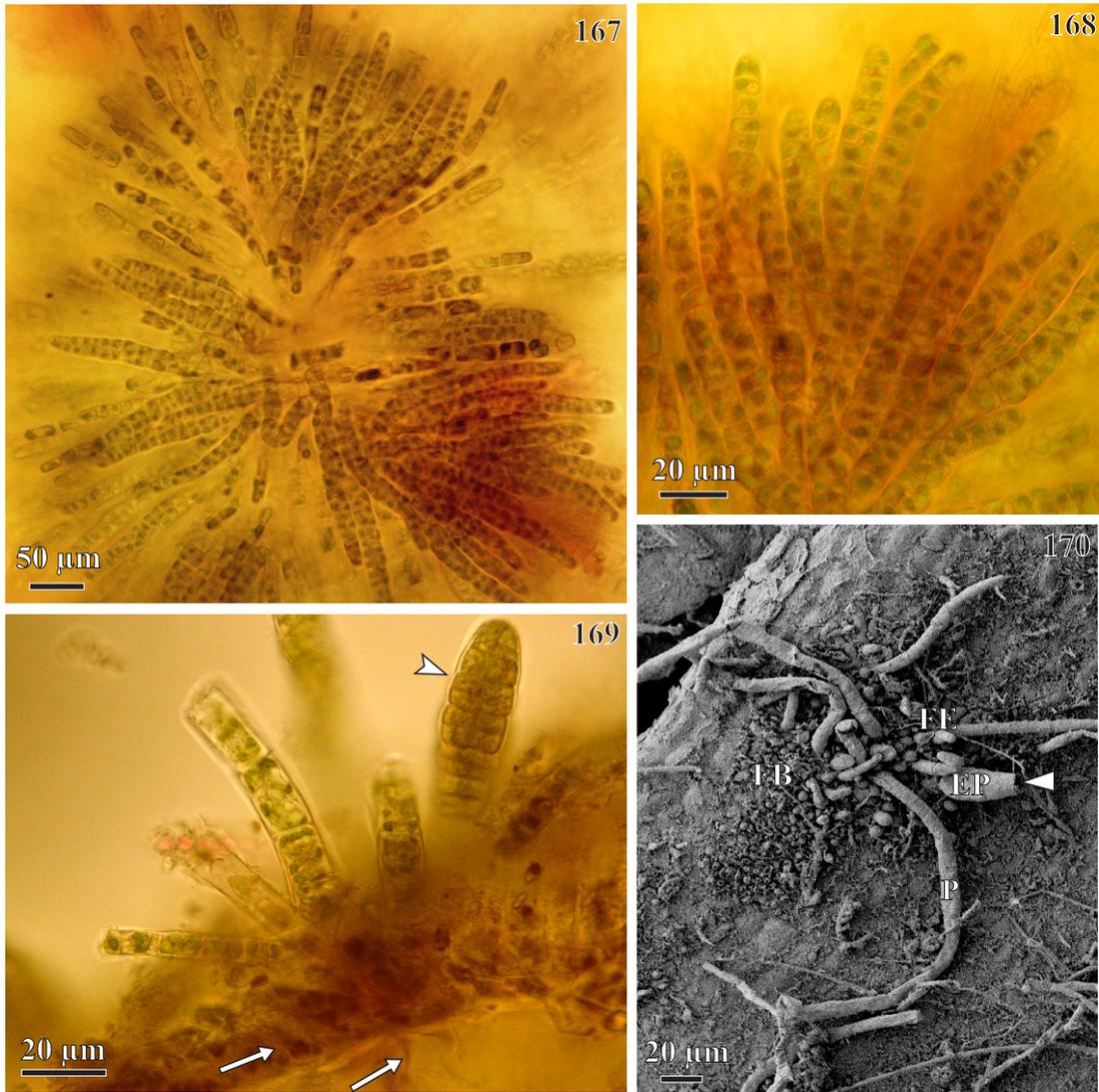
Figuras 154 - 157. Algas rojas epífitas sobre talos de *Dictyota dichotoma*: *Polysiphonia* sp. **154:** Filamentos. **155:** Filamento joven constituido por 7 hileras de células. **156:** Ápice terminal de filamento joven mostrando los tricoblastos hialinos (T). **157:** Vista de la región basal del filamento, mostrando disco de adhesión (flecha).



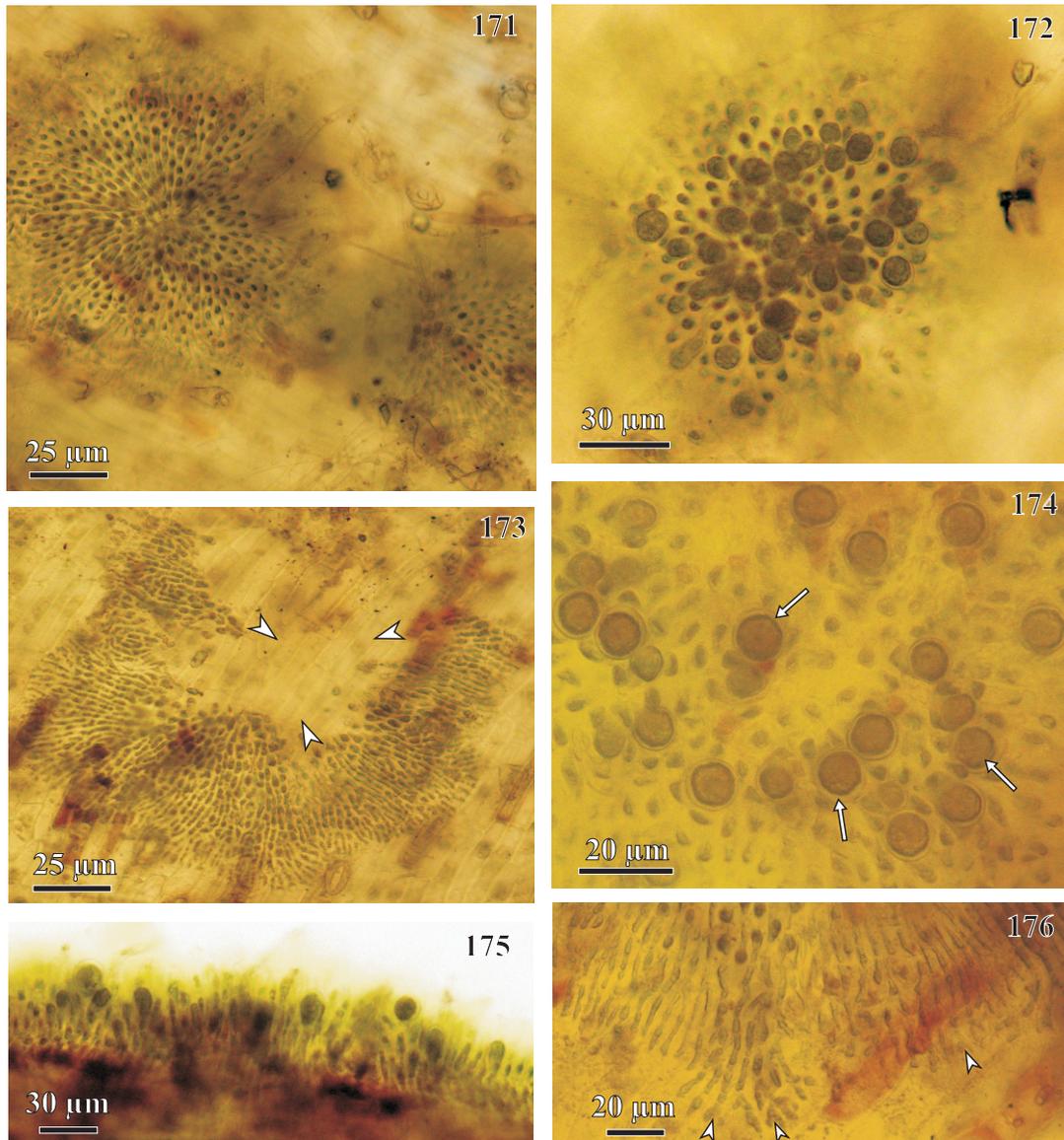
Figuras 158 - 162. Algas pardas epífitas sobre *Dicytota dichotoma*. **158:** Filamentos basales de *Sphacelaria cirrosa* adheridos al talo. **159:** Región apical de *S. cirrosa*, mostrando los 3 propágulos apicales. **160:** Detalle de la zona de crecimiento con su célula apical (esfacelo, E) . **161:** Filamentos de *Hecatonema maculans*, aislados desde frondes de *D. dichotoma*. **162:** Detalle de esporangio plurilocular de *H. maculans*.



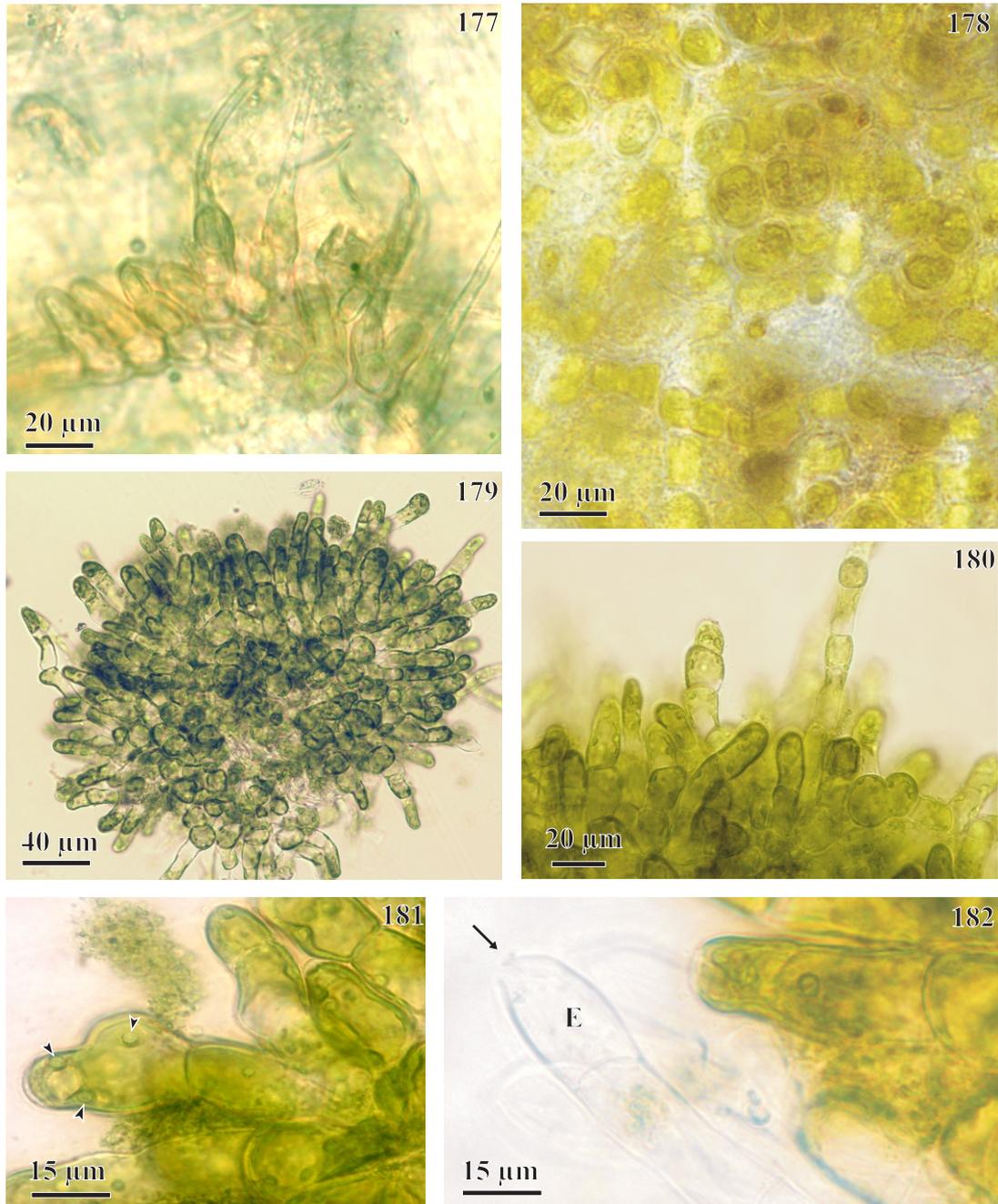
Figuras 163 - 166. Algas pardas epifitas sobre *Dictyota dichotoma*: *Pylaiella tenella*. **163:** Aspecto general de los filamentos. **164:** Detalle de la célula apical mostrando feoplastos parietales y pirenoides (flechas). **165:** Talo con desarrollo de esporangios uniloculares intercalares (EU). **166:** Talo fértil con esporangios pluriloculares intercalares (EP) y apicales, obsérvense las zooporas liberándose por los poros de dehiscencia lateral (flecha negra) y apical (flecha blanca), respectivamente.



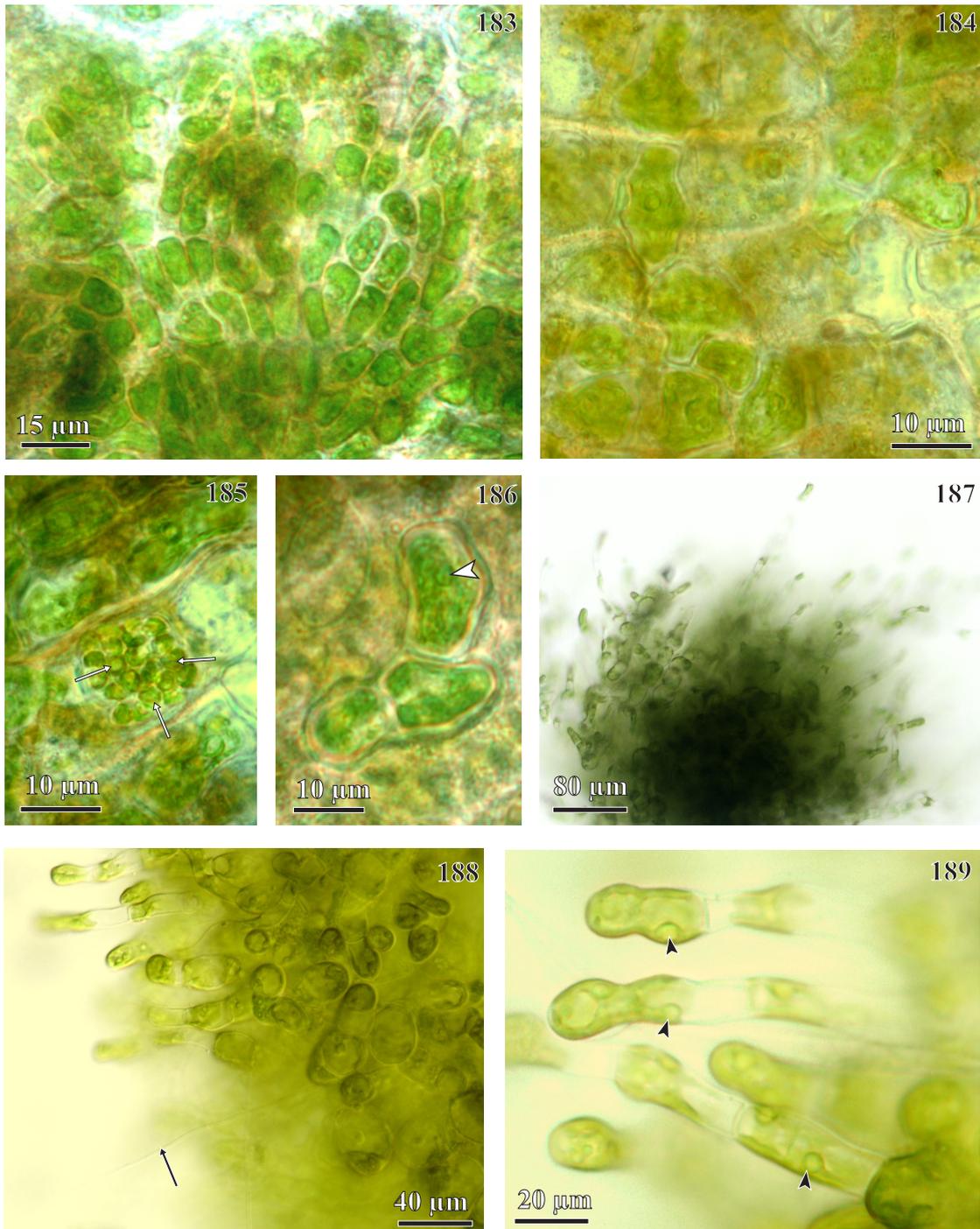
Figuras 167 - 170. Algas pardas epífitas sobre frondes de *Dictyota dichotoma*: *Microspogium globosum* **167**: Talo epifítico. **168**: Detalle de los filamentos erectos. **169 y 170.** *Myrionema* sp. sobre *D. dichotoma*. **169**: Corte transversal de *D. dichotoma* (flechas) mostrando el talo del epifíto con esporangio plurilocular (punta de flecha) sobre su superficie. **170**: Talos de *Myrionema* sp. (MEB), se observan, largos pelos (P), filamentos erectos (FE), filamentos basales postrados (FB) y esporangio plurilocular (EP) con dehiscencia apical (punta de flecha).



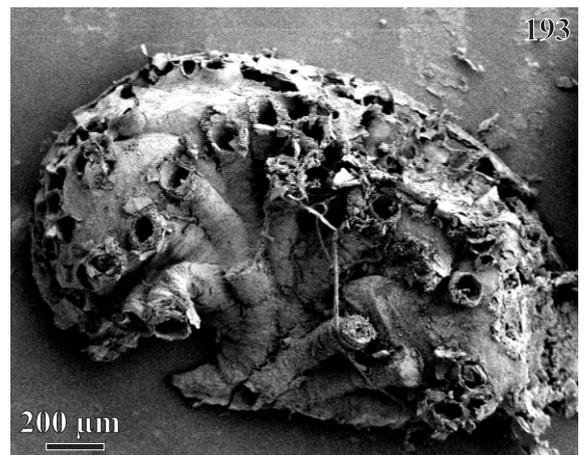
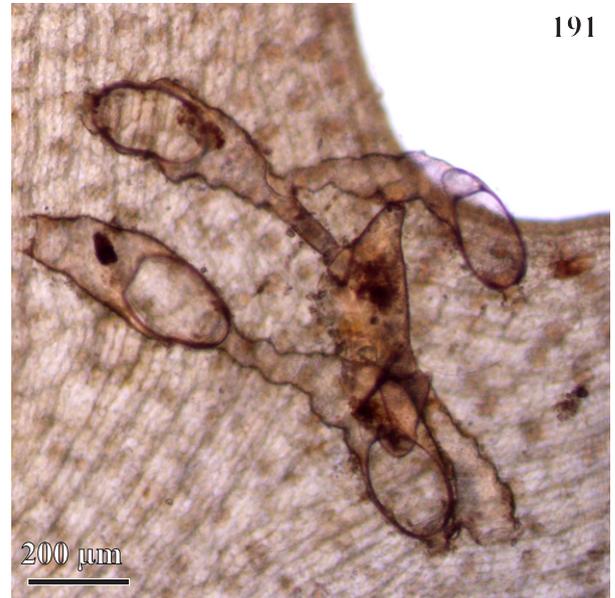
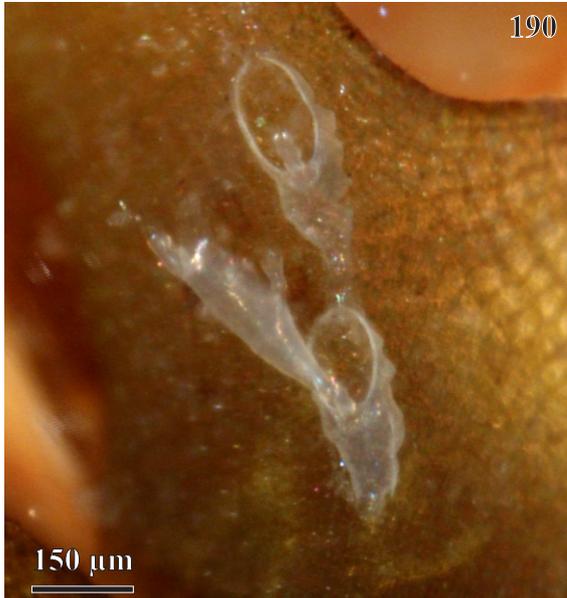
Figuras 171 - 176. Algas verdes epífitas sobre *Dictyota dichotoma*: *Pringsheimiella scutata*
171: Talos discoides, monostromáticos y pseudoparenquimatosos. **172:** Talo mostrando esporangios (flechas). **173:** Talo con región central vacía debido a la liberación de esporas desde los esporangios (puntas de flecha). **174:** Detalle de esporangios (flechas). **175:** Corte transversal de fronde de *D. dichotoma* epifitado por *P. scutata*. **176:** Detalle de filamentos vegetativos con células apicales bifurcadas (puntas de flecha).



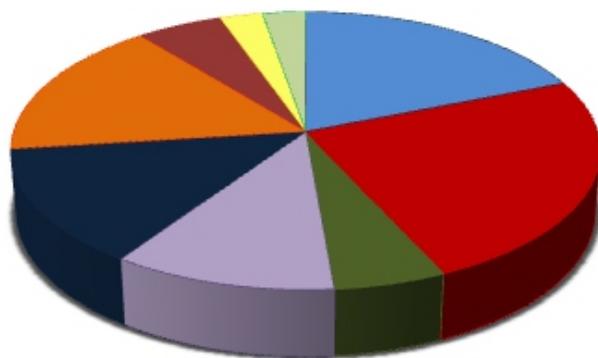
Figuras 177 - 182. Algas verdes epifitas sobre frondes de *Dictyota dichotoma*. **177:** *Bolbocoleon piliferum*. **178 - 182.** *Acrochaete polymorpha*. **178:** Talo monostromático. **179:** Aspecto general de los talos bajo condiciones de cultivo. **180:** Región marginal del talo mostrando células periféricas. **181:** Detalle de células periféricas, obsérvese el cloroplasto y los pirenoides (puntas de flecha). **182:** Esporangio (E) vacío, luego de la liberación de las zoosporas por el poro apical (flecha).



Figuras 183 - 189. Algas verdes epífitas sobre frondes de *Dictyota dichotoma*. **183:** Talo de *Acrochaete marchantiae*. **184:** Detalle de sus células poliédricas e irregulares. **185:** Detalle de esporangios maduros con zoosporas en su interior (flechas). **186:** Detalle de un talo joven tricelular, obsérvense las células con cloroplasto parietal y pirenoide (punta de flecha). **187:** Talo desarrollado bajo condiciones de cultivo. **188:** Células periféricas de talo, alargadas y algunas de ellas formaron pelos tipo-*Acrochaete* (flecha). **189:** Detalle de células bajo condiciones de cultivo, mostrando cloroplastos y pirenoides (puntas de flecha).

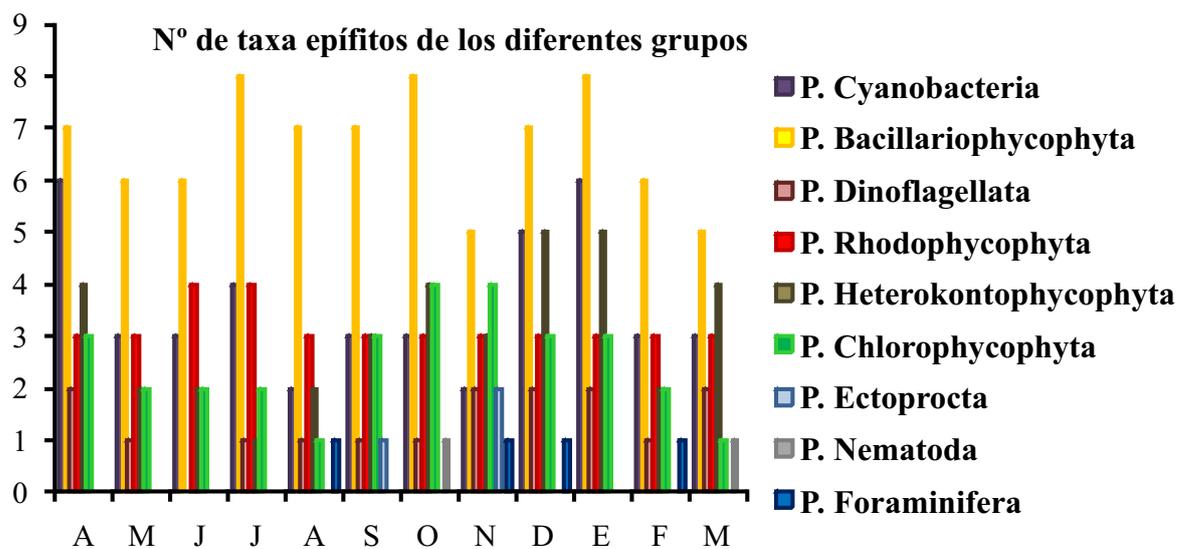


Figuras 190 - 193. Zooepífitos sobre frondes de *Dictyota dichotoma*. **190:** Colonia de *Scruparia ambigua*. **191:** Detalle de la colonia. **192:** Colonia de *Tubulipora* sp. **193:** Detalle de la colonia (MEB).



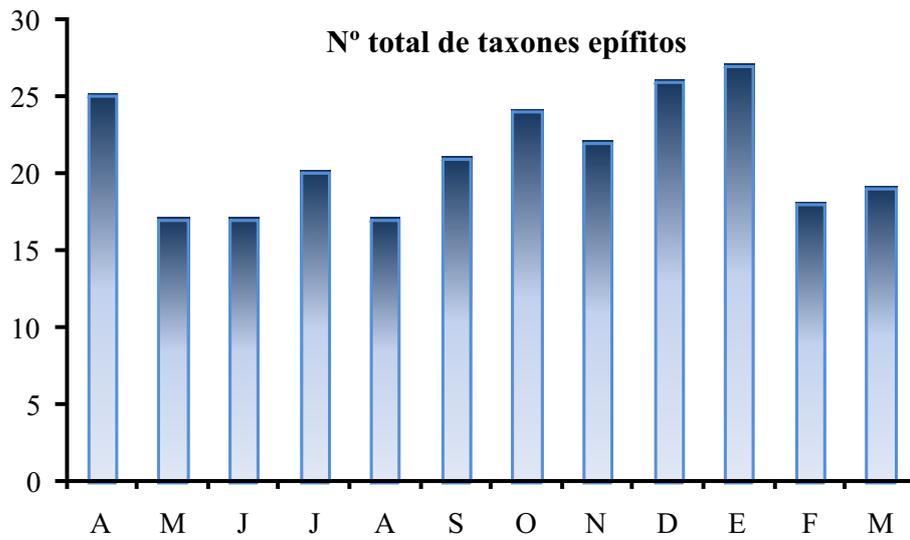
- P. Cyanobacteria
- P. Bacillariophycophyta
- P. Dinoflagellata
- P. Rhodophycophyta
- P. Heterokontophycophyta
- P. Chlorophycophyta
- P. Ectoprocta
- P. Nematoda
- P. Foraminifera

194

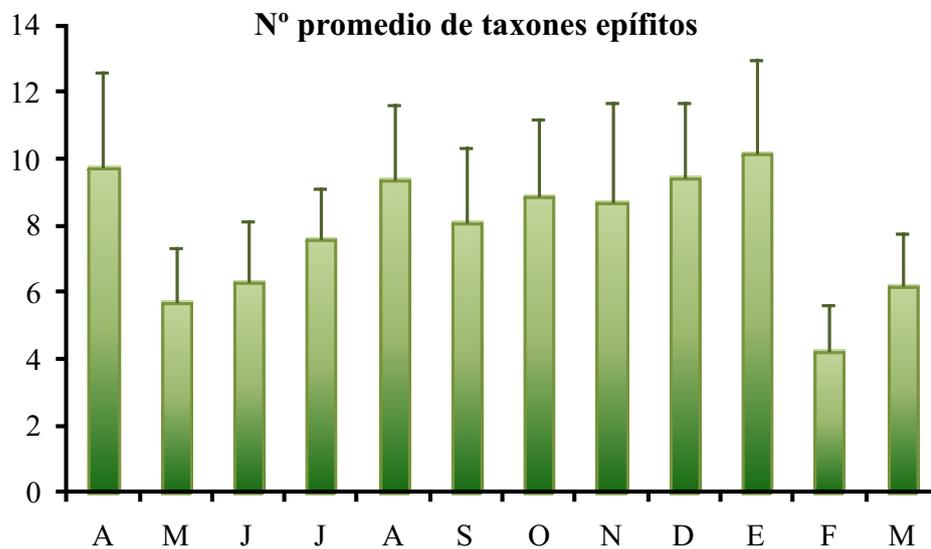


195

Figuras 194 – 195. *Dictyota dichotoma*: Cuantificación de los taxones epífitos sobre los talos. **194:** Porcentajes de taxones epífitos considerando la muestra total. **195:** Número de taxones epífitos de los diferentes *Phylla* considerando las muestras mensualmente.



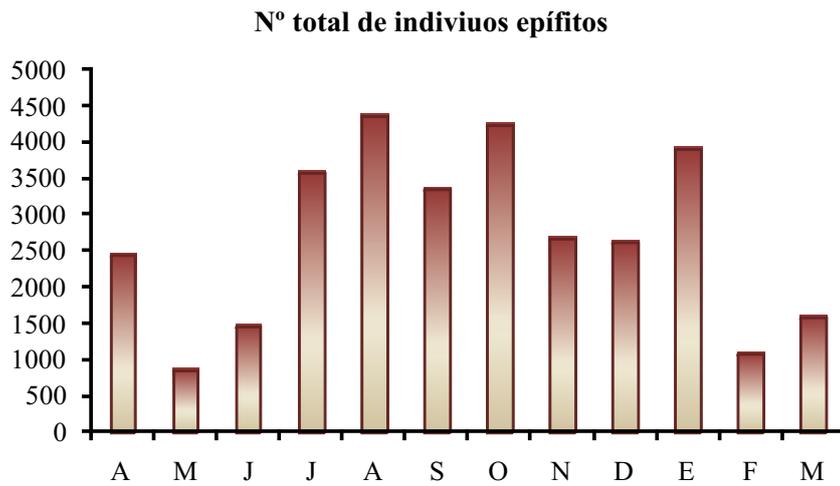
196



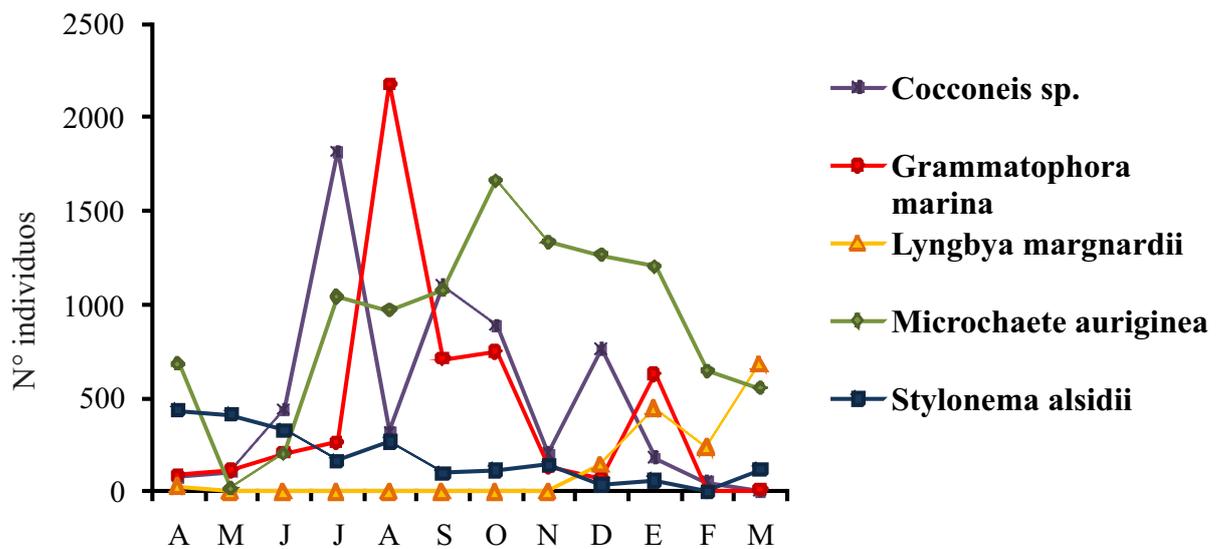
197

Figuras 196 – 197. *Dictyota dichotoma*: Variación anual del número de taxones epífitando los talos. **196:** Número total acumulado. **197:** Número promedio.

190



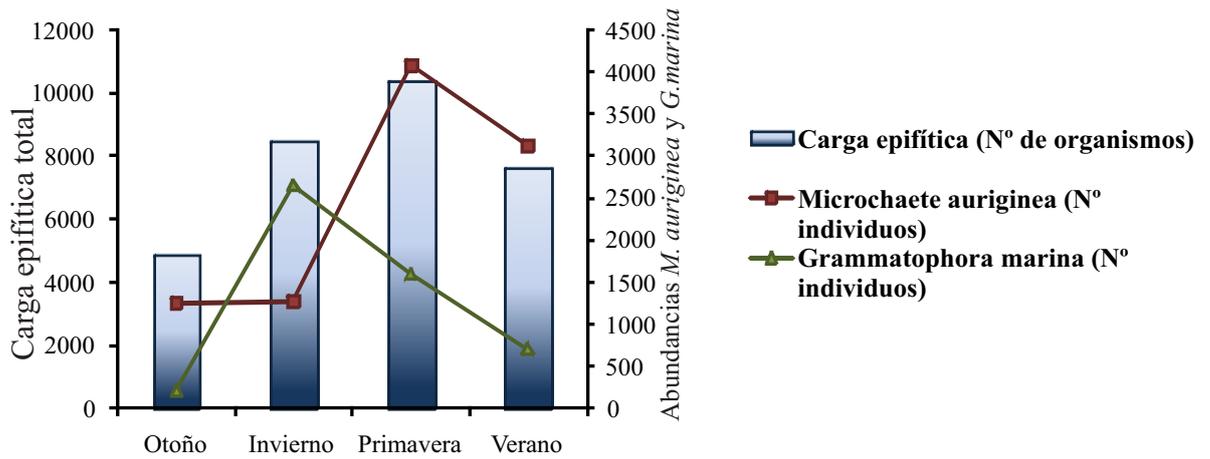
198



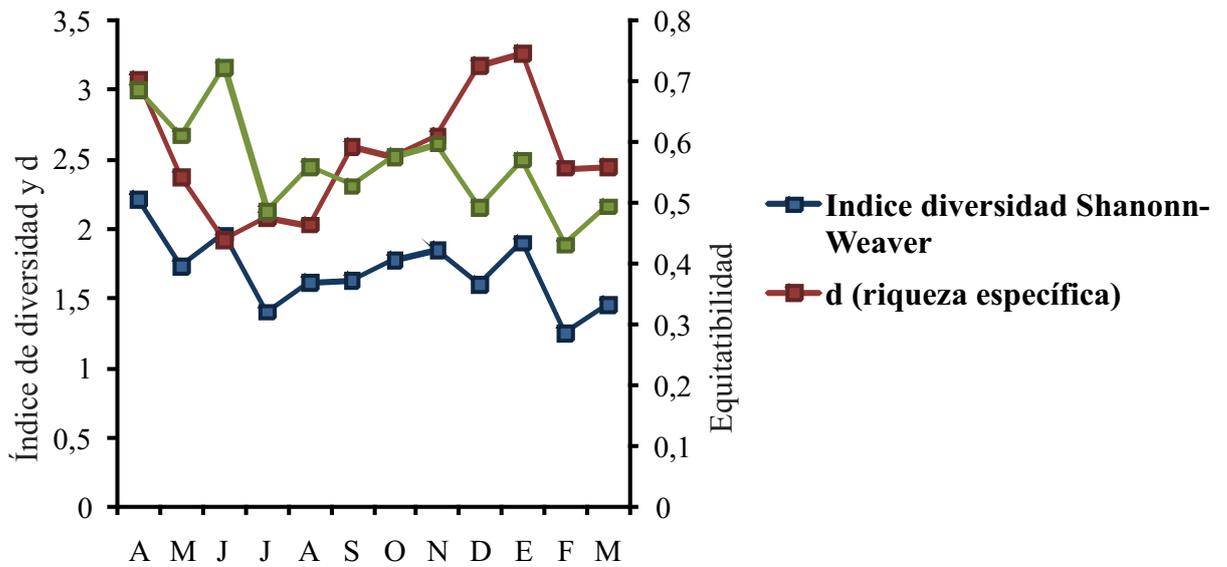
199

Figuras 198 - 199. *Dictyota dichotoma*. 198: Variación anual del número total de individuos epífitos sobre los talos. **199:** Especies epífitas más abundantes.

191



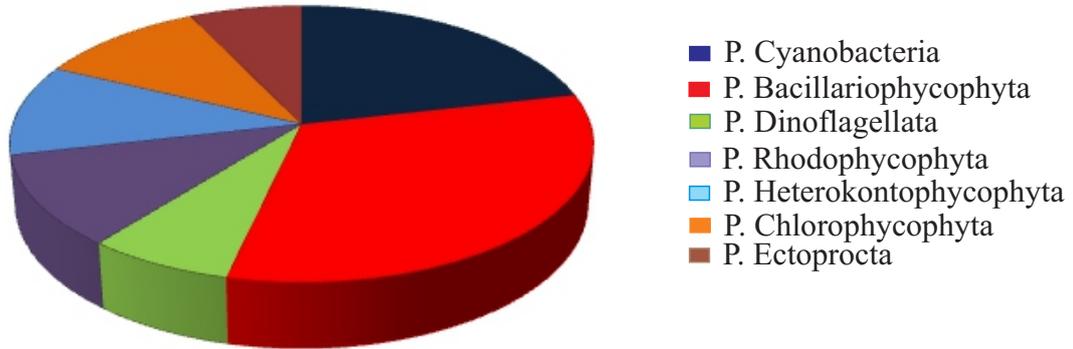
200



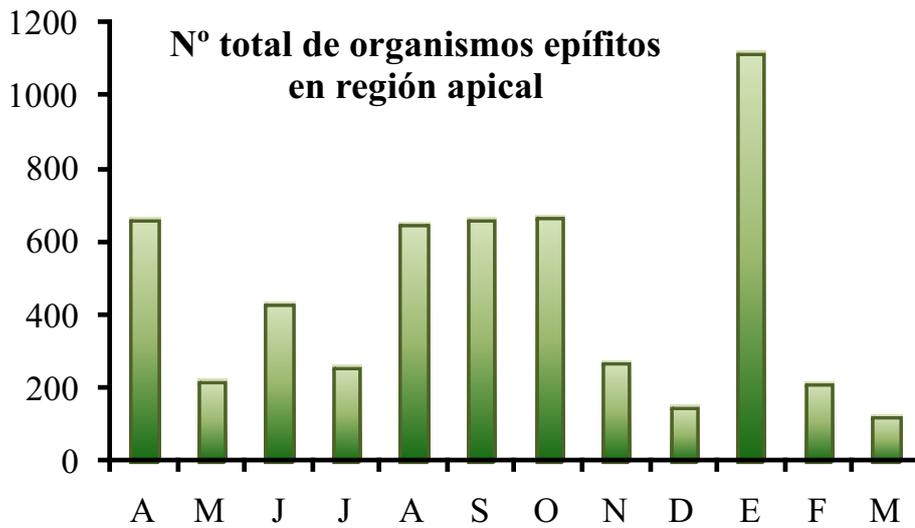
201

Figuras 200 – 201. *Dictyota dichotoma*. 200: Variaciones estacionales de la carga epifítica, abundancia de *Microchaete auriginea* y *Grammatophora marina*. **201:** Variación anual de la riqueza específica (d), diversidad (H') y equitatividad de las especies epifitas.

Porcentaje de representación de Phylum epífitos en secciones apicales

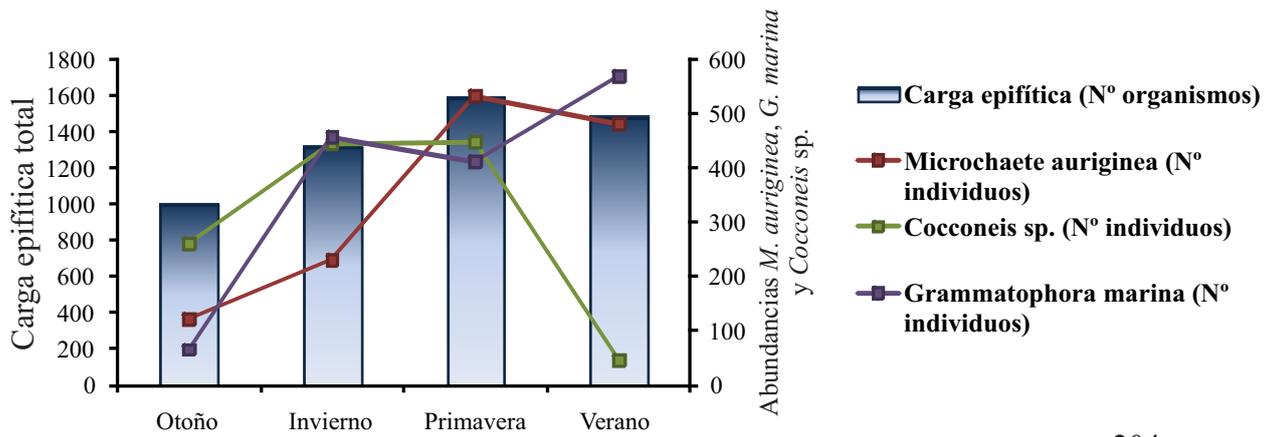


202

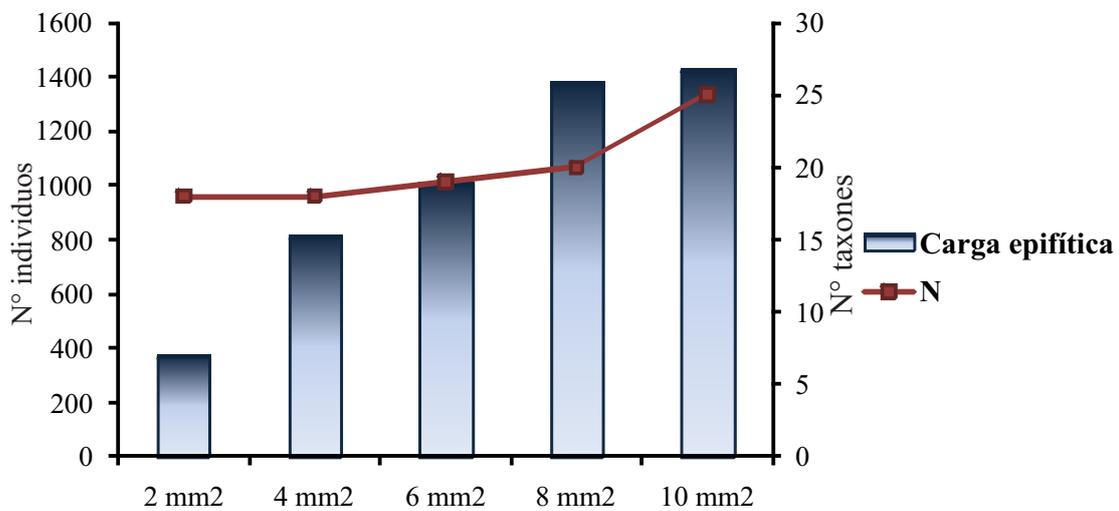


203

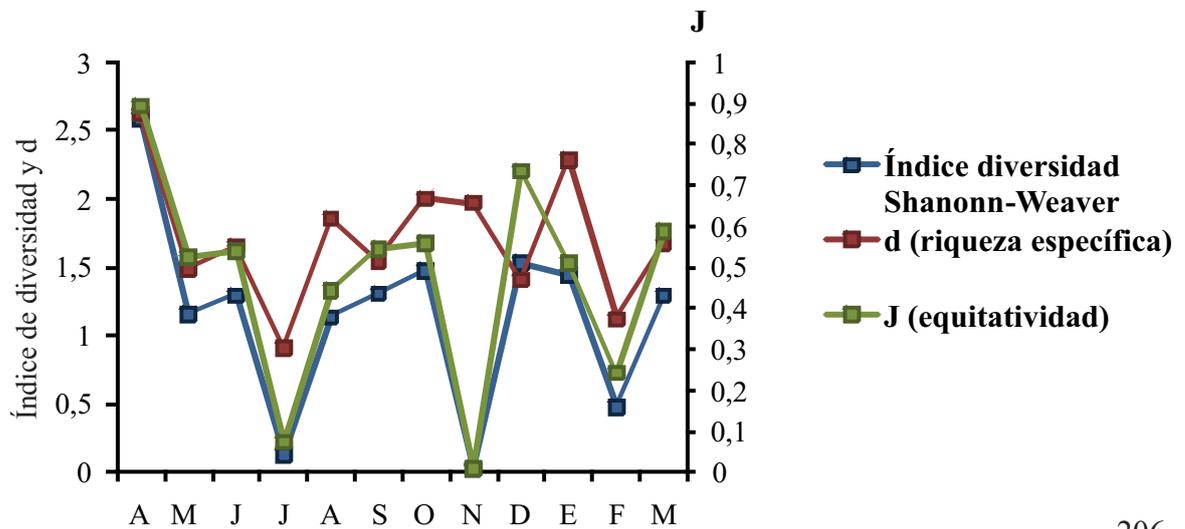
Figuras 202 - 203. *Dictyota dichotoma*. Cuantificación del grado de epifitismo de las regiones apicales de los talos. **202:** Porcentajes de epífitos de los diferentes *Phylla*. **203:** Variación anual de la carga epifítica total.



204



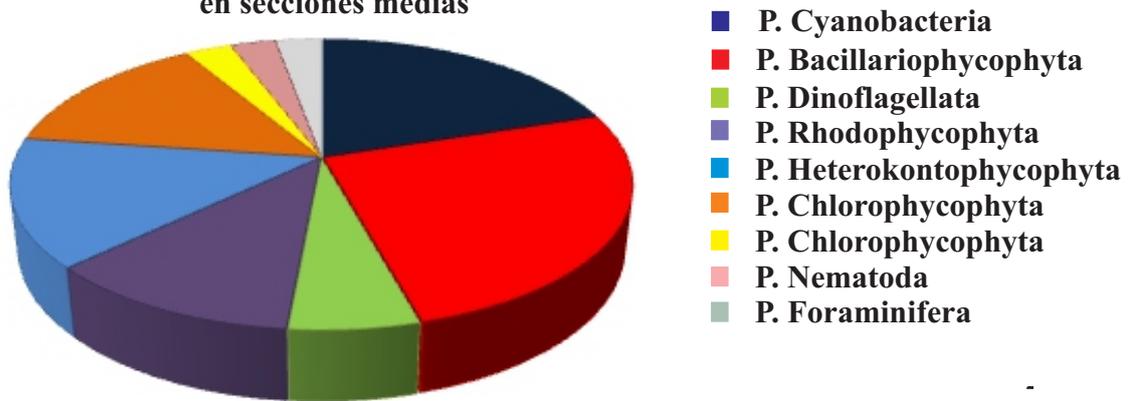
205



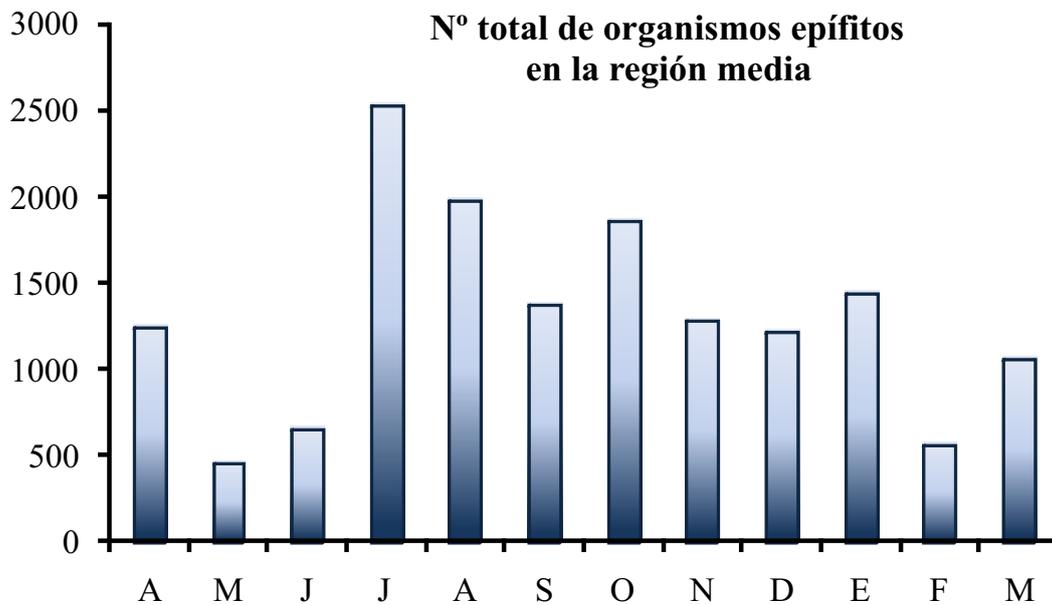
206

Figuras 204 - 206. *Dictyota dichotoma*. Cuantificación del grado de epifitismo de las regiones apicales de los talos. **204:** Variación estacional de la carga epifítica total y de las abundancias de *Microchaete auriginea*, *Grammatophora marina* y *Cocconeis* sp. **205:** Variación de la carga epifítica y del número total de taxones, observados en las 5 secciones delimitadas. **206:** Variación anual de la riqueza específica (d), diversidad (H') y equitatividad.

Porcentaje representación Phylum epífitos en secciones medias

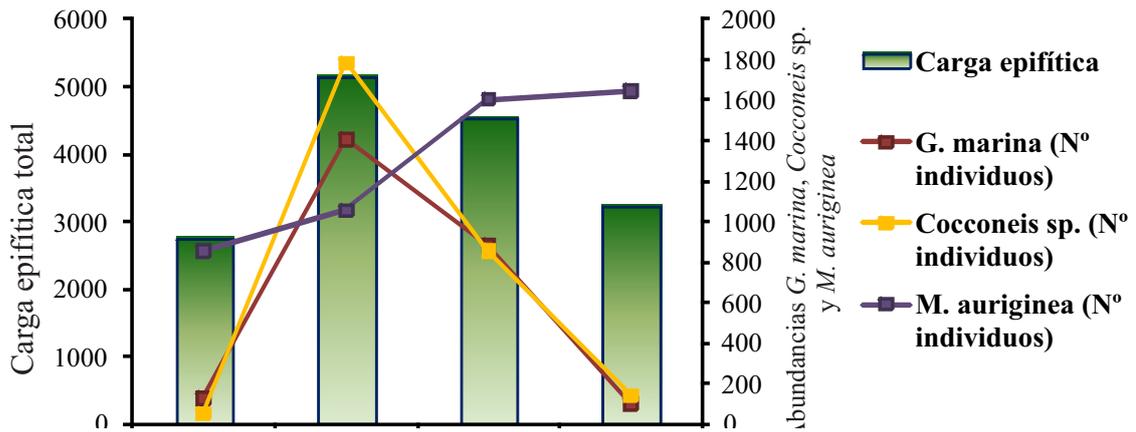


207

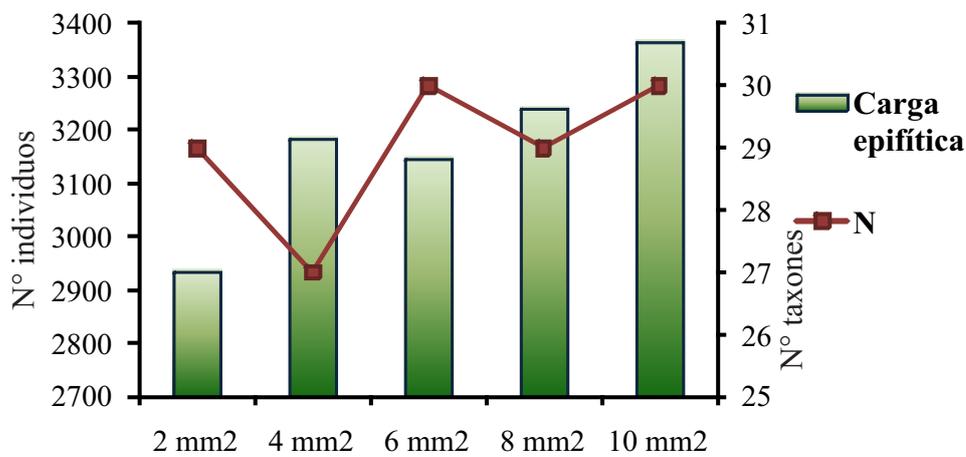


208

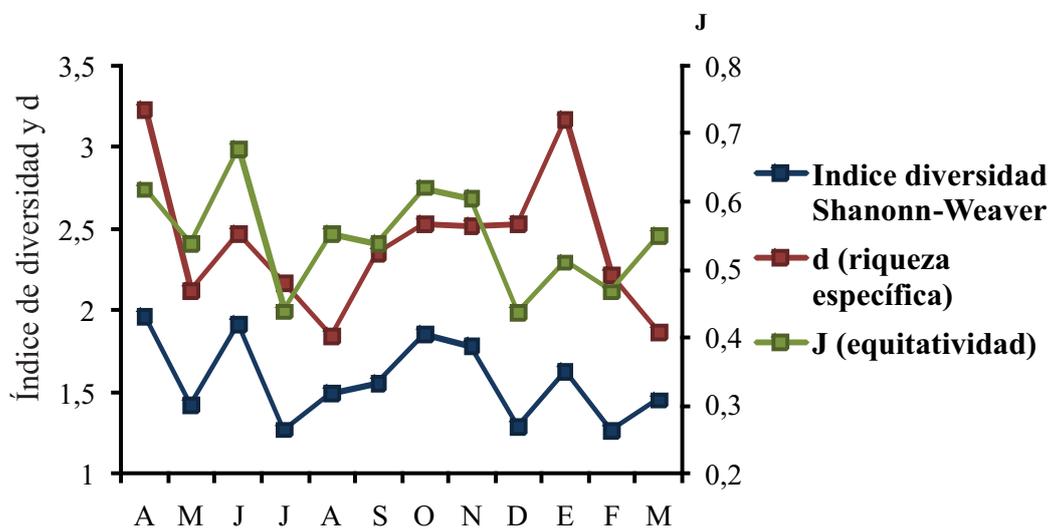
Figuras 207 - 208. *Dictyota dichotoma*. Epifitismo en las porciones medias de los talos. **207:** Porcentajes de epífitos de diferentes *Phylla*. **208:** Variación anual de la carga epifítica total.



209



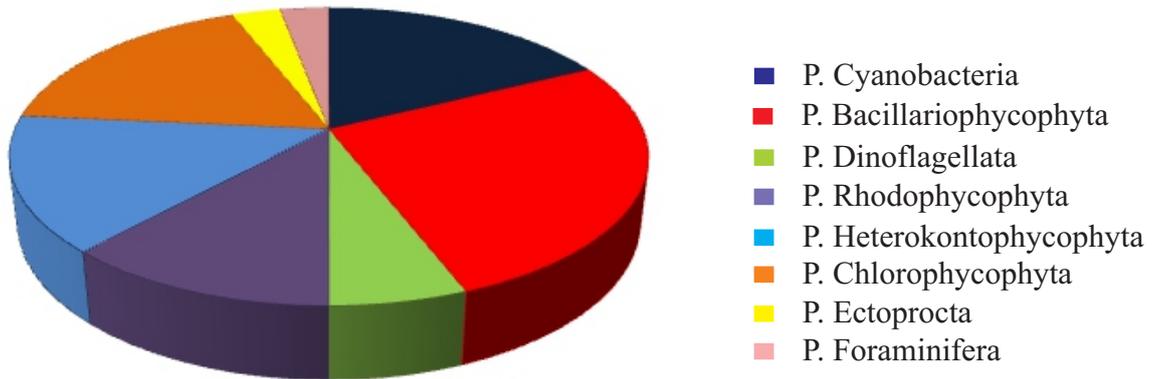
210



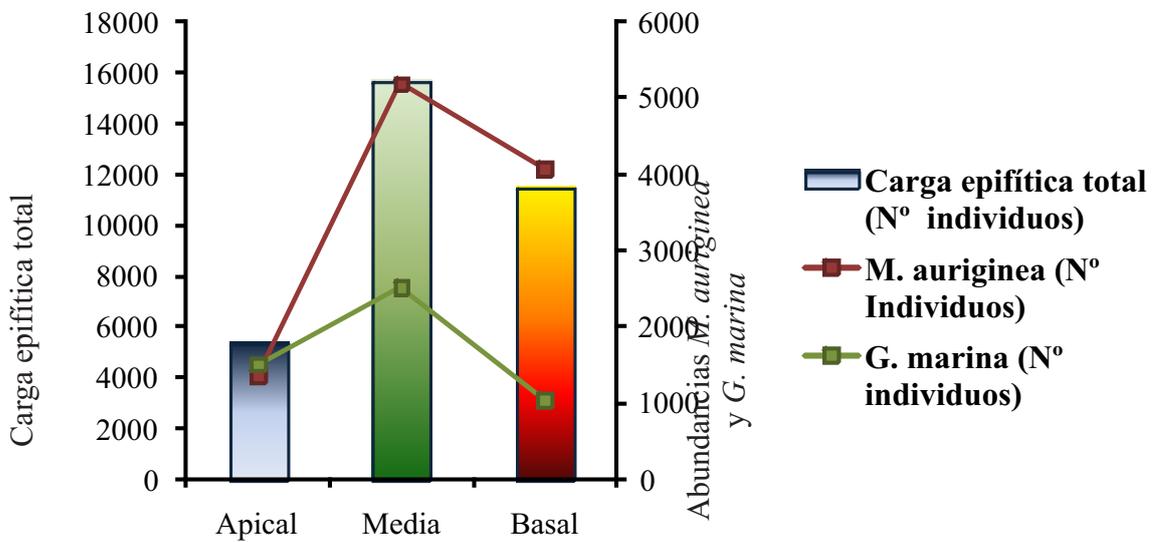
211

Figuras 209 - 211. *Dictyota dichotoma*. Epifitismo en las porciones medias de los talos. **209:** Variación estacional y de las abundancias de *Grammatophora marina*, *Cocconeis* sp. y *Microchaete auriginea*. **210:** Variación de la carga epifítica y del número total de taxones observados en las 5 secciones delimitadas. **211:** Variación anual de la riqueza específica (d), diversidad (H') y equitatividad de los organismos epífitos.

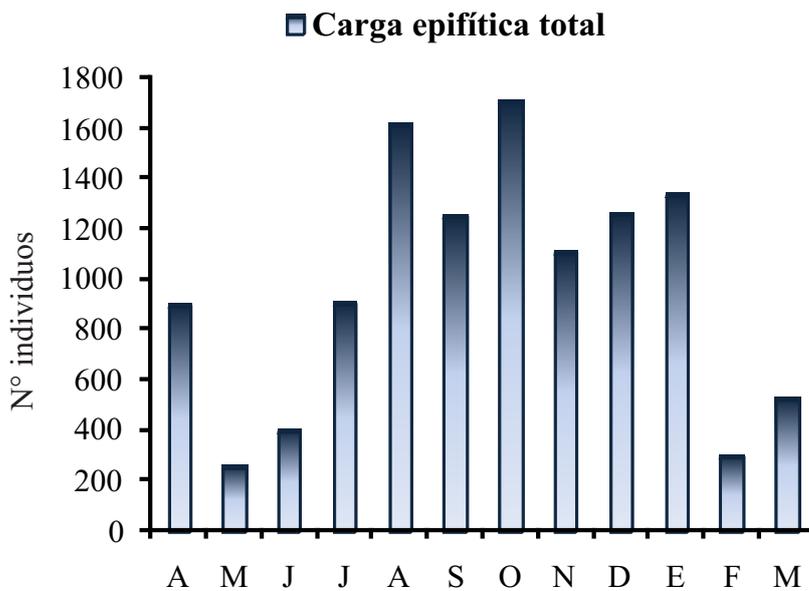
Porcentaje representación Phylum epífitos en secciones basales



212

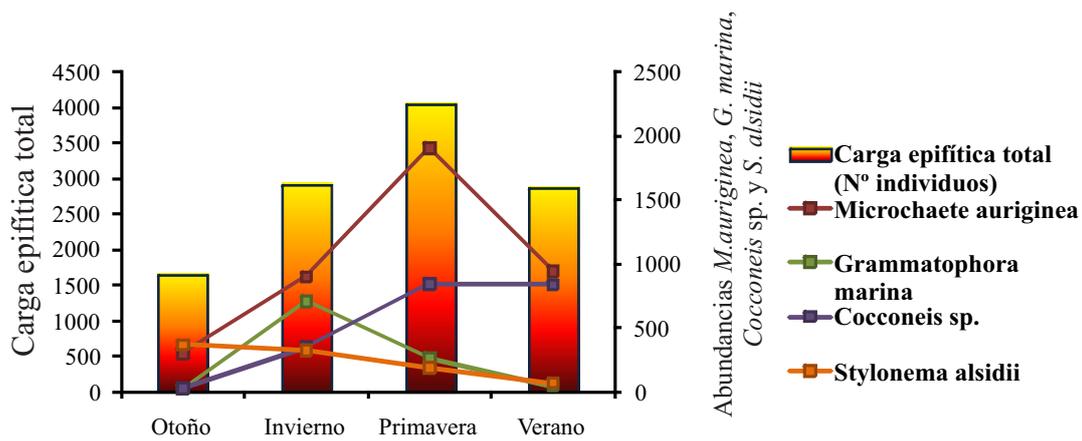


213

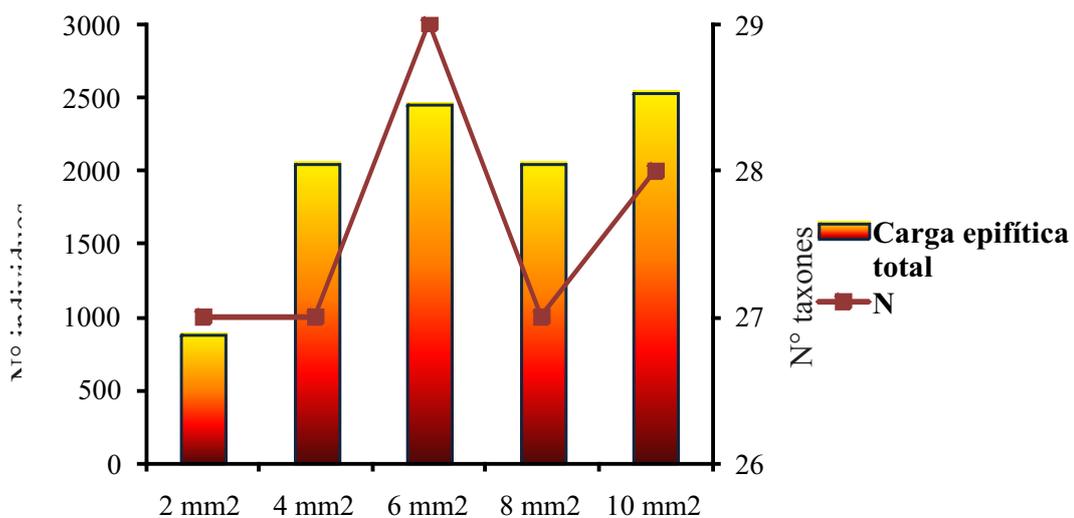


214

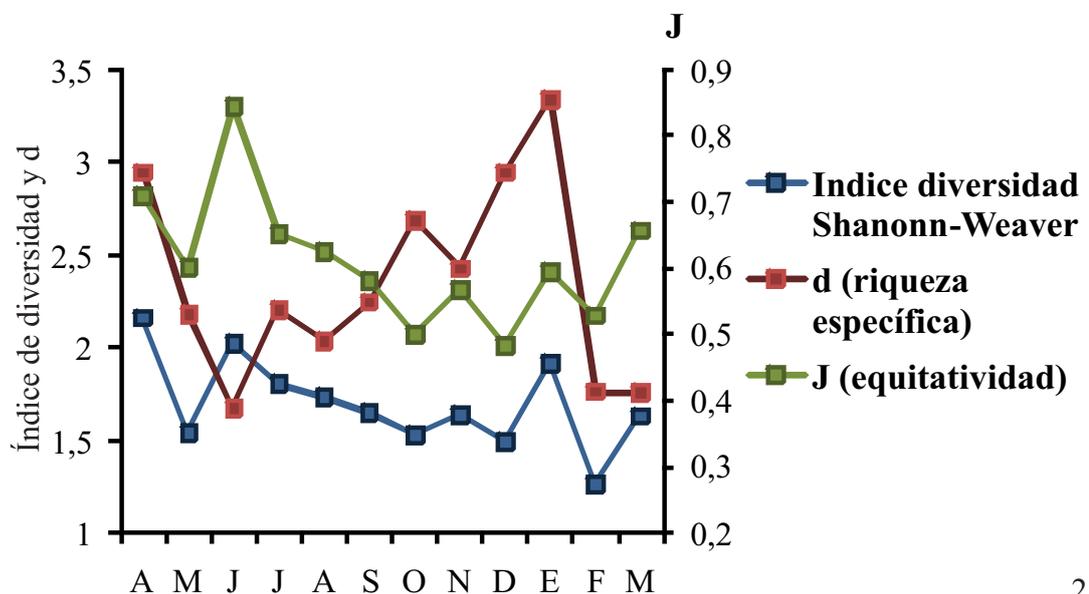
Figuras 212 - 214. *Dictyota dichotoma*. Carga epifítica en las porciones basales de los talos. **212:** Porcentajes de epífitos de los diferentes *Phylla*. **213:** Carga epifítica total y abundancias de *Microchaete auriginea* y *Grammatophora marina* en las tres regiones seleccionadas de los talos. **214:** Variación anual.



215



216



217

Figuras 215 - 217. *Dictyota dichotoma*. Carga epifítica en las porciones basales de los talos. **215:** Variación y abundancias de *Microchaete auriginea*, *Grammatophora marina*, *Cocconeis* sp. y *Stylonema alsidii* estacionales. **216:** Variación y número total de taxones, observados en las 5 secciones seleccionadas. **217:** Variación anual de la diversidad (H), riqueza específica (d) e equitatividad de organismos epifitos.

Tabla 6: Número de organismos epífitos pertenecientes a los diferentes *Phylla* observados sobre los talos de *Dictyota dichotoma* desde abril de 2009 a marzo de 2010.

Organismos epífitos	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M
P. Cyanobacteria	6	3	3	4	2	3	3	2	5	6	3	3
P. Bacillariophycophyta	7	6	6	8	7	7	8	5	7	8	6	5
P. Dinoflagellata	2	1	0	1	1	1	1	2	2	2	1	2
P. Rhodophycophyta	3	3	4	4	3	3	3	3	3	3	3	3
P. Heterokontophycophyta	4	2	2	1	2	3	4	3	5	5	2	4
P. Chlorophycophyta	3	2	2	2	1	3	4	4	3	3	2	1
P. Ectoprocta	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0
P. Nematoda	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
P. Foraminifera	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0
Total	25	17	17	20	17	21	24	22	26	27	18	19

Tabla 7: Presencia (+) y ausencia (-) de epífitos sobre *Dictyota dichotoma* desde abril 2009 a marzo de 2010.

Taxones	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre	Enero	Febrero	Marzo
P. Cyanobacteria												
<i>Oscillatoria pulchra</i>	+	+	-	+	-	-	+	-	-	+	-	-
<i>Oscillatoria corallinae</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Microchaete auriginea</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Calothrix fusca</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lyngbya nordgaardii</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+
<i>Spirulina</i> sp.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Pseudanabaena balatonica</i>	+	-	-	+	-	+	-	-	+	+	-	-
P. Dinoflagellata												
<i>Prorocentrum lima</i>	+	-	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+
<i>Peridinium</i> sp.	+	-	-	-	+	+	-	+	+	+	-	+
P. Bacillariophycophyta												
<i>Grammatophora marina</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Fragilaria</i> sp.	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-
<i>Diatomeas centrales</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Navicula</i> sp.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cocconeis</i> sp.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Nitzschia</i> sp.	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-	-
<i>Synedra</i> sp.	+	+	-	+	-	-	+	-	-	+	-	-
<i>Licmophora</i> sp.	-	-	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+
<i>Pleurosigma</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-
P. Rhodophycophyta												
<i>Stylonema alsidii</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Audouinella secundata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Polysiphonia</i> sp.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ceramium</i> sp.	-	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-
P. Chlorophycophyta												
<i>Acrochaete polymorpha</i>	+	+	+	+	-	-	+	+	-	+	-	-
<i>Acrochaete marchantiae</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ulothrix</i> sp.	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Chaetomorpha</i> sp.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Bolbocoleon piliferum</i>	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	-

<i>Pringsheimiella scutata</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-
P. Heterokontophycophyta													
<i>Pylaiella tenella</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Hecatonema maculans</i>	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	-	+
<i>Microspongium globosum</i>	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-
<i>Myrionema</i> sp.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+
<i>Sphacelaria cirrosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-	+
P. Ectoprocta													
<i>Scruparia ambigua</i>	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-
<i>Tubulipora</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-
P. Nematoda													
P. Foraminifera	-	-	-	-	+	-	-	+	+	+	-	-	-

Tabla 8. Abundancias de los diferentes taxones epífitos de *Dictyota dichotoma* durante el periodo de muestreo y considerando el fronde entero.

Taxones	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Sep	Octubre	Nov	Dic	Enero	Febrero	Marzo
<i>Acrochaete marchantiae</i>	51	81	76	105	45	69	17	34	48	51	88	109
<i>Acrochaete polymorpha</i>	51	8	36	4	1	0	27	49	0	5	0	0
<i>Audouinella secundata</i>	232	21	29	49	69	122	26	47	12	14	2	42
<i>Bolbocoleon piliferum</i>	0	0	0	0	0	0	79	20	33	1	2	0
<i>Calothrix fusca</i>	89	2	45	8	195	7	30	70	61	1051	13	3
<i>Ceramium</i> sp.	0	2	1	3	0	3	0	0	0	0	0	0
<i>Chaetomorpha</i> sp.	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Cocconeis</i> sp.	78	106	435	1814	319	1096	885	203	758	179	54	0
Diatomeas centrales	16	1	2	29	70	47	15	11	11	20	4	1
Foraminífero	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	0	0
<i>Fragilaria</i> sp.	9	0	0	39	3	1	37	279	18	3	1	0
<i>Grammatophora marina</i>	89	116	205	264	2177	709	747	133	71	628	1	8
<i>Hecatonema maculans</i>	42	0	0	0	0	3	3	14	1	9	0	3
<i>Licmophora</i> sp.	0	0	9	1	23	18	6	0	3	0	0	1
<i>Lyngbya nordgaardii</i>	30	0	0	0	0	0	0	0	143	444	237	680
<i>Microchaete auriginea</i>	682	13	200	1040	971	1074	1661	1334	1266	1203	645	553
<i>Microspongium globosum</i>	17	15	0	0	4	4	8	17	4	3	2	0
<i>Myrionema</i> sp.	2	0	0	0	0	0	0	0	7	5	0	4
<i>Navicula</i> sp.	23	1	52	5	94	52	403	10	48	22	6	1
Nematode	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Nitzschia</i> sp.	16	1	18	6	49	10	6	0	9	10	0	0
<i>Oscillatoria pulchra</i>	476	33	0	32	0	0	4	0	0	4	0	0
<i>Oscillatoria corallinae</i>	0	0	9	0	0	0	0	0	2	0	0	0
<i>Peridinium</i> sp.	1	0	0	0	8	7	0	30	9	7	0	6
<i>Pleurosigma</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	2	0
<i>Polysiphonia</i> sp.	3	31	8	2	4	4	7	10	1	34	1	2
<i>Pringsheimiella scutata</i>	0	0	0	0	0	0	6	1	0	0	0	0
<i>Prorocentrum lima</i>	5	0	0	0	0	0	0	6	2	17	12	9
<i>Pseudanabaena balatonica</i>	3	0	0	4	0	1	0	0	4	9	0	0
<i>Pylaiella tenella</i>	38	1	0	0	56	4	126	265	63	66	2	26
<i>Scruparia ambigua</i>	0	0	0	0	0	6	0	1	0	1	0	0
<i>Sphacelaria cirrosa</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	2	38	0	6
<i>Spirulina</i> sp.	7	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Stylonema alsidii</i>	435	412	328	164	268	101	116	142	40	60	2	120
<i>Synedra</i> sp.	38	7	0	6	0	6	23	0	0	9	0	0
<i>Tubulipora</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Ulothrix</i> sp.	5	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	4
Total	2438	852	1453	3575	4357	3346	4233	2679	2618	3903	1075	1579

Tabla 9: Abundancias de los diferentes taxones epífitos sobre la región apical de los talos de *Dictyota dichotoma*, durante el periodo de muestreo.

Taxones	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Sep	Octubre	Nov	Dic	Enero	Febrero	Marzo
P. Cyanobacteria												
<i>Calothrix fusca</i>	76	0	3	0	11	0	11	35	32	183	0	1
<i>Lyngbya nordgaardii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	99	14	8
<i>Microchaete auriginea</i>	69	2	23	94	113	181	210	140	53	238	189	51
<i>Oscillatoria pulchra</i>	41	5	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudanabaena balatonica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Spirulina</i> sp.	61	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
P. Bacillariophycophyta												
<i>Cocconeis</i> sp.	72	138	271	101	72	117	306	24	30	11	5	50
Diatomea centrales	6	0	0	0	3	1	2	1	0	3	1	0
<i>Fragilaria</i> sp.	35	0	0	26	1	0	2	0	1	3	0	0
<i>Grammatophora marina</i>	34	28	24	16	417	319	54	39	23	545	1	3
<i>Licmophora</i> sp.	0	0	0	0	4	2	0	0	0	0	0	1
<i>Navicula</i> sp.	16	1	51	0	0	10	5	3	3	3	0	1
<i>Nitzschia</i> sp.	53	0	5	0	4	2	2	0	2	1	0	0
<i>Pleurosigma</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Synedra</i> sp.	4	1	0	0	0	0	21	0	0	0	0	0
P. Dinoflagellata												
<i>Peridinium</i> sp.	0	0	0	0	1	0	0	0	0	6	0	0
<i>Prorocentrum lima</i>	0	0	0	14	0	0	0	0	0	2	1	0
P. Rhodophycophyta												
<i>Audouinella secundata</i>	23	0	1	0	0	8	0	0	0	0	0	0
<i>Polysiphonia</i> sp.	2	6	0	0	0	3	3	5	0	11	0	0
<i>Stylonema alsidii</i>	64	37	36	0	13	10	20	2	0	6	0	5
P. Heterokontophycophyta												
<i>Hecatonema maculans</i>	71	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>Microspongium globosum</i>	4	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pylaiella tenella</i>	0	0	0	0	2	0	0	15	0	3	0	0
P. Chlorophycophyta												
<i>Acrochaete marchantiae</i>	7	1	2	1	1	6	0	0	0	0	0	1
<i>Acrochaete polymorpha</i>	19	0	3	0	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>Bobocoleon piliferum</i>	0	0	0	0	0	0	24	1	1	0	0	0
P. Ectoprocta												
<i>Scruparia ambigua</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Tubulipora</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Total	657	219	425	252	644	659	664	267	145	1118	212	121

Tabla 10: Abundancias de los diferentes taxones epífitos sobre la región media de los talos de *Dictyota dichotoma*, durante el periodo de muestreo.

Taxones	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Sep	Oct	Nov	Dic	Enero	Febrero	Marzo
P. Cyanobacteria												
<i>Calothrix fusca</i>	42	2	26	1	61	5	8	22	9	538	13	0
<i>Lyngbya nordgaardii</i>	11	0	0	0	0	0	59	0	91	269	100	441
<i>Microchaete auriginea</i>	432	16	123	650	301	518	503	582	859	436	352	404
<i>Pseudanabaena balatonica</i>	2	0	0	4	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Oscillatoria pulchra</i>	290	5	3	27	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oscillatoria corallinae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
<i>Spirulina</i> sp.	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
P. Bacillariophycophyta												
<i>Cocconeis</i> sp.	8	0	108	1466	208	482	248	124	98	2	40	42
Diatomeas centrales	7	0	1	24	20	9	6	4	4	3	2	0
<i>Fragilaria</i> sp.	1	0	0	2	0	0	50	272	12	0	1	0
<i>Grammatophora marina</i>	37	85	137	136	1133	196	635	47	26	76	0	5
<i>Licmophora</i> sp.	0	0	9	0	17	10	5	0	1	0	0	0
<i>Navicula</i> sp.	12	0	1	4	19	9	163	6	39	7	5	0
<i>Nitzschia</i> sp.	3	3	5	2	24	4	0	0	3	6	0	0
<i>Pleurosigma</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Synedra</i> sp.	34	6	0	6	0	0	2	0	0	5	0	0
P. Dinoflagellata												
<i>Peridinium</i> sp.	0	0	0	0	6	3	0	30	9	1	0	2
<i>Prorocentrum lima</i>	3	0	0	0	0	0	0	0	1	11	10	13
P. Rhodophycophyta												
<i>Audouinella secundata</i>	113	6	7	16	22	61	6	15	5	7	1	25
<i>Ceramium</i> sp.	0	2	1	28	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polysiphonia</i> sp.	1	13	2	1	2	1	1	1	0	15	1	0
<i>Stylonema alsidii</i>	181	271	182	103	111	37	49	32	0	14	2	54
P. Heterokontophycophyta												
<i>Hecatonema maculans</i>	12	0	0	0	0	3	0	2	0	2	0	1
<i>Microspongium globosum</i>	12	20	1	0	0	4	4	13	4	1	0	0
<i>Myrionema</i> sp.	1	0	0	0	0	0	0	0	2	3	0	6
<i>Pylaiella tenella</i>	6	2	7	1	27	5	57	93	26	5	1	21
<i>Sphacelaria cirrosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15	0	1
P. Chlorophycophyta												
<i>Acrochaete marchantiae</i>	20	25	25	51	29	32	2	6	0	16	31	44
<i>Acrochaete polymorpha</i>	10	1	17	2	1	0	14	21	0	1	0	0
<i>Bolbocoleon piliferum</i>	0	0	0	0	0	0	41	13	26	0	2	0

<i>Pringsheimiella scutata</i>	0	0	0	0	0	0	3	1	0	0	0	0
<i>Ulothrix</i> sp.	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P. Ectoprocta												
<i>Scruparia ambigua</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
P. Nematoda	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1
P. Foraminifera	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Total	1240	457	655	2524	1981	1381	1857	1285	1217	1438	562	1060

Tabla 11: Abundancias de los diferentes taxones epífitos sobre la región basal de los talos de *Dictyota dichotoma*, en el periodo de muestreo.

Taxones	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Sep	Oct	Nov	Dic	Enero	Feb	Marzo
P. Cyanobacteria												
<i>Calothrix fusca</i>	39	0	19	7	123	2	14	13	20	329	0	2
<i>Lyngbya nordgaardii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	52	63	124	238
<i>Microchaete auriginea</i>	192	4	54	316	530	384	903	621	339	512	94	106
<i>Oscillatoria pulchra</i>	128	16	0	5	0	0	4	0	0	4	0	0
<i>Pseudanabaena balatonica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	4	6	0	0
<i>Spirulina</i> sp.	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P. Bacillariophycophyta												
<i>Cocconeis</i> sp.	1	0	58	257	39	469	322	54	669	166	4	28
Diatomeas centrales	7	1	1	6	45	31	8	6	7	11	1	1
<i>Fragilaria</i> sp.	3	0	0	11	2	1	7	9	5	0	0	0
<i>Grammatophora marina</i>	20	3	35	110	563	183	34	44	21	25	0	0
<i>Licmophora</i> sp.	0	0	0	1	0	6	1	0	2	0	0	0
<i>Navicula</i> sp.	7	1	0	1	74	31	233	1	12	12	1	0
<i>Nitzschia</i> sp.	0	1	6	3	19	3	4	0	4	1	0	0
<i>Pleurosigma</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	1	0
<i>Synedra</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0
P. Dinoflagellata												
<i>Peridinium</i> sp.	1	0	0	0	1	4	0	0	0	0	0	0
<i>Prorocentrum lima</i>	1	0	0	0	0	0	1	6	1	4	1	0
P. Rhodophycophyta												
<i>Audouinella secundata</i>	133	13	29	25	28	54	20	31	7	7	1	15
<i>Ceramium</i> sp.	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0
<i>Polysiphonia</i> sp.	1	12	7	2	3	1	2	4	1	9	0	1
<i>Stylonema alsidii</i>	202	125	116	58	152	39	43	108	31	41	0	42
P. Heterokontophycophyta												
<i>Hecatonema maculans</i>	52	0	0	0	0	0	1	12	1	6	0	2
<i>Microspongium globosum</i>	4	4	0	0	1	0	3	5	0	2	2	0
<i>Myrionema</i> sp.	1	0	0	0	0	0	1	0	6	2	0	0
<i>Pylaiella tenella</i>	13	1	0	20	16	1	73	131	37	58	1	23
<i>Sphacelaria cirrosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	23	0	4
P. Chlorophycophyta												
<i>Acrochaete marchantiae</i>	33	59	55	56	15	32	17	27	29	34	61	59
<i>Acrochaete polymorpha</i>	42	7	17	21	0	0	15	25	0	4	0	0
<i>Bolbocoleon piliferum</i>	0	0	0	0	0	0	0	5	8	1	0	0
<i>Chaetomorpha</i> sp.	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Pringshemiella scutata</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0

<i>Ulothrix</i> sp.	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P. Ectoprocta												
<i>Scruparia ambigua</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
P. Foraminifera	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0
Total	889	247	397	899	1612	1246	1707	1103	1258	1329	291	521

***C. Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis 1863**

Phyllum Heterokontophyta

Classis Phaeophyceae

Ordo Fucales

Familia Fucaceae

Genus *Ascophyllum*

- **Especie tipo (holotipo):** *Ascophylla laevigatum* Stackhouse.
- **Basiónimo:** *Fucus nodosus* Linnaeus.
- **Localidad tipo:** Océano Atlántico (Silva *et al.*, 1996).

El origen del nombre de la especie proviene de los adjetivos: enredado (knotted, en inglés) y nudado (knobbly, en inglés), ambos en latín (Stearn 1973).

- Los sinónimos de la especie son los siguientes:

Fucus nodosus Linnaeus 1753

Fucus nodosus var. *siliquatus* Turner 1802

Fucus mackayi Turner 1808

Ascophylla laevigatum Stackhouse 1809

Fucus scorpioides Hornemann 1813

Fistularia nodosa (Linnaeus) Stackhouse 1816

Fistularia mackayi (Turner) Stackhouse 1816

Halicoccus nodosus (Linnaeus) Lyngbye 1819

Chordaria scorpioides (Hornemann) Lyngbye 1819

Halidrys siliquosa var. *minor* Lyngbye 1819

Fucus nodosus var. *denudatus* C. Agardh 1820

Fucus nodosus var. *evesiculosus* J. Agardh 1836

Ozothallia vulgaris Decaisne y Thuret 1845

Ozothallia nodosa (Linnaeus) Decaisne y Thuret 1845

Halicoccus nodosus var. *furcatus* Areschoug 1847

Fucodium nodosum (Linnaeus) J. Agardh 1848

Fucodium nodosum var. *scorpioides* (Hornemann) J. Agardh 1848

Ozothallia nodosa f. *furcata* (Areschoug) Kjellman 1880

Ascophyllum nodosum f. *scorpioides* Hauck 1883

Ascophyllum nodosum var. *scorpioides* (Hauck) Reinke 1889

Ascophyllum mackayi (Turner) Holmes y Batters 1892

Ascophyllum mackayi f. *robertsonii* Batters 1892

Ascophyllum robertsonii (Batters) Batters 1892

Ascophyllum nodosum var. *furcatum* (Areschoug) Reinke 1892

Ascophyllum nodosum var. *typicum* Reinke 1892

Ascophylla nodosa (Linnaeus) Kuntze 1894

Ascophyllum nodosum var. *minor* Batters 1902

Ascophyllum nodosum var. *siliquatum* (Turner) Batters 1902

Ascophyllum nodosum var. *mackayi* (Turner) Cotton 1912

Ascophyllum nodosum var. *lusitanicum* Lami 1939

Ascophyllum nodosum f. *denudatum* (C. Agardh) Athanasiadis 1996.

1. Distribución geográfica mundial

La especie fue citada en diferentes regiones del mundo:

- **Zona Ártica: Canadá** Taylor (1957) y Lee (1980).
- **Irlanda:** Adams (1907), Guiry (1978), Morton (1974, 1994, 2003), De Valéra y Cooke (1979), Renouf (1931), Cullinane (1969, 1970, 1971), Cullinane *et al.* (1975), Synnott (1969), Cotton (1912, 1913), Parkes y Scannell (1969) y Norton (1970).
- **Europa: Mar Báltico** Nielsen *et al.* (1995). **Inglaterra:** Newton (1931), Hardy y Guiry (2003), Pavia *et al.* (2003). **Groenlandia:** Pedersen (1976). **Francia:** Feldmann (1954), Connan *et al.* (2006), Dizerbo y Herpe (2007), Loiseaux de Goër y Noailles (2008). **Alemania: Helgoland:** Bartsch y Kuhlenkamp (2000). **Islandia:** Caram y Jónsson (1972). **Holanda:** Stegenga y Mol (1983), Cho *et al.* (2004). **Noruega:** Rueness (1997). **Portugal:** De Mesquita Rodrigues (1963), André (1970), Araujo *et al.* (2009). **Escandinavia:** Athanasiadis (1996). **España:** Miranda (1931), Anadón (1983), Pérez-Cirera *et al.* (1989), Granja *et al.* (1992), Bárbara y Cremades (1996), Veiga *et al.* (1998), Veiga Villar (1999), Calvo y Bárbara (2002), Valenzuela Miranda (2002), Gorostiaga *et al.* (2004). **Suecia:** Kylin (1947) y Pavia *et al.* (2003).
- **Islas Atlánticas:** Neto (1994), Taylor (1957), Price *et al.* (1978), John *et al.* (2004) y Neto *et al.* (2001).
- **Norte América, California:** Miller *et al.* (2004). **Connecticut:** Van Patten (2006). **Labrador:** Taylor (1957). **Maine:** Mathieson *et al.* (2001). **New Hampshire:** Mathieson y Hehre (1986), Mathieson y Dawes (2002). **New Jersey** y

Newfoundland: Taylor (1957); **Carolina del Norte:** Schneider y Searles (1991).

Nova Scotia: Kim *et al.* (2006), Garbary *et al.* (2006), Longtin *et al.* (2009) y en

Virginia por Humm (1979).

- En **Sur América: Brasil** por Taylor (1930, 1960).

2. *Consideraciones taxonómicas teóricas del Orden Fucales–Ascophyllum nodosum*

El Orden Fucales comprende 8 familias con aproximadamente 41 géneros, los cuales contiene aproximadamente 485 especies (Guiry *et al.* 2005). Es uno de los órdenes más grandes y diversos dentro de la Clase Phaeophyceae y son ecológicamente importantes como principales componentes dominantes de los bosques marinos de las comunidades intermareales tropicales y templadas (Nizzamudin 1962). Algunas Fucales son económicamente importantes como alimento, en la producción de alginatos y de fármacos (Sun *et al.* 1980) y además son de útil herramienta para el desarrollo de investigaciones científicas (Motomura 1994). Las Fucales están ampliamente distribuidas por todo el mundo, pero las especies del hemisferio norte difieren ampliamente a las del hemisferio sur (Clayton 1984, De Reviere y Rousseau 1999). El Orden Fucales fue descrito por Bory de Saint-Vincent (1826 - 1829) y los caracteres usados para definirlo junto con otros órdenes feofíceos son principalmente basados en el sistema de clasificación de Kylin (1933). La taxonomía, nomenclatura y la descripción del Orden Fucales fue revisada por Nizzamudin (1962), quién reconoció 8 familias:

Ascoseiraceae, Cystoseiraceae, Durvillaeaceae, Fucaceae, Hormosiraceae, Himanthaliaceae, Sargassaceae, y Seirococcaceae.

La Familia Fucaceae está representada por un grupo de algas marinas con talos erectos parenquimatosos, perennes, con ramas dicotómicas en un sólo plano y una estructura de fijación discoide. Los pneumatocistos y los receptáculos se presentan en porciones terminales de los ejes. La reproducción sexual se caracteriza por una oogamia típica y una fase diploide. Los talos son monoicos o dioicos. El ciclo de vida no presenta alternancia de generaciones. Las poblaciones crecen en la zona intermareal de latitudes templadas-frías, ninguna especie habita en los trópicos (Dawson 1966, Bold y Wynne 1978).

A nivel mundial, se reconocen 6 géneros de algas para la Familia Fucaceae: *Ascophyllum* Stackhouse, *Xiphophora* Montagne, *Fucus* Linnaeus, *Hesperophycus* Setchell et Gardner, *Pelvetia* Decaisne et Thuret y *Pelvetiopsis* Gardner (Serrão et al. 1999).

Ascophyllum nodosum es principalmente una especie que habita la zona intermareal media a baja. En la zona sur-oeste de Nova Scotia, Canadá, *A. nodosum* aparece en intermareales entre 3,5 m y 6 m (Pringle y Semple 1980).

Los límites superiores de distribución están controlados por su habilidad de resistencia a la desecación y a las altas temperaturas. *A. nodosum* principalmente domina el intermareal medio en las costas donde está presente (Schonbeck y Norton 1978).

Los talos jóvenes de *A. nodosum* son capaces de persistir debajo de las canopias en el ambiente natural. Una vez establecidas éstas, las ramas se alargan, viviendo entre 5-15

años excediendo ampliamente el periodo de vida de sus comparables fucoides. También, *A. nodosum* es menos susceptible a la herbivoría, que otras macrofitas. Esto es posible a un bajo nivel de preferencia de litorinidos en comparación con otros fucoides (Menge 1975).

3. Morfología y anatomía de *Ascophyllum nodosum*

A. nodosum presenta talos cartilaginosos, lineares con ramificación primaria dicotómica, lateral pinnada o secundaria, con crecimiento meristemático apical.

Los talos están fijados al sustrato por medio de grampones discoides, los cuales se unen frecuentemente formando densas poblaciones (Fig. 218). La densidad de las frondes en la región intermareal media de Nova Scotia, puede alcanzar más de 100 frondes por metro cuadrado y cubrir completamente la gran proporción de las costas rocosas en capas superpuestas (Fig. 218). Por lo tanto, esta macroalga influye fuertemente en la estructura de la comunidad local reduciendo el calor y el stress a la desecación, y proveyendo un hábitat óptimo para los organismos bentónicos.

La mayoría de las frondes primarias están dicotómicamente ramificados (Fig. 219), aunque pueden observarse ramificaciones monopodial y tridicotómica. Presentan vesículas de aire expandidas en intervalos variables a lo largo de los talos (Figs. 219 y 220). Las estructuras reproductivas o receptáculos son ovoides de coloración verdosa, que se tornan pardos cuando maduran (Fig. 220).

A. nodosum es un alga capaz de flotar durante los cambios de marea. Las vesículas de aire sostienen los talos permitiendo que los ápices, sitio de crecimiento, permanezcan expuestos a una mayor intensidad lumínica. Durante la primavera, el crecimiento es iniciado con la formación de una vesícula de flotación, el cual es culminado durante el mes de junio. Asumiendo una vesícula, como producción anual, la edad mínima de las frondes puede ser determinada por conteo de las vesículas sobre los ejes sanos y más largos.

Estas vesículas, típicas de ciertas Phaeophyceae, que crecen en las zonas intermareales o infralitorales, están sujetas a alteraciones en la presión hidrostática como a los niveles de marea. Durante marea baja, son expuestas al aire, el gas continúa siendo retenido bajo presión dentro de las vesículas, las cuales se observan infladas y tensas al tacto (Fig. 218).

La terminología morfológica usada para describir a *A. nodosum* ha variado con el tiempo y con los diversos autores. Cousens (1981a) reexaminó estos términos y sus definiciones fueron adoptadas para esta tesis como se detallan abajo:

- **Eje principal:** es el eje que se origina a partir de crecimiento de un meristema apical.
- **Rama primaria:** es originada desde el grampón.
- **Rama lateral:** se forma a partir de meristemas laterales sobre otras ramas.
- **Rama *stump*:** son las ramas carentes de meristema apical.

- **Rama intacta:** rama con al menos un meristema apical.
- **Internodo:** es la porción de la rama entre dos vesículas de aire adyacentes.
- **Ápice:** es la porción distal de una rama hacia la última vesícula de aire.
- **Vesículas de aire:** son dilataciones de las ramas producidas a intervalos regulares, relacionadas con la velocidad anual de elongación de las ramas.
- **Receptáculos:** son las ramas laterales fértiles.
- **Fronde:** son sistemas de ramas derivados desde una simple protrusión meristemática del grampón.
- **Talo:** es la agrupación de frondes, formados a partir de un grampón común.
- **Población:** es el grupo de frondes dentro de un área definida.

3.1. *Ciclo de vida*

A. nodosum se reproduce sexual y asexualmente. El talo es un haplonte oogónico isomórfico, cuyo ciclo de vida consiste en una única fase diploide (2n) o gametofito. La reproducción sexual se produce por la unión de las gametas femeninas (células huevo) con las gametas masculinas (espermacios), producidos en cavidades conceptaculares de receptáculos maduros. La proporción de talos femeninos y masculinos fue aproximadamente 50/50. Es posible diferenciar a las ramas sexuales por la coloración de los receptáculos, los masculinos son amarillos, mientras que los femeninos son amarillo-

verdoso. También los conceptáculos femeninos presentan aberturas más grandes (ostiolos), que los masculinos (Fritsch 1945, Moss 1970).

Los receptáculos se forman desde abril hasta junio y maduran para liberar las gametas en el mismo período, pero del año siguiente. Esta iniciación de la formación de los receptáculos, es estimulada por fotoperiodos desde 8:16 h a 12:12 h, observándose que períodos más largos de oscuridad inhiben este proceso (Moss 1970).

La producción constante de ramas desde la base de los talos mantiene la población de *A. nodosum* y esa es claramente la forma de reproducción más importante, comparado con el crecimiento por fecundación de oogonios (Moss 1970).

3.2. *Ascophyllum nodosum* y sus simbioses en Tor Bay Park, Canadá

A. nodosum es hospedadora de un epífito obligado rojo *Vertebrata lanosa* (Fig. 220) y dos epífitos algales facultativos pardos, *Elachista fucicola* (Velley) Aresch. y *Pylaiella littoralis* (L.) Kjellm. También, fue observado un Ascomycetes, *Mycosphaerella ascophylli* Cotton, el cual siempre encontrado endofítico o parásito sobre *A. nodosum*.

Estas especies epífitas-endofitas difieren en la distribución a lo largo de las frondes de *A. nodosum*. *V. lanosa* aparece desde el comienzo hasta la punta de las frondes del hospedador, predominando en los segmentos medios de las frondes (Figs. 221 y 222).

Los receptáculos, vesículas de aire y ramas dañadas de *A. nodosum* sirven de adhesión para *V. lanosa* (Figs. 221y 222). La adhesión es por medio de la producción de una extensa red de rizoides penetrantes. *V. lanosa* generalmente requiere de tejidos

hospedadores injuriados o puntas laterales, sitios potenciales de ramificación, para un exitoso reclutamiento (Fig. 223).

3.2.1. *Epífitos algales más importantes de Ascophyllum nodosum*

- *Phyllum* Heterokontophyta

Classis Phaeophyceae

Ordo Ectocarpales

Familia Pylaiellaceae

Genus Pylaiella

Pylaiella littoralis (L.) Kjellman 1872

Figs. 224, 225 y 226

Talos pardo-verdosos, filamentosos, ramificados formando mechones hasta 10 cm de longitud, monosifonados y articulados. Ramas opuestas o irregulares, estrechas con ápices finalizando en un pseudopelo. Células generalmente más largas que anchas, con numerosos feoplastos discoides. Esporangios uniloculares, cilíndricos u ovoides, intercalares, solitarios o en serie.

Classis Phaeophyceae

Ordo Ectocarpales

Familia Chordariaceae

Genus Elachista

Elachista fucicola (Vellely) Areschoug 1842

Figs. 227, 228 y 229

Talos pequeños, pardo oliváceo, en forma de penachos, con porción basal sólida y en ocasiones parenquimatosa. Talos filamentosos compuestos por filamentos axiales y periféricos. Filamentos axiales ramificados dicotómicamente, al adherirse forman una base común. Filamentos periféricos simples, coloreados y articulados, de posición radiante desde la base. Esporangios uniloculares rómbicos y pluriloculares rectangulares, en sección.

- ***Phyllum*** Rhodophycophyta

Classis Florideophyceae

Ordo Ceramiales

Familia Rhodomelaceae

Genus *Vertebrata*

Vertebrata lanosa (L.) T.A. Christensen

Figs. 230, 231 y 232

Talos formando pequeñas matas filamentosas de coloración rojiza, adheridas a la superficie del hospedador. Frondes creciendo desde una base postrada con un extenso sistema de rizoides. Cada fronde constituida por un eje principal del cual se originan abundantes ramas en forma semidicotómica. Filamento formado por 12 - 24 células corticales alargadas, rodeando a una célula central. Gametangios formados en los ápices.

4. Análisis de las variables morfológicas y reproductivas sobre *Ascophyllum nodosum* y *Vertebrata lanosa*

4.1. Variable: Longitud de los talos de *Ascophyllum nodosum* (LF)

En esta variable se observaron diferencias entre ambas poblaciones de *A. nodosum* ($F_{(1,159)}=8,37$; $p<0,01$) (Anexo 2 - Tabla 1).

La media re-transformada (media geométrica) de la longitud de las frondes de *A. nodosum* epifitadas fue más alta (57,1 cm; $n=81$), (media y error estándar: $4,04\pm 0,0344$ respectivamente), que en las frondes no-epifitadas (49,6 cm; $n=80$) (media y error estándar: $3,90\pm 0,0346$) (Fig. 233).

4.2. Variable: Peso seco de talos de *Ascophyllum nodosum* (PSA)

El peso seco de los talos de *A. nodosum* varió entre las frondes no-epifitadas y epifitadas ($F_{(1,159)}=39,60$; $p<0,01$) con un nivel de significancia de $\alpha=0,01$ (Anexo 2 - Tabla Anova 2).

La media máxima del peso seco de los talos de *A. nodosum* fue estadísticamente más baja sobre las frondes no-epifitadas ($8,20\pm 0,114$) que sobre las frondes epifitadas ($9,21\pm 0,114$). La media re-transformada (o media aritmética) de ambos pesos secos (no-epifitado y epifitado) de las frondes de *A. nodosum* fueron de 3,6 g y 10 g, respectivamente (Fig. 234).

Al aplicarse a la variable en estudio (**PSA**), el $\ln(\mathbf{LF})$ como una co-variable, no se observaron diferencias entre las pendientes que relacionan a las variables peso seco de *A. nodosum* (**PSA**) y el largo de la fronde (**LF**) en ambas poblaciones ($F_{(1,157)}=148,50$; $p\gg 0,05$). La co-variable fue efectiva ($p\ll 0,01$) y la relación lineal entre el $\ln(\mathbf{PSA})$ y $\ln(\mathbf{LF})$ dentro de cada población fue altamente significativa (Anexo 2 - Tabla 3). Sin

embargo, al remover el efecto de la co-variable, aun sigue habiendo diferencias entre ambas poblaciones ($p < 0,01$). Por lo tanto, se pudieron calcular dos ecuaciones con la misma pendiente pero con diferente ordenada al origen (Fig. 235):

Para la población de *A. nodosum* no-epifitada la ecuación fue:

$$\ln(\mathbf{PSA}) = -0,81 + 2,3075 \ln(\mathbf{LF}) \text{ y,}$$

para la población de *A. nodosum* epifitada fue:

$$\ln(\mathbf{PSA}) = -0,12 + 2,3075 \ln(\mathbf{LF})$$

Las ecuaciones retransformadas fueron las siguientes:

1. Para los talos epifitados de *A. nodosum*:

$$\mathbf{PSA} = 0,44 (\mathbf{LF})^{2,3075}$$

2. Para los talos no-epifitados de *A. nodosum*:

$$\mathbf{PSA} = 0,89 (\mathbf{LF})^{2,3075}$$

En base a las ecuaciones anteriores se determinó que para un mismo longitud de fronde, el peso seco de *A. nodosum*, suele ser mayor en la población epifitada.

4.3. Variable: Número de ramas primarias (NRP) de *Ascophyllum nodosum*

Para esta variable fueron halladas diferencias significativas entre ambas poblaciones ($F_{(1,158)}=5,37$; $p<0,05$) (Anexo 2 - Tabla 4).

El valor medio de la variable número de ramas primarias (**NRP**) expresado en raíz cuadrada fue más baja sobre las frondes no-epifitadas de *A. nodosum* (2,71 ramas primarias \pm 0,1108) que sobre las epifitadas (3,07 ramas primarias \pm 0,1094). La media re-transformada de esta variable fue de 7,3 ramas primarias en talos no-epifitados y de 9,4 sobre los colonizados por *V. lanosa*. (Fig. 236).

Usando como co-variable $\ln(\mathbf{LF})$ se determinó que no existieron diferencias entre las pendientes, que relacionan la abundancia de las ramas primarias con el $\ln(\mathbf{LF})$ en ambas poblaciones ($p>0,05$).

Aquí, otra vez la co-variable fue efectiva ($p<<0,01$) (Anexo 2 - Tabla Anova 5). La relación lineal entre la raíz cuadrada de las ramas primarias y el $\ln(\mathbf{LF})$ dentro de cada población fue altamente significativa.

Si, se remueve este efecto, desaparecen las diferencias entre las poblaciones ($p>0,05$). De este modo, queda determinada una única ecuación entre ambas poblaciones de *A. nodosum* (Fig. 237).

4.4. Variable: Número de ramas rotas (NRR) de *Ascophyllum nodosum*

El porcentaje de ramas rotas, fue agrupado en 6 niveles, de acuerdo al número de ramas primarias que estaban basados. Los niveles fueron elegidos de modo tal, que hubiera suficiente cantidad de réplicas en cada uno de ellos, para ambas poblaciones (Tabla 12).

No se pudo determinar interacción entre los grupos de porcentajes de ramas rotas y las poblaciones de *A. nodosum*, $F_{(5,148)}=0,77$; $p >> 0,05$. Pero, si fueron observadas diferencias entre los diferentes grupos ($F_{(5,148)}=3,67$; $p < 0,01$), y entre las poblaciones ($F_{(1,148)}=16,17$; $p << 0,01$) (Anexo 2 - Tabla 6).

Al expresar el porcentaje de ramas rotas en base a las categorías de ramas primarias de *A. nodosum*, se observó que existe un descenso en el porcentaje de ramas rotas a medida que aumenta el número de las primarias (Tabla 13) (Fig. 238).

También se demostró que el porcentaje de ramas rotas es en promedio, mayor en los talos epifitados por *V. lanosa*, comparado a los talos libres de epífitos (Tabla 13).

4.5. Variable: Longitud de los segmentos de *Ascophyllum nodosum* (LSA)

La longitud de los segmentos de *A. nodosum* fueron analizados de acuerdo a los años que fueron formados dichos segmentos, desde el año 2007 a 2004.

La variable longitud de los segmentos (**LSA'07**) formados en el año 2007 presentó diferencias al comparar los talos epifitados y no-epifitados de *A. nodosum* ($F_{(1,119)}=10,19$; $p < 0,01$) (Anexo 2 - Tabla Anova 7).

La longitud de los segmentos epifitados de *A. nodosum* fue más alta que los no-epifitados (10,15 cm \pm 2,20; n=60 y 8,77 cm \pm 1,48; n=61, respectivamente) (Fig. 239).

También fueron observadas diferencias entre las longitudes de los segmentos de *A. nodosum* (**LSA'06**) de ambas poblaciones formados en el año 2006 ($F_{(1,126)}=18,73$; $p<<0,01$) (Anexo 2 - Tabla Anova 8). El valor medio de la longitud de los segmentos epifitados de *A. nodosum* formados en este año, fue más alta que los no-epifitados (9,66 cm \pm 1,91; n=59 y 7,70 cm \pm 2,17; n=69, respectivamente) (Fig. 240).

La variable longitud de los segmentos formados en el año 2005 de *A. nodosum* (**LSA'05**) varió estadísticamente entre ambas poblaciones ($F_{(1,125)}=4,29$; $p<0,05$) (Anexo 2 - Tabla Anova 9). El valor medio de la longitud de los segmentos epifitados de *A. nodosum* formados en el 2005, fue en los talos no-epifitados de 8,17 cm \pm 1,79; n=68 y en los talos epifitados de 9,12 cm \pm 2,00; n=59 (Fig. 241).

La longitud de los segmentos de *A. nodosum* (**LSA'04**) formados en el año 2004 varió estadísticamente comparando los frondes no-epifitados y epifitados ($F_{(1,109)}=6,32$; $p<0,05$) (Anexo 2 - Tabla Anova 10). La media de la longitud de los segmentos epifitados de *A. nodosum* formados en el 2004 fue en las frondes no-epifitadas de 7,57 cm \pm 1,79; n=55 y en las epifitadas de 8,75 cm \pm 2,10; n=56 (Fig. 242).

4.6. Variable: Peso seco de segmentos de *Ascophyllum nodosum* (PSSA) formados entre los años 2004 a 2007

La variable peso seco de los segmentos de *A. nodosum* formados en el año 2007 (**PSSA'07**), varió entre la población no-epifitada y epifitada ($F_{(1,119)}=12,09$; $p<0,01$) (Anexo 2 - Tabla Anova 11). La media de la variable peso seco de los segmentos de *A. nodosum* formados en el 2007 fue mayor sobre los talos epifitados ($0,22 \text{ g}\pm 0,07$; $n=60$) que en los no-epifitados ($0,17 \text{ g}\pm 0,06$; $n=61$) (Fig. 243).

La variable peso seco de los segmentos de *A. nodosum* formados en el año 2006 (**PSSA'06**), varió entre la población no-epifitada y epifitada ($F_{(1,126)}=5,58$; $p<0,05$) (Anexo 2 - Tabla 12). La media de la variable del peso seco de los segmentos de *A. nodosum* formados en el 2006 fue mayor sobre los talos epifitados ($0,25 \text{ g}\pm 0,10$; $n=69$) que en los no-epifitados ($0,20 \text{ g}\pm 0,08$; $n=59$) (Fig. 244).

La variable peso seco de los segmentos de *A. nodosum* formados en el año 2005 (**PSSA'05**), también varió entre la población no-epifitada y epifitada ($F_{(1,125)}=7,52$; $p<0,01$) (Anexo 2 - Tabla Anova 13). La media de la variable peso seco de los segmentos de *A. nodosum* formados en el 2005 fue mayor sobre los talos epifitados ($0,24 \text{ g}\pm 0,07$; $n=59$) que en los no-epifitados ($0,20 \text{ g}\pm 0,07$; $n=68$) (Fig. 245).

La variable peso seco de los segmentos de *A. nodosum* formados en el año 2004 (**PSSA'04**), también presentó variación entre la población no-epifitada y epifitada ($F_{(1,109)}=16,28$; $p<0,01$) (Anexo 2 - Tabla Anova 14).

La media de la variable del peso seco de los segmentos de *A. nodosum* formados en el 2004 fue mayor sobre los talos colonizados ($0,23\text{g}\pm 0,07$; $n=55$) que en los no-colonizados por el epífito ($0,15 \text{ g}\pm 0,06$; $n=56$) (Fig. 246).

Al comparar la variable peso seco de los segmentos (**PSRA**) entre todos los años considerados en este trabajo, se observó que en general, la población de los talos *A. nodosum* epifitados presentaron mayor peso seco (Fig. 247).

4.7. Variable: Edad de los frondes de *Ascophyllum nodosum* (**EF**)

La edad (**EF**) (o número de vesículas de aire) de los talos de *A. nodosum* no varió entre las poblaciones epifitada y no-epifitada ($F_{(1,159)}=3,69$; $p=0,0566$), el nivel de significación de la prueba, estuvo muy cercano al valor crítico (Anexo 2 - Tabla Anova 15). La media máxima de las vesículas de aire de *A. nodosum* fue ligeramente más alta pero no estadísticamente significativa en frondes epifitados ($5,23\pm 0,1687$) que en los no-epifitados ($4,78\pm 0,1697$).

Usando como co-variable el $\ln(\mathbf{LF})$, no se hallaron diferencias entre las pendientes que relacionan la edad de los frondes (**EF**) y el $\ln(\mathbf{LF})$ en ambas poblaciones de *A. nodosum* ($F_{1,157}=94,43$; $p>0,05$) (Anexo 2 - Tabla Ancova 16).

La co-variable fue efectiva ($p\ll 0,01$). La relación lineal entre la edad de las frondes (**EF**) y el $\ln(\mathbf{LF})$ dentro de cada población fue altamente significativa (Fig. 248). Si, se remueve, este efecto de la co-variable las diferencias desaparecen entre las poblaciones de *A. nodosum* ($p\gg 0,05$). Por lo tanto, sólo se pudo determinar una única ecuación para ambas poblaciones ($p\gg 0,05$).

La ecuación determinada fue:

$$E=-6,98+3,0157 \ln(LF)$$

Se puede rescatar de lo anterior, que las diferencias entre las edades se deberían a las diferencias en las longitudes de las frondes.

4.8. Variable: Número de receptáculos de *Ascophyllum nodosum*

Al comparar el número de receptáculos en ambas poblaciones de *A. nodosum*, aplicando el test no-paramétrico de Kruskal Wallis, se observaron sólo diferencias entre la abundancia de receptáculos formados sobre los segmentos del 2007 ($H=10,59$; $p \ll 0,001$) (Figs. 249 y 250; Anexo 2 - Tabla 17).

La media del número de receptáculo de los segmentos formados en el 2007 en talos de *A. nodosum* infectados fue de $12,13$ receptáculos $\pm 7,24$, mientras que en la población libre de *V. lanosa* fue de $7,75$ receptáculos $\pm 5,72$.

Entre los años 2004 y 2006 no se observaron diferencias al comparar ambos talos. En el 2004, la media del número de receptáculos formados sobre estos segmentos, fue de $0,17$ en la población libre de epífitos y de $0,70$ en la epifitada. En los segmentos formados en el 2005 fue de $1,26$ y $1,93$ en la población no-epifitada y epifitada, respectivamente. En los segmentos del 2006 el número medio de receptáculos fue de $2,61$ en los no-epifitados y de $3,85$ en los epifitados por *V. lanosa* (Fig. 249 y 250).

4.9. Variable: Peso seco de los receptáculos (PSRA) de *Ascophyllum nodosum*

La variable peso seco de los receptáculos de *A. nodosum* (**PSR'07**) formados en los segmentos correspondientes al año 2007, presentó diferencias entre ambas poblaciones ($F_{(1,108)}=9,80$; $p < 0,01$) (Anexo 2 - Tabla Anova 18). La media de la variable peso seco de los receptáculos de *A. nodosum* formados en los segmentos del año 2007 fue menor sobre los talos no-epifitados ($0,18 \text{ g} \pm 0,11$; $n=51$) que en que presentaron *V. lanosa* ($0,31 \text{ g} \pm 0,19$; $n=59$) (Fig. 251).

La variable peso seco de los receptáculos de *A. nodosum* (**PSR'06**) formados en los segmentos correspondientes al año 2006 no presentó diferencias entre ambas poblaciones ($F_{(1,87)}=0,69$; $p \gg 0,01$) (Anexo 2 - Tabla Anova 19). La media de la variable peso seco de los receptáculos de *A. nodosum* formados en los segmentos del año 2006 fue en los talos epifitados de $0,08 \text{ g} \pm 0,06$; $n=59$ y en los libres de epífitos de $0,07 \text{ g} \pm 0,04$; $n=51$.

La variable peso seco de los receptáculos de *A. nodosum* (**PSR'05**) no presentó diferencias entre ambas poblaciones y sobre los receptáculos formados en los segmentos correspondientes al año 2005 ($F_{(1,55)}=0,019$; $p \gg 0,01$) (Anexo 2 - Tabla Anova 20). La media de la variable peso seco de los receptáculos de *A. nodosum* formados en los segmentos del año 2005 fue en los talos epifitados de $0,057 \text{ g} \pm 0,04$; $n=29$ y en los no-epifitados $0,059 \text{ g} \pm 0,04$; $n=28$.

La variable peso seco de los receptáculos de *A. nodosum* (**PSR'04**) tampoco presentó diferencias entre ambas poblaciones y sobre los receptáculos formados en los segmentos correspondientes al año 2004 ($F_{(1,12)}= 0,52$; $p \gg 0,01$) (Anexo 2 - Tabla Anova 21). La media de la variable peso seco de los receptáculos de *A. nodosum* formados en los

segmentos del año 2004 fue en los talos epifitados de $0,04 \text{ g} \pm 0,03$; $n=10$ y en los no-epifitados de $0,03 \text{ g} \pm 0,02$; $n=4$.

Al comparar la variable peso seco de los receptáculos (**PSRA**) entre todos los años en estudio, se observó que las poblaciones de los talos *A. nodosum* no presentaron diferencias, excepto para el año 2007 (Fig. 252).

4.10. Variable: Número de receptáculos iniciales de *Ascophyllum nodosum* (NRI)

Fue registrado el número de receptáculos iniciales (**NRI**) formados sobre los segmentos 2007 de los talos de *A. nodosum* de ambas poblaciones. Esta región del talo correspondió a la región de máxima formación de este tipo de estructura.

La variable fue transformada usando como transformación el \ln . Se observó que no hubo una variación en el número de receptáculos nuevos formados entre los talos de ambas poblaciones ($F_{(1,58)}=0,15$; $p \gg 0,01$) (Anexo 2 - Tabla Anova 22).

La media (expresada en \ln) del número de receptáculos iniciales en los talos no-epifitados fue de $4,02$ receptáculos nuevos $\pm 0,78$; $n=30$; y en la población epifitada fue de $4,11$ receptáculos nuevos $\pm 0,59$; $n=30$. La media re-transformada de la variable fue registrada de $83,33$ receptáculos iniciales en los talos libres de epífitos y de $80,90$ en los epifitados.

Además fue determinado el número de receptáculos iniciales en el talo entero de *A. nodosum*, en la población libre de *V. lanosa* y en la epifitada. Aquí otra vez se no se

observaron diferencias entre las poblaciones ($F_{(1,58)}=3,51$; $p>0,01$) (Anexo 2 - Tabla Anova 23).

La media (expresada en \ln) del número de receptáculos iniciales en los talos no-epifitados fue de 3,34 receptáculos nuevos \pm 1,38; $n=30$; y en la población epifitada fue de 4,09 receptáculos nuevos \pm 0,91; $n=30$. La media re-transformada de la variable fue registrada de 60,90 receptáculos iniciales en los talos libres de epífitos y de 96,53 en los epifitados.

4.11. Variable: Largo de las puntas iniciales de los talos de *Ascophyllum nodosum* (LPI)

Fue registrado el largo de las puntas meristemáticas de *A. nodosum*. El primer registro de esta variable fue realizada el 23 de junio del 2008, momento en que las frondes estaban próximos a la formación de una nueva vesícula de aire. Esta variable fue registrada en ambas poblaciones de *A. nodosum*.

Al analizar los datos con ANOVA se observaron diferencias entre las poblaciones ($F_{(1,95)}=9,01$; $p<0,01$) (Anexo 2 - Tabla Anova 24).

Se determinó que la media de la longitud de las puntas iniciales, es más larga en los talos epifitados (1,06 \pm 0,16 cm; $n=40$) por *V. lanosa*, en comparación a los libres de epífitos (0,94 \pm 0,16cm; $n=57$) (Fig. 253). Estos resultados indicaron que el crecimiento a partir del meristema apical no estuvo afectado por la presencia de *V. lanosa*, al menos en los talos analizados en el año 2008.

Un segundo registro de la variable (**LPI**) fue realizada sobre el 9 de julio del 2008 con una presencia inicial de la formación de las vesículas de aire. En este caso no fueron observadas diferencias entre la población no-epifitada y epifitada de *A. nodosum* ($F_{(1,116)}=0,226$; $p>0,01$). Aquí, no se pudo suponer que el crecimiento estuvo afectado por el epifitismo de *V. lanosa* (Anexo 2 - Tabla Anova 25).

La media de la longitud de los iniciales de *A. nodosum* de la población no-epifitada fue de $2,46 \text{ cm} \pm 0,62$; $n=59$ y de la población epifitada fue de $2,62 \text{ cm} \pm 0,55$; $n=59$).

4.12. Variable: Peso seco de *Vertebrata lanosa* (PSV)

Se aplicó ANOVA para los pesos secos de *V. lanosa* registrados sobre los segmentos de *A. nodosum* formados entre el 2004 y 2007. Se puso observar que existieron diferencias entre los 4 años analizados ($F_{(3,239)}=4,00$; $p<0,01$) (Anexo 2 - Tabla Anova 26).

El peso seco de *V. lanosa* registrado sobre los segmento del año 2004 fue de $0,050 \text{ g} \pm 0,095$; $n=55$, correspondiendo al valor mayor. En los segmentos formados en el 2005 fue de $0,044 \text{ g} \pm 0,063$; $n=59$. En los segmentos formados en el 2006 y 2007 fueron de $0,027 \text{ g} \pm 0,038$; $n=69$ y $0,016 \text{ g} \pm 0,025$; $n=60$, respectivamente. (Fig. 254).

5. Correlación entre las variables de las poblaciones de *Ascophyllum nodosum* y *Vertebrata lanosa*

Fueron calculadas las correlaciones ente las diferentes variables analizadas sobre las frondes de *A. nodosum* y *V. lanosa* (Tabla 14). Se pudo observar que la correlación más alta fue entre en número de agrupaciones de *V. lanosa* $\ln(\mathbf{NAV})$ y el peso seco de *V. lanosa* $\ln(\mathbf{PSV})$, y entre la longitud de las frondes de *A. nodosum* $\ln(\mathbf{LF})$ y el número de vesículas de aire (o edad) de *A. nodosum* (\mathbf{EF}). Todas estas correlaciones altas fueron esperadas ya que pertenecen todas a variables íntimamente relacionadas. Además, se observó una alta correlación entre el peso seco de los talos de *A. nodosum* $\ln(\mathbf{PSA})$ y la longitud de los mismos $\ln(\mathbf{LF})$. Fue interesante el resultado de correlación obtenido entre las agrupaciones de *V. lanosa* $\ln(\mathbf{NAV})$ y el peso seco de los talos de *A. nodosum* $\ln(\mathbf{PSA})$. No fueron observadas fuertes correlaciones entre el número de agrupaciones y el peso seco de de *V. lanosa* con el porcentaje de ramas rotas registradas sobre los talos de *A. nodosum*.

6. Experimento en el campo de *Ascophyllum nodosum*

Al comienzo del experimento realizado en la población de *A. nodosum* fueron marcados en el ambiente natural 35 pares de frondes. Al llegar el momento de la cosecha fueron encontrados y recuperados 16 pares de los 35 puestos inicialmente. A continuación se detallan los resultados que surgen al comparar las diferentes variables entre los talos control y en tratamiento (con remoción de *V. lanosa* al comienzo del experimento):

- Respecto al número de receptáculos (\mathbf{NRA}) en ambos frondes (control y experimento) se calculó el porcentaje de liberación de los mismos. Este dato se pudo

obtener ya que al comienzo de la experiencia se registró el número de receptáculos formados en ambos casos y lo mismo al final del experimento. Se pudo observar que en las frondes control se registró en promedio una liberación de los receptáculos del 90%, mientras que en los talos donde fue removida *V. lanosa* la liberación en promedio fue menor del 86%.

- Respecto al número de puntas iniciales nuevas (**NPIA**) considerando aquellas formadas sobre el talo entero, se pudo determinar que no existieron diferencias estadísticas al comprar los talos control y los del experimento ($F_{(1,30)}=0,83$; $p>0,01$) (Anexo 2 - Tabla Anova 27). Los talos controles en promedio presentaron 288 puntas iniciales $\pm 204,75$ y los talos libres de *V. lanosa* 272 $\pm 135,59$ puntas nuevas.

- La remoción de *V. lanosa* en los talos experimentales no permitió evidenciar diferencias estadísticas en el número de ramas formadas a partir del eje principal (**NRA**) ($F_{(1,30)}=0,001$; $p>>0,01$) (Anexo 2 - Tabla Anova 28). Los valores medios fueron cercanos, siendo de 18,18 ramas $\pm 9,69$ en los talos control y de 18,06 ramas $\pm 5,93$ en los del experimento.

- Al analizar la variable número de ramas rotas formadas a partir del eje principal se determinó que no existieron diferencias estadísticas entre ambos tipos de talos ($F_{(1,30)}=0,24$; $p>>0,01$) (Anexo 2 - Tabla Anova 29). Las medias de ambos talos fueron

de 7,93 ramas rotas \pm 4,55 en los talos control y de 8,93 ramas rotas \pm 4,44 en los talos experimentales.

- Durante el análisis de la varianza de la variable número de puntas vegetativas nuevas registradas en fronde entero no se observaron diferencias entre los talos control y experimento ($F_{(1, 30)}=0,203$; $p>0,01$) (Anexo 2 - Tabla Anova 30). El valor medio de la variable en los talos control fue de 19,87 \pm 16,20 puntas vegetativas medias y en los talos experimentales fue de 16,87 \pm 9,73 puntas vegetativas nuevas.

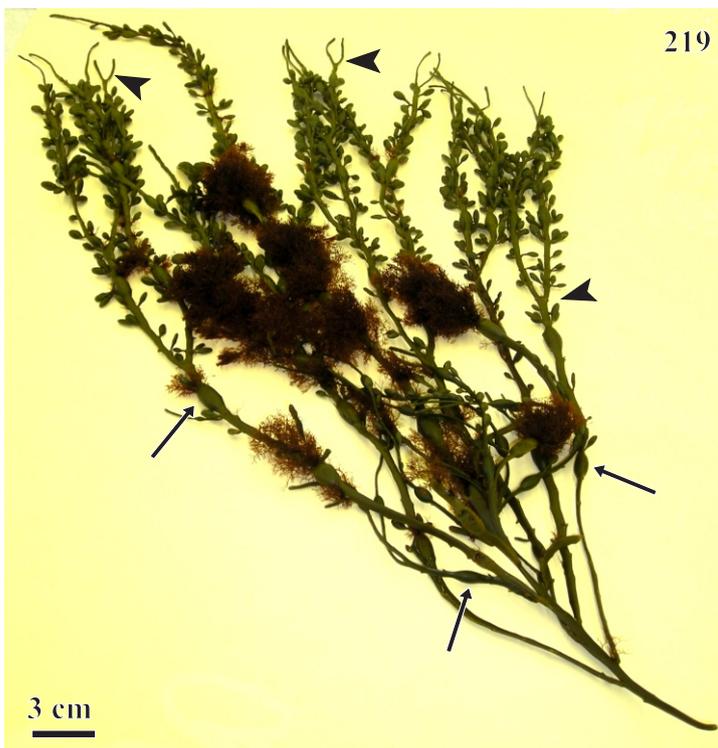
- Respecto a la variable analizada longitud de las puntas vegetativas nuevas (**LPV**) no se observaron diferencias entre ambos tipos de talos ($F_{(1,30)}=0,687$, $p>0,01$) (Anexo 2 - Tabla Anova 31). La variable en los talos control presento una media de 2,50 cm \pm 0,57, y en los talos experimentales fue de 2,70 cm \pm 0,45.

- Al analizar la variable peso seco de *V. lanosa* (**PSV**) sólo en los talos experimentales, se pudo determinar el nuevo crecimiento promedio de este epífito en el tiempo de duración de la experiencia. Se registró una producción media en peso seco de 0,105 g \pm 0,1.

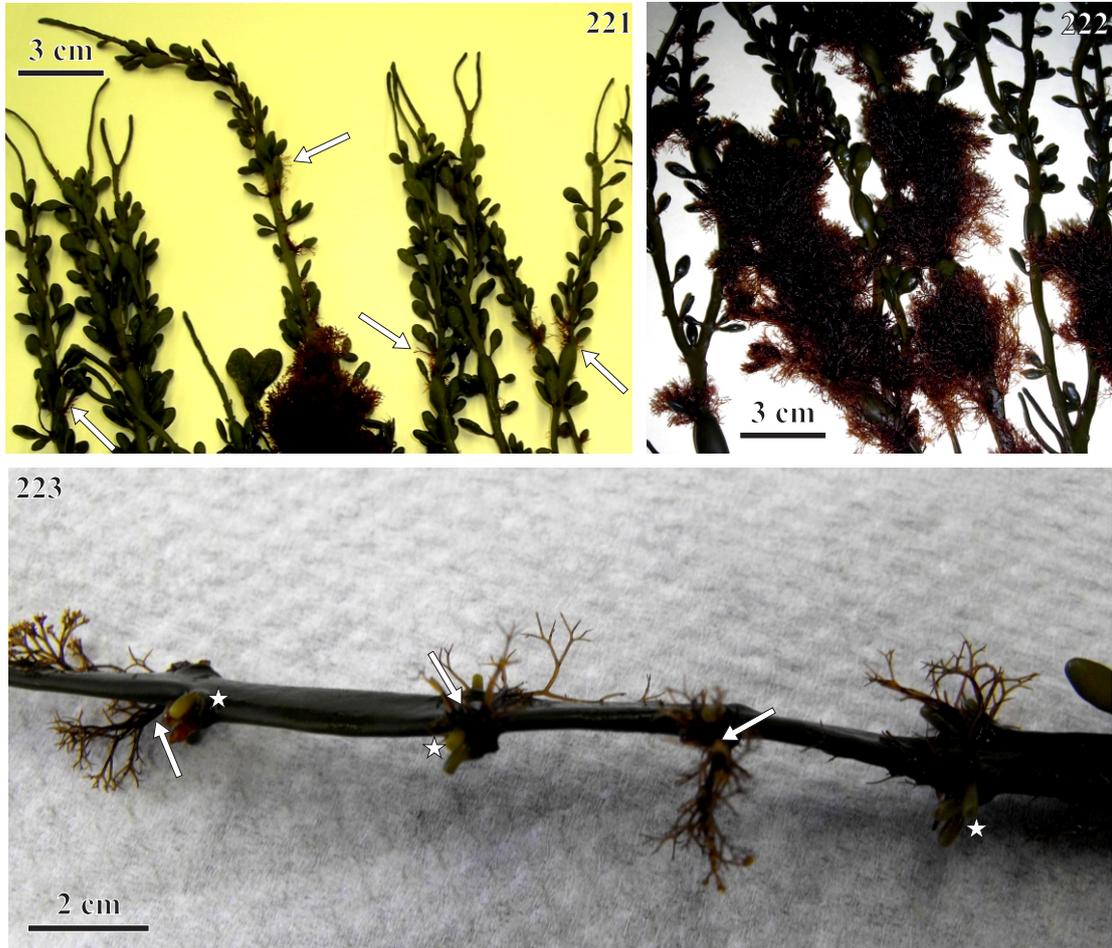
- Aplicando análisis de la varianza a la variable número de receptáculos iniciales (**NRI'07**) formados sobre el segmento perteneciente al 2007, no se observaron diferencias entre los talos ($F_{(1,30)}=0,689$; $p>0,01$) (Anexo 2, Tabla 32). La variable en los

talos control presento una media de 126 receptáculos iniciales \pm 115,96; y en los talos experimentales fue de 108 receptáculos iniciales \pm 71,02.

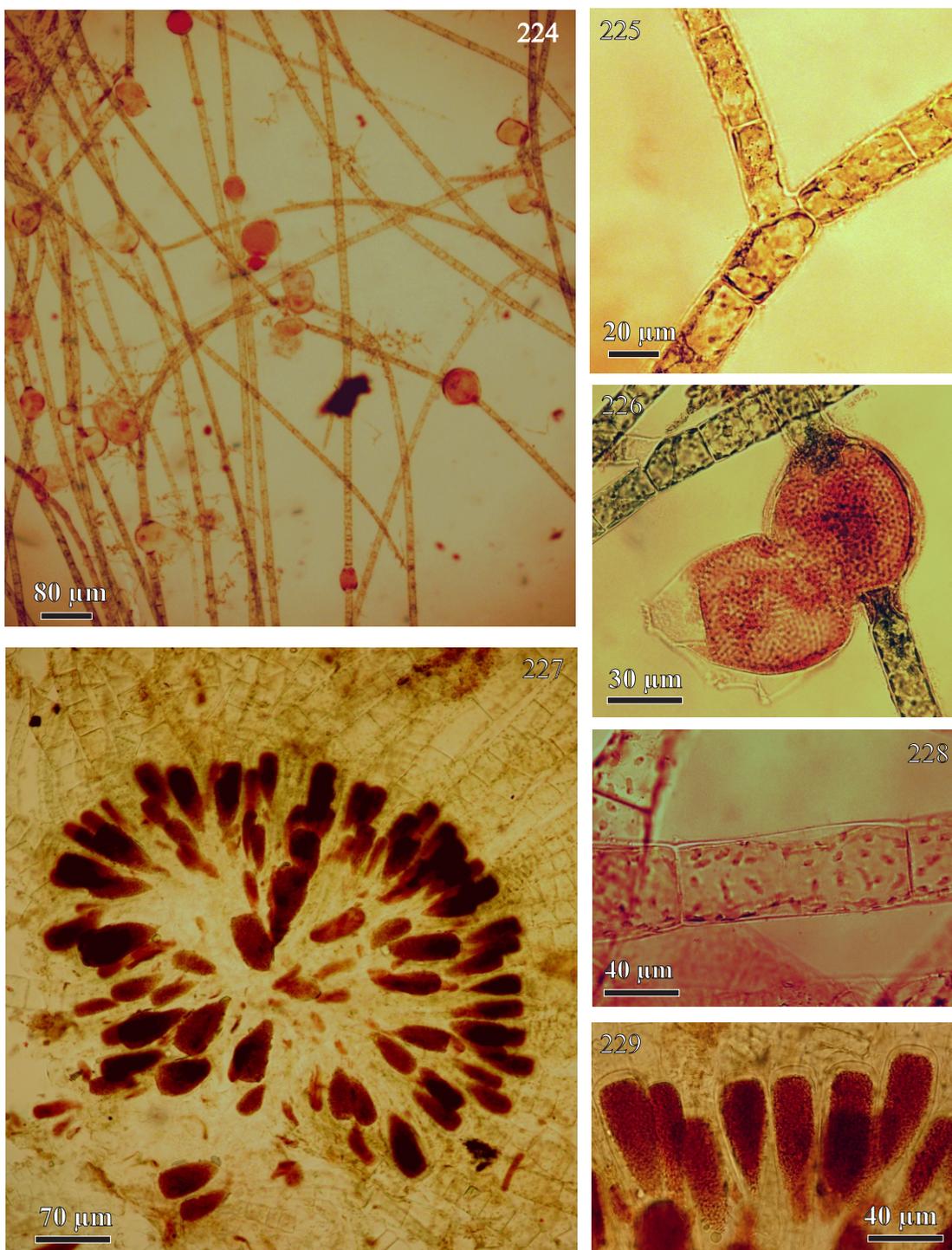
- Para la variable longitud de los segmentos formados en el 2007 (**LS'07**) se determinó que no existieron diferencias entre ambos tipos de talos ($F_{(1,30)}=0,86$; $p>>0,01$) (Anexo 2 - Tabla Anova 33). La variable en los talos control presentó una media de 7,23 cm \pm 2,12, mientras que en los talos experimentales fue de 7,38 cm \pm 1,71.



Figuras 218 - 220. *Ascophyllum nodosum*. **218:** Densas matas en su ambiente natural mostrando grampones de adhesión (flecha). **219:** Detalle del talo exhibiendo ramas generadas por ramificación dicotómica (puntas de flecha) y vesículas de aire (flechas). **220:** Detalle de receptáculos maduros de coloración parda.



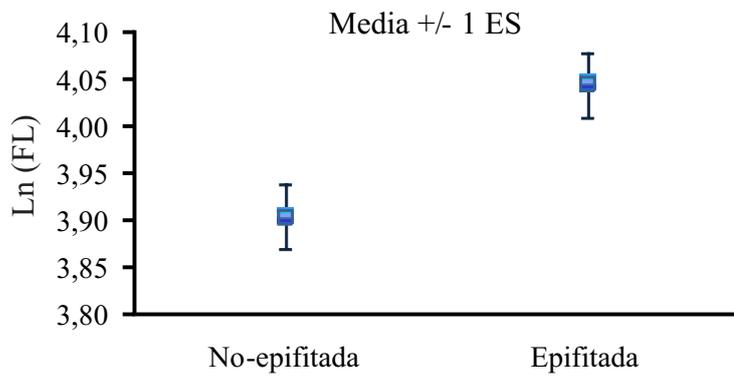
Figuras 221 - 223. *Ascophyllum nodosum*. Talos epifitados por *Vertebrata lanosa*. **221:** Aspecto de la zona apical del talo epifitado (flechas). **222:** Zona media fuertemente epifitada, especialmente sobre las vesículas de aire. **223:** Detalle de porción de talo hospedador, mostrando puntos de iniciación de nuevos receptáculos y ramas laterales (☆), coincidiendo con zonas de desarrollo de frondes de *V. lanosa* (flechas).



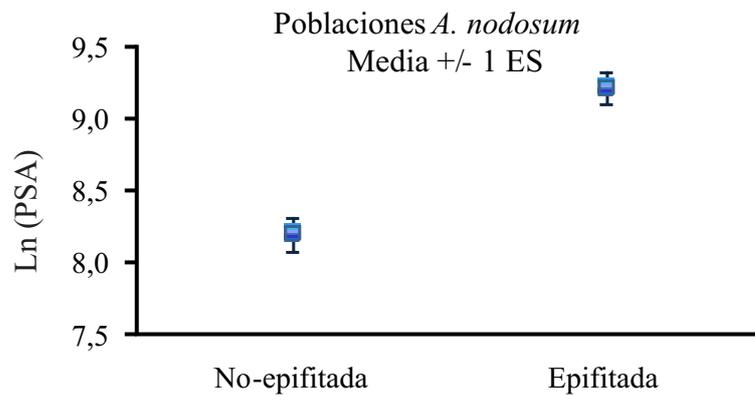
Figuras 224 - 229. Algas pardas epífitas sobre *Ascophyllum nodosum*. **224-226.** *Pylaiella littoralis*. **224:** Aspecto del talo. **225:** Detalle de ramificación del filamento exhibiendo ramas opuestas. **226:** Esporangios uniloculares. **227 - 229.** *Elachista fucicola*. **227:** Aspecto general de la zona basal del talo. **228:** Detalle de la célula vegetativa. **229:** Porción basal del talo reproductivo mostrando esporangios uniloculares.



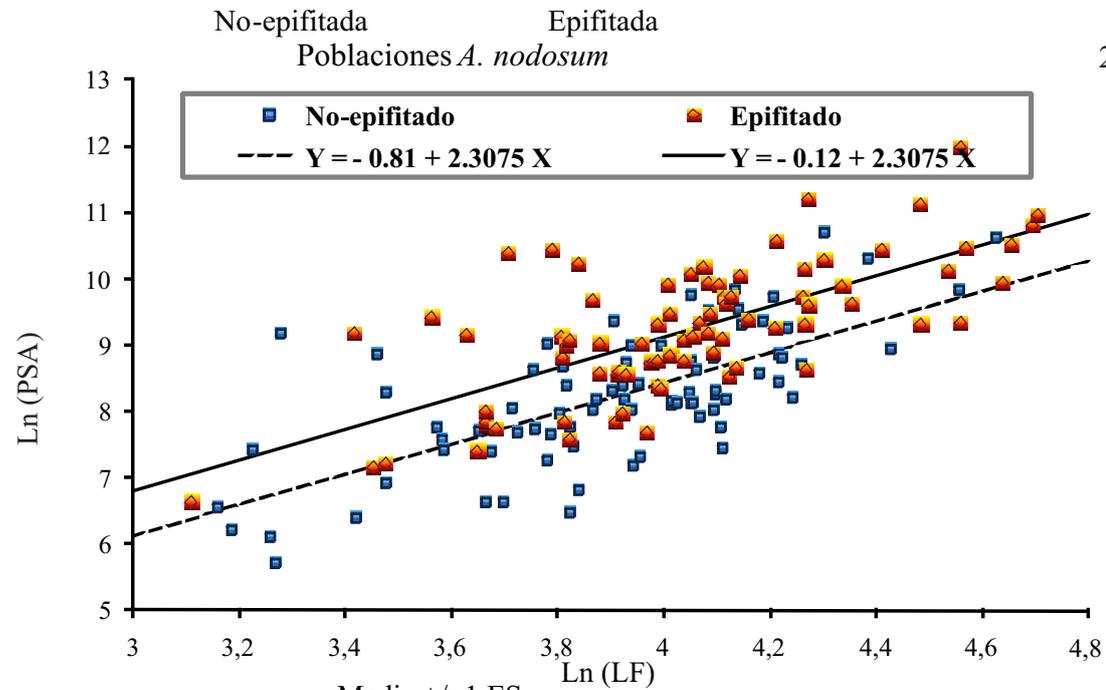
Figuras 230 - 232: *Vertebrata lanosa* epífita sobre *Ascophyllum nodosum*. **230:** Población infectada por *V. lanosa*. **231:** Detalle de la mata del alga epífita mostrando talo filamentoso con ramificación semidicotómica (flechas). **232:** Talo juvenil de *V. lanosa* sobre una *lateral pits* del hospedador.



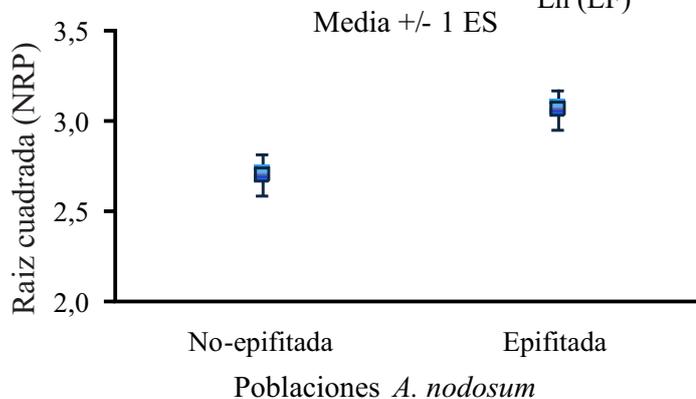
233



234



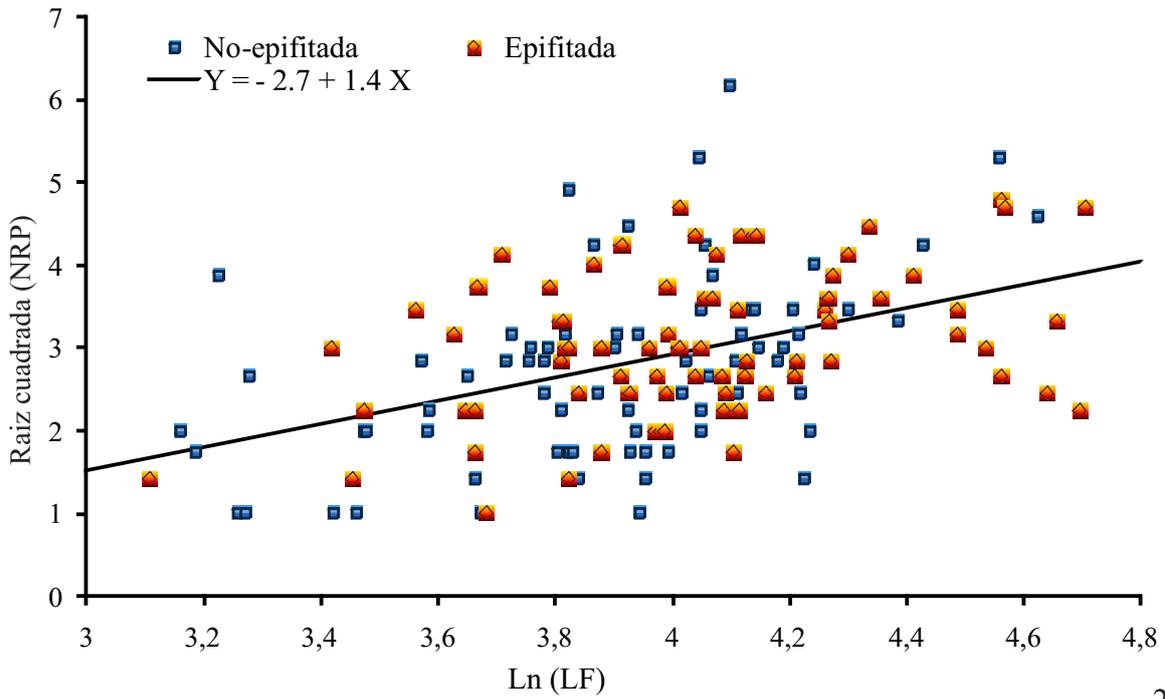
235



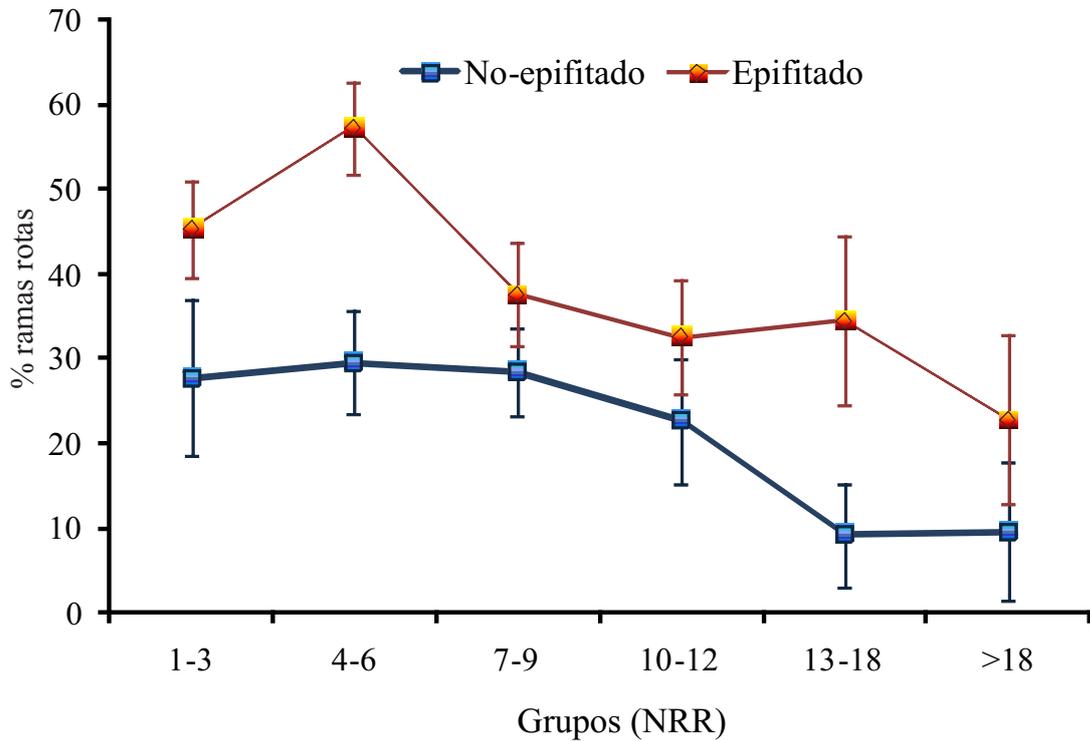
236

Figuras 233 - 236. *Ascophyllum nodosum*. Comparación del largo de las frondes, peso seco y número de ramas primarias en poblaciones epifitadas y no epifitadas por *Vertebrata lanosa*. **233:** Largo de frondes ($\ln LF$). **234:** Peso seco ($\ln PSA$). **235:** Peso seco ($\ln PSA$), usando como co-variable $\ln(LF)$. **236:** Número de ramas primarias como raíz cuadrada

239



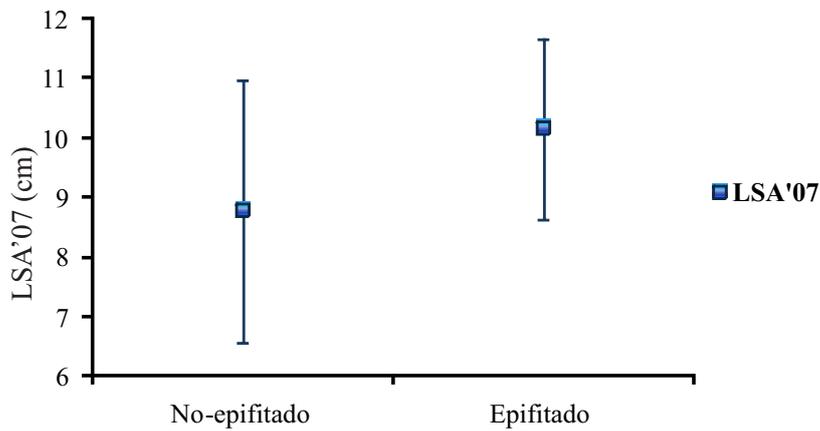
237



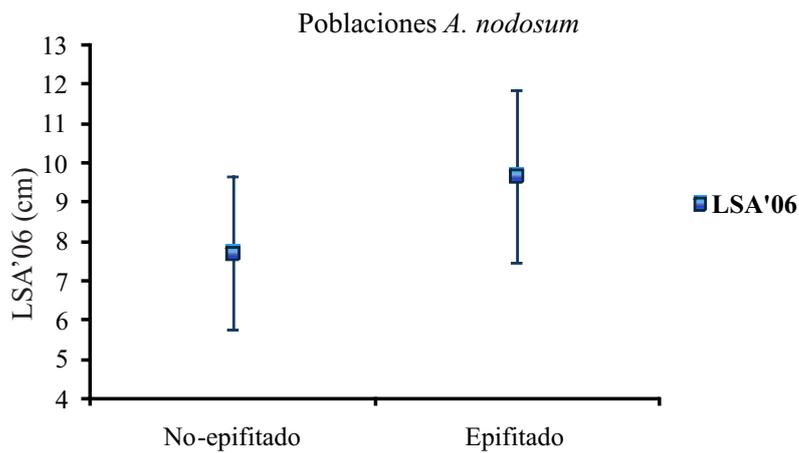
238

Figuras 237 y 238. *Ascophyllum nodosum*. **237:** Co-variable $\ln(\text{LF})$ con la variable raíz(NRP). **238:** Relación entre categorías de ramas primarias (NRR) y porcentaje de ramas rotas.

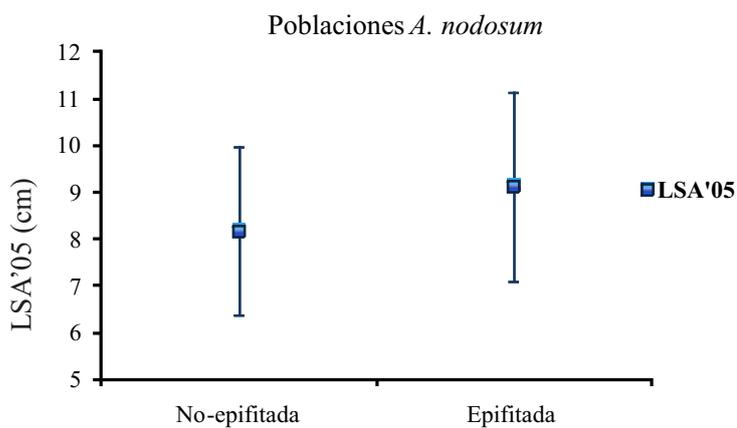
240



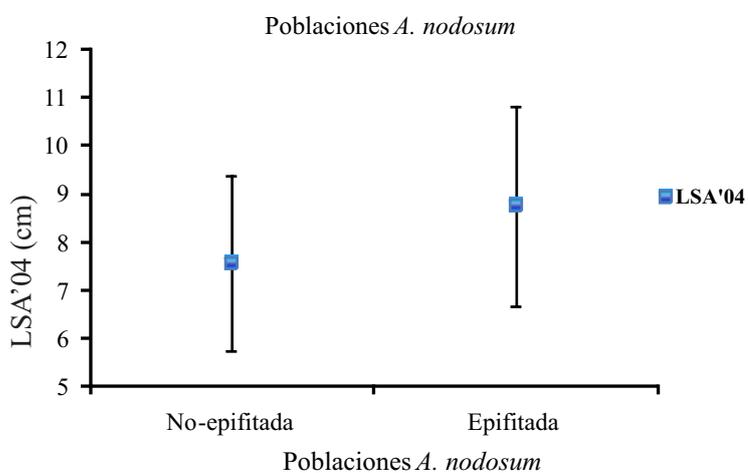
239



240

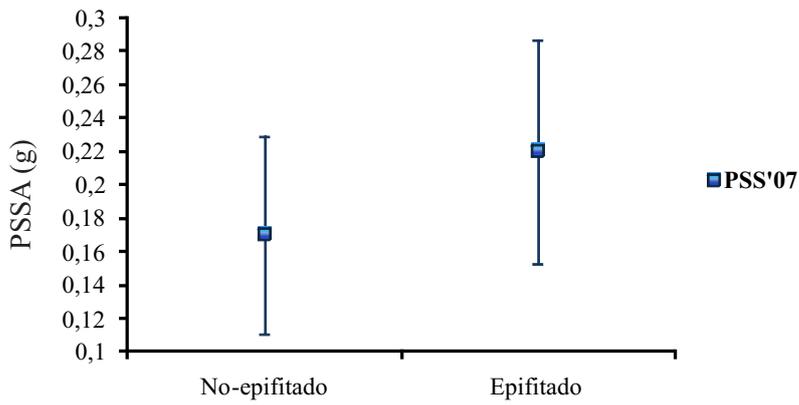


241

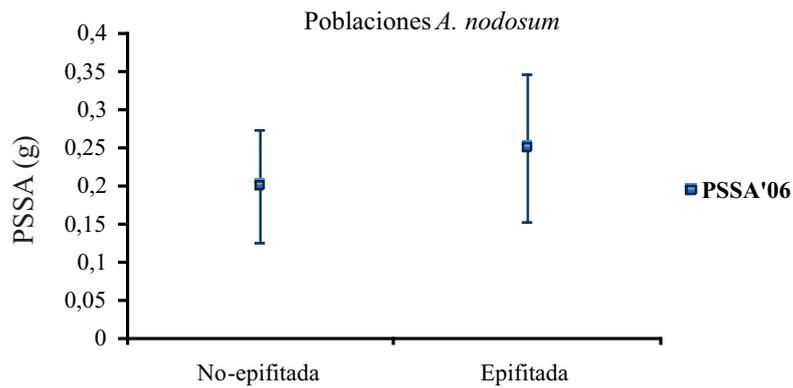


242

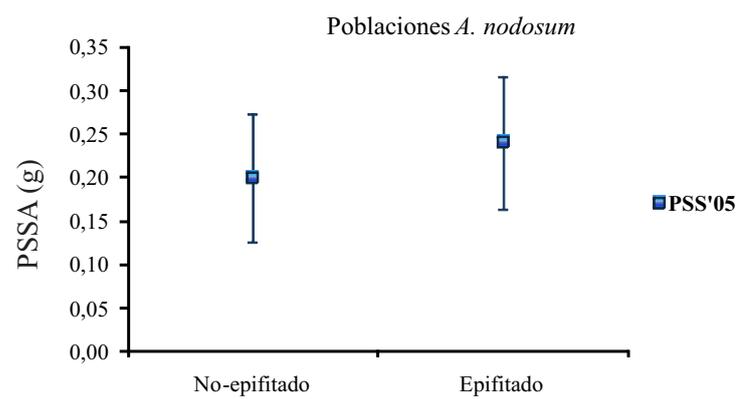
Figuras 239 y 242. *Ascophyllum nodosum*. Comparación de las longitudes de segmentos formados en 2007, 2006, 2005 y 2004, en ambas poblaciones: epifitadas y no-epifitadas. **239:** Año 2007 (LSA'07). **240:** Año 2006 (LSA'06). **241:** Año 2005 (LSA'05). **242:** Año 2004 (LSA'04).



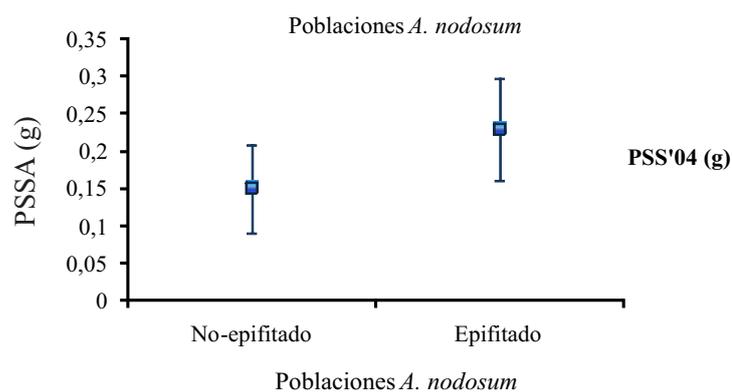
243



244



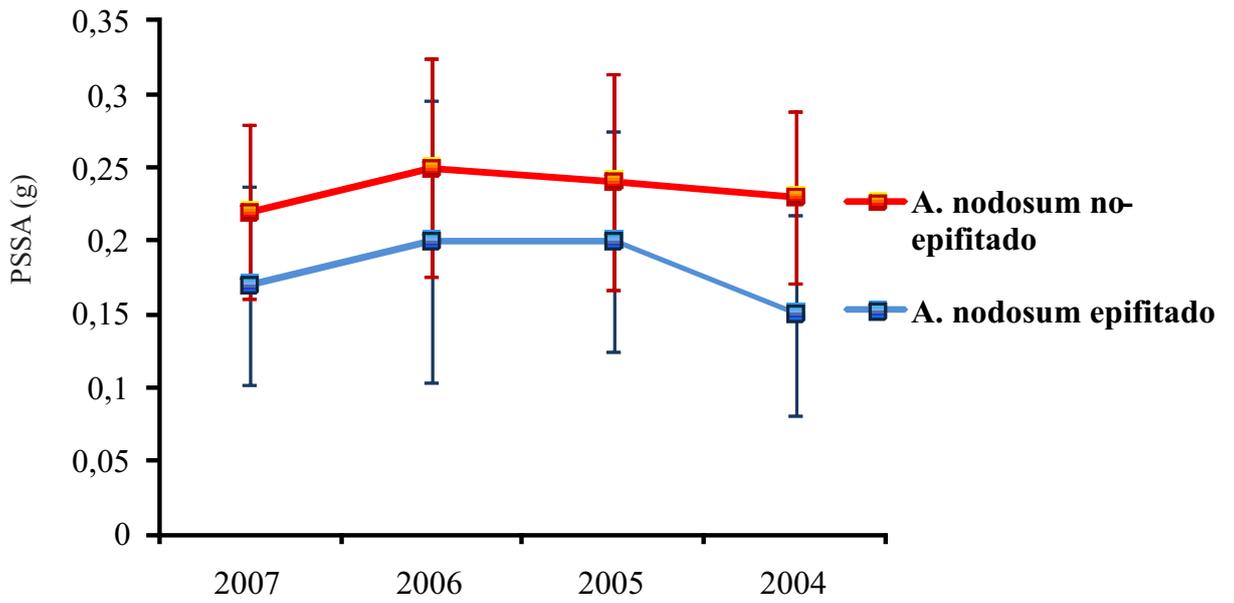
245



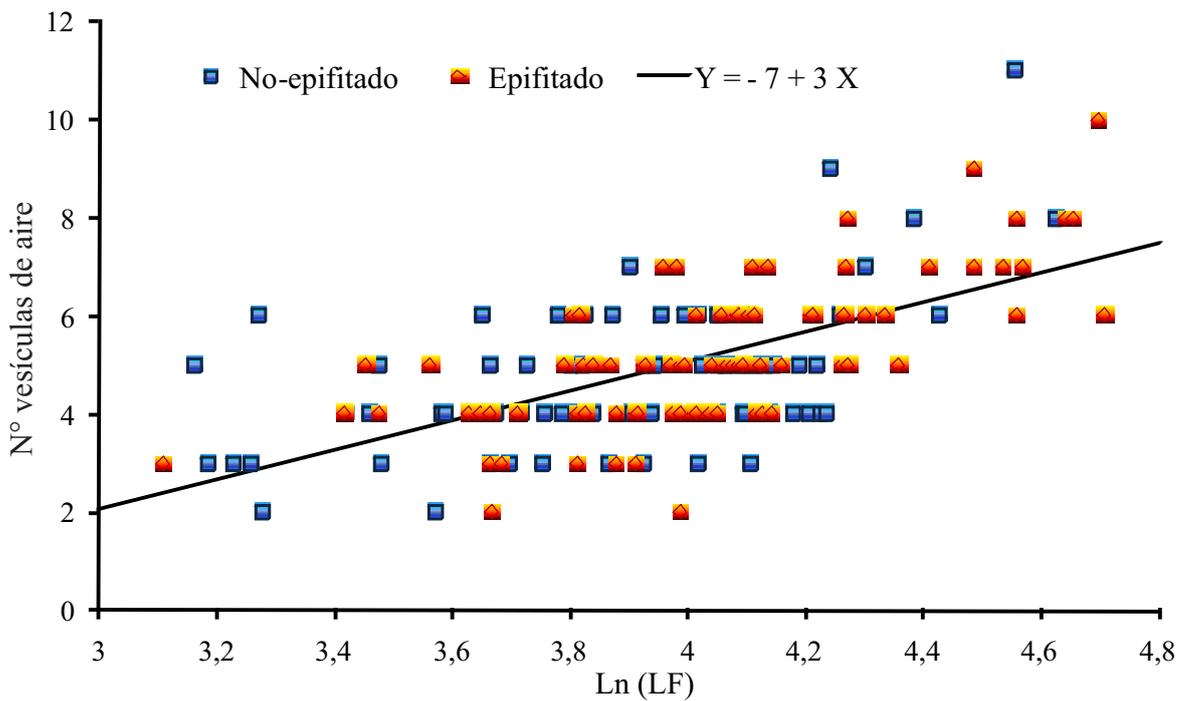
246

Figuras 243 – 246. *Ascophyllum nodosum*. Comparación de los pesos secos de segmentos formados en 2007, 2006, 2005 y 2004, en ambas poblaciones: epifitadas y no-epifitadas. **243:** Año 2007 (PSSA'07). **244:** Año 2006 (PSSA'06). **245:** Año 2005 (PSSA'05). **246:** Año 2004 (PSSA'04).

242

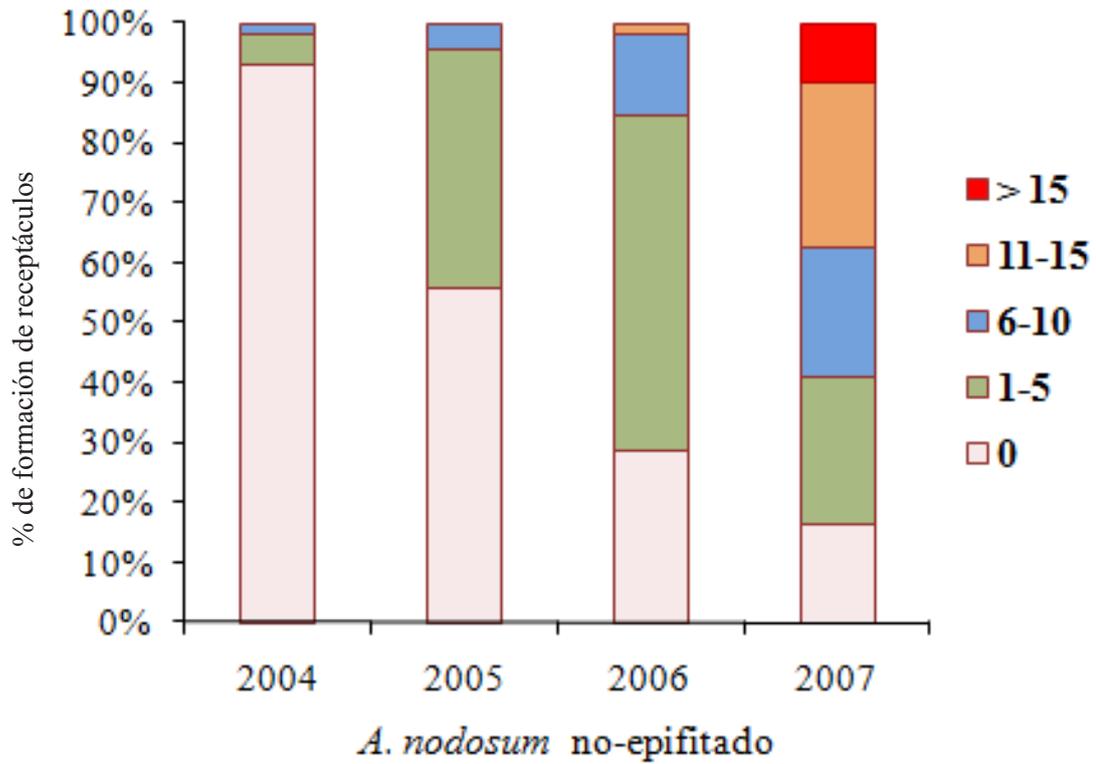


247

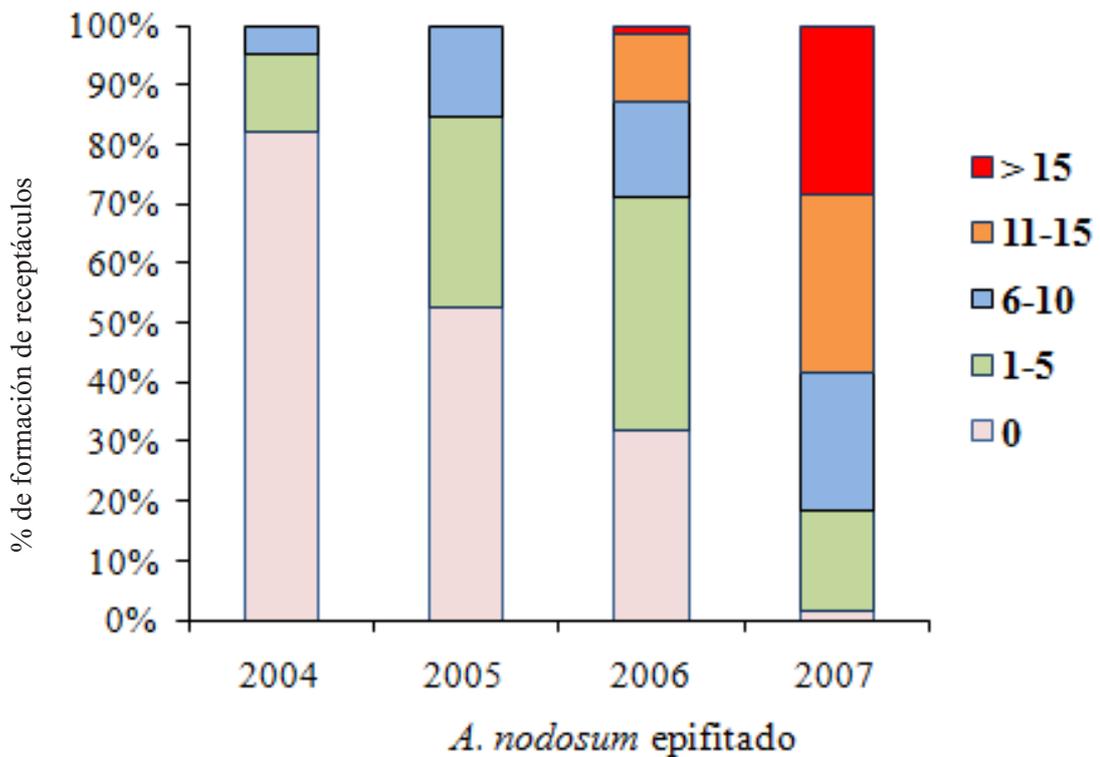


248

Figuras 247 - 248. *Ascophyllum nodosum*. 247: Comparación de los pesos secos (PSSA) de ambas poblaciones 248: Relación entre la edad de los frondes (EF) y el $\ln(LF)$ de los talos de ambas poblaciones.

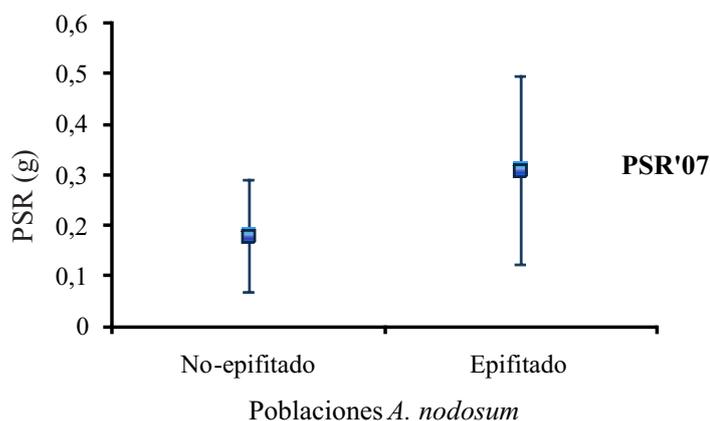


249

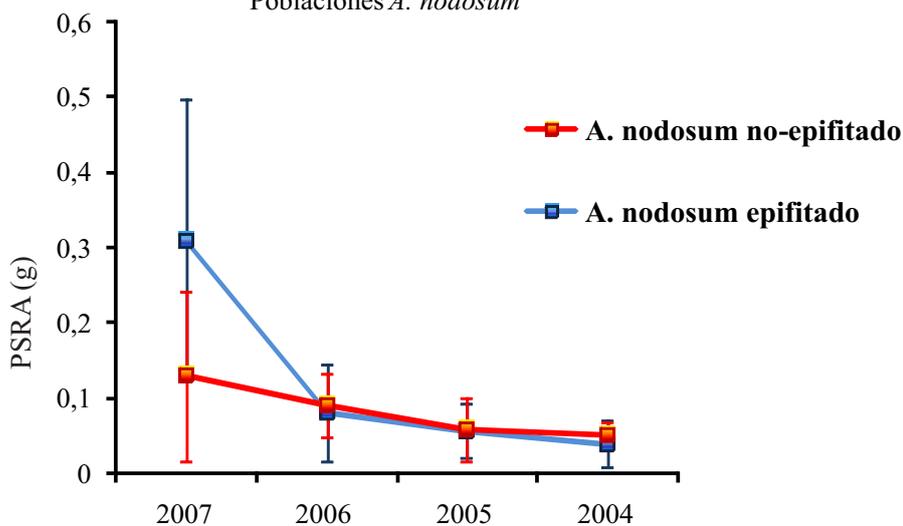


250

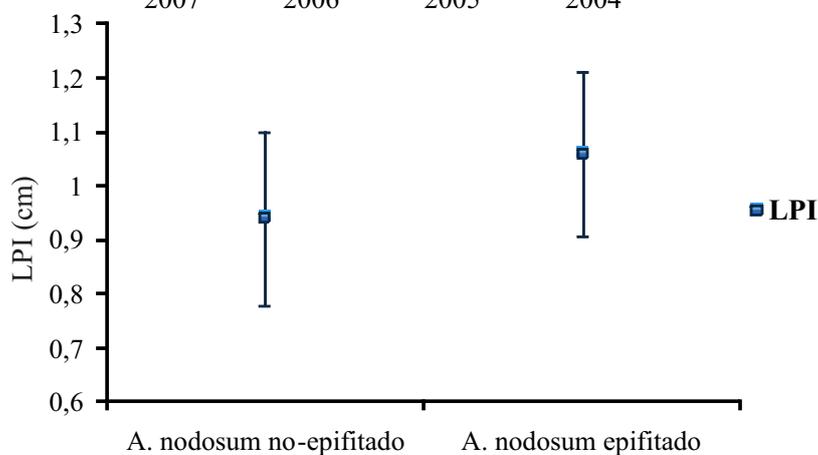
Figuras 249 - 250. *Ascophyllum nodosum*. **249:** Abundancia del número de receptáculos de la población de no infectada. **250:** Representación los mismos parámetros que el grafico 251, pero en la población de *A. nodosum* infectada con *Vertebrata lanosa*.



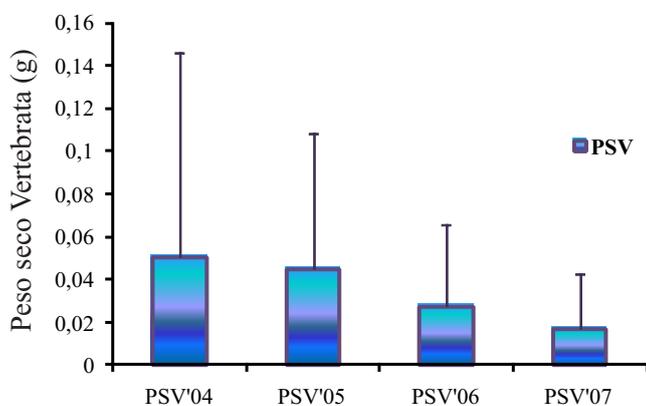
251



252



253



254

Figuras 251 - 254. *Ascophyllum nodosum*. 251: Comparación del peso seco de los receptáculos de originados sobre el segmento del año 2007 (**PSR'07**). 252: Comparación de los pesos secos de los receptáculos (**PSRA**) de ambas poblaciones 253: Comparación de la longitud de las puntas iniciales (**LPI**) de las dos poblaciones registrada el 23/06/2008. 254: Peso seco de los frondes de *Vertebrata lanosa* formada sobre los diferentes segmentos del hospedador.

Tabla 12. *Ascophyllum nodosum*. Números de réplicas, que agrupan los porcentajes de ramas rotas.

Número de Réplicas	1-3	4-6	7-9	10-12	13-18	>18
Población no-infectada	18	20	16	13	6	6
Población infectada	7	16	22	11	16	9

Tabla 13. *Ascophyllum nodosum*. Porcentaje de ramas rotas, en base a las categorías seleccionadas de ramas primarias.

Medias	1-3	4-6	7-9	10-12	13-18	>18	Promedio
Población no-epifitada	27,78	29,50	28,48	22,68	9,17	9,56	21,20
Población epifitada	45,24	57,29	37,55	32,51	34,47	22,77	38,30
Promedio	36,51	43,40	33,02	27,59	21,82	16,17	32,04

Tabla 14: Tabla de correlaciones de las variables analizadas sobre los talos de *Ascophyllum nodosum* y *Vertebrata lanosa*. *p< 0,05; **p< 0,01

N° vesículas aire	1						
Ln(LF)	0.7024**	1					
Ln(PSA)	0.5416**	0.6953**	1				
√N° ramas primarias	0,1215	0.3727**	0.5085**	1			
% ramas rotas	0,1929	-0,0794	0,0898	-0.3018**	1		
Ln(NAV)	0.3228**	0.4798**	0.6456**	0,2731*	0,1758	1	
Ln(PSV)	0.3408**	0.4718**	0.4951**	0,1896	0,1264	0.721**	1
	N° vesículas aire	Ln(LF)	Ln(PSA)	√N° ramas primarias	% ramas rotas	Ln(NAV)	Ln(PSV)

DISCUSIÓN

Dictyota dichotoma

De los resultados obtenidos durante el desarrollo de esta tesis, se puede afirmar que los ejemplares identificados como *Dictyota dichotoma* caen completamente dentro de los límites del género *Dictyota* (De Clerck 2003), ya que no se observó una capa medular multilaminar ni tampoco proliferaciones superficiales en ningún sector de sus talos.

En las costas de Argentina, de los 4 géneros que comprenden a la tribu Dictyoteae, sólo *Dictyota* fue reconocido hasta la fecha. Los otros 3 géneros, no han sido nunca observados en ninguna región de toda la extensión del Mar Argentino. El concepto de *Dictyota* aplicado en esta tesis es el empleado por Hörnig *et al.* (1992a), el cual incluye especies caracterizadas por una única célula lenticular, una célula apical transversalmente orientada y un talo parenquimatoso compuesto de una corteza y una médula.

Varios autores investigaron sobre el uso de diversos caracteres en la distinción de las especies de *Dictyota* y discutieron sobre su eficacia al resolver los problemas taxonómicos. Phillips (1992), quien estudió las especies australianas de *Dictyota*, enfatizó el uso de una combinación de diferentes caracteres como: estructuras esporangiales, número de capas medulares, morfología de la superficie de los talos y en última instancia, la estructura gametangial.

Trabajos taxómicos realizados por Weber-Peukert (1985), Hörnig y Schenetter (1988) y Hörnig *et al.* (1992 a, b), revisando especies de *Dictyota* del Océano Atlántico del Norte, permitieron un mejor entendimiento de la variabilidad morfológica de los caracteres dentro de este grupo y su aplicación en la distinción de especies. Weber-Peukert (1985) enfatizó sobre el uso de las dimensiones celulares y proporciones de dimensiones para distinguir ciertas especies. Esta última afirmación se basa en que todas las especies *Dictyota* presentan células vegetativas que no experimentan una posterior división celular una vez que las dimensiones finales son alcanzadas en las regiones sub-apicales de los talos. Por lo tanto, el alargamiento de las interdicotomías es meramente el resultado del alargamiento celular. Por esta razón, según Weber-Peukert (1985) los tamaños celulares de las partes maduras de los talos representan un buen carácter taxonómico.

Por otro lado, Phillips (1992) demostró y destacó el valor del número de células de los tallos esporangiales, el diámetro de los esporangios y el tamaño de las esporas como caracteres taxonómicos de importancia.

Consideraciones taxonómicas y variaciones morfológicas de la población de Dictyota en Argentina

Comparando las características de los talos y dimensiones morfológicas de la población de *Dictyota* estudiada, con otras especies descritas en otras partes del mundo se puede afirmar que la misma corresponde a *Dictyota dichotoma* (Hudson) Lamouroux.

D. dichotoma fue descrita como *Ulva dichotoma* Hudson en 1762 sobre la base de ejemplares de Walney Island, Inglaterra. Más tarde, Lamouroux (1809) transfirió la especie a este nuevo género. Desde un comienzo y hasta la actualidad existe gran controversia alrededor de la taxonomía de la especie, debido principalmente a su alta variabilidad morfológica, atribuida en gran medida a las latitudes en que se desarrolla. A causa de esto mismo, algunos autores como Coppejans y Kling (1995) y Hardy y Guiry (2003) reconocen una única especie que exhibe considerable plasticidad fenotípica, mientras que otros reconocen variedades nombradas distintivamente sobre la base de la morfología de los talos (Hörnig *et al.* 1992). Schnetter *et al.* 1987 asumieron que las poblaciones europeas de *D. dichotoma* son polifiléticas incluyendo varios tipos morfológicos, lo cual hace más dificultosa la tarea de identificación.

Para resolver los problemas de identificación, Hörnig *et al.* (1992 a) y sus colaboradores sugirieron que los largos de las células medulares y corticales y la proporción de ambas en vista superficial del segundo internodo, deberían ser empleados como caracteres significantes en la delimitación de las especies de *Dictyota*. Además propuso que las diferencias en el grosor de los talos, medida dependiente de la altura de las células corticales (Ac) y medulares (Am) y además la proporción de Am/Ac, son también parámetros de importancia. En esta tesis estos parámetros junto con otros, fueron registrados sobre la población argentina de *Dictyota* y utilizados en el momento de una correcta identificación de la especie.

Parámetros morfológicos y diferentes dimensiones celulares fueron comparados en primer lugar, con parámetros y dimensiones de especímenes de *Dictyota dichotoma*, *D. cyanoloma* Tronholm, De Clerk, Gómez Garreta y Rull Luch y *D. implexa* Lamouroux

descriptos desde Europa (Tronholm *et al.* 2008, 2010) (Tabla 15) y en segundo lugar con dos poblaciones de *D. dichotoma* ubicadas al este y al sur de Corea (Hwang *et al.* 2005) (Tabla 16).

Considerando la primera comparación, con las especies europeas, se puede afirmar que la especie en estudio en esta tesis comparte mayormente similitudes con *D. cyanoloma* y *D. dichotoma* (Tabla 15). Las características comunes con *D. cyanoloma* fueron: largo de los talos, número de ramas primarias originadas a partir del eje principal y ángulo apical de ramificación (Tabla 15). Por otro lado, los ejemplares en estudio compartieron más características con ejemplares europeos de *D. dichotoma*, siendo estas: ancho de la región apical, largo de interdicotomías, ángulo medio-basal de ramificación, longitud, ancho y altura de las células corticales, presencia de engrosamientos de las células medulares y longitud y ancho de las mismas (Tabla 15).

Tanto la altura de las células medulares como la de las células corticales, presentaron dimensiones menores a las registradas por otros autores en especies *Dictyota*. Si bien, la altura de las células corticales fue menor pero cercano a los valores registrados en ejemplares europeos de *D. dichotoma*. Por otro lado, la altura de las células medulares fue considerablemente menor, alejándose mucho de los valores registrados en las especies europeas. Esto nos indica que los talos de nuestros ejemplares son más finos, respecto a los europeos.

Como se mencionó anteriormente, Weber-Peukert (1985) y Hörnig *et al.* (1992 b), afirmaron que los tamaños celulares y sus proporciones pueden representar un buen carácter para definir una especie. Sin embargo, la variación interespecífica de las células

corticales y medulares puede existir. Las células corticales y medulares exhiben un amplio rango ancho en sus dimensiones dentro de los talos, el cual se refleja en las diferencias entre los valores mínimos y máximos absolutos. Por lo tanto, los intervalos de confianza de 95% son más robustos (Weber-Peukert 1985). Entre ambos tipos de células, las medulares exhiben más variabilidad entre las especies (alcanzando valores desde 50 - 500 μm de largo y 50 - 150 μm de ancho), pero la variación dentro de un único espécimen es además mucho más evidente (Weber-Peukert 1985). Cornhaire (1998) demostró una clara relación variable entre el ancho y el largo de las interdicotomías y el ancho y el largo de las células corticales y medulares de *D. dichotoma* a lo largo de las costas europeas.

Los ejemplares de la Argentina estudiados presentaron dimensiones menores en todas las estructuras vegetativas analizadas a los dos morfotipos de *D. dichotoma* de las costas coreanas (Hwang *et al.* 2005) (Tabla 16). A pesar de estas diferencias, hubo mayor coincidencia con las dimensiones del morfotipo delgado observado en las costas oeste de Corea (Tabla 16).

En la literatura se reconoce al “complejo” *D. dichotoma*, constituido por el morfotipo ancho de *D. dichotoma* var. *dichotoma*, por el morfotipo delgado, conocido como *D. dichotoma* var. *intricata* (C. Agardh) Schmidt y por *D. dichotoma* var. *menstrualis* Hoyt (Schnetter *et al.* 1987). Estos autores reconocieron a las variedades *dichotoma* e *intricata*, como especies co-específicas, porque no sólo comparten el mismo número cromosómico ($n = 16$), sino que además no existe barrera de cruzamiento entre ellas. Además, reconocieron a *D. dichotoma* var. *menstrualis* de las costas del Océano Atlántico Norte como *D. menstrualis* (Hoyt) Schenetter, basándose principalmente en su

diferente número de cromosomas ($n=24$) y diferentes características vegetativas de los talos. Además, se determinó que existe una barrera de cruzamiento entre las poblaciones europeas de *D. dichotoma* y *D. menstrualis* (Hoyt) Schentter, Hörning y Weber-Peukert.

De Clerck y Coppejans (1999) afirmaron que la variación de estos caracteres morfológicos entre los representantes del género que habitan regiones templadas, es más pronunciada que entre las especies tropicales de *Dictyota*. Esto fue corroborado para las especies *Dictyota* de Australia y del sur de África perteneciendo a regiones templadas (como: *Dictyota fastigiata* Sonder y *Dictyota suhrii* G. Murray) las que frecuentemente exhiben diferencias en el número de capas medulares, en la morfología de la superficie, en el número de células en los talos esporangiales, en la presencia o ausencia de *involucrum*. En cambio, estas variaciones morfológicas son raramente observadas entre los representantes tropicales de *Dictyota* de la India (De Clerck y Coppejans 1999).

Distribución geográfica mundial de Dictyota dichotoma

Schenetter *et al.* (1987) y colaboradores sugirieron que la distribución de *D. dichotoma* estaba probablemente restringida a las costas Atlánticas europeas y al Mar Mediterráneo. De Clerck (2003) estuvo de acuerdo con la anterior afirmación y agregó que *D. dichotoma* estaba ausente en el Océano Índico, a pesar de numerosos reportes erróneos de su presencia. Reportes de la especie en el Océano Pacífico también han sido cuestionados por South y Skelton (2003) y Tsuda (2004).

La presencia de *D. dichotoma* a lo largo de las costas europeas y mediterráneas es indiscutible, pero la misma es menos clara cuando se la cita en regiones del hemisferio sur. Esta falta de certeza en la determinación de la especie debido a como ya se mencionó antes, a la considerable plasticidad morfológica, es un problema para la evaluación de su distribución geográfica. Aunque esta especie ha sido descrita e ilustrada en estudios tempranos de las algas pardas y manuales ficológicos (Thuret 1855, Newton 1931, Hamel 1939, Smith 1955, Bold y Wynne 1978) no hay una caracterización diagnóstica de la especie en estos estudios, basada sobre criterios modernos.

En América del Sur *D. dichotoma* fue registrada en varios países como: Brasil, Chile, Colombia, Perú y Venezuela (Taylor 1930, 1960, Joly 1965, Santelices 1989, Ramírez y Santelices 1991, Ganesan 1990). En Argentina fue citada por Boraso y Zaixo (2010), Boraso *et al.* (2004) para las provincias de Chubut y Santa Cruz. También fue observada en las costas de Puerto Madryn (Chubut) por Piriz *et al.* (2003). Asensi (1966) en su guía de reconocimiento de alga pardas cita la presencia de *Dictyota cervicornis* Kützing y *Dictyota divaricata* Lamouroux ambas para la región patagónica.

Lamentablemente, no se pueden realizar comparaciones con otros representantes de *D. dichotoma*, citados para América del Sur, ya que esta especie sólo ha sido mencionada en catálogos florísticos, los cuales carecen de descripciones e información sobre características morfológicas y reproductivas de la especie.

Respecto a la distribución geográfica de *D. dichotoma* para Argentina, ella ha sido citada específicamente entre los paralelos 42°15'S y 47°45'S (Borazo y Zaixo 2010). Con este estudio se extiende su distribución geográfica hasta el paralelo 40°43'S.

Fenología de Dictyota dichotoma

Fenología vegetativa

Fueron comparados algunos de los parámetros morfológicos de la población de *D. dichotoma* de Argentina, con los de una población de esta especie de costas europeas (Tabla 17).

La longitud de los talos tanto gametófitos como esporófitos, en ambas poblaciones fue máxima durante los meses de verano. De la tabla 17, también se desprende que en la población argentina de *D. dichotoma* los talos con mayor longitud fueron los gametófitos masculinos, mientras que en la población europea fueron los gametófitos femeninos.

Comparando además la población argentina con la de las costas de Corea, se observaron coincidencia entre ellas en que los talos exhibieron menor longitud durante los meses fríos de invierno, coincidiendo en ambas regiones el aumento de la longitud de los talos en concordancia con aumentos de la temperatura del agua (Hwang *et al.* 2005).

Luego de analizar la variable número de ramas primarias originadas a partir del eje principal, se puede afirmar que en ambas poblaciones fue observado un mayor número durante los meses de verano (Tabla 17). Se reveló que *D. dichotoma* de las Islas Canarias, presentó siempre mayor cantidad de ramas, siendo máximo en los gametofitos femeninos. En la población de Las Grutas los talos no fértiles, fueron los que formaron mayor cantidad de ramas primarias (Tabla 17).

Analizando la variable longitud de las interdicotomías, se pudo evidenciar que en *D. dichotoma* de las Islas Canarias, los valores totales máximos fueron observados durante el verano, mientras que en nuestras poblaciones lo fueron durante el invierno. En este estudio, el valor máximo fue registrado en los talos esporofíticos y el máximo valor de la población europea fue en los talos gametofitos masculinos durante la primavera (Tabla 17).

Respecto al ancho de las interdicotomías de ambas poblaciones, se observó que la población estudiada presentó los mayores valores siempre durante los meses de invierno (Tabla 17). Aunque la población europea también exhibió sus valores máximos en invierno, ellos no superaron los 1,50 mm de ancho y fue en los gametofitos masculinos (Tabla 17) y no en los gametofitos femeninos, como en la población de Argentina. Teniendo en cuenta los ángulos de ramificación apical de ambas poblaciones de *D. dichotoma*, se observó que en la población argentina esta variable presentó valores mayores durante los meses de verano, mientras que en la europea lo hizo en invierno (Tabla 17). También en verano se observaron valores altos en los ángulos de ramificación basal en *D. dichotoma* de la Patagonia, coincidiendo también con la estación de mayores valores altos de la población europea, aunque estos valores no

alcanzaron las dimensiones de los argentinos (Tabla 17). Los valores máximos registrados en ambas poblaciones se alcanzaron sobre los talos gametofíticos femeninos (Tabla 17).

En general, la longitud de las células corticales fue mayor en la población colectada en Argentina, respecto a la europea. En ambas poblaciones los valores más altos fueron observados en verano, sobre la población de talos esporofíticos (Tabla 17). Respecto al ancho de estas células, los valores totales máximos en ambas poblaciones fueron registrados en invierno, siendo valores relativamente cercanos en ambas poblaciones. Los talos esporofíticos fueron los que exhibieron las células corticales más anchas, tanto en *D. dichotoma* de Argentina como de Europa (Tabla 17). La altura total de estas células fue máxima en primavera en la población de Europa, mientras que en la de Argentina, fueron más altas durante el verano. Los esporófitos de Europa exhibieron frondes más gruesas, como los gametófitos masculinos de Las Grutas (Tabla 17).

Respecto a las células medulares, se observó que la longitud total máxima de las mismas, fue mayor en verano en *Dictyota* de Argentina, mientras que fue máxima en primavera en la población europea, que presentó valores mayores que la argentina, con registros en talos esporofíticos, mientras que en nuestras poblaciones las células medulares más largas fueron observados en los talos gametofíticos masculinos (Tabla 17). El ancho total de estas células también fue menor en la población de *Dictyota* de Argentina que en la de Europa aunque presentaron la misma variabilidad estacional. Las células más anchas fueron las de los gametófitos femeninos para las frondes de *Dictyota* de Las Grutas y para los esporófitos de las Islas Canarias (Tabla 17). La altura total de estas células en los talos de Europa fue máxima en invierno y en los de la Argentina en

verano. Al igual que las células corticales, las medulares no alcanzaron las alturas registradas como en los ejemplares europeos (Tabla 17).

Como se mencionó anteriormente, la delimitación de especies de *Dictyota* está principalmente basada en una combinación de características cualitativas (forma de crecimiento, forma de los segmentos apicales, patrones de ramificación, márgenes, iridiscencia y estructuras reproductivas) y características cuantitativas (tamaño de la interdicotomía, ángulo de ramificación y tamaño de las células medulares y corticales) (Weber-Peukert 1985, Hörning *et al.* 1992 a y b, De Clerck 2003). Nuestro análisis de la variabilidad de los caracteres cuantitativos reveló que muchos de estos caracteres mostraron significativa variación en las diferentes estaciones y en ambas generaciones del ciclo de vida.

D. dichotoma se caracterizó por un variado ensamble de características cualitativas, mientras que las características cuantitativas fueron útiles para evaluar la variación morfológica intrapoblacional estacional y entre ambas generaciones del ciclo de vida. Así, la determinación de variables con variación considerable entre los talos esporofíticos y gametofíticos masculinos y femeninos, fueron útiles como indicadores de la potencial naturaleza de los especímenes no fértiles.

La gran mayoría de las características analizadas en la población de *D. dichotoma* de Las Grutas presentaron variabilidad estacional. Se registraron las siguientes: peso seco y longitud de talos, número de ramas primarias originadas a partir del eje principal, longitud y ancho de interdicotomía, ancho de porciones basales de frondes, altura de células corticales y medulares de posición apical y basal y longitud y ancho de células

medulares y corticales apicales y basales. Menor fue la variabilidad respecto a la generación del ciclo de vida, entre las que se pueden mencionar las siguientes: peso seco y longitud de talos, ancho de las porciones basales de las frondes, altura de las células corticales de las porciones apicales y basales, altura y longitud de células medulares ubicadas en los ápices.

D. dichotoma parece tener una fenología variable, a lo largo de su rango latitudinal. Es conocido que los talos de *D. dichotoma* no son observados desde octubre a marzo a lo largo costas europeas del Atlántico (Hamel 1939, Stegenga y Mol 1983). Las poblaciones mediterráneas aparecen principalmente desde marzo a agosto, y están ausentes en otoño y al comienzo del invierno (Feldmann 1937). Sin embargo, las observaciones preliminares de las poblaciones de las Islas Canarias sugieren una fenología diferente (Tronholm *et al.* 2008). Así como en el resto de las costas europeas y en las Islas Canarias, la abundancia máxima de la especie, ocurre cuando la temperatura del agua alcanza los 15°C (Tronholm *et al.* 2008). Esto ocurrió también en la población observada en las costas de la Argentina. Si bien no se determinó la densidad de los diferentes talos de las especie en el ambiente natural, si se pudo observar que los talos exhibieron una mayor longitud a medida que la temperatura del agua de mar ascendió. Así, se puede mencionar que durante los meses de verano, la especie alcanzó un crecimiento vegetativo óptimo (longitud máxima de los talos). Por otro lado, *D. dichotoma* presentó superposición de las diferentes generaciones a lo largo del año. Este fenómeno, también ha sido citado para otras Dictyotales, como *Dictyopteris* Lamouroux, *Padina* Adanson y *Zonaria* Lamouroux (King y Farrant 1987, Montañéz *et al.* 2006). También se han observado picos máximos en la longitud durante otoño-

invierno en los talos de especímenes atribuidos a *D. dichotoma* del sur de Australia, (King y Farrant 1987) y de Corea en verano (Hwang *et al.* 2005) y durante el invierno para *Canistrocarpus cervicornis* (Kützing) De Paula *et De Clerck* del sur del Mar Rojo, (Ateweberhan *et al.* 2005, como *D. cervicornis*).

Reproducción y fenología reproductiva

Hwang *et al.* (2005) citaron dos principales patrones de ciclo de vida de *D. dichotoma*. Un patrón asexual dominante, determinado principalmente por talos esporofíticos con una aparente ausencia de gametófitos masculinos y femeninos. También estos autores, observaron *in situ*, la germinación de mitósporas sobre los mismos talos parentales. Determinaron que este tipo de reproducción asexual genera propágulos que se liberan por abscisión, produciendo una gran cantidad de talos de vida libre o que permanecen unidos a la superficie de los talos parentales por un simple pedicelo celular (Hwang *et al.* 2005). También ha sido descrito un patrón predominantemente asexual en las poblaciones de *D. dichotoma* que se desarrollan en las Islas Canarias (Tronholm *et al.* 2008). Estos autores observaron una alta abundancia de talos esporofíticos contra escasos talos gametofíticos masculinos y femeninos. Estos talos esporofíticos fueron observados por los autores principalmente entre los meses diciembre-febrero mientras que los gametófitos aparecen en bajas proporciones y desaparecen entre septiembre y noviembre (Tronholm *et al.* 2008). En este estudio estos patrones asexuales de ciclos de vida nunca fueron observados en la población argentina de *D. dichotoma*.

El segundo patrón de ciclo de vida descrito es el sexual con gametófitos masculinos y femeninos, estructuras tetrasporangiales en esporófitos y la germinación *in situ* de las tetrásporas (Hwang *et al.* 2005). Este es el patrón observado en la población estudiada en esta tesis, con excepción de que nunca se observó la germinación de las esporas sobre los talos parentales. Los tetrasporangios en las costas de Argentina se desarrollaron principalmente durante otoño e invierno, y en menor medida durante los meses de verano. En la población de *D. dichotoma* coreana, estos fueron observados sólo durante los meses de verano (Hwang *et al.* 2005).

En cada mes, en la población de la Patagonia, los talos gametofíticos predominaron otorgando soporte a la hipótesis que la reproducción en estas regiones es al menos principalmente sexual con ocasional reproducción asexual.

En otras regiones del mundo, se ha observado que muchos gametófitos colectados durante luna llena tienen una alta proporción de gametangios vacíos. Esta relación, entre la liberación de gametas y el ciclo lunar, ha sido conocida para varias especies de *Dictyota*. En las costas europeas, la liberación ocurre cada 4 noches luego de una luna llena (Williams 1905); mensualmente entre 6 a 7 días después de cada episodio de luna llena en América del Norte (Hoyt 1927) y entre 11 a 12 días en el sur de Australia (Phillips 1988). Serían necesarios estudios adicionales en Argentina para determinar si los ejemplares de Las Grutas tienen algún comportamiento similar en la liberación de gametas regulada por el ciclo lunar.

Epifitismo sobre Dictyota dichotoma

Las comunidades de epífitos establecidas en las praderas de diferentes macrofitas pardas marinas han sido objeto de numerosos y variados estudios (Reyes y Sansón 1996). Los estudios sobre este tema han estado dedicados especialmente a las macroalgas del orden Laminariales (Norton y Burrows 1969, North 1971, Braud 1974) y Fucales (Salgado y Niell 1974, Rull y Gómez Garreta 1989, Arrontes 1990, Cardinal y Lesage 1992, Otero-Schmitt y Pérez-Cirera 1996). En representantes del orden Dictyotales, se pueden citar los realizados por Montañez *et al.* (2003) sobre la población del hospedador *Zonaria tournefortii* (Lamouroux) Montagne y sobre *Padina concrescens* Thivy (Aguirre y Rodríguez 2007), siendo muy escasos en la bibliografía mundial.

Hasta la actualidad no se han publicado en el mundo otros trabajos que describan el epifitismo sobre especies de *Dictyota*. En Argentina, son también muy escasos los trabajos realizados en epifitismo de macroalgas pardas y han sido examinados muy pocos hospedadores (Gauna y Parodi 2008, Gauna *et al.* 2008, Gauna *et al.* 2009 a y b).

En esta tesis se demuestra que *D. dichotoma* es hospedadora de un amplio rango de epífitos, pertenecientes en su gran mayoría a Bacillariophycophyta. Este número elevado de especies epifíticas sobre las frondes de *Dictyota* probablemente esté relacionado con dos principales factores: 1) la coincidencia de la distribución de la macroalga con una región donde también habitan varias especies con hábito de vida predominantemente epifítico y 2) la morfología del hospedador.

Comparando la comunidad epífita encontrada sobre los talos de *D. dichotoma* y con la de *Z. tournefortii* Montañez *et al.* (2003), no se observó concordancia en la representación de los taxones de los epífitos. Esos autores, no consideraron la

comunidad de diatomeas epífitas, con lo cual consideraron que el grupo más representativo sobre los talos hospedadores era el de las algas rojas. En este estudio se encontró además una alta representación de cianobacterias mientras que sobre *Z. tournefortii* sólo fue citada una única especie (Montañez *et al.* 2003).

La parte media de las frondes de *D. dichotoma*, fueron las regiones en las cuales se observó la mayor carga epifítica. Sin embargo, a pesar de sus altas abundancias, en esta región de las frondes no se observaron todos los representantes epifíticos, estando ausentes *P. balatonica*, *Chaetomorpha* sp. y *Tubulipora* sp. Las regiones basales, las cuales representan las segundas regiones de las frondes con mayor carga epifítica, sólo se observó la ausencia de *Tubulipora* sp. Por otro lado, en las secciones apicales de los talos, las menos epifitadas, se pudo evidenciar la ausencia de *Ceramium* sp., *Myrionema* sp., *S. cirrosa*, *Ulothrix* sp., *Pringsheimiella scutata* y *Chaetomorpha* sp. A pesar de estas diferencias, no fue observado en *D. dichotoma* un patrón de zonación distintivo de epífitos que cubriera únicamente una región en particular.

La población de epífitos de *D. dichotoma* fue más abundante en las regiones medias de las frondes. Esto nos indica que en dichas regiones, la comunidad epifítica consiguió condiciones óptimas para su colonización, desarrollo y crecimiento. Es sabido que en los talos macroalgales hospedadores se crea un gradiente respecto a condiciones medio-ambientales, desde una región basal afectada por bajo movimiento de agua circundante y baja irradiancia, hacia una región apical de alta remoción de agua y elevada intensidad lumínica (Borowitzka *et al.* 1990). En la literatura existen escasos datos sobre los efectos del movimiento del agua y de la irradiancia en el reclutamiento, establecimiento y crecimiento de los epífitos, aunque existe evidencia circunstancial de que la luz es el

factor primario que influye en estos tres fenómenos (Borowitzka *et al.* 1990). Por lo tanto, se puede inferir que la distribución de organismos epífitos no fue al azar. Esto mismo, se ha observado en muchos otros estudios en hospedadores macroalgales como macrófitos marinos (Kerneis 1960, Kita y Harada 1962, van der Ben 1971, Willcocks 1982, Heijs 1985) y sobre sustratos artificiales (Tanaka *et al.* 1984, Horner 1987, Lethbridge *et al.* 1988).

Aunque no fue observado algún patrón vertical de zonación de epífitos, si se pudo revelar que dentro de cada subsección de cada región de los talos analizada, sea la región apical, media o basal, ocurría un aumento gradual del epifitismo desde la subsección primera a la quinta, en el sentido ápice-base. Otra vez, en este tipo particular de análisis, se pudo observar claramente en *D. dichotoma* que las porciones medias de los talos fueron las mayormente epifitadas.

Nuestros resultados nos indican que no existe una relación sincrónica entre la aparición máxima de los epífitos y el momento de mayor longitud del hospedador, pero sí entre la esta carga epifítica y el peso seco de los mismos. En la bibliografía fue citada que por ejemplo en *Cystoseira* C. Agardh y en *Gelidium* Lamouroux y otras macroalgas marinas, que el nivel de epifitismo es mayor cuando existe la mayor superficie y biomasa del hospedador (Heijs 1987, Arrontes 1990, Reyes y Afonso-Carrillo 1995, Kanamori *et al.* 2004). En estudios como los realizados por McLachlan y Craigie (1966) y Van Alstyne *et al.* (2001), esto se atribuye entre otros factores a la disminución de sustancias de defensa en contra de epífitos a medida que el hospedador se vuelve senescente.

Desde el punto de vista estacional, en macroalgas como *Gracilaria cliftonii* Withell, A.J.K. Millar y Kraft de la costa oeste de Australia (Muñoz y Fotedar 2009), también se observó que la mayor carga epifítica ocurrió en octubre, coincidiendo en parte con la época del año en la que la misma ocurrió en *D. dichotoma*, la cual fue en invierno-primavera.

Varias especies de epífitos de las divisiones Chlorophyta (Nielsen y McLachlan 1986, Nielsen 1988, Moestrup 1969), Rhodophyta (Schneider 1983, Aguilar-Rosas 2006, Kitayama y Garrigue 1998), Bacillariophycophyta (Mendoza-González y Mateo-Cid 1996), feofíceas (Loiseaux 1964, 1967, 1969, Taşkin *et al.* 2006), Cyanophyta (Crispino y Sant'Anna 2006), Dinophyta (Levasser *et al.* 2003, Yasumoto *et al.* 1977) registrados en este estudio, han sido citadas también en otros hospedadores algales, lo que nos indica que son típicos representantes de hábito epifítico.

El grupo de las diatomeas fue el que presentó mayor número de representantes epifíticos, como lo es en otras poblaciones de macroalgas marinas, siendo uno de los componentes más conspicuos y abundantes de las comunidades epifíticas (Hernández-Almeida y Siqueiros-Beltrones 2008, Kita y Harada 1962, Jacobs y Noten 1980). Las mismas en general presentan incluso una mayor riqueza específica y densidad que sobre sustratos no vivos (McIntire y Overton 1971, Main y McIntire 1974). Esta preferencia hacia los sustratos algales por parte de las diatomeas se ha atribuido a la naturaleza oportunista de muchas diatomeas y a la ulterior modulación de la superficie para la fijación de especies pioneras (Sieburth y Thomas 1973, McIntire y Moore 1977, Siqueiros-Beltrones *et al.* 1985).

Es reconocido, que las diatomeas epífitas sean agrupadas sobre la base de su fuerza de adhesión (Tanaka 1986). El grupo de géneros con fuerzas de adhesión más débiles está integrado, entre otros por *Pleurosigma* el cual incluye especies predominantemente bentónicas. Esto podría explicar, por qué *Pleurosigma* sp. registrada en esta tesis presentó las abundancias más bajas. El segundo grupo con fuerzas de adhesión menos débiles está compuesto, entre otros, por *Nitzschia* que incluye especies más grandes y de movilidad más activa, la que presentó abundancias intermedias. El tercer grupo consistió de especies adheridas fuertemente como *Licmophora* sp., *Synedra* sp. y *Navicula* sp. que presentaron abundancias mayores, alcanzando un total aproximado de 996 individuos por 100 cm². Por último, el grupo de las diatomeas con más intensa fuerza de adhesión estuvo representado por *Cocconeis* sp. La principal razón para que este género presente las mayores fuerzas de adhesión al sustrato macroalgal es atribuida a su forma ovalada (Tanaka 1986). Por lo anterior, se explicaría la altísima abundancia de este género que se registró sobre los talos de *D. dichotoma*, alcanzando valores superiores a 7640 individuos epífitos por 100 cm².

La abundancia de las diatomeas sobre los talos hospedadores está influenciada, por su posibilidad de formar colonias o adhesiones entre sus células (Tanaka 1986). De aquí, se explican las altas abundancias de la especie *G. marina*.

Respecto a la distribución de briozoos, se ha citado en la literatura que estos organismos no están azarosamente distribuidos sobre las algas. En experimentos de elección, las larvas principalmente se asientan sobre ciertas regiones (Hayward y Harvey 1974 a) o sobre partes más jóvenes de las frondes (Stebbing 1972), donde la expectativa de vida de las colonias es maximizada (Cancino 1986). En este trabajo se observó que ambos

representantes de briozoos se ubicaron principalmente en la región apical de los talos de *D. dichotoma*.

Flora y fauna epi-endofítica de Ascophyllum nodosum

Los organismos que habitan los talos de *A. nodosum* son principalmente Ectocarpales, como *Ectocarpus* spp., *Pylaiella littoralis* (L.) Kjellman y *Elachista fucicola* (Velley) Areschoug, además del alga roja *Vertebrata lanosa*. También ha sido citada la presencia de diatomeas, como *Navicula endophytica* Hasle, desarrollándose dentro de los receptáculos (Hasle 1968, Taasen 1972, 1975). También han sido descritos varios hongos como *Orcadia ascophylli* G. K. Sutherl., *Trailia ascophylli* G. K. Sutherl y *Mycophycias ascophylli* (Cotton) Kohlmeyer.

Además de epífitos algales y fúngicos, sobre *A. nodosum* han sido observados larvas de insectos como las de *Halocladius variabilis* Staeger. Este insecto sólo había sido observado asociado con *Elachita fucicola* (Garbary *et al.* 2005 b) entre cuyos filamentos los insectos adultos pudieron colocar sus masas de huevos. El tejido basal del hospedador y las puntas vegetativas de *E. fucicola*, parecen ser excelentes refugios para evitar a predadores de las larvas (Deckert y Garbary 2005).

De todos ellos, los dos principales organismos asociados a *A. nodosum* son el hongo marino endofítico *Mycophycias ascophylli* y el alga roja *V. lanosa*. El primero es un Ascomycetes que está siempre presente, en todo el talo y no está asociado a una patología aparente (Kohlmeyer y Kohlmeyer 1972, Garbary y Gautam 1989). *V. lanosa*,

es un epífito obligado que está restringido a *A. nodosum* y según varios autores, su presencia causa daños limitados como consecuencia de la penetración de sus rizoides (Rawlence y Taylor 1972, Tian y Garbary 1992). Como una simbiosis tripartita, *A. nodosum*, *M. ascophylli* y *V. lanosa* es un actual sistema modelo para estudios co-evolutivos, pudiendo ser el único sistema marino en el cual dos organismos fotosintéticamente independientes están ligados por un hongo, interactuando hacia un beneficio individual y posiblemente mutuo (Garbary y Deckert 2001).

Respecto a la fauna simbiote que fue observada sobre los talos hospedadores, se cita (Cervin y Åberg 1997) a *Littorina obtusata* L., sugiere que hay una microflora epifítica continuamente predada.

Impacto del epifitismo de *Vertebrata lanosa* sobre *Ascophyllum nodosum*

Kraberg y Norton (2007) habían observado que cuando se comparaban el ancho de las frondes y el número de iniciales laterales (nuevas ramas laterales iniciales) por cada punta lateral (sitios potenciales donde se generaron nuevas ramas laterales y receptáculos) tanto en sitios costeros protegidos y expuestos al oleaje, estas variables eran significativamente más altas en las frondes epifitados, que en los libres de epífitos. Estos autores, además afirmaron que este resultado, resultaba un dato confuso que no debía ser ignorado y que requería una exhaustiva investigación. Por ello un fundamental objetivo que se ha intentado resolver en esta tesis, fue dilucidar la naturaleza de la simbiosis entre *A. nodosum* y *V. lanosa*, dos organismos algales del Atlántico Norte.

A partir de los resultados de la tesis, se revela que *V. lanosa* se beneficia de esta asociación, tan sólo por la obtención de un adecuado sustrato, básico para la supervivencia de esta alga, la cual exhibe un crecimiento meramente epífita. En general, las poblaciones de epífitos son altamente dependientes de la distribución y abundancia de un sustrato apropiado. *V. lanosa* requiere de tejidos hospedadores heridos o de puntas laterales (*lateral pits* - potenciales sitios de ramificación de las frondes), para un exitoso reclutamiento de las plantas epífitas (Lobban y Baxter 1983, Burke 1986, Pearson y Evans 1989, 1990).

Pero también fue posible revelar un impacto positivo en *A. nodosum*, que hasta la actualidad nunca había sido evidenciado de la relación entre ambas algas de este particular patosistema. Mientras algunos autores han demostrado que el tejido del hospedador se daña a causa de la penetración de los rizoides del simbiote (Rawlence 1972, Garbary *et al.* 2005a) y que existe una transferencia de nutrientes desde el hospedador hacia *V. lanosa*, no se había podido medir hasta ahora el impacto total existente de estas interacciones sobre las estructuras vegetativas y reproductivas de *A. nodosum*. La hipótesis inicial enunciada de que *A. nodosum* podría ser negativamente impactado por la presencia de *V. lanosa*, no pudo ser sostenida al finalizar el análisis de los datos. Luego de analizar cientos de frondes de *A. nodosum* de entre 5 a 11 años de vida, quedó en evidencia una ausencia de impacto negativo por la presencia de *V. lanosa* y por el contrario se observó un mejoramiento de todos sus caracteres vegetativos y/o reproductivos. Las frondes epifitadas y analizados presentaron mejores valores en todas las variables y especialmente fue observada una alta correlación, entre el número de matas de *V. lanosa* y el mayor peso seco del hospedador. Esto nos permite suponer, que

la posición en la canopia, con niveles de luz óptimos, no sólo favorecen al desarrollo de la población de *A. nodosum* sino además al desarrollo de su epífito *V. lanosa*. Cousens (1985) ya había demostrado que las frondes más largos y más viejos localizados sobre la canopia superior de *A. nodosum* que representan la principal contribución de la producción reproductiva de la especie, normalmente presentaban mayor carga epifítica.

En un estudio previo (Eckersley y Garbary 2007). *A. nodosum* fue tomado también como unidad de análisis, aunque estos autores no tuvieron como objetivo comparar las poblaciones epifitadas *versus* a las libres de epífitos. Sin embargo sus resultados fueron muy útiles como valores de referencia para el presente análisis.

Eckersley y Garbary (2007), no observaron una asociación entre la edad de las frondes y el crecimiento del segmento del mismo, pero pudieron encontrar diferencias entre los segmentos de años sucesivos. De acuerdo con estos autores las frondes de *A. nodosum* se volvían más anchas e incrementaban su biomasa, aún cuando sus longitudes no aumentaban. También, observaron en diferentes sitios de las costas Nova Scotia, que los segmentos desarrollados en el año 2005, fueron más finos y más livianos que segmentos más viejos. Los resultados obtenidos en Tor Bay Park no estuvieron en concordancia con lo hallado por estos autores. Comparando los datos de peso seco con los valores registrados para 2005 y 2004 en ambas poblaciones de frondes, los segmentos desarrollados en el año 2005 fueron por el contrario más pesados que aquellos desarrollados en el 2004. Esta inconsistencia puede ser explicada por el efecto de los factores medio-ambientales, asumiendo que el peso de los segmentos podría ser una variable sensible y que podría ser utilizada como un indicador de cambios medio-ambientales de la región.

Respecto al análisis de las variables reproductivas de *A. nodosum*, se observó que el número de receptáculos formados sobre los segmentos del año 2007, fue sorprendentemente y significativamente más alto en la población epifitada. Contrariamente lo que ha sido ampliamente citado es que la presencia de epífitos reduce las condiciones óptimas del hospedador causando un crecimiento y tasas reproductivas más reducidas. Respecto a esto, Kraberg y Norton (2007) observaron en dos estaciones de su sitios de muestreo, que la biomasa de los receptáculos fue más alta en talos no-epifitados. Señalaron también que los valores de peso seco de los receptáculos por puntas laterales, en plantas epifitadas con una única punta lateral disponible para la producción de receptáculos, fueron significativamente más altos en frondes no-epifitadas.

Sin embargo, ellos también afirmaron que la remoción de epífitos no generaba una producción mayor de estas estructuras reproductivas y además, que el peso seco de los receptáculos fue significativamente más alto en segmentos con una punta lateral epifitada, que en los segmentos en los que los epífitos habían sido totalmente removidos.

En este estudio se observó una alta de abundancia de *V. lanosa*, expresada como peso seco, en los segmentos medios formados en el 2004. Además se vio que las frondes severamente epifitadas, consistieron de un eje principal también epifitado con sólo 1 a 2 ramas laterales. Las abundancias más bajas de *V. lanosa* en los segmentos distales, puede explicarse como el resultado de una disponibilidad más baja de micrositios de colonización (Longtin *et al.* 2009). De acuerdo a Rawlence y Taylor (1972), los tejidos que rodean las inmediaciones de los rizoides penetrantes de *V. lanosa*, degeneran y, en algunos casos, desaparecen completamente. Si este tejido, incluyendo la región

meristemática de las puntas laterales, es destrozado por la penetración de los rizoides, ellos pueden perder la posibilidad de producir tanto puntas laterales como estructuras reproductivas, posibles sitios de colonización.

En el caso de los segmentos basales de las frondes de *A. nodosum*, el bajo grado de epifitismo, podría explicarse por el estrés de abrasión que es causado por la fricción y el peso de capas superiores sobre las inferiores contra el sustrato rocoso en el ambiente natural (Lobban y Baxter 1983).

Kraberg y Norton (2007) señalaron el sombreado causado por *V. lanosa*, como un posible factor por el cual el epífito puede afectar adversamente la reproducción de la planta hospedadora. Sin embargo, ellos afirmaron que la presencia de epífitos no influía negativamente en el desarrollo de las iniciales laterales existentes y demostraron que no necesariamente el sombreado por parte del epífito, era el principal determinante en el decrecimiento de la reproducción en plantas altamente epifitadas. Estos autores, afirmaron que la presencia de epífitos tampoco influía negativamente en el desarrollo de las puntas laterales existentes.

Varios autores mencionan el efecto de una irradiancia reducida y los cambios en el fotoperíodo sobre el crecimiento y la morfogénesis en plantas acuáticas (Critchley 1983, Moore y Wetzel 2000) aunque no se consideran los efectos sobre la reproducción sexual. En ese sentido, sólo las frondes mayores a 5 años, mostraron un impacto negativo por la presencia de *V. lanosa*. Esto anterior puede ser interpretado, como la incapacidad del hospedante de mantener una población beneficiosa de *V. lanosa*. Si esto

fuera cierto, la relación entre estas dos especies, se podría afirmar que es al menos comensalística, y aun inclusive podría llegar a considerarse mutualística.

Permanecen siendo confuso como los efectos emergentes de la presencia *V. lanosa* pueden llevar hacia un estado benéfico de *A. nodosum*. De aquí, surgen varias hipótesis e interrogantes, para futuros estudios incluyendo las siguientes: 1) *V. lanosa* puede incrementar la turbulencia alrededor de las frondes hospedadores, la cual reduciría la capa límite y por lo tanto incrementaría el intercambio de nutrientes, 2) *V. lanosa* podría producir metabolitos secundarios que disminuyen la herbivoría sobre el hospedador, y 3) *V. lanosa* ocupa espacio sobre los talos hospedadores y compite con *E. fucicola*, un epífito que produce daño extenso sobre el tejido hospedador (Deckert y Garbary 2005).

Dada a la dependencia de *V. lanosa* de su hospedador, es evidente que el mayor beneficio de esta alga roja epífita obligada ocurre cuando su hospedador alcanza mayor crecimiento y propagación. Esto incluye la producción de receptáculos, así como también de sitios de abscisión de los mismos. Estos sitios dejados por los receptáculos liberados, son esenciales para *V. lanosa*, ya que ellos representan las principales zonas donde se produce el establecimiento de las esporas de esta alga roja epífita (Garbary *et al.* 1991). Las fenologías reproductivas de ambas especies proveen una convergencia ecológica que favorece a la asociación de las mismas (Garbary *et al.* 1991). *A. nodosum* en un período corto alcanza la madurez reproductiva y posteriormente libera las gametas. Miles de receptáculos por fronde, dejan cicatrices en sitios, los cuales son posibles áreas de adhesión para *V. lanosa*. *V. lanosa* típicamente esporula en meses subsecuentes, así teniendo como ventaja mucho sustrato disponible. Estas observaciones sugieren que *V. lanosa* está restringida a *A. nodosum* debido a restricciones de

reclutamiento y no por una dependencia bioquímica sobre su hospedador (Garbary y Deckert 2001).

Las observaciones realizadas durante este estudio suponen una sistema coevolutivo, en el cual la biología de *A. nodosum*, *V. lanosa* y *Mycophycias ascophylli* están altamente integradas (Garbary y Deckert 2001) para formar un superorganismo basado sobre dependencias benéficas mutualísticas.

Comparación del epifitismo de la población de Dictyota dichotoma y Ascophyllum nodosum

Unos de los objetivos de esta tesis fue realizar un estudio comparativo sobre el epifitismo sobre estas dos macroalgas marinas bentónicas del Atlántico Norte y Sur. La tabla 18 resume y compara diferentes características examinados en ambos hospedadores, respecto a su distribución geográfica, al tipo de talo macroalgal así como también de sus epífitos.

Dictyota dichotoma no ha sido registrada es citada en las regiones del océano Atlántico Norte, del este de Canadá. En esta región predominan las macroalgas *A. nodosum* y *Fucus veciculosus* L. y una abundante población del alga roja *Chondrus crispus* Stackhouse. *A. nodosum*, ha sido estudiada desde hace varios años y es mucha la información sobre su epifitismo. Esto último, no ocurre con la población de *D. dichotoma*, correspondiendo esta tesis al primer trabajo sobre esta temática. Respecto a las fenologías vegetativas y reproductivas de ambas macroalgas, se observó una coincidencia en los momentos del año con mayor temperatura, existiendo un aumento o

iniciación del crecimiento vegetativo y/o la formación de órganos reproductivos bajo condiciones ambientales favorables, generalmente dadas en los meses del año más cálidos.

Respecto a la carga epifítica de ambos hospedadores, se observó que *D. dichotoma*, presento una mayor cantidad de organismos epífitos. Pero hay que destacar que estos epífitos en su gran mayoría fueron especies microscópicas, exceptuando algunas pocas que alcanzaron estadios macroscópicos. Por otro lado, *A. nodosum*, fue escaso en su número de epífitos, pero principalmente estuvo epifitado por especies macroscópicas. De todas las especies observadas sobre sus talos, en esta tesis sólo fue analizado el epifitismo ocasionado por *V. lanosa*. En cambio, sobre *D. dichotoma*, se analizó la carga epifítica total. Analizando la ubicación de los organismos epífitos sobre los talos hospedadores, se vio que en ambas poblaciones de hospedadores, ellos fueron observados principalmente en las secciones medias de los talos. En el caso de *D. dichotoma*, esta distribución estuvo posiblemente mediada por condiciones medio - ambientales más favorables sobre estas secciones. En el caso de *A. nodosum*, principalmente, además de por mejores condiciones medio-ambientales, por un mayor número de potenciales micrositios de establecimiento de las esporas de *V. lanosa*.

Debido a las características morfológicas de *V. lanosa*, fue posible remover sus talos de la superficie del hospedador. Esto nos permitió el análisis desde un punto de vista diferente de la carga epifítica, estimando unicamente atributos del organismo huésped (como su peso seco). En cambio, en *D. dichotoma*, como la gran mayoría de los epífitos no pudieron ser removidos del talo hospedador, el análisis de los mismos se realizó únicamente por conteo de los organismos presentes.

Esta tesis representa el comienzo de futuros estudios sobre epifitismo en Phaeophyceae de Argentina. Es muy necesario complementar la información para alcanzar un completo entendimiento de las relaciones huésped-hospedador, no sólo de la población de *D. dichotoma* sino de otras poblaciones de macroalgas pardas representativas de nuestras costas.

Tabla 15: Tabla comparativa de caracteres morfológicos de las algas europeas de *Dictyota* y de la población de Argentina estudiada.

Características	<i>Dictyota cyanoloma</i> (Tronholm <i>et al.</i> 2010)	<i>Dictyota dichotoma</i> (Tronholm <i>et al.</i> 2008)	<i>Dictyota implexa</i> (Tronholm <i>et al.</i> 2010)	<i>Dictyota dichotoma</i> (este estudio)
Largo de talos (cm)	(3,4-) 7,6-8,2 (-18)	(3,7-) 8,7-9,4 (-18,6)	(3,6-) 6,7-8,7 (-13,6)	(1,7-) 7,90-7,92 (-19,3)
Nº ramas desde eje principal	(4-) 8-9 (-11)	(6-) 13-14 (-25)	(8-) 8-9 (-12)	(4-) 8,50-8,52 (-17)
Textura	Flexible	Flexible, ocasionalmente más rígida en la base	Flexible	Flexible
Hábito	Erecto (con rizoides suaves)	Erecto	Erecto	Erecto
Iridiscencia	Azul iridiscente (solo en márgenes cuando esta fértil)	Superficie verde-azul iridiscente	Ausente	Ausente
Forma de ápices	Redondeados a obtusos	Redondeados a obtusos	Redondeados	Redondeados a obtusos
Ancho región apical (mm)	(1-) 1,9-2 (-4)	(0,25-) 1,1-1,2 (-3)	(0,1-) 0,4-0,5 (-1,5)	(0,1-) 1,63-1,64 (-5)
Dentación	Ocasionalmente dientes triangulares, convirtiéndose en proliferaciones tipo “hojas”	Ausente	Ausente	Ocasionalmente dientes triangulares, convirtiéndose en proliferaciones tipo “hojas”
Superficie	Suave	Suave	Suave	Suave
Largo de inter-dicotomías (mm)	(4-) 10,3-10,7 (-45)	(3-) 7,5-7,8 (-42)	(4-) 8-8,7 (-15)	(3-) 7,3-7,4 (-19)
Ángulo apical de ramificación (°)	(13-) 33-35 (-68)	(6-) 19-21 (-45)	(8-) 15-19 (-45)	(7-) 33,2-33,3 (-81)
Ángulo medio-basal de ramificación (°)	(27-) 49-51 (-81)	(27-) 58-61 (-130)	(17-) 42-49 (-73)	(10-) 59,4-59,6 (-135)
Largo cels. corticales (µm)	(21-) 34-35 (-55)	(16-) 40-42 (-69)	(29-) 51-55 (-88)	(15-) 45,9-49,0 (-95)
Ancho cels. corticales (µm)	(10-) 16-17 (-24)	(7-) 15-16 (-25)	(12-) 17-19 (-36)	(5-) 15,3-16,8 (-77,5)
Altura de cels. corticales (µm)	(14-) 18-19 (-26)	(9-) 16-17 (-29)	(12-) 18-19 (-29)	(5-) 13,8-13,9 (-55)
Capa de cels. medulares	Simple	Simple	Simple	Simple
Engrosamientos de cels. medulares	Ausentes	Presentes, tipo moldura	Ausentes	Presentes, tipo moldura
Largo de cels. medulares (µm)	(75-) 121-126 (-195)	(47-) 93-96 (-190)	(88-) 174-177 (-335)	(25-) 85,0-92,3 (-182,5)
Ancho de cels. medulares (µm)	(55-) 66-68 (-105)	(45-) 60-62 (-105)	(26-) 62-63 (-114)	(20-) 53,4-56,5 (-100)
Altura de cels. medulares (µm)	(55-) 72-75 (-102)	(42-) 80-82 (-136)	(57-) 126-141 (-214)	(10-) 43,4-43,6 (127,5)

Tabla 16: Tabla comparativa de caracteres morfológicos de dos morfotipos japoneses de *Dictyota dichotoma* (Hwang *et al.* 2005) y de la población de Argentina estudiada.

Características	<i>D. dichotoma</i> (morfotipo ancho-zona este)	<i>D. dichotoma</i> (morfotipo delgado-zona oeste)	<i>D. dichotoma</i> (este estudio)
Largo inter-dicotomía (L, mm)	10,17 ± 0,4	10,7 ± 0,2	(3-) 7,3-7,4 (-19)
Ancho región apical (L_A, mm)	7,3 ± 1,1	1,8 ± 0,3	(0,1-) 1,63-1,64 (-5)
Relación L/L_A	2,36 ± 0,18	5,97 ± 0,18	2,24
Largo céls. medulares (Lm, µm)	137,77 ± 31,1	143,8 ± 31,2	(25-) 85,0-92,3 (-182,5)
Largo céls. corticales (Lc, µm)	36,82 ± 10,4	38,9 ± 13,4	(15-) 45,9-49,0 (-95)
Relación Lm/Lc	3,9	3,74	1,86
Altura céls. medulares (Am, µm)	107,85 ± 12,7	86,7 ± 12,7	(10-) 43,4-43,6 (127,5)
Altura céls. corticales (Ac, µm)	20,7 ± 2,5	18,25 ± 1,9	(5-) 13,8-13,9 (-55)
Relación Am/Ac	5,26	4,75	3,14

Tabla 17: Comparación de algunos parámetros morfológicos registrados en las poblaciones de *Dictyota dichotoma* de las Islas Canarias, España y del Balneario Las Grutas, Argentina.

Parámetro	<i>D. dichotoma</i> de Islas Canarias (Tronholm <i>et al.</i> 2008)				<i>D. dichotoma</i> de Argentina (este estudio)			
	Población	Primavera	Verano	Invierno	Primavera	Verano	Invierno	Otoño
Largo de talos (cm)	Total	8,56 ± 2,74	10,47 ± 3,37	8,88 ± 2,78	8,58 ± 2,34	9,36 ± 2,02	5,61 ± 2,14	6,81 ± 2,60
	Esporófitos	9,95 ± 2,45	11,24 ± 3,21	9,58 ± 2,70	7,93 ± 2,04	8,9	5,13 ± 1,31	6,63 ± 2,26
	Masculinos	8,75 ± 2,67	9,65 ± 2,50	9,95 ± 3,47	8,77 ± 2,38	9,69 ± 2,04	6,94 ± 2,38	6,70 ± 2,22
	Femeninos	7,18 ± 1,89	12,33 ± 3,24	10,32 ± 2,77	8,95 ± 1,99	9,19 ± 2,10	5,69 ± 2,42	7,29 ± 3,15
	No-fértiles	6,48 ± 1,96	6,46 ± 2,17	6,85 ± 1,48	3,65 ± 0,49	9,12 ± 1,41	4,6 ± 1,62	5,81 ± 2,59
Nº ramas desde eje principal	Total	13,17 ± 3,44	16,03 ± 4,24	13,37 ± 3,28	8,82 ± 1,60	9,57 ± 2,18	7,80 ± 2,16	8,12 ± 2,58
	Esporófitos	14,03 ± 3,36	16,50 ± 4,11	13,85 ± 2,86	8,37 ± 1,59	9,00	7,43 ± 1,86	9,00 ± 4,00
	Masculinos	14,27 ± 3,68	16,47 ± 3,36	15,38 ± 4,34	9,31 ± 1,62	9,70 ± 2,83	8,18 ± 1,91	8,62 ± 2,68
	Femeninos	12,93 ± 2,40	17,88 ± 4,29	17,60 ± 1,82	8,33 ± 1,19	8,53 ± 1,73	7,45 ± 1,91	7,82 ± 2,32
	No-fértiles	10,97 ± 2,83	11,33 ± 3,46	10,96 ± 2,24	7,50 ± 2,12	10,00 ± 1,58	8,77 ± 3,38	6,66 ± 1,86
Largo inter-dicotomías (mm)	Total	7,92 ± 2,24	8,04 ± 1,99	7,19 ± 2,50	6,70 ± 1,90	8,00 ± 1,90	8,20 ± 3,80	6,40 ± 2,40
	Esporófitos	8,17 ± 2,24	7,84 ± 1,95	7,75 ± 2,61	6,60 ± 1,90	6,00	9,00 ± 4,30	7,70 ± 3,50
	Masculinos	8,89 ± 2,32	7,83 ± 2,10	6,82 ± 2,33	6,50 ± 1,40	8,30 ± 3,40	6,90 ± 3,00	6,90 ± 2,2
	Femeninos	6,70 ± 1,62	8,83 ± 1,80	5,95 ± 1,77	7,10 ± 2,40	7,80 ± 3,00	7,70 ± 3,10	6,30 ± 2,40
	No-fértiles	1,23 ± 0,42	0,94 ± 0,35	1,26 ± 0,43	1,40 ± 0,80	1,10 ± 0,40	2,60 ± 1,20	1,50 ± 1,00
Ancho región apical (mm)	Total	1,23 ± 0,42	0,94 ± 0,35	1,26 ± 0,43	1,40 ± 0,80	1,10 ± 0,40	2,60 ± 1,20	1,50 ± 1,00
	Esporófitos	1,21 ± 0,51	0,86 ± 0,36	1,19 ± 0,38	1,10 ± 0,50	1,00	2,50 ± 1,10	1,40 ± 0,14
	Masculinos	1,24 ± 0,33	0,94 ± 0,16	1,45 ± 0,48	1,60 ± 0,90	1,10 ± 0,30	2,50 ± 1,30	1,50 ± 0,10
	Femeninos	1,25 ± 0,25	1,13 ± 0,43	1,25 ± 0,46	1,30 ± 0,80	1,00 ± 0,40	2,60 ± 1,20	1,50 ± 0,90
	No-fértiles	18,82 ± 7,41	20,66 ± 7,62	21,15 ± 7,55	29,25 ± 1,84	39,81 ± 6,35	30,26 ± 9,59	34,16 ± 5,20
Ángulo ramificación apical (°)	Total	18,82 ± 7,41	20,66 ± 7,62	21,15 ± 7,55	29,25 ± 1,84	39,81 ± 6,35	30,26 ± 9,59	34,16 ± 5,20
	Esporófitos	19,38 ± 7,35	20,55 ± 7,59	20,78 ± 7,41	25,87 ± 10,21	55,00	32,56 ± 11,8	31,00 ± 22,86
	Masculinos	14,93 ± 4,57	21,60 ± 7,91	18,58 ± 6,91	20,17 ± 11,33	37,54 ± 15,09	31,90 ± 5,92	33,38 ± 11,14
	Femeninos	20,12 ± 8,31	19,70 ± 7,43	25,50 ± 7,05	29,23 ± 10,47	42,06 ± 16,04	27,41 ± 8,95	36,13 ± 6,84
	No-fértiles	56,24 ± 17,22	65,20 ± 18,91	61,11 ± 18,64	57,81 ± 3,49	74,36 ± 22,8	44,91 ± 4,21	61,54 ± 7,36
Ángulo ramificación basal (°)	Total	56,24 ± 17,22	65,20 ± 18,91	61,11 ± 18,64	57,81 ± 3,49	74,36 ± 22,8	44,91 ± 4,21	61,54 ± 7,36
	Esporófitos	56,83 ± 17,10	67,09 ± 19,53	60,00 ± 17,53	42,37 ± 12,98	74,00	47,43 ± 17,9	59,00 ± 24,33
	Masculinos	55,33 ± 16,73	65,50 ± 18,94	54,72 ± 17,91	64,65 ± 25,87	72,16 ± 21,63	43,09 ± 13,41	66,88 ± 34,42
	Femeninos	55,47 ± 18,06	59,77 ± 16,63	72,45 ± 18,25	55,61 ± 20,91	78,6 ± 22,69	43,87 ± 13,81	61,60 ± 3,16
	No-fértiles	41,03 ± 10,37	41,59 ± 9,98	40,48 ± 9,35	52,95 ± 12,13	52,95 ± 12,14	40,87 ± 10,95	45,79 ± 11,02
Largo céls. corticales (µm)	Total	41,03 ± 10,37	41,59 ± 9,98	40,48 ± 9,35	52,95 ± 12,13	52,95 ± 12,14	40,87 ± 10,95	45,79 ± 11,02
	Esporófitos	44,64 ± 9,53	44,57 ± 9,95	42,92 ± 9,15	52,50	56,66 ± 12,05	40,31 ± 12,00	55,35 ± 14,39
	Masculinos	37,90 ± 9,40	37,19 ± 6,48	37,08 ± 8,59	50,00 ± 11,36	53,75 ± 11,85	40,35 ± 10,76	41,50 ± 9,33

Tabla 18: Comparación de los estudios sobre epifitismo realizados en esta tesis sobre la población de *Dictyota dichotoma* y *Ascophyllum nodosum*.

Hospedador	<i>Dictyota dichotoma</i>	<i>Ascophyllum nodosum</i>
Zona de muestreo	Costa occidental del Atlántico Sur (Las Grutas, Argentina)	Costa occidental Atlántico Norte (Tor Bay Park, Canadá)
Distribución geográfica	Cosmopolita	Costa Noroeste Europa y Noreste de América del Norte
Objetivo de estudio	Analizar y caracterizar la comunidad epifítica de la población	Determinar posibles efectos de la presencia de <i>V. lanosa</i> sobre la población.
Morfología del talo	Laminar-ramificado	Aplanado-ramificado
Crecimiento hospedador	Apical	Apical y lateral
Longitud máxima talo	Hasta 10 cm de longitud	Hasta 110 cm de longitud
Fijación al sustrato	Por medio de rizoides	Por medio de grampón
Estructuras de flotación	Ausentes	Vesículas de aire
Determinación de edad	No	Si (por conteo de vesículas de aire)
Ciclo de vida	Haplo-diplóntico isomórfico con meiosis esporica y fecundación por oogamia	Haplonte oogónico con isomorfismo de gametófitos
Fenología vegetativa	Verano -longitud máxima talos	Primavera-verano mayor alargamiento de talos (Mathieson <i>et al.</i> 1976)
Fenología reproductiva	Verano (mayor número de estructuras reproductivas originadas)	Primavera (inicio de formación de receptáculos)
Número de taxones observados	37	Principalmente 4
Carga epifítica	Total	<i>V. lanosa</i>
Distribución de epífitos	En secciones medias de los talos, en sitios no-específicos	En secciones medias de los talos, en sitios específicos.
Metodología aplicada	Análisis microscópico de la carga epifítica, sin remoción de epífitos	Análisis macroscópico, con remoción de epífitos.
Relación entre hospedador y simbioses	No determinada	Aparentemente mutualística

CONCLUSIONES

Ecología de una población de Dictyota dichotoma en las costas del Atlántico Occidental Sur

- Esta tesis representa el primer estudio poblacional de *Dictyota dichotoma* en la Argentina.
- Se confirmó la identidad de *Dictyota dichotoma* (Hudson) Lamouroux y su presencia en el Balneario Las Grutas, extendiéndose su distribución geográfica hacia el norte, desde los 42°15'S a los 40°43'S en nuestro país.
- Los caracteres morfológicos y reproductivos variaron estacionalmente, alcanzando sus parámetros valores máximos durante las estaciones más cálidas: primavera y verano.
 - Los talos no fértiles y los talos esporofíticos fueron los que presentaron mayor variabilidad estacional.
- *D. dichotoma* se caracterizó por un ciclo de vida constituido por un patrón básicamente sexual, ya que su población estuvo constituida principalmente por talos gametofíticos y en menor proporción por talos esporofíticos. De los gametofíticos, los femeninos estuvieron mejor representados en verano.

- La densidad por gametófito, tanto masculino como femenino, de las estructuras reproductivas formadas principalmente en las regiones apicales fue máxima durante primavera–verano.

Epifitismo sobre Dictyota dichotoma

- Esta tesis es el primer estudio integral, a nivel mundial, sobre epifitismo en el género *Dictyota*.
- También constituye el primer estudio integral sobre epifitismo en una población de Phaeophyceae de la Argentina. No existía hasta ahora ningún estudio similar para el entendimiento de las relaciones huésped-hospedador en ninguna otra población de macroalgas pardas de nuestras costas.
- Los talos de *D. dichotoma*, estuvieron colonizados por 37 taxones pertenecientes a 7 *Phylla*. Los más abundantes fueron: *Microchaete auriginea*, *Calothrix fusca*, *Grammatophora marina*, *Cocconeis* sp., *Stylonema alsidii*, *Audouinella secundata*, *Polysiphonia* sp. y *Acrochaete marchantiae*.

- La mayor cantidad de *Phylla* representados ocurrió en verano, mientras que la mayor abundancia de epífitos sobre las frondes tuvo lugar en primavera debido a la presencia de *Grammatophora marina*, *Microchaete auriginea* y *Cocconeis* sp.
 - Las zonas medias de los talos de *D. dichotoma* se diferenciaron de las apicales y basales por presentar un mayor número de *Phylla* representados y por una mayor abundancia de epífitos o carga epifítica dada por la presencia de *G. marina*, *Cocconeis* sp. y *M. auriginea*. Estacionalmente, el mayor grado de epifitismo fue dado durante el invierno, mientras que en las otras dos zonas se registró durante la primavera.
 - En las zonas apical, media y basal se observó un gradual aumento de la carga epifítica desde la sub-sección 1 a la 5.

Epifitismo en una población de Ascophyllum nodosum en las costas del Atlántico Occidental Norte

- Se determinó un impacto positivo de la presencia de *V. lanosa* epífita sobre *A. nodosum*, que hasta la actualidad nunca había sido evidenciada en la relación entre ambas algas de este particular patosistema. Esto se vio reflejado principalmente por el mayor peso seco de las frondes epifitadas, en relación a las no epifitadas de igual longitud.
- Contrariamente a lo esperado, la abundancia de *V. lanosa* sobre las frondes de *A. nodosum* no permitió estimar la edad de las mismas, la que sí se reflejó por la longitud de sus talos.

- Las observaciones realizadas durante este estudio sugieren un sistema coevolutivo, en el cual ambos biontes están altamente integrados para formar un superorganismo mutualístico.

BIBLIOGRAFÍA

- Adams, J. 1907. The seaweeds of the Antrim coast. *Ulster Fisheries and Biology Association*, 29-37.
- Agardh, C.A. 1817. *Synopsis algarum Scandinaviae, adjecta dispositione universali algarum*. Lundae [Lund]: ex officina Berlingiana. pp. 1-135.
- Agardh, C.A. 1820. *Species algarum rite cognitae, cum synonymis, differentiis specificis et descriptionibus succinctis*. Lund: Berling, Vol. 1: pp. 168.
- Agardh, C.A. 1824. *Systema algarum*. Lundae [Lund]: Literis Berlingianis. 312 pp.
- Agardh, C.A. 1827. Algae. In: *Botanique*. (Gaudichaud, C. Eds), pp. 147-165. Paris: Pillet Ainé.
- Agardh, J.G. 1836. *Novitiae florae Sveciae ex algarum familia*. Lund, Sweden. pp. 1-16.
- Agardh, J.G. 1848. *Species genera et ordines algarum, seu descriptiones succinctae specierum, generum et ordinum, quibus algarum regnum constituitur*. Volumen Primum. Algas fucoideas complectens. Lundae, Lund: C.W.K. Gleerup. pp. 363.
- Agardh, J.G. 1882. Till algernes systematik. Nya bidrag. (Andra afdelningen.). *Lunds Universitets Års-Skrift, Afdelningen for Matematik och Naturvetenskap*, **17**: 1-134.
- Agardh, J.G. 1894. Analecta algologica, Continuatio I. *Lunds Universitets Års-Skrift, Andra Afdelningen, Kongl. Fysiografiska Sällskapet i Lund Handlingar*, **29**: 1-144.
- Aguilar Rosas, R.; Aguilar-Rosas, L.E. y Ávila Serrano, G. 2006. Nuevos registros de *Stylonema alsidii* (Zanardini) Drew y *S. cornucervi* Reinsch (Porphyridiales, Rhodophyta) para la costa del Pacífico mexicano. *Polibotánica*, **22**: 51-62.
- Aguirre, C.O. y Rodriguez, R.R. 2007. Dinámica del epifitismo en *Padina concrecens* (Dictyotales: Phaeophyta) en el suroeste de la Península de Baja California, Mexico. *Ciencias Marinas*, **33**: 311-317.
- Aldanondo-Aristizábal, N.; Domínguez-Alvarez, S. y Gil-Rodríguez, M.C. 2003. Diversidad algal asociada a *Patella candei candei* D'Orbigny, 1840, una lapa en peligro de extinción en la isla de Fuerteventura. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* **19**(1-4): 165-170.
- Aleem, A.A. 1993. *Marine algae of Alexandria*. pp. 135. Alexandria: Privately published.
- Allender, B.M. 1980. *Dictyotopsis propagulifera* (Phaeophyta)-an algal enigma. *Phycologia*, **19**: 234-236.
- Alm, D.M.; McGiffen, M.E. y Hesketh, J.D. 1991. Weed phenology. *En: Predicting crop phenology*. Hodges, T. (Ed.). CRC Press, Boston. pp. 191-218.
- Al-ogily, S.M. y Knight-Jones, E.W. 1977. Anti-fouling role of antibiotics produced by marine algae and bryozoans. *Nature*, **265**: 728-729.
- Anadón, R. 1983. Zonación en la costa asturiana: variación longitudinal de las comunidades de macrófitos en diferentes niveles de marea. *Investigacion Pesquera*, **47**: 125-141.
- 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.; Bárbara, I.; Tibaldo, M.; Berecibar, E.; Tapia, P.D.; Pereira, R.; Santos, R. y Pinto, I.S. 2009. Checklist of benthic marine algae and cyanobacteria of northern Portugal. *Botanica Marina*, **52**: 24-46.
- Ardre, F. 1970. Contribution à l'étude des algues marines du Portugal. I. La flore. *Portugalia Acta Biologica sér.* **10**: 137-555.
- Areschoug, J.E. 1847. *Iconographia phycologica seu phycearum novarum et rariorum icones atque descriptiones*. Göteborg, Sweden. pp. 1-6.
- Arrontes, J. 1990. Composition, distribution on host and seasonality of epiphytes on three intertidal algae. *Botanica Marina*, **33**: 205-211.
- Asensi, A.O. 1966. Guía para reconocer los géneros de algas pardas de la Argentina. Contribución Instituto Antártico Argentino, N° 103: 1-51.
- Ateweberhan, M. y Prud'homme van Reine, W.F. 2005. A taxonomic survey of seaweeds from Eritrea. *Blumea*, **50**: 65-111.
- Athanasiadis, A. 1987. *A survey of the seaweeds of the Aegean Sea with taxonomic studies on species of the tribe Antithamnieae (Rhodophyta)*. Gothenburg: University of Gothenburg. pp. 1-174.
- Athanasiadis, A. 1996. *Taxonomisk litteratur och biogeografi av Skandinaviska rödalger och brunalger*. Göteborg: Algologia. pp. 280.

- Audiffred, P.A.J. y Weisscher, F.L.M. 1984. Marine algae of Selvagem Grande (Salvage Islands, Macaronesia). *Bol. Mus. Mun. Funchal*, **36**: 5-37.
- Augier, H.; Boudouresque, C.F. y Laborel, J. 1971. Végétation marine de l'île de Port Cros (Parc National) VII. Les Peuplements sciaphiles profonds sur substrat dur. *Bulletin Museum Histoire Naturelle Marseille*, **31**: 153-183.
- Avila, M.; Candia, A.; Núñez, M. y Romo, H. 1999. Reproductive biology of *Gigartina skottsbergii* (Gigartinaceae, Rhodophyta) from Chile. *Hydrobiologia*, **399**: 149-157.
- 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.
- Ballantine, D.L. 1979. The distribution of algal epiphytes on macrophyte hosts offshore from La Paguera, Puerto Rico. *Bot. Mar.* **22**: 107-111.
- Ballantine, D. y Humm, H.J. 1975. Benthic algae of the Anclote Estuary I. Epiphytes of seagrass leaves. *Florida Scientist*, **38**: 150-162.
- Ballesteros, E. 1981. Contribució al coneixement algològic de la Mediterrània Espanyola: algues bentòniques i litorales de Tossa de Mar (Girona). *Bulletín del Instituto Catalán de Historia Natural*, **46**: 55-73.
- Ballesteros, E. y Romero, J. 1982. Catálogo de las algas bentónicas (con exclusión de las diatomeas) de la Costa Catalana. *Collectanea Botanica*, **13**(2): 723-765.
- Ballesteros, E.; Sansón, M.; Reyes, J.; Afonso-Carrillo, J. y Gil-Rodríguez, M.C. 1992. New records of benthic marine algae from the Canary Islands. *Botanica Marina*, **35**: 513-522.
- Bárbara, I. y Cremades, J. 1996. Seaweeds of the Ría de A Coruña (NW Iberian Peninsula, Spain). *Botanica Marina*, **39**: 371-388.
- Bárbara, I.; Cremades, J.; Calvo, S.; López-Rodríguez, M.C. y Dosil, J. 2005. Checklist of the benthic marine and brackish Galician algae (NW Spain). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, **62**: 69-100.
- Bárbara, I.; Cremades, J. y Veiga, A.J. 2004. Floristic study of a maërl and gravel subtidal bed in the Ría de Arousa' (Galicia, Spain). *Botanica Complutensis*, **28**: 27-37.
- Barcelo, M.C. y Seoane, J.A. 1982. Aportació al coneixement de les algues marines de les costes del País Valencià. *Collectanea Botanica*, **13**(2): 767-775.
- Bartsch, I. y Kuhlenskamp, R. 2000. The marine macroalgae of Helgoland (North Sea): an annotated list of records between 1845 and 1999. *Helgoland Marine Research*, **54**: 160-189.
- Batters, E.A.L. 1892. *Microchaete aeruginea*, sp. *Journal of Botany, British and Foreign*, **30**: 86.
- Batters, E.A.L. 1902. A catalogue of the British marine algae. *Journal of Botany, British and Foreign*, **40**: 1-107.
- Ben Maiz, N.; Boudouresque, C.F.; Lauret, M. y Riouall, R. 1988. Inventaire bibliographique des macrophytes (Algues, Phanérogames) signalés dans l'Étang de Thau (Hérault, France). *Naturalia Monspel., Sér. Bot.* **52**: 71-84.
- Ben Maiz, N.; Boudouresque, C.F. y Quahchi, F. 1987. Inventaire des algues et phanérogames marines benthiques de la Tunisie. *Giornale Botanico Italiano*, **121**: 259-304.
- Berg, C.J. 1974. A comparative ethological study of stromboid gastropods. *Behaviour*, **51**: 274-322.
- Bernstein, B.B. y Jung, N. 1979. Selective pressures and coevolution in a kelp canopy community in southern California. *Ecological Monographs*, **49**: 335-355.
- Bertolini, A. 1819. Amoenitates Italicae sistentes opuscula ad rem herbarium et zoologiam Italiae spectantis. *Boninae*, pp. 1-472.
- Boisset, F. y Barceló, M.C. 1984. Contribució al conocimiento del fitobentos esciáfilo superficial en el litoral levantino. *Anales de Biología*, **2**: 55-73.
- Bold, H.C. y Wynne, M.J. 1978. Introduction to the Algae-Structure and Reproduction. *British Phycological Journal*, **13**: 413-414.
- Bold, H.C. y Wynne, M.J. 1985. *Introduction to the Algae. Structure and reproduction* Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs. 720 pp.
- Borazo, A.L. y Zaixo, E. 2010. www.atlas.ambiente.gov.ar.
- Borazo, A.L.; Rico, A.; Perales, S.; Perez, L. y Salazar, I. 2004. Algas marinas de la Patagonia, una guis ilustrada. Editorial: Vazquez Mazini. pp. 54.
- Børgesen, F. 1926. Marine algae from the Canary Islands especially from Teneriffe and Gran Canaria II. Phaeophyceae. *Det Kgl Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Meddelelser*, **6** (2): 1-112.

- Børghesen, F. 1953. Some marine algae from Mauritius. Additions to the parts previously published. V. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab, Biologiske Meddelelser*, **21**(9): 62.
- Bornet, É. y Flahault, C. 1886. Revision des Nostocacées hétérocystées contenues dans les principaux herbiers de France. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique, Septième série*, **3**: 323-381.
- Borowitzka, M.A.; Lethbridge, R.C. y Charlton, L. 1990. Species richness, spatial-distribution and colonization pattern of algal and invertebrate epiphytes on the seagrass *Amphibolis griffithii*. *Marine Ecology Progress Series*, **64**: 281-291.
- Borum, J. 1985. Development of epiphytic communities on eelgrass (*Zostera marina*) along a nutrient gradient in a Danish estuary. *Marine Biology*, **87**: 211-218.
- Bory de Saint-Vicent, J.B.G.M. 1827-1826-1829. Cryptogamie. En: *Voyage autour du monde, exécuté par ordre du Roi, sur la corvette de sa majesté La Coquille, pendant les années 1822, 1823, 1824 et 1825. Paris*, (Ed. L. L. Duperrey), Histoire Naturelle, Botanique, pp. 1-96 (1827), 97-200 (1828), 201-300 (1829).
- Braud, J.P. 1974. *Etude de quelques paramètres écologiques, biologiques et biochimiques chez une pheophyceés des côtes bretonnes. Laminaria ochroleuca*-Thèse doctoral. Univ. Aix. Marseille.
- Brawley, S.H. y Adey, W.H. 1981. The effect of micrograzers on algal community structure in a coral reef microcosm. *Marine Biology Berlin*, **61**: 167-177.
- Brawley, S.H. y Johnson, L.E. 1992. Gametogenesis, gametes and zygotes: an ecological perspective on sexual reproduction in the algae. *British Phycological Journal*, **27**: 233-252.
- Brock, T.D. 1970. Photosynthesis by algal epiphytes of *Utricularia* in Everglades National Park. *Bulletin of Marine Science*, **20**: 952-956.
- Brodie, J. y Irvine, L.M. 2003. *Seaweeds of the British Isles. Volume 1. Rhodophyta. Part 3B Bangiophycidae*. Intercept, Andover.
- Brylinski, M. 1977. Release of dissolved organic matter by marine macrophytes. *Mar. Biol.* **39**: 213-220.
- Burke, J.M. 1986. Studies on the relationship between the obligate epiphyte *Polysiphonia lanosa* (Rhodophyta) and its host *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyta). Honours thesis (Bachelor), St. Xavier Univ., Antigonish, Nova Scotia.
- Burrows, E.M. 1991. *Seaweeds of the British Isles. Volume 2. Chlorophyta*. Natural History Museum Publications, London. pp. 238.
- Cabrera A.L. y Willinik, A. 1973. *Biogeografía de América Latina*. OEA, Ser. Biología, Washington, D.C. Monografía N° 13.
- Calvo, S. y Bárbara, I. 2002. Algas bentónicas de las marismas de Ortigueira, Betanzos, Baldaio y Corrubedo (Galicia, España). *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)*, **12**: 5-34.
- Cancino, J.M. 1986. Marine macroalgae as a substratum for sessile invertebrate. A study of *Celleporella hyalina* (Bryozoa) on frond of *Laminaria saccharina* (Phaeophyta). *Monografías biológicas*, **4**: 279-308.
- Caram, B. y Jónsson, S. 1972. Nouvelle inventaire des algues marines de l'Islande. *Acta Botanica Islandica*, **1**: 5-31.
- Cardinal, A. y Lesage, V. 1992. Répartition des epiphytes *Pilayella littoralis* (L.) Kjellm. et *Polysiphonia lanosa* (L.) Tandy sur *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. en baie de Fundy (N.B. Canadá). *Cahiers de Biologie Marine*, **33**: 125-135.
- Carpenter, R.C. 1986. Partitioning herbivory and its affects on coral reef algal communities. *Ecological Monographs*, **56**: 345-363.
- Carpenter, R.C. 1990. Competition among marine macroalgae: a physiological perspective. *Journal of Phycology*, **26**: 6-12.
- Cervin, G. y Åberg, P. 1997. Do littorinids affect the survival of *Ascophyllum nodosum* germlings?. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **218**: 35-47.
- Cho, T.O.; Choi, H.G.; Hansen, G. y Boo, S.M. 2000. *Corallophila eatoniana* comb. nov. (Ceramiaceae, Rhodophyta) from the Pacific coast of North America. *Phycologia*, **39**: 323-331.
- Cho, G.Y.; Lee, S.H y Boo, S.M. 2004. A new brown algal order, Ishigeales (Phaeophyceae), established on the basis of plastid protein-coding *rbcl*, *psaA*, and *psbA* region comparisons. *Journal of Phycology*, **40**: 921-936.
- Clayton, M.N. 1984. Evolution of the Phaeophyta with particular reference to the Fucales. *Progress in Phycological Research*, **3**: 11-46.

- Comhaire, I. 1998. *Morphometric study of Dictyota dichotoma (Dictyotales, Phaeophyta) from the European Atlantic Coast*. MSc Thesis. University of Ghent, Belgium. pp. 98.
- Conde Poyales, F. 1992. Sobre la colección de algas del herbario de la Sociedad Malagueña De Ciencias (S. XIX). *Acta Botanica Malacitana*, **17**: 29-55.
- Connan, S.; Delisle, F.; Deslandes, E. y Gall, E.A. 2006. Intra-thallus phlorotannin content and antioxidant activity in Phaeophyceae of temperate waters. *Botanica Marina*, **49**: 39-46.
- Conover, J.T. 1968. The importance of natural diffusion gradients and transport of substances related to benthic marine plant metabolism. *Botanica Marina*, **11**: 1-9.
- Conover, J.T. y Sieburth, J.M. 1964. Effects of *Sargassum* distribution on its epibiota and antibacterial activity. *Botanica Marina*, **6**: 147-157.
- Coppejans, E. 1972. Resultats d'une étude systématique et écologique de la population algale des côtes rocheuses du Dramont, St Raphael. *Biol. Jb. Dodonaea*, **40**: 153-180.
- Coppejans, E. 1995. *Flora algologique des côtes du Nord de la France et de la Belgique*. Meise: Jardin Botanique National de la Belgique.
- Coppejans, E. y Kling, R. 1995. Flore algologique des côtes du Nord de la France et de la Belgique. *Scripta Botanica Belgica*, 9. Jardin Botanique National de Belgique: Meise, Belgium. pp. 1. 454.
- Coronato F.R. y del Valle, H.F. 1988. *Caracterización hídrica de las cuencas hidrográficas de la Provincia del Chubut*. Inf. CENPAT, Pto. Madryn: 1-184.
- Cotton, A.D. 1912. Clare Island Survey. Marine algae. *Proceedings of the Royal Irish Academy*, **31** (15): 1-178.
- Cotton, A.D. 1913. Marine algae. *Irish Naturalist*, **22**: 195-198.
- Cousens, R. 1981. Variation in annual production by *Ascophyllum nodosum* with degree of exposure to wave action. *Proc. Int. Seaweed Symp.*, **10**: 253-8.
- Cousens, R. 1985. Frond size distributions and the effects of the algal canopy on the behavior of *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **92**: 231-249.
- Cousseau, M.B.; Hansen, J.E. y Gru, D.L. 1979. Campañas realizadas por el buque japonés "Shinkai Maru" en el Mar Argentino desde abril de 1978 hasta abril de 1979. *Cont. INIDEP*, **373**: 1-625.
- Crispino, L.M.B. y Sant'anna, C.L. 2006. Cianobacterias marinhas bentônicas de ilhas costeiras do Estado de São Paulo. Brasil. *Rev. Bras. Bot.* **29**: 639-656.
- Critchley, A.T. 1983. Experimental observations on variability of leaf and air vesicle shape of *Sargassum muticum*. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* **63**: 825-831.
- Crouan, P.L. y Crouan, H.M. 1852. *Algues marines du Finistère*. Brest: chez Crouans frères, pharmaciens. Vol. 1-3 pp.
- Cullinane, J.P. 1969. Marine algae not previously recorded for the Limerick coast. *Irish Naturalist's Journal*, **16**: 229-230.
- Cullinane, J.P. 1970. New seaweed records from the Leitrim and Sligo coasts. *Irish Naturalist's Journal*, **16**: 393-394.
- Cullinane, J.P. 1971. Frequency and distribution of seaweeds in Cork harbour, 1966-7. *Irish Naturalist's Journal*, **17**: 6-8.
- Cullinane, J.P.; McCarthy, P. y Fletcher, A. 1975. The effect of oil pollution in Bantry Bay. *Marine Pollution Bulletin*, **6**: 173-176.
- Cullinane, J.P. y Whelan, P.M. 1983. Subtidal algal communities on the south coast of Ireland. *Cryptogamie, Algologie*, **4**: 117-125.
- Cullinane, J.P. y Whelan, P.M. 1984. Marine algal records from the south coast of Ireland 1. *Irish Naturalists' Journal*, **21**: 281-328.
- Curiel, D.; Bellemo, G.; Marzocchi, M.; Scattolin, M. y Parisi, G. 1998. Distribution of introduced Japanese macroalgae *Undaria pinnatifida*, *Sargassum muticum* (Phaeophyta) and *Antithamnion pectinatum* (Rhodophyta) in the Lagoon of Venice. *Hydrobiologia*, **385**: 17-22.
- Dangeard, P.J.L. 1949. Les algues marines de la côte occidentale du Maroc. *Botaniste*, **34**: 89-189.
- D'Antonio, C. 1985. Epiphytes on the rocky intertidal red alga *Rhodomela larix* (Turner) C. Agardh: negative effects on the host and food for herbivores. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **86**: 197-218.
- 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*. Segunda Edición. New York, Chichester, Weinheim, Brisbane, Singapore y Toronto: John Wiley y Sons, Inc. pp. 480.
- Dawson E.Y. 1950. Notes on some Pacific Mexican Dictyotaceae. *Bull. Torrey Bot. Club.* 77: 83-93.
- Dawson, E.Y. 1966. *Marine botany: and introduction*. Holt, Rinehart y Winston Inc., New York. 371 pp.
- Dayton, P.K. 1973. Dispersion, dispersal, and persistence of the annual intertidal alga *Postelsia palmaeformis* Ruprecht. *Ecology*, **54**: 433-438.
- Decaisne, J. y Thuret, G. 1845. Recherches sur les anthéridies et les spores de quelques *Fucus*. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique*, Ser. **3**(3): 5-15.
- Deckert, R.J. y Garbary, D.J. 2005. *Ascophyllum* and its symbionts. VIII. Interactions among *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyceae), *Mycophycias ascophylli* (Ascomycetes) and *Elachista fucicola* (Phaeophyceae). *Algae*, **20**: 363-368.
- De Clerck, O. 2003. *The genus Dictyota in the Indian Ocean*. Meise, National botanic Garden of Belgium, Opera botánica Belgica, Vol. 13. pp. 205.
- De Clerck, O. y Coppenjans, E. 1999. Two new species of *Dictyota* (Dictyotales, Phaeophyta). *Cryptog. Algol.* **18**: 337-341.
- De Clerck, O.; Leliaert, F.; Verbruggen, H., Lane, C.E.; De Paula, J.C.; Payo, D.I. y Coppejans, E. 2006. A revised classification of the Dictyotae (Dictyotales, Phaeophyceae) based on *rbcL* and 26S ribosomal DNA sequence data analyses. *Journal of Phycology*, **42**: 1271-1288.
- Dederen L.H.T. 1992. Marine eutrophication in Europe: similarities and regional differences in appearance. Science of Total Environment, Suppl. 1992. *En: Marine Coastal Eutrophication*. Vollenweider, R.A.; Marchetti, R. y Viviani, R. (Eds.) Proc. Intern. Conf., Bologna. Italy. Elsevier, Amsterdam, New York: 663-672.
- De Mesquita Rodrigues, J.E. 1963. Contribuição para o conhecimento das Phaeophyceae da Costa Portuguesa. *Memórias da Sociedade Broteriana*, **16**: 5-124.
- De Mesquita Rodrigues, J.E. 1963. Contribuição para o conhecimento das Phaeophyceae da Costa Portuguesa. *Memórias da Sociedade Broteriana*, **16**: 5-124.
- den Hartog, C. 1972. Substratum. Multicelular plants. *En: O. Kinne (ed.), Marine Ecology*. New York: Wiley. pp. 1277-1289.
- Denley, E.J. y Dayton, P.K. 1985. Competition among macroalgae. *En: Littler, M.M. y Littler, D.S. (Eds.), Handbook of Phycological Methods: Ecological Fields Methods: Macroalgae*. Cambridge University Press, pp. 511-530.
- Denny, M.W. 1988. *Biology and the Mechanics of the wave-Swept Environment*. Princeton University Press.
- De Reviere, B. y Rousseau, F. 1999. Towards a new classification of the brown algae. *Progress in Phycological Research*, **13**: 107-201.
- De Valéra, M.; Pybus, C.; Casley, B. y Webster, A. 1979. Littoral and benthic investigations on the west coast of Ireland X. Marine algae of the northern shores of the Burren, Co. Clare. *Proceedings of the Royal Irish Academy*, **79**: 259-269.
- De Valera, M. y Cooke, P.J. 1979. Seaweed in Burren grykes. *Irish Naturalist's Journal*, **19**: 436.
- DeWreede, R.E. 1976. The phenology of three species of *Sargassum* (Sargassaceae, Phaeophyta) in Hawaii. *Phycologia*, **15**: 175-183.
- DeWreede, R.E. y Green, L.G. 1990. Patterns of gametophyte dominance of *Iridaea splendens* (Rhodophyta) in Vancouver Harbour, Vancouver, British Columbia, Canada. *J. Appl. Phycol.* **2**: 27-34.
- DeWreede, R.E. y Klinger, T. 1988. Reproductive strategies in algae *En: Plant reproductive ecology. Patterns and strategies*. Doust, J.L y Doust, L.L. (Eds.) Oxford University Press, New York. pp. 267-284.
- Deyscher, L.E. 1984. Reproductive phenology of newly introduced populations of the brown alga, *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt. *Hydrobiologia*, **116/117**: 403-407.
- Deyscher, L. y Norton, T.A. 1982. Dispersal and colonization in *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **56**: 179-195.
- Diannelidis, T. 1953. Contribution à la connaissance des algues marines des Sporades du Nord (Cyanophyceae, Chlorophyceae, Phaeophyceae, Rhodophyceae). *Prak. Hellenic Hydrobiol. Inst.* **6**: 41-84.
- Diapoulis, A.; Haritonidis, S. y Koussouris, T. 1986. Spring benthic flora of Rhodos Island, Greece. *Thalassographica*, **9**: 49-57.

- Díaz-Tapia, P. y Bárbara, I. 2005. Vegetación bentónica marina de la playa de Barrañán (A Coruña, Galicia). *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)*, **14**: 13-42.
- Dimitrova-Konaklieva, S.D. 1981. Geographical analysis on the marine algae of the Black-Sea in the Ahtopol area. *Phytology*, **18**: 22-35.
- Dixon, P.S. e Irvine, L.M. 1977. *Seaweeds of the British Isles. Volume 1. Rhodophyta. Part 1. Introduction, Nemaliales, Gigartinales*. British Museum (Natural History), London. pp. 252.
- Dizerbo, A.H. y Herpe, E. 2007. *Liste et répartition des algues marines des côtes françaises de la Manche et de l'Atlantique, Iles Normandes incluses*. Landernau: Éditions Anaximandre. pp. 315.
- d'Orbigny, A. 1847. Voyage dans l'Amérique Méridionale, **5** (4): 7-28.
- Dodge, J.D. 1975. The Prorocentrales (Dinophyceae). II. Revision of the taxonomy within the genus *Prorocentrum*. *Journal of the Linnean Society of London, Botany*, **71**: 103-125.
- Domínguez-Alvarez, S.; Cruz-Reyes, A.; Soler-Onís, E.; Hernández-González, C.L.; González-Enriquez, N. y Gil-Rodríguez, M.C. 2005. *Fouling* en un sistema adicionado a jaulas de cultivo en el sur de Tenerife, islas Canarias. *Vieraea*, **33**: 79-92.
- 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**: 315-328.
- Drew, E.A. 1979. Physiological aspects of primary production in seagrasses. *Aquatic Botany*, **7**: 139-150.
- Drew, K.M. 1956. *Conferva ceramicola* Lyngbye. *Botanisk Tidsskrift*, **53**: 67-74.
- Drummond, J.S. 1837. Directions for the preservation of sea plants, with miscellaneous remarks on a number of species collected at Cairnlough Bay, on the coast of Antrim, in the months of May and June 1836. *Mag. Zool. Bot.*, **2**: 144-158.
- Duby, J.É. 1830. *Aug Pyrami de Candolle Botanicon gallicum sen synopsis plantarum in flora gallica descriptorum*. Editio secunda. Ex herbariis et schedis Candollianis propriisque digestum a J.É. Duby V.D.M. Pars secunda plantas cellulares continens. Paris: Ve Desray, Rue Hautefeuille. pp. 1-1068.
- Duffy, J.E y Hay, M.E. 1990. Seaweed adaptations to herbivory. *Bioscience*, **40**: 368-375.
- Duncan, E.J. y Lee Lum, L.M. 2006. A checklist of the marine macroalgae of the Republic of Trinidad and Tobago. *Caribbean Marine Studies*, **7**: 1-96.
- Dyck, L.; DeWreede, R.E. y Garbary, D. 1985. Life history in *Iridaea cordata* (Gigartinales): relative abundance and distribution from British Columbia to California. *Japanese Journal of Phycology (Sorui)*, **33**: 225-232.
- Eckersley, L.K. y Garbary, D.J. 2007. Developmental and environmental sources of variation on annual growth increments of *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyceae). *Algae*, **22**: 107-116.
- Ehrenberg, C.G. 1830. Organisation, Systematik und geographisches Verhältniss der Infusionsthierchen. *Zwei verträge*, 1-108.
- Ehrenberg, C.G. 1832. Die geographische Verbreitung der Infusionsthierchen in Nord-Afrika und West-Asien, beobachtet auf Hemprich und Ehrenbergs Reisen. *Abhandlungen der Königlichen Akademie Wissenschaften zu Berlin, Physikalische Klasse*, 1-20.
- Ehrenberg, C.G. 1837. Über das fernere Verhalten der lebenden Infusorien als Dammerde bei Berlin. *Bericht über die zur Bekanntmachung geeigneten Verhandlungen der Königl. Preuß. Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, 151-153.
- Eminson, D. y Phillips, G. 1978. A laboratory experiment to examine the effects of nutrient enrichment on macrophyte and epiphyte growth. *Verh. Internat. Ver. Limnol.* **20**: 82-87.
- Espinoza-Ávalos, J. 2005. Fenología de macroalgas marinas. *Hidrobiología*, **15**: 109-122.
- Espinoza, J. y Rodríguez, H. 1987. Seasonal phenology and reciprocal transplantation of *Sargassum sinicola* Setchell et Gardner in the southern Gulf of California. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **110**: 183-195.
- Feldmann, J. 1937. Recherches sur la végétation marine del la Méditerranée. La côte des Albères. *Revue Algologique*, **10**: 1-139.
- Feldmann, J. 1954. Phycologie. En: Davy De Virville, A. (eds.) *Histoire de la Botanique en France*. Paris: Sedes. pp. 199-218.
- Fernández, C. 1999. *Ecology of Sargassum muticum* (Phaeophyta) on the North coast of Spain: IV. Sequence of colonization on a shore. *Botanica Marina*, **42**: 353-362.
- Fernández, C. y Menéndez, M.P. 1991. Ecology of *Chondrus crispus* Stack. in the Northern coast of Spain. II. Reproduction. *Botanica Marina*, **34**: 303-310.

- Fernández, C. y Niell, F.X. 1982. Zonación del fitobentos intermareal de la región de Cabo Peñas (Asturias). *Investigacion Pesquera*, **46**: 121-141.
- Finke, L.R. 1978. Nitrogen fixation (acetylene reduction) by epiphytes of freshwater macrophytes. *Journal of Applied Phycology*, **17**: 341-345.
- Fischer-Piette, C. y Seoane Camba, J. 1962. Ecologie de la ria-type: la Ría del Barquero. *Bulletin del Instituto Océanográfico de Monaco*, **1244**: 1-36.
- Fisher, T.R.; Peele, J.W.; Ammerman, J.W. y Harding Jr., L.W. 1992. Nutrient limitation of phytoplankton in Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series*, **82**: 51-63.
- Fisheries and Oceans, Canada. 2008. <http://www.dfo-mpo.gc.ca>.
- Fletcher, R.L. y Maggs, C.A. 1985. Two crustose marine brown algae new to Ireland. *Irish Naturalists' Journal*, **21**: 523-526.
- Flores-Moya, A.; Conde, F.; Sánchez, A. y Altamirano, M. 1994. Notas corológicas del macrofitobentos de Andalucía (España). III. *Acta Botanica Malacitana*, **19**: 211-213.
- Flores-Moya, A.; Soto, J.; Sánchez, A.; Altamirano, M.; Reyes, G. y Conde, F. 1995. Check-list of Andalusia (S. Spain) seaweeds. I. Phaeophyceae. *Acta Bot. Malacitana*, **20**: 5-18,
- Foster, M.S. 1975. Regulation of algal community development in a *Macrocystis pyrifera* forest. *Marine Biology Berlin*, **32**: 331-342.
- Gallardo, T.; Gómez Garreta, A.; Ribera, M.A.; Alvarez, M. y Conde, F. 1985. *A preliminary checklist of Iberian benthic marine algae*. Madrid: Real Jardín Botánico. pp. 1-83.
- Ganesan, E.K. 1990. *A catalog of benthic marine algae and seagrasses of Venezuela*. Caracas: Fondo Editorial Conicit. pp. 1-237.
- Garbary, D.J.; Brackenbury, A.; McLean, A.M. y Morrison, D. 2006. Structure and development of air bladders in *Fucus* and *Ascophyllum* (Fucales, Phaeophyceae). *Phycologia*, **45**: 557-566.
- Garbary, D.J. y Deckert, R.J. 2001. Three part harmony - *Ascophyllum* and its symbionts. En: *Symbiosis*. (Seckbach, J. Eds.), pp. 309-321.
- Garbary, D.J.; Deckert, R.J. y Hubbard, C.B. 2005a. *Ascophyllum* and its symbionts. VII. Three-way interactions among *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyceae), *Mycophycias ascophylli* (Ascomycetes) and *Vertebrata lanosa* (Rhodophyta). *Algae*, **20**: 353-361.
- Garbary, D.J. y Gautam, A. 1989. The *Ascophyllum*, *Polysiphonia*, *Mycosphaerella* symbiosis. I. Population ecology of *Mycosphaerella* from Nova Scotia. *Botanica Marina*, **32**: 181-186.
- Garbary, D.J.; Jamieson, M.M.; Fraser, S.J.; Ferguson, C.A. y Cranston, P.S. 2005b. *Ascophyllum* (Phaeophyceae) and its symbionts. IX. A novel symbiosis between *Halocladius variabilis* (Chironomidae, Insecta) and *Elachista fucicola* (Elachistaceae, Phaeophyceae) from marine rocky shores of Nova Scotia. *Symbiosis*, **40**: 61-68.
- Gauna, M.C. y Parodi, E.R. 2008. Green epi-endophytes in *Hymenena falklandica* (Rhodophyta) from the Patagonian coasts of Argentina: Preliminary observations. *Phycological Research*, **56**: 172-182.
- Gauna, M.C.; Parodi, E.R. y Cáceres E.J. 2008. Epi-endophytics symbiosis between *Laminariocolax aecidioides* (Ectocarpales, Phaeophyceae) and *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Phaeophyceae) growing on argentinian coasts. *J. Applied Phycology*, **21**: 11-18.
- Gauna, M.C.; Parodi, E.R. y Cáceres E.J. 2009 a. Epiphytic relationships of *Pseudendoconium submarinum* Wille (Ulvophyceae) and *Rhodymenia pseudopalmata* (Rhodophyta) from the Patagonian coast of Argentina. *Phycological Research*, **57**: 313-322.
- Gauna, M.C.; Parodi, E.R. y Cáceres E.J. 2009 b. The Occurrence of *Laminarionema elsbetiae* (Phaeophyceae) on *Rhodymenia pseudopalmata* (Rhodophyta) from the Patagonian Coasts of Argentina: Characteristics of the Relationship in Natural and Experimental Infections, and Morphology of the Epi-endophyte in Unialgal Free Cultures. *Algae*, **24**(4): 249-256.
- Gerloff, J. y Geissler, U. 1974. Eine revidierte Liste der Meeresalgen Griechenlands. *Nova Hedwigia*, **22**: 721-793.
- Giaccone, G. 1978. Revisione della flora marina de Mare Adriatico. *Annuario Parco Marino Miramare*, **6** (19): 1-118.
- Gil-Rodríguez, M.C. y Afonso-Carrillo, J. 1980. Adiciones al la flora y catálogo ficológico para la isla de Lanzarote. *Vieraea*, **10**: 59-70.

- Gil-Rodríguez, M.C.; Afonso-Carrillo, J. y Wildpret de la Torre, W. 1987. Praderas marinas de *Zostera noltii* (Zosteraceae) en las Islas Canarias. *Vieraea*, **17**: 143-146.
- Gil-Rodríguez, M.C.; Haroun, R.; Ojeda Rodríguez, A.; Berecibar Zugasti, E.; Domínguez Santana, P. y Herrera Morán, B. 2003. Proctocista. En: *Lista de especies marinas de Canarias (algas, hongos, plantas y animales)*. (Moro, L.; Martín, J.L.; Garrido, M.J. y Izquierdo, I. Eds.), Las Palmas: Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente del Gobierno de Canarias. pp. 5-30.
- Gomont, M. 1890. Essai de classification des Nostocacées homocystées. *Journal de Botanique, Paris*, **4**: 349-357.
- Gonzalez, M.A. y Goff, L.J. 1989. The red algal epiphytes *Microcladia coulteri* and *M. californica* (Rhodophyceae, Ceramiaceae). I. Taxonomy, life history and phenology. *Journal of Phycology*, **25**: 446-454.
- Gorostiaga, J.M.; Santolaria, A.; Secilla, A.; Casares, C. y Díez, I. 2004. Check-list of the Basque coast benthic algae (North of Spain). *Anales Jardín Botánico de Madrid*, **61**(2): 155-180.
- Graneli, E.K; Wallstroem, K.; Larsson, U.; Graneli, W. y Elmgrem, R. 1990. Nutrient limitation of primary production in the Baltic Sea area. *Ambio*, **19**: 142-151.
- Granja, A.; Cremades, J. y Barbara, I. 1992. Catálogo de las algas bentónicas marinas de la Ria de Ferrol (Galicia, N.O. de la Península Ibérica) y consideraciones biogeográficas sobre su flora. *Nova Acta Cient. Compostelana (Biologia)*, **3**: 3-21.
- Greville, R.K. 1823. *Scottish cryptogamic flora, or coloured figures and descriptions of cryptogamic plants, belonging chiefly to the order Fungi; and intended to serve as a continuation of English Botany*. Edinburgh & London: MacLachlan & Stewart; Baldwin, Craddock & Joy. Vol. 2 (fasc. 13-18).
- Greville, R.K. 1827. *Scottish cryptogamic flora, or coloured figures and descriptions of cryptogamic plants, belonging chiefly to the order Fungi; and intended to serve as a continuation of English Botany*. Edinburgh & London: MacLachlan & Stewart; Baldwin, Craddock & Joy. Vol. 6 (fasc. 67-72).
- Grunow, A. 1874. Algen der Fidschi, Tonga- und Samoa-Inseln, gesammelt von Dr. E. Graeffe. *Journal des Museums Godeffroy, Hamburg* **3**: 23-50.
- Guadalupe, M.E.; Gil-Rodríguez M.C. y Hernández-González, M. del C. 1995. Fitobentos de Arrecife de Lanzarote, reserva de la biosfera (Islas Canarias). *Cryptogamie Algologie*, **16**(1): 33-46.
- Guiry, M.D. 1978. *A consensus and bibliography of Irish Seaweeds*. Vaduz: J. Cramer. pp. 287.
- Guiry, M.D.; Dhonncha, N.E. y Rindi, F. 2010. *AlgaeBase version 3.0*. National University of Ireland, Galway. Available at: [http:// www.algaebase.org](http://www.algaebase.org).
- Hamel, G. 1928. La répartition des algues à Saint-Malo et dans la Rance. *Travaux du Laboratoire maritime du Muséum national d'Histoire naturelle à l'Arsenal de Saint-Servan*, **3**: 1-27.
- Hamel, C. 1939. Pheophycées de France. Paris.
- Hardy, F.G. y Guiry, M.D. 2003. *A Check-list and Atlas of the Seaweeds of Britain and Ireland*. London: British Phycological Society. pp. 435.
- Haritonidis, S. y Tsekos, I. 1976. Marine algae of the Greek west coast. *Botanica Marina*, **19**: 273-286.
- Harlin, M.M. 1973. "Obligate" algal epiphyte: *Smithora naiadum* grows on a sythetic substrate. *J. Phycol.* **9**: 230-232.
- Harlin, M.M. 1975. Epiphyte-host relations in sea-grass communities. *Aquatic Botany*, **1**:125-131.
- Harlin, M.M. 1980. Seagrass epiphytes. En: *Handbook of Seagrass Biology. An Ecosystem Perspective*. R. C. Phillips y C.P. McRoy (Eds.), New York: Garland STPM Press, pp. 117-151.
- Harlin, M.M. 1987. Allelochemistry in marine macroalgae. *CRC Critical Review in Plants Science*, **5**: 237-249.
- Harlin, M.M.; Woelkerling, W.J. y Walker, D.I. 1985. Effects of a hypersalinity gradient on epiphytic Corallinaceae (Rhodophyta) in Shark Bay, Western Australia. *Phycologia*, **24**: 389-402.
- Haroun, R.J.; Gil-Rodríguez, M.C.; Díaz de Castro, J. y Prud'homme van Reine, W.F. 2002. A checklist of the marine plants from the Canary Islands (central eastern Atlantic Ocean). *Botanica Marina*, **45**: 139-169.
- Hasle, G.R. 1968. *Navicula endophytica* sp. nov. pennate diatom with an endophytic diatom inhabiting the mucilage of *Dumontia incrassta* (Rhodophyceae). *Norw. J. Bot.* **20**: 79-87.
- Hauck, F. 1883. *Die Meeresalgen Deutschlands und Österreichs*. Leipzig: Euard Kummer. Vol. 2, pp. 113-320.

- Hawkins, S.J. y Hartnoll, R.G. 1985. Factors determining the upper limits of intertidal canopy-forming algae. *Marine Ecology*, **30**: 265-71.
- Hay, M.E. 1988. Associational plant defenses and the maintenance of species diversity: turning competitors into accomplices. *The American Naturalist*, **128**: 617-641.
- Hay, M.E.; Fenical, W. y Gustafson, K. 1987. Chemical defense against diverse coral-reef herbivores. *Ecology*, **68**: 1581-1592.
- Hay, M.E. y Norris, J.N. 1984. Seasonal reproduction and abundance of six sympatric species of *Gracilaria Grev.* (Gracilariaceae; Rhodophyta) on a Caribbean subtidal sand plain. *Hydrobiologia*, **116/117**: 63-72.
- Hayward, P.J. y Harvey, P.H. 1974. The distribution of settled larvae on the bryozoans *Alcyonidium hirsutum* (Flemming) and *Alcyonidium polyomm* (Hassall) on *Fucus serratus* L. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* **54**: 665-676.
- Hecky, R.E. y Kilham, P. 1988. Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: A review of recent evidence on the effects of enrichment. *Limnology and Oceanography*, **33**: 796-822.
- Heijs, F.M.L. 1985. The seasonal distribution and community structure of the epiphytic algae on *Thalassia hemprichii* (Ehrenb.) Aschers. from Papua New Guinea. *Aquatic Botany*, **21**: 295-324.
- Heijs, F.M.L. 1987. Qualitative and quantitative aspect of the epiphytic component in a mixed seagrass meadow from Papua New Guinea. *Aquatic Botany*, **27**: 363-383.
- Hernández-Almeida, O.U. y Siqueiros-Beltrones, D.A. 2008. Variaciones en la estructura de asociaciones de diatomeas epífitas de una zona subtropical. *Hidrobiológica*, **18**: 51-61.
- Hernández-González, C.L.; Cruz-Reyes, A.; Soler-Onís, E.; Domínguez-Alvárez, S. y Gil-Rodríguez, M.C. 2004. Comunidades vegetales submarinas. Seguimiento tras la instalación de un cultivo off-shore. *Revista de la Academia de Canarias de Ciencias*. (4): 37-57.
- Herren, L.W.; Walters, L.J. y Beach, K.S. 2006. Fragment generation, survival and attachment of Dictyota spp. At Conch Reef in the Florida Keys, USA. *Coral Reef*, **25**: 237-295.
- Hinds, P.A. y Ballantine, D.L. 1987. Effects of the Caribbean threespot damselfish, *Stegastes planifrons* (Cuvier), on algal lawn composition. *Aquatic Botany*, **27**: 299-308.
- Hodgson, L.M. 1984. Desiccation tolerance of *Gracilaria tikvahiae* (Rhodophyta). *Journal of Phycology*, **20**: 444-446.
- Holmes, E.M. y Batters, E.A.L. 1890. A revised list of the British marine algae. *Annals of Botany*, **5**: 63-107.
- Holmes, E.M. y Batters, E.A.L. 1892. A revised list of the British marine algae. *Annals of Botany*, **5**: 63-107.
- Horner, S.M.J. 1987. Similarity of epiphytes biomass distribution on *Posidonia* and artificial seagrass leaves. *Aquat. Bot.* **27**: 159-167.
- Hörnig, I. y Schnetter, R. 1988. Notes on *Dictyota dichotoma*, *Dictyota menstrualis*, *Dictyota indica* and *Dictyota pulchella* spec. Nova (Phaeophyceae). *Phyton Ann. Rei Bot.* **28**: 277-291.
- Hörnig, I.; Schnetter, R. y Prud'homme van Reine, W.F. 1992 a. The genus *Dictyota* (Phaeophyceae) in the North Atlantic. I. A new generic concept and new species. With contribution from Coppens E.; Aschenbach-Wege, K. y Over, J.M. *Nova Hedwigia*, **54**: 45-62.
- Hörnig, I.; Schnetter, R. y Prud'homme van Reine, W. F. 1992 b. The genus *Dictyota* (Phaeophyceae) in the North Atlantic. II. Key to the species. *Nova Hedwigia* **54**: 397-402.
- Hornemann, J.W. 1813. *Icones plantarum. Florae danicae*. Havniae, Copenhagen: Havniae. Fasc. 25, **9**: 1-8.
- Hoshina, R.; Hasegawa, K.; Tanaka, J. y Hara, Y. 2004. Molecular phylogeny of the Dictyotaceae (Phaeophyceae) with emphasis on their morphology and its taxonomic implication. *Japan Journal of Phycology*, **52**: 189-94.
- Hoyt, W.D. 1927. The periodic fruiting of Dictyota and its relation to the environment. *American Journal of Botany*, **14**: 592-619.
- Huang, S.F. 2000. *Seaweeds of Northeastern Taiwan*. Taipei: National Taiwan Museum. 1-233 pp.
- Hudson, W. 1762. *Flora anglica; exhibens plantas per regnum angliae sponte crescentes, distributas secundum systema sexuale: cum differentiis specierum, synonymis auctorum, nominibus incolarum, solo locorum, tempore florendi, officinalibus pharmacopoeorum*. Londini: impensis auctoris apud J. Nourse. et G. Moran. pp. 1-506.
- Huisman, J.M. 2000. *Marine Plants of Australia*. Nedlands, Western Australia: University of Western Australia Press. pp. 300.
- Huisman, J.M. y Walker, D.I. 1990. A catalogue of the marine plants of Rottnest Island, Western Australia, with notes on their distribution and biogeography. *Kingia*, **1**: 349-459.

- Humm, H.J. 1979. *The marine algae of Virginia*. Charlottesville, Virginia: University Press of Virginia. pp. 263.
- Hwang, I.K.; Kim, H.S. y De Clerck, O. 2005. Polymorphism in the brown alga *Dictyota dichotoma* (Dictyotales, Phaeophyceae) from Korea. *Marine Biology*, **147**: 999-1015.
- Hwang, I.K.; Lee, W.J.; Kim H.S. y De Clerck, O. 2009. Taxonomic reappraisal of *Dilophus okamurae* (Dictyotales, Phaeophyta) from the western Pacific Ocean. *Phycologia*, **48**: 1-12.
- Jacobs, R.P.W.M. y Noten, T.M.P.A. 1980. The annual pattern of the diatoms in the epiphyton of eelgrass (*Zostera marina* L.) at Roscoff, France. *Aquatic Botany*, **8**: 355-370.
- John, D.M.; Lawson, G.W. y Ameka, G.K. 2003. *The marine macroalgae of the Tropical West Africa Subregion*. Beihefte zur Nova Hedwigia, 125: 1-217 pp.
- John, D.M.; Prud'homme van Reine, W.F.; Lawson, G.W.; Kostermans, T.B. y Price, J.H. 2004. A taxonomic and geographical catalogue of the seaweeds of the western coast of Africa and adjacent islands. *Beihefte zur Nova Hedwigia*, **127**: 1-339.
- Joly, A.B. 1965. Marine flora of the tropical and subtropical western south Atlantic. *Acad. Bras. Ciênc.* **37**: 279-282.
- Jones, R.C. 1980. Productivity of algal epiphytes in a Georgia salt marsh: effect of inundation frequency and implications for total marsh productivity. *Estuaries*, **3**: 135-317.
- Kain, J.M. 1989. The seasons in the subtidal. *British Phycological Journal*, **24**: 203-215.
- Kain, J.M. 1982. The reproductive phenology of nine species of Rhodophyta in the subtidal region of the Isle of Man. *British Phycological Journal*, **17**: 321-331.
- Kanamori, M. Goshima, S. y Mukai, H. 2004. Seasonal variation in host utilization on epiphytic *Lacuna* species in mixed algal and surfgrass stand in Japan. *Marine Ecology*, **25**: 51-69.
- Kerneis, A., 1960. Contribution à l'étude faunistique et écologique des herbiers de posidonies de la région de Banyuls. *Vie Milieu* 11: 145-188.
- Kim, K.Y.; Jeong, H.J.; Main, H.P. y Garbary, D.J. 2006. Fluorescence and photosynthetic competency in single eggs and embryos of *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyceae). *Phycologia*, **45**: 331-336.
- King R.J. y Farrant, P.A. 1987. The phenology of the Dictyotales (Phaeophyceae) at a sheltered locality in Sydney Harbour, New South Wales, Australia. *Botanica Marina*, **30**: 341- 350.
- Kita, T y Harada, E. 1962. Studies on the epiphytic communities 1. The Abundance and distribution of microalgae and small animals on the *Zostera* blades. *Publs. Seto Mar. Biol. Lab.* **10**: 245-257.
- Kitayama, Y. y Garrigue, C. 1998. Marine algal endophyte and epiphyte new to New Caledonia. *Bull. Natn. Sci. Mus. Ser. B.* **24**: 93-101.
- Kjellman, F.R. 1880. Rhodospermeae O. Fucoideae. *Points-förteckning öfrer Skandinaviens växter*, **4**: 2-9.
- Klumpp, D.W. y Polunin, N.V.C. 1989. Partitioning among grazers of food resources within damselfish territories. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **125**: 145-169.
- Koehl, M.A.R. 1986. Seaweeds in moving water: Form and mechanical function. *En: Givnish, T.J. (Ed.) On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge University Press. pp. 603-634.
- Kohlmeyer, J. y Kohlmeyer, E. 1972. Is *Ascophyllum nodosum* licherized?. *Botanica Marina*, **15**: 109-112.
- Kraberg, A.C. y Norton, T.A. 2007. Effect of epiphytism on the reproductive and vegetative lateral formation in the brown intertidal seaweed *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyceae). *Phycological Research*, **55**: 17-24.
- Kraft, G.T.; Saunders, G.W.; Abbott, I.A. y Haroen, R.J. 2004. A uniquely calcified brown alga from Hawaii: *Newhousia imbricata* gen. et sp. nov. (Dictyotales, Phaeophyceae). *J. Phycol.* **40**: 383-94.
- Krammer, K. y Lange-Bertalot, H. 1986. *Bacillariophyceae 2. Naviculaceae. 2/1*. G. F. Verlag, Jena.
- Krammer, K. y Lange-Bertalot, H. 1988. *Bacillariophyceae 2. Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae 2/2*. G. Fischer, Stuttgart.
- Krammer, K. y Lange-Bertalot, H. 1991. *Bacillariophyceae 3. Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. 2/3*. G. Fisher, Stuttgart, New York.
- Hudson, W. 1762. *Flora Anglica exhibens Plantas per Regnum Angliae sponte crecentes, distributas secundum systema sexuale*. J. Nourse y C. Moran. London.
- Kuntze, O. 1894. *Revisio generum plantarum*. Leipzig, London, Milano, New York, Paris: Arthur Felix, Dulau & Co., U. Hoepli, Gust. A. Schechert, Charles Klincksierck. *Parte 2*, pp. 375-1011.
- Kützing, F.T. 1843. Ueber die Systematische Eintheilung der Algen. *Linnaea*, **17**: 75-107.

- Kützing, F.T. 1844. *Die kieselschaligen Bacillarien oder Diatomeen*. Nordhausen: zu finden bei W. Köhne. Notes: Die kieselschaligen Bacillarien oder Diatomeen. Reprinted Nordhausen: F. Förstemann, 1865. Description: 152 pp.
- Kützing, F.T. 1845. *Phycologia germanica*. Deutschlands Algen in bündigen Beschreibungen. Nebst einer Anleitung zum Untersuchen und Bestimmen dieser Gewächse für Anfänger. Nordhausen: W. Köhne. Notes: Dedicated to Dr. Bartolomeo Biasoletto, Trieste Dr. Giuseppe Meneghini, Padua. pp. 1-340.
- Kützing, F.T. 1849. *Species algarum*. Lipsiae [Leipzig]: F.A. Brockhaus. pp. 1-922.
- Kützing, F.T. 1859. *Tabulae phycologicae*; oder, Abbildungen der Tange. Nordhausen: Gedruckt auf kosten des Verfassers (en commission bei W. Köhne). pp. 1-42.
- Kylin, H. 1907. *Studien über die Algenflora der schwedischen Westküste*. Akademische Abhandlung. Uppsala: K.W. Appelbergs Buchdruckeri. pp. 1-287.
- Kylin, H. 1933. Über die Entwicklungsgeschichte der Phaeophyceen. *Lunds University Arsskr, N.F. Avd. 2, Bd. 29*: 1-102.
- Kylin, H. 1947. Die Phaeophyceen der schwedischen Westküste. *Acta Universitatis Lundensis*, **43**(4): 1-99.
- Lamarck, J.B. 1816. *Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la Nature*. Paris.
- Lami, R. 1939. Sur quelques Fucacées de la côte du Portugal et leur répartition. *Boletim da Sociedade Broteriana*, **13**: 177-186.
- Lamouroux, J.V.F. 1805. *Dissertations sur plusieurs espèces de Fucus, peu connues ou nouvelles; avec leur description en latin et en français*. Agen & Paris: de l'Imprimerie de Raymond Nouvel & Chez Treuttel et Würtz. Notes: 4155. pp. 85.
- Lamouroux, J.V.F. 1809. Exposition des caractères du genre *Dictyota*, et tableau des espèces qu'il referme. *Journal de Botanique (Desvaux)*, **2**: 38-44.
- LaPointe, B.E. 1987. Phosphorus- and nitrogen-limited photosynthesis and growth of *Gracilaria tikvahiae* (Rhodophyceae) in the Florida Keys: An experimental field study. *Marine Biology*, **93**: 561-568.
- Lassuy, D.R. 1980. Effects of "farming" behavior by *Eupomacentrus lividus* and *Hemiglyphidodon plagiometopon* on algal community structure. *Bulletin of Marine Science*, **30**: 304-312.
- Lawson, G.W. y John, D.W. 1987. *The marine algae and coastal environment of tropical West Africa (Second Edition)*. Beihefte zur Nova Hedwigia, **93**: 1-415.
- Lázaro Ibiza, B. 1889. Datos para la flora algológica del norte y noroeste de España. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural*, **18**: 275-294.
- Lee, R.K.S. 1980. A catalogue of the marine algae of the Canadian Arctic. *National Museum of Canada Publications Botany*, **9**: 1-82.
- Lee, Y. 2008. *Marine algae of Jeju*. Seoul: Academy Publication. 1-177 pp.
- Lee, W.J. y Bae, K.S. 2002. Phylogenetic relationships among several genera of Dictyotaceae (Dictyotales, Phaeophyceae) based on 18S rRNA and partial rbcL gene sequences. *Mar. Biol.* **140** 1107-1115
- Lee, Y. y Kang, S. 2001. *A catalogue of the seaweeds in Korea*. Jeju: Cheju National University Press. pp. 1-662.
- Le Jolis, A. 1863. Liste des algues marines de Cherbourg. *Mémoires de la Société Impériale des Sciences Naturelles de Cherbourg*, **10**: 5-168.
- Lethbridge, R.C.; Borowitzka, M.A. y Benjamin, K.J. 1988. The development of an artificial, *Amphibolis*-like seagrass of complex morphology and preliminary data on its colonization by epiphytes, *Aquat. Bot.* **31**:153-168.
- Levasser, M.; Couture, J.Y.; Weise, A.M.; Michaud, S.; Elbrächter, M.; Sauvé, G. y Bonneau, E. 2003. Pelagic and epiphytic summer distributions of *Prorocentrum lima* and *P. mexicanum* at two mussel farms in the Gulf of St. Lawrence Canada. *Aquat. Microbial. Ecol.* **30**: 283-293.
- Levring, T. 1974. The marine algae of the Archipelago of Madeira. *Boletim Museo Municipale Funchal*, **28**: 5-111.
- Lewis, J.R. 1964. *The Ecology of Rocky Shores*. London: The English Universities Press. pp. 323.
- Lewis, J.A. 1985. *Checklist and bibliography of benthic marine macroalgae recorded from northern Australia II. Phaeophyta*. Melbourne: Department of Defense. Defense Science and Technology Organisation. Materials Research Laboratories, Melbourne, Victoria. 1-40 pp.
- Lindstedt, A. 1943. *Die Flora der marinen Cyanophyceen der schwedischen Westküste*. 121 pp.

- 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**: 4. 341-349.
- Linnaeus, C. 1753. *Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas*. Holmiae [Stockholm]: Impensis Laurentii Salvii. Vol. 1, 560 pp.
- Little, C. y Kitching, J.A. 1996. *The Biology of Rocky Shores*. Oxford: Oxford University Press. pp. 240.
- Littler, M.M. y Littler, D.S. 1984. Relationships between macroalgal functional form groups and substrata stability in a subtropical rocky-intertidal system. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **74**: 13-34.
- Littler, M.M. y Littler, D.S. 1988. 2. *Structure and role of algae in tropical reef communities*. Cambridge Univ. Press. pp. 29-56.
- Lobban, C.S. 1978. Translocation of ^{14}C in *Macrocystis pyrifera* (giant kelp). *Plant Physiology*, **61**: 585-589.
- Lobban, C.S. y Baxter, D.M. 1983. Distribution of the red algal epiphyte *Polysiphonia lanosa* on its brown algal host *Ascophyllum nodosum* in the Bay of Fundy, Canada. *Botanica Marina*, **26**: 533-538.
- Lobban, C.S. y Harrison, P.J. 1994. *Seaweed Ecology and Physiology*. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 366.
- Lobel, P.S. 1980. Herbivory by damselfishes and their role in coral reef community ecology. *Bulletin of Marine Science*, **30**: 273-289.
- Loiseaux, S. 1964. Sur une nouvelle espèce de *Myrionema* des environs de Roscoff et son cycle. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **258**: 2383-2385.
- Loiseaux, S. 1967. Recherches sur les cycles de développement des Myrionématées (Phéophycées) I-II Hécatonématées et Myrionématées. *Extrait de la Revue Générale de Botanique*, **74**: 1-529.
- Loiseaux, S. 1969. Sur une espèce de *Myriotrichia* obtenue en cultura à partir de zoïdes d'*Hecatonema maculans* Sauv. *Phycologia*, **8**: 11-15.
- Loiseaux-de Goër, S. y Noailles, M.C. 2008. *Algues de Roscoff*. Roscoff: Editions de la Station Biologique de Roscoff. pp. 1-215.
- Longtin, C.M.; Scrosati, R.A.; Whalen, G.B. y Garbary, D.J. 2009. Distribution of algal epiphytes across environmental gradients at different scales: intertidal elevation, host canopies, and host fronds. *Journal of Phycology*, **45**(4): 820-827.
- Lozano, V.S. de y Morales, A. 1986. *Introducción a la microscopía electrónica*. CRIBABB. Bahía Blanca. Argentina. pp 220.
- Lubchenco, J. 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *The American Naturalist*, **112**: 22-39.
- Lubchenco, J. y Cubitt, J. 1980. Heteromorphic life histories of certain marine algae as adaptations to variations in herbivory. *Ecology*, **61**: 676-687.
- Lubchenco, J. y Gaines, S.D. 1981. A unified approach to marine plant-herbivore interactions. I. Populations and communities. *Annual Review in Systematic and Ecology*, **12**: 405-437.
- Lyngbye, H.C. 1819. *Tentamen hydrophytologiae danicae continens omnia hydrophyta cryptogama Daniae, Holsatiae, Faeroae, Islandiae, Groenlandiae hucusque cognita, systematice disposita, descripta et iconibus illustrata, adjectis simul speciebus norvegicis*. Hafniae, Copenhagen: typis Schultzianis, in commissis Librariae Gyldendaliae. pp. 248.
- Lüning, F. 1990. *Seaweeds: Their Environment, Biogeography and Ecophysiology*. John Wiley & Sons, New York.
- Lüning, K. y Dieck, I.T. 1989. Environmental triggers in algal seasonality. *Botanica Marina*, **32**: 389-397.
- Lyngbye, H.C. 1819. *Tentamen hydrophytologiae danicae continens omnia hydrophyta cryptogama Daniae, Holsatiae, Faeroae, Islandiae, Groenlandiae hucusque cognita, systematice disposita, descripta et iconibus illustrata, adjectis simul speciebus norvegicis*. Hafniae [Copenhagen]: typis Schultzianis, in commissis Librariae Gyldendaliae. 248 pp.
- Main, S. y McIntire, C.D. 1974. The distribution of epiphytic diatoms in Yaquina Estuary, Oregon (U.S.A.). *Botanica Marina*, **17**: 88-89.
- Maggs, C.A. 1983. A seasonal study of seaweed communities on subtidal maërl (unattached coralline algae). *Progress in Underwater Science*, **9**: 27-40.

- Maggs, C.A. y Cheney, D.P. 1990. Competition studies of marine macroalgae in laboratory culture. *Journal of Phycology*, **26**: 18-24.
- Maggs, C.A. y Guiry, M.D. 1982. Notes on Irish marine algae-5. Preliminary observations on deep water vegetation off West Donegal. *Irish Naturalists' Journal*, **20**: 357-361.
- Maggs, C.A. y Hommersand, M.H. 1993. *Seaweeds of the British Isles. Volume 1. Rhodophyta. Part 3A. Ceramiales*. HMSO, London. pp. 444.
- Mann, K.H. y Chapman, A.R.O. 1975. Primary production of marine macrophytes. En: Cooper, J.P. (Ed.), *Photosynthesis and productivity in different environments*. Cambridge. Cambridge Univ. Press. 207-223.
- Marchewianka, M. 1925. Z flory glonów polskiego Bałtyku. *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej Polska Akademia Umiejętności w Krakowie*, **58/59**: 33-45.
- Margalef, R. 1970. Explotación y gestión en Ecología. *Pirineos*, **98**. pp. 103-121.
- Mathieson, A.C. 1989. Phenological patterns of Northern New England Seaweeds. *Botanica Marina*, **32**: 419-438.
- Mathieson, A.C. y Dawes, C.J. 2002. *Chaetomorpha* balls foul New Hampshire, USA beaches. *Algae (The Korean Journal of Phycology)*, **17**: 283-292.
- Mathieson, A.C.; Dawes, C.J.; Anderson, M.L. y Hehre, E.J. 2001. Seaweeds of the Brave Boat Harbor salt marsh and adjacent open coast of southern Maine. *Rhodora*, **103**(913): 1-46.
- Mathieson, A.C. y Hehre, E.J. 1986. A synopsis of New Hampshire seaweeds. *Rhodora*, **88** : 1-139.
- Mathieson, A.C. y Nienhuis, P.H. (Eds.). 1991. *Ecosystems of the World 24. Intertidal and Littoral Ecosystems*. Elsevier, Amsterdam.
- McCourt, R.M. 1984. Seasonal patterns of abundance, distributions and phenology in relation to growth strategies of three *Sargassum* species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **74**: 141-156.
- McGlathery, K.J. 1992. Physiological controls on the distribution of the macroalga *Spyridia hypnoides*: patterns along a eutrophication gradient in Bermuda. *Marine Ecology Progress Series*, **87**: 173-182.
- McIntire, C.D. y Moore, W.W. 1977. Marine littoral diatoms: ecological considerations. En: *The Biology of Diatoms*. Werner, D. (Ed.), Oxford. Blackwell Scientific. pp. 333-371.
- McIntire, C.D. y Overton, W.S. 1971. Distributional patterns in assemblages of attached diatoms from Yaquina Estuary, Oregon. *Ecology*, **52**: 758-777.
- McLachlan, J. y Bird, C.J. 1984. Geographical and experimental assessment of the distribution of *Gracilaria* species (Rhodophyta: Gigartinales) in relation to temperature. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, **38**: 319-334.
- McLachlan, J. y Craigie, J.S. 1966. Antialgal activity of some simple phenols. *Journal of Phycology*, **2**: 133-135.
- McMillan, N.F. y Morton, O. 1979. A Victorian album of algae from the north of Ireland with specimens collected by William Sawers. *Irish Naturalists' Journal*, **19**: 384-386.
- McRoy, P.C. y Goering, J.J. 1974. Nutrient transfer between the seagrass *Zostera marina* and its epiphytes. *Nature*, **248**: 173-174.
- Mendoza-González, A.C. y Mateo-Cid, L.E. 1996. Contribución al estudio de la ficoflora marina de la costa del estado de Chiapas, Mexico. *Polibotánica*, **2**: 61-118.
- Menge, B.L. 1975. *Effects of herbivores on community structure of the New England rocky inter-tidal region: distribution and diversity of algae*. Tesis Doctoral. Harvard University, Cambridge, Mass, 165 p.
- Meñez, E.G. y Mathieson, A.C. 1981. The marine algae of Tunisia. *Smithson. Contr. Mar. Sci.* **10**: 1-59.
- Mercado, J.M.; Ramírez, T.; Cortés, D. y Liger, E. 2009. Effect of carbonic anhydrase inhibitors on the inorganic carbon uptake by phytoplankton natural assemblages. *Journal of Phycology*, **45**: 8-15.
- Miller, A.W.; Chang, A.L.; Consentino-Manning, N. y Ruiz, G.M. 2004. A new record and eradication of the Northern Atlantic alga *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyceae) from San Francisco Bay, California, USA. *Journal of Phycology*, **40**: 1028-1031.
- Miranda, F. 1931. Sobre las algas y cianofíceas del Cantábrico especialmente de Gijón. *Trabajos Museo Nacional Ciencias Naturales. Serie Botánica*, **25**: 1-106.
- Moestrup, Ø. 1969. Observations on *Bolbocoleon piliferum*. Formation of hairs, reproduction, and chromosome number. *Særtryk af Botanisk Tidsskrift*. **64**: 169-175.
- Montañes, M.A.; Reyes, J. y Sanson, M. 2003. La comunidad de epífitos de *Zonaria tournefortii* en el norte de Tenerife (Islas Canarias) análisis florístico y comentarios sobre su epifauna. *Vieraea*, **31**: 121-132.

- Montañes, M.A.; Sanson, M. y Reyes, J. 2006. Vegetative and reproductive phenology of *Zonaria tournefortii* (Dictyotales, Phaeophyceae) in sublittoral populations off the canary Islands. *Botanica Marina*, **49**: 406-416.
- Moreira-Reyes, A.; Monterroso, O.; Aguirre, H.; Cruz-Reyes, A.; Gil-Rodríguez, M.C. y Núñez, J. 2003. Diversidad y estructura de *Halophiletum decipientis* en el lic seabadales de San Andrés (es 7020120) Tenerife, Islas Canarias. *Revista de la Academia Canaria de Ciencias*,: 143-158.
- Morgan, M.D. 1980. Grazing and predation of the grass shrimp *Palaemonetes pugio*. *Limnology and Oceanography*, **25**: 896–902.
- Moore, K.A. y Wetzel, R.L. 2000. Seasonal variations in eelgrass (*Zostera marina* L.) responses to nutrient enrichment and reduced light availability in experimental ecosystems. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **244**: 1-28.
- Morton, O. 1974. Marine algae of Sandeel Bay, Co. Down. *Irish Naturalist's Journal*, **18**: 32-35.
- Morton, O. 1991. Shore Life between Fundy Tides. Canadian Scholars Press, Toronto.
- Morton, O. 1994. *Marine algae of Northern Ireland*. Belfast: Ulster Museum. pp. 123.
- Morton, O. 2003. The marine macroalgae of County Donegal, Ireland. *Bulletin of the Irish Biogeographical Society*, **27**: 3-164.
- Motomura, T. 1994. Electron and immunofluorescence microscopy on the fertilization of *Fucus distichus* (Fucales, Phaeophyceae). *Protoplasma*, **178**: 97–110.
- Munda, I.M. 1979. Addition to the check-list of benthic marine algae from Iceland. *Botanica Marina*, **22**: 459-463.
- Muñoz, J. y Fotedar, R. 2009. Epiphytism of *Gracilaria cliftonii* (Withell, Millar and Kraft) from Western Australia. *Journal Applied Phycology*, DOI 10.1007/s10811-009-9469-y.
- Nelson, W.A. 1989. Phenology of *Gracilaria sordida* W. Nelson populations. Reproductive status, plant and population size. *Botanica Marina*, **32**: 41-51.
- Nelson, W.A. y Phillips, L. 1996. The Lindauer legacy: current names for the Algae Novae-Zelanicae Exsiccatae. *New Zealand Journal of Botany*, **34**: 553-582.
- Neto, A.I. 1994. Checklist of the benthic marine macroalgae of the Azores. *Arquipélago. Ciências Biológicas e Marinhas*, **12**: 15-34.
- Neto, A.I.; Cravo, D.C. y Haroun, R.T. 2001. Checklist of the benthic marine plants of the Madeira Archipelago. *Botanica Marina*, **44**: 391-414.
- Newton, L. 1931. *A handbook of the British seaweeds*. London: British Museum (Natural History). pp. 478.
- Nielsen, R. 1980. A comparative study of five marine Chaetophoraceae. *British Phycological Journal*, **15**: 131-138.
- Nielsen, R. 1988. Small green algae from brackish water in th Tvärminne area, southern Finland. *Annale Botanica Fennica*, **25**: 237-257.
- Nielsen, R.; Kristiansen, A.; Mathiesen, L. y Mathiesen, H. 1995. Distributional index of the benthic marine macroalgae of the Baltic Sea area. *Acta Botanica Fennica*, **155**: 1-70.
- Nielsen, R. y McLachlan, J. 1986. *Acrochaete marchantiae* comb. nov. and *Trichothyra irregularis* gen. et. sp. nov. with notes on other species of small filamentous green algae from St. Lucia (West Indies). *Nordic Journal of Botany*, **6**: 515-524.
- Ni-Ni-Win; Hanyuda, T.; Arai, S.; Uchimura, M.; Prathep, A.; Draisma, S.G.A.; Soe-Htun y Kawai, H. 2010. Four new species of *Padina* (Dictyotales, Phaeophyceae) from the western Pacific Ocean, and reinstatement of *Padina japonica*. *Phycologia*, **49**: 136-153.
- Nizamuddin, M. 1962. Classification and the distribution of the Fucales. *Botanica Marina*, **4**: 191–203.
- Nizamuddin, M. 1981. Contribution to the marine algae of Libya Dictyotales. *Bibliotheca Phycologica*, **54**: 1-122.
- Nizamuddin, M. y Campbell, A.C. 1995. *Glossophorella* a new genus of the Family Dictyotaceae (Dictyotales-Phaeophyta) and its ecology from the coast of the Sultanate of Oman. *Pak. J. Bot.* **27**: 257-262.
- North, W.J. 1971. Introduction and background. En: *The biology of giant kelp beds (Macrocystis) in California*. W.J.North (Ed.), Nova Hedwigia Beih. **32**: 1-96.
- Norton, T.A. 1970. The marine algae of County Wexford, Ireland. *British Phycological Journal*, **5**: 257-266.
- Norton, T.A. 1985. *Provisional atlas of the marine algae of Britain and Ireland*. Huntingdon: Biological Records Centre. pp. 159.

- Norton, T.A. y Burrows, E.M. 1969. Studies on marine algae of the British Isles. *Saccorhiza polyschides* (Lightf.) Batt. *British Phycological Journal*, **4**: 19-53.
- Norton, T.A. y Fetter, R. 1981. The settlement of *Sargassum muticum* propagules in stationary and flowing water. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **61**: 929-940.
- Norton, T.A.; Mathieson, A.C. y Neushul, M. 1982. A review of some aspects of form and function in seaweeds. *Botanica Marina*, **25**: 501-510.
- Novaczek, I. 1984. Development and phenology of *Ecklonia radiata* at two depths in Goat Island Bay, New Zealand. *Marine Biology*, **81**: 189-197.
- Novaczek, I. y McLachlan, J. 1987. Correlation of temperature and daylength responses of *Sphaerotrichia divaricata* (Phaeophyta, Chordariales) with field phenology in Nova Scotia and distribution in eastern North America. *British Phycological Journal*, **22**: 215-219.
- Oliveira, E.; Österlund, K. y Mtolera, M.S.P. 2005. *Marine Plants of Tanzania. A field guide to the seaweeds and seagrasses*. Numerous coloured illustrations and line drawings. Stockholm: Botany Department, Stockholm University. pp. 267
- Olson, A.M. y Lubchenco, J. 1990. Competition in seaweeds: linking plant traits to competitive outcomes. *Journal of Phycology*, **26**: 1-6.
- Orth, R.J. y Montfrans, J.V. 1984. Epiphyte-seagrass relationships with an emphasis on the role of micrograzing: a review. *Aquatic Botany*, **18**: 43-69.
- Otero-Schmitt, G. y Perez-Cinera, J.L. 1996. Epiphytism on *Cystoseira* (Fucales, Phaeophyta) from the Atlantic Coast of Northwest Spain. *Botanica Marina*, **39**: 445-465.
- Otero-Schmitt, J. y Sanjuan, A. 1992. Epibiotic seaweeds of the Cape Verde Islands. *Botanica Marina*, **35**: 379-390.
- Paasche, E. y Erga, S.R. 1988. Phosphorus and nitrogen limitation of phytoplankton in the inner Oslofjord (Norway). *Sarsia*, **73**: 229-243.
- Paine, R.T. 1977. Controlled manipulations in the marine intertidal zone, and their contributions to ecological theory. *Special Publication Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **12**: 254-270.
- Paine, R.T. 1990. Benthic macroalgal competition: complications and consequences. *Journal of Phycology*, **26**: 12-17.
- Papenfuss, G.F. 1964. Catalogue and bibliography of Antarctic and Sub-Antarctic benthic marine algae. *En: Bibliography of the Antarctic Seas*. (Lee, M.O. Eds.) Washington D.C.: American Geophysical Union. Vol.1, pp. 1-76.
- Papenfuss, G.F. 1968. Notes on South African marine algae. V. *Journal of South African Botany*, **34**: 267-287.
- Parente, M.I.; Gil-Rodríguez, M.C.; Haroun, R.J.; Neto, A.I.; de Smedt, G.; Hernández-González, C.L. y Berecibar Zugasti, E. 2000. Flora marina de las Ilhas Selvagens: resultados preliminares de la expedición "Macronesia 2000". *Revista de la Academia Canaria de Ciencias*, **12** (3-4): 9-20.
- Parke, M. y Dixon, P.S. 1976. Check-list of British marine algae - third revision. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **56**: 527-594.
- Parkes, H.M. y Scannell, M.J.P. 1969. A list of marine algae from the Wexford coast. *Irish Naturalist's Journal*, **16**: 158-162.
- Paula, E.J. y Oliveira, E.C. 1980. Aspectos fenológicos de duas populações de *Sargassum cymosum* (Phaeophyta - Fucales) do litoral de São Paulo, Brasil. *Boletim de Botânica, Universidad Sao Paulo*, **8**: 21-39.
- Pavia, H.; Toth, G.B.; Lindgren, A. y Aberg, P. 2003. Intraspecific variation in the phlorotannin content of the brown alga *Ascophyllum nodosum*. *Phycologia*, **42**: 378-383.
- Pedersen, P.M. 1976. Marine benthic algae from southernmost Greenland. *Meddelelser from Grønland*, **199** (3): 1-80.
- Pedroche, P.F.; Silva, P.C.; Aguilar Rosas, L.E.; Dreckmann, K.M. y Aguilar Rosas, R. 2008. *Catálogo de las algas bentónicas del Pacífico de México II. Phaeophycota*. Mexicali & Berkeley: Universidad Autónoma Metropolitana and University of California Berkeley. pp. 15-146.
- Penhale, P.A. 1977. Macrophyte-epiphyte biomass and productivity in an eelgrass (*Zostera marina* L.) community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **26**: 1-224.
- Penhale, P.A. y Smith, W.O. 1977. Excretion of dissolved organic carbon by eelgrass (*Zostera marina*) and its epiphytes. *Limnology and Oceanography*, **22**: 400-407.

- Penhale, P.A. y Thayer, G.N. 1980. Uptake and transfer of carbon and phosphorus by eelgrass (*Zostera marina* L.) and its epiphytes. *J. Exp. Mar. Biol.Ecol.* **42**: 113-123.
- Peña, V. y Bárbara, I. 2002. Caracterización florística y zonación de las algas bentónicas marinas del puerto de A Coruña (NO Península Ibérica). *Nova Acta Científica Compestelana (Biología)*, **12**: 35-66.
- Peña, V. y Bárbara, I. 2008. Biological importance of an Atlantic European maerl bed off Benencia Island (northwest Iberian Peninsula). *Botanica Marina*, **51**: 493-505.
- Perez, M.; Romero, J.; Duarte, C.M. y Sand-Jensen, K. 1991. Phosphorus limitation of *Cymodocea nodosa* growth. *Marine Biology*, **109**: 129-133.
- Pérez-Cirera, J.L.; Cremades, J. y Bárbara, I. 1989. Precisiones sistemáticas y sinecológicas sobre algunas algas nuevas para Galicia o para las costas atlánticas de la Península Ibérica. *Anales Jardín Botánico de Madrid*, **46**(1): 35-45.
- Phillips, J.A. 1992. Taxonomy and reproduction in Australian species of *Dilophus* (Dictyotales, Phaeophyta). *Australian Systematic Botany*, **5**: 657-694.
- Phillips, J.A. 1997. Genus and species concepts in *Zonaria* and *Homoeostrichus* (Dictyotales, Phaeophyceae), including the description of *Exallosorus* gen. nov. *European Journal of Phycology*, **32**: 303-311.
- Pielou, E.C. 1975. *Ecological Diversity*. Wiley Interscience, New York. pp. 159.
- Piola, A.R. y Scasso, L.M. 1988. Circulación en el Golfo San Matías. *Geoacta*, **15**: 33-51.
- Piriz, M.L.; Eyra, M.C. y Rotagno, C.M. 2003. Changes in biomass and botanical composition of beachcoast seaweeds in a disturbed coastal area from Argentine Patagonia. *Journal Applied of Phycology*, **15**: 67-74.
- Price, J.H.; John, D.M. y Lawson, G.W. 1978. Seaweeds of the western coast of tropical Africa and adjacent islands: a critical assessment. II. Phaeophyta. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Botany*, **6**: 87-182.
- Prince, J.S. 1980. The ecology of *Sargassum pteropleuron* Grunow (Phaeophyceae, Fucales) in the waters off South Florida. *Phycologia*, **19**: 190-193.
- Pringle, J.D. y Semple, R.E. 1980. Benthic algal biomass, commercial harvesting, and *Chondrus* growth and colonization off southwestern Nova Scotia. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* (**954**): 144-69.
- Pringsheim, N. 1863. Beiträge zur Morphologie der Meeres-Algen. *Physikalische Abhandlungen der Königlich Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, pp. 1-37.
- Provasoli, L. 1968. Media and prospect for the cultivation of marine algae. En: *Cultures and collections of algae*, Watanabe, A. (Ed.). Proceeding of the U. S.-Japan Conference 1966, Hakone. Japanese Society for Plant Physiology, pp. 63-75.
- Prud'homme van Reine, W.F.; Haroun, R.J. y Kostermans, L.B.T. 2005. Checklists on seaweeds in the Atlantic Ocean and in the Cape Verde Archipelago. En: *IV Simpósio Fauna e Flora das Ilhas Atlânticas, Praia* (Eds.). Praia, Ilha de Santiago, República de Cabo Verde: Ministério do Ambiente, Agricultura e Pescas. pp. 13-26.
- Pybus, C. 1974. Some observations on the behaviour of excised segments from *Dictyota dichotoma* (Huds.) Lamour. and *Dilophus spirafis* (Mont.) Hamel in culture. *The Irish Naturalists' Journal*, **18**: 25-27.
- Quan-Young, L.I.; Díaz-Martín M.A. y Espinoza-Avalos, J. 2004. Floristics, cover and phenology of marine macroalgae from Bajo Pepito, Isla Mujeres, Mexican Caribbean. *Bull. Mar. Sci.* **75**: 11-25.
- Ramírez, M.E. y Santelices, B. 1991. Catálogo de las algas marinas bentónicas de la costa temperada del Pacífico de Sudamérica. *Monografías Biológicas*, **5**: 1-437.
- Randall, J.E. 1964. Contributions to the biology of the queen conch. *Strombus galeatus*. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean*, **14**: 246-295.
- Rawlence, D.J. 1972. An ultrastructural study of the relationship between rhizoids of *Polysiphonia lanosa* (L.) Tandy (Rhodophyceae) and tissue of *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis (Phaeophyceae). *Phycologia*, **11**: 279-290.
- Rawlence, D.J. y Taylor, A.R.A. 1972. A light and electron microscopic study of rizoid development in *Polysiphonia lanosa* (L.) Tandy. *Journal of Phycology*, **8**: 15-24.
- Reinke, J. 1888. Die braunen algen (Fucaceen und Phaeosporéen) der Kieler Bucht. *Berichte der deutsche botanischen Gesellschaft*, **6**: 14-20.
- Reinke, J. 1889. *Atlas deutscher Meeresalgen Im Auftrage des Königlich Preussischen Ministeriums für Landwirthschaft, Domänen und Forsten herausgegeben im Interesse der Fischerei von der Kommission zur wissenschaftlichen Untersuchung der deutschen Meere*. Berlin: Paul Parey. Vol. 1, pp. 1-34.

- Reinke, J. 1892. *Atlas deutscher Meeresalgen Im Auftrage des Königlich Preussischen Ministeriums für Landwirtschaft, Domänen und Forsten herausgegeben im Interesse der Fischerei von der Kommission zur wissenschaftlichen Untersuchung der deutschen Meere*. Berlin: Paul Parey. Vol. 2 (3-5), pp. 55-70.
- 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. *Bot. Mar.* **43**: 299-304.
- Renouf, L.P.W. 1931. Preliminary work of a new biological station (Lough Ine, Co. Cork, I.F.S.). *Journal of Ecology*, **19**: 409-434.
- Reyes-Vasques, 1970. Studies on the diatom flora on *Thalassia testudinum* König in Biscayne Bay, Florida. *Bulletin of Marine Science*, **20**: 105-134.
- Reyes, J. y Afonso-Carrillo, J. 1995. Morphology and distribution of nongeniculate coralline algae (Corallinaceae: Rhodophyta) on the leaves of the seagrass *Cymodocea nodosa* (Cymodoceae). *Phycologia*, **34**: 179-190.
- Reyes, J. y Sansón, M. 1996. Las algas epífitas en *Cymodocea nodosa* en El Médano, Isla de Tenerife (Magnoliophyta, Cymodoceaceae). *Vieraea*, **25**: 45-56.
- Ribera, M.A.; Gómez-Garreta, A.; Gallardo, T.; Cormaci, M.; Furnari, G. y Giaccone, G. 1992. Check-list of Mediterranean Seaweeds. I. Fucophyceae. *Botanica Marina*, **35**: 109-130.
- Richardson, F.D. 1980. Ecology of *Ruppia maritima* L. in New Hampshire (U.S.A.) tidal marshes. *Rhodora*, **82**: 403-439.
- Richardson, W.D. 1975. The marine algae of Trinidad, West Indies. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Botany*, **5**: 1-143.
- Rindi, F. y Cinelli, F. 2000. Phenology and small-scale distribution of some rhodomelacean red algae on a western Mediterranean rocky shore. *European Journal of Phycology*, **35**: 115-125.
- Rueness, J. 1997. Algae. En: Brattegard, T. y Holthe, T. (eds.) *Distribution of marine, benthic macro-organisms in Norway. A tabulated catalogue preliminary Edition. Research Report No. 1997-1*. Trondheim: Direktoratet for Naturforvaltning.
- Rull Lluç, J.; Ribera, M.A.; Barceló, M.C. y Gómez Garreta, A. 2005. Mapas de distribución de algas marinas de la Península Ibérica e Islas Baleares. XVIII. *Dictyota dichotoma*, *D. linearis* y *D. mediterranea* (Dictyotales, Fucophyceae). *Botanica Complutensis*, **29**: 63-70.
- Rull, J. y Gómez Garreta, A. 1989. Distribucion de algas epífitas sobre los ejemplares de *Cystoseira mediterranea* Sauv. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, **46**: 99-106.
- Russell, G. y Veltcamp, C.J. 1984. Epiphyte survival on skinshedding macrophytes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **18**: 149-153.
- Ryland, J. S. 1974 a. Behaviour, settlement and metamorphosis of bryozoan larvae: a review. *Thalassia Jugoslavica*, **10**: 239-262.
- Ryland, J. S. 1974 b. Observation on some epibiotic of Gulfweed, *Sargassum natans* (L.) Meyen. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **14**: 17-25.
- Ryland, J.S. y Stebbing, A.R.D. 1971. Settlement and orientate growth in epiphytic epizoic bryozoans. En: *Fourth European Marine Biology Symposium* (Ed. D.J. Crisp), Cambridge University Press, 105-123.
- Salgado, J.M. y Niell, F.X. 1974. Estructura de la población de epífitos de *Himantalia elongata*. *Investigación Pesquera*, **38**: 305-324.
- Sammarco, P.W. 1983. Effects of fish grazing and damselfish territoriality on coral reef algae. I. Algal community structure. *Marine Ecology Progress Series*, **13**: 1-14.
- Sánchez, I.; Fernández, C. y Rico, J.M. 2003. Distribution, abundance and phenology of two species of *Liagora* (Nemaliales, Rhodophyta) in northern Spain. *Phycologia*, **42**(1): 7-17.
- Sand-Jensen, K. 1977. Effects of epiphytes on eelgrass photosynthesis. *Aquatic Botany*, **3**: 55-63.
- Sanders, G. 1860. On the advantage to Botany of local lists and notes with reference to the algae of the east coast of Ireland. *Proceedings of the Dublin Natural History Society*, **7**: 36-39.
- Santelices, B. 1989. *Algas marinas de Chile. Distribución, ecología utilización y diversidad*. Santiago: Ediciones Universidad Católica de Chile. pp. 399.
- Santelices, B. 1990. Patterns of reproduction, dispersal and recruitment in seaweeds. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, **28**: 177-276.
- Sauvageau, C. 1897. Note préliminaire sur les algues marines du golfe de Gascogne. *Journal de Botanique, Morot*, **11**: 166-179, 202-214, 252-257, 263-288, 301-311.

- Sauvageau, C. 1897. Sur quelques Myrionémacées. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique*, sér. 85: 161-288.
- Schenetter, R.; Hörnig, I y Weber-Peukert. 1987. Taxonomy of some North Atlantic Distyota species (Phaeophyta). *Hydrobiologia*, **151/152**: 193-197.
- Scherffel y Kol. 1838.
- Schindler, D.W. 1974. Evolution of phosphorus limitation in lakes. *Science*, **195**: 260-262.
- Schneider, C.W. 1983. The red algal Genus *Audouinella* Bory (Nemaliales: Acrochaetiaceae) from North Carolina. *Smithsonian Contributions to the Marine Science*, N° 22, pp 35.
- Schneider, C.W. y Searles, R.B. 1991. *Seaweeds of the southeastern United States. Cape Hatteras to Cape Canaveral*. Durham & London: Duke University Press. pp. 553.
- Schonbeck, M. y Norton, T. 1978. Factors controlling the upper limits of fucoid algae on the shore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 31: 303-13.
- 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. *Bot. Mar.* **39**: 83-93.
- Schousboe 1892
- Scrosati, R. y Heaven, C. 2007. Spatial trends in community richness, diversity, and evenness across rocky intertidal environmental stress gradients in eastern Canada. *Marine Ecology Progress Series*, **342**: 1-14.
- Seoane Camba, J. 1957. Algas superiores de las Rías Bajas gallegas. *Investigaciones Pesqueras*, **8**: 15-28.
- Seoane-Camba, J. 1965. Estudios sobre las algas bentónicas en la costa sur de la Península Ibérica (litoral de Cádiz). *Investigacion Pesquera*, **29**: 3-216.
- Serrão, E.A.; Alice, L.A. y Brawley, S.H. 1999. Evolution of the Fucaceae (Phaeophyceae) inferred from nrDNA-ITS. *Journal of Phycology*, **35**: 382-394.
- Setchell, W.A. y Gardner, N.L. 1922. Phycological contributions. V. New species of *Pylaiella* and *Streblonema*. *University of California Publications in Botany*, **7**: 385-402.
- Setchell, W.A. y Gardner, N.L. 1925. The marine algae of the Pacific coast of North America. Part III. Melanophyceae. *Univ. Calif. Publ. Bot.* **8**: 383-898.
- Shannon, C.E. y Weaver, W. 1963. *The mathematical theory of Communication*. University of Illinois Press. pp. 117.
- Short, F.T.; Dennison, W.C. y Capone, D.G. 1990. Phosphorus limited growth of the tropical seagrass *Syringodium filiforme* in carbonate sediments. *Marine Ecology Progress Series*, **62**: 169-174.
- Sieburth, J.M. y Conover, J.T. 1965. *Sargassum* tannin, an antibiotic which retards fouling. *Nature*, **208**: 52-53.
- Sieburth, J.M. y Thomas, C. 1973. Fouling on eelgrass (*Zostera marina*). *Journal of Phycology*, **24**: 132-140.
- Sierra, F. y Fernandez, C. 1984. El horizonte de *Corallina elongata* Ellis et Soland en la costa central de Asturias (N de España). II: Dinámica de un ciclo anual. *Revista Biológica de la Universidad de Oviedo*, **2**: 131-141.
- Silberstein, K.; Chiffings, A.W. y McComb, A.J. 1986. The loss of seagrass in Cockburn Sound, Western Australia. III. The effect of epiphytes on productivity of *Posidonia australis* Hook. *Aquatic Botany*, **24**: 355-371.
- Silva, P.C.; Basson, P.W. y Moe, R.L. 1996. *Catalogue of the benthic marine algae of the Indian Ocean*. University of California Publications in Botany, 79: 1-1259.
- Siqueiros-Belrones, D. A.; Ibarra Obando, S.E. y Loya-Salina, D.H. 1885. Una aproximación a la estructura florística de las diatomeas epífitas de *Zostera marina* y sus variaciones temporales en Bahía Falsa, San Quintín, B.C. *Ciencias Marinas*, **11**: 69-88.
- Slocum, C.J. 1980. Differential susceptibility to grazers in two places of an intertidal alga: advantages of heteromorphic generations. *Journal Experimental Marine Biology Ecology*, **46**: 99-110.
- Smith, G.M. 1955. *Cryptogamic Botany*. Vol. 1. New York: McGraw-Hill. 546 pp.
- Smith, W.O. y Penhale, P.A. 1980. The heterotrophic uptake of dissolved organic carbon by e elgrass (*Zostera marina* L.) and its epiphytes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **48**: 233-242.
- Sokal, R.R. y Rohlf, F.J. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3ª edición. W. H. Freeman and Co., New York. pp. 887.
- Soto, J. y Conde, F. 1989. Catálogo florístico de las algas bentónicas marinas del litoral de Almería (Sureste de España). *Bot. Complutense*, **15**: 61-83.

- South, G. y P. Skelton. 2003. Catalogue of the marine benthic macroalgae of the Fiji Islands. South Pacific. *Austral. Syst. Bot.* **16**: 699-758.
- South, G.R. y Whittick, A. 1987. *Introduction to Phycology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications. pp. 341.
- Sprengel, K. 1827. *Systema vegetabilium*. Editio decima sexta. Voluminis IV. Pars I. Classis 24. Gottingae [Göttingen]: sumtibus Librariae Dieterichianae. pp. 1-592.
- Stackhouse, J. 1809. *Tentamen marino-cryptogamicum, ordinem novum; in genera et species distributum, in Classe XXIVta Linnaei sistens*. Mémoires de la Société Imperiale des Naturalistes de Moscou, **2**: 50-97.
- Stackhouse, J. 1816. *Nereis britannica Editio altera. Nova addita classificatione cryptogamiarum [sic] respectu generis Fuci*. Bath y London: S. Collingwood. pp. 68.
- Stearn, W.T. 1973. *Botanical Latin. History, grammar, syntax, terminology and vocabulary*. Newton Abbott: David y Charles. pp. 1-566.
- Stebbing, A.R.D. 1972. Preferential settlement of a bryozoan and serpulid larvae on the younger part of *Laminaria* fronds. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **52**: 765-772.
- Stegenga, H.; Bolton, J.J. y Anderson, R.J. 1997. *Seaweeds of the South African west coast*. Cape Town: Bolus Herbarium, University of Cape Town. Notes: Contributions from the Bolus Herbarium, Vol. 18. 1-655 pp.
- Stegenga, H.; Karremans, M. y Simons, J. 2007. Zeewieren van de voormalige oesterputten bij Yerseke. *Gorteria*, **32**: 125-143.
- Stegenga, H. y Mol, I. 1983. Some marine brown algae new or rare to the Netherlands. *Acta Botanica Neerlandica*, **32**: 153-162.
- Stephenson, T.A. y Stephenson, A. 1972. *Life between the tide marks on rocky shores*. San Francisco: W.H. Freeman. pp. 425.
- Sullivan, M.J. 1977. Edaphic diatom communities associated with *Spartina alterniflora* and *S. patens* in New Jersey. *Hydrobiologia*, **52**: 207-211.
- Sun, H.H.; Ferrara, N.M.; McConnell, O.J. y Fenical, W. 1980. An inhibitor of mitotic cell division from the brown alga *Bufurcaria galapagensis*. *Tetrahedron Letter*, **27**: 3123-3126.
- Synnott, D.M. 1969. The marine algae of Clogher Head, Co Louth. *Irish Naturalist's Journal*, **6**: 163-164.
- Taşkin, E.; Öztürk, M. y Wynne, M.J. 2006. Firts reprot of *Microspongium globosum* Reinke (Phaeophyceae, Myrionemataceae) in the Mediterranean Sea. *Nova Hedwigia*, **82**: 135-142.
- Tanaka, N. 1986. Adhesive strength of epiphytic diatoms on various seaweeds. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* **52**: 817-821.
- Tanaka, N.; Ohwada, K.; Sugiyama, M.; Asakawa, A. Iikura, T. y Kitamura, S. 1984. Seasonal occurrences of epiphytic microalgae on the natural seaweeds and artificial seagrasses in Ago Bay. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* **50**: 1665-1669.
- Tassen, J.P. 1972. Observations on *Navicula endophytica* Hasle (Bacillariophyceae). *Sarsia*, **51**: 67-82.
- Tassen, J.P. 1975. *Navicula fucicola* sp. nov., a diatom living in the apical slit of *Fucus vesiculosus* L. (Phaeophyceae). *Sarsia*, **59**: 1-6.
- Taylor, W.R. 1930. A synopsis of the marine algae of Brazil. *Revue Algologique*, **5**: 1-35.
- Taylor, W.R. 1945. *Pacific marine algae of the Allan Hancock Expeditions to the Galapagos Islands*. Allan Hancock Pac. Exped. 12:1-528.
- Taylor, W.R. 1957. *Marine algae of the northeastern coast of North America*. Ann. Arbor., Mich., University of Michigan Press. pp. 509.
- Taylor, W.R. 1960. *Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of the Americas*. Ann Arbor: The University of Michigan Press, pp. 1-870.
- Thuret, G. 1855. Recherches sur la fécondation des Fucacées et les anthé ridies des Algues. *Ann. Sc. nat., Bot. ser.* **4**: 5-28.
- Tittley, I. y Neto, A.I. 1994. "Expedition Azores 1989": *Benthic marine algae (seaweeds) recorded from Faial and Pico*. Vol. 12A, pp. 1-13.
- Trenhaile, A.S. 1987. *The Geomorphology of Rocky Coasts*. Clarendon Press, Oxford.
- Trocine, R.P.; Rice, J.D. y Wells, G.N. 1981. Inhibition of seagrass photosynthesis by ultraviolet-B radiation. *Plant Physiology*, **68**: 74-89.

- Tronholm, A.; Sansón, M.; Afonso-Carrillo, J. y De Clerck, O. 2008. Distinctive morphological feature, life cycles phases and seasonal variations in subtropical populations of *Dictyota dichotoma* (Dictyotales, Phaeophyceae). *Botanica Marina*, **51**: 132-144.
- Tronholm, A.; Steen F.; Tyberguein, L.; Leliaert, F.; Verbruggen, H.; Ribera Siguan, M.A. y De Clerck, O. 2010. Species delimitation, taxonomy and biogeography of *Dictyota* in Europe (Dictyotales, Phaeophyceae). *Journal of Phycology*, 46: 10.1111/j.1529-8817.2010.00908.x.
- Tsekos, I. y Haritonidis, S. 1977. A survey of the marine algae of the Ionian Islands, Greece. *Botanica Marina*, **20**: 47-65.
- Tseng, C.K. 1984. *Common Seaweeds of China*. Beijing: Science Press. 1-318 pp.
- Tsirika, A. y Haritonidis, S. 2005. A survey of the benthic flora in the National Marine Park of Zakynthos (Greece). *Botanica Marina*, **48**: 38-45.
- Tsuda, R.T. 2004. *Dictyota* (Phaeophyceae) from Micronesia. En: *Taxonomy of economic seaweeds with references to the Pacific and other locations*, I.A. Abbott y McDermid, K.J. (Eds.), Vol. IX, Hawaii Sea Grant College Program, Univ. of Hawaii, Honolulu.
- Turner, D. 1802. *A synopsis of the British Fuci*. Yarmouth: Printed by F. Bush. 189 pp.
- Turner, D. 1808. *Fuci sive plantarum fucorum generi a botanicis ascriptarum icones descriptiones et historia. Fuci, or coloured figures and descriptions of the plants referred by botanists to the genus Fucus*. London: Arch. Vol. 1, 71 pp.
- Vadas, R.L. 1985. Herbivory. En: *Handbook of Phycological Methods. Ecological Field Methods: Macroalgae*. Littler, M.M. y Littler, D.S. (Eds.). Cambridge: Cambridge University Press. pp. 531-572.
- Vadas, R.L. y Steneck, R.S. 1988. Zonation of deep water benthic algae in the Gulf of Maine. *Journal of Phycology*, **24**: 338-346.
- Valenzuela Miranda, S. 2002. Catálogo de las algas recogidas por F. Miranda en la Ría de Pontevedra (NO de España). *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)*, **11**: 5-39.
- Valiela, I. 1984. *Marine Ecological Processes*. Springer, New York, 546 pp.
- Van Alstyne, K.L.; Whitman, S.L. y Ehling, J.M. 2001. Differences in herbivore preferences, phlorotannin production, and nutritional quality between juvenile and adult tissues from marine algae. *Marine Biology*, **139**: 201-210.
- Van den Hoek, C.; Mann, D.G. y Jahns, H.M. 1995. *Algae. An Introduction to Phycology*. Cambridge: Cambridge University Press. 623 pp.
- Van Patten, M.S. 2006. *Seaweeds of Long Island Sound*. Groton: Connecticut Sea Grant College Program. pp. 104.
- Vásquez, J.A.; Castilla, J.C. y Santelices, B. 1984. Distributional patterns and diets of four species of sea urchins ingiant kelp forest (*Macrocystis pyrifera*) of Puerto Toro, Navarino Island, Chile. *Marine Ecology Progress Series*, **19**: 55-63.
- Veiga, A. J.; Cremades, J. y Bárbara, I. 1998. A catalogue of the marine benthic algae of the Sisargas Islands (N.W. Iberian Peninsula, Spain). *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, Suppl. **5**: 481-493.
- Veiga Villar, A.J. 1999. Caracterización de la flora y vegetación bentónica marina intermareal y de su riqueza en recursos explotables en las Rías Baixas gallegas (NO Península Ibérica). *Algas*, **22**: 12-15.
- Van der Ben, 1971. D. Van der Ben, Les épiphytes des feuilles de *Posidonia oceanica* Delile sur les côtes françaises de la Méditerranée. *Inst. R. Sci. Nat. Belg. Mém.* **168**: 1-101.
- 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.
- Viera-Rodríguez, M.A.; Gil-Rodríguez, M.C.; Audiffred, P.A.J.; Prud'Homme van Reine, W.F.; Haroun-Tabraue, R. y Wildpret de la Torre, W. 1987. Contribución al estudio de la flórua bentónica del islote de Montaña Clara. Canarias. *Vieraea*, **17**: 271-279.
- Vinassa, P.E. 1892. Coralline mediterranean raccolte dal Prof Meneghini. *Atti della Società Toscana di Scienze Naturali Residente in Pisa. Processi Verbali*, **8**: 58-60.
- Wang, H.; Chiu, L.C.M.; Ooi, V.E.C. y Ang, P.O. Jr. 2008. Seaweed polysaccharides with anticancer potential. *Botanic Marina*, **51**: 313-319.
- Weber-Peukert, G. 1985. Ontogenetische, autökologische und taxonomische Untersuchungen and ausgewählten Arten der Gattung Dictyota (Dictyotales, Phaeophyceae). I. Cytologische Daten als differenzierungsmerkmale. *Nova Hedwigia*, **42**: 123-149.

- Welten, M.C.M.; Audiffred, P.A.J. y Prud'homme van Reine, W.F. 2002. Notes on marine algae collected in Guinea-Bissau, Tropical West Africa. *Botanica Marina*, **45**: 380-384.
- Wernberg, T.; Thomsen, M.S.; Ståhr, P.A. y Pedersen, M.F. 2001. Comparative phenology of *Sargassum muticum* and *Halidrys siliquosa* (Phaeophyceae: Fucales) in Limfjorden, Denmark. *Botanica Marina*, **44**: 31-39.
- Wetzel, R.G. 1979. The role of the littoral zone and detritus in lake metabolism. *Archiv Fuer Hydrobiologie*, **13**: 145-161.
- Wiesemeier, T.; Hay, M.E. y Pohnert, G. 2007. The potential role of wound-activated volatile release in the chemical defense of the brown alga *Dictyota dichotoma*: blend recognition by marine herbivores. *Aquatic Science*, **69**: 403-412.
- Willcocks, P.A. 1982. Colonisation and distribution of the red algal epiphytes *Melobesia mediocris* and *Smithora naiadum* on the seagrass *Phyllospadix torreyi*. *Aquatic Botany*, **12**: 365-375.
- Wille, N. 1919. Algologische Notizen XXV-XXIX. *Nyt Magazin for Naturvidenskaberne*, **56**: 1-60.
- Williams, J.L. 1905. Studies in the Dictyotaceae. III. The peridiocity of the sexual cells in *Dictyota dichotoma*. *Annals Bot.* **19**: 531-560.
- Williams-Linera, G. y Meave, J. 2002. Patrones fenológicos. En: Guariguata, M. R. y Kattan, G. H. (Comps.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Ediciones LUR, San José. pp. 407-431.
- Wilmotte, A.; Goffart, A. y Demoulin, V. 1988. Studies of marine epiphytic algae, Calvi, Corsica I: Determination of minimal sampling areas for microscopic algal epiphytes. *British phycological Journal*, **23**: 251-258.
- Womersley, H.B.S. 1984. *The marine benthic flora of Southern Australia*. Government Printing Division Part I: pp. 329.
- Womersley, H.B.S. 1987. *The marine benthic flora of southern Australia. Part II*. Adelaide: South Australian Government Printing Division. pp. 481.
- Wood, E.J.F. 1972. Substratum, unicellular plants, p. 1271-1322. En: *Marine Ecology*. O. Kinne (Ed.). Vol. 1. Environmental Factors, Part 3. Wiley-Interscience.
- Yasumoto, T., Nakajima, I.; Bagnis, R. y Adachi, R. 1977. Finding of a dinoflagellate as a likely culprit of ciguatera. *Bull. Jap. Soc. Fish.* **43**: 1021-1026.
- Yorio, P. 1998. Zona costera patagónica. En: *Los humedales de la Argentina. Clasificación, situación actual, conservación y legislación*, Canevari, P.; Blanco, D.E.; Bucher, E.H.; Castro, G. y Davidson, I (Eds.). Wetlands International, Buenos Aires. pp. 137-167.
- Yorio, P.; Frere, E.; Gandini, P. y Harris, G. (Eds.). 1998. *Atlas de la distribución reproductiva de Aves Marinas en el Litoral Patagónico*. PMIZCP/FPN/WCS. pp 221.
- Yoshida, T. 1998. *Marine algae of Japan*. Tokyo: Uchida Rokakuho Publishing Co., Ltd. 1-1222. pp.
- Yoshida, T.; Nakajima, Y. y Nakata, Y. 1990. Check-list of marine algae of Japan (revised in 1990). *Japanese Journal of Phycology*, **38**: 269-320.
- Zimmermann, R.; Gibson, R. y Harrington, J. 1979. Herbivory and detritivory among gammarida amphipods from a Florida seagrass community. *Marine Biology*, **54**: 41-47.
- Zinova, A.D. 1958. Composition and character of the algal flora near the shores of the Antarctic continent and in the vicinity of the Kerguelen and Macquarie Islands. *Inform. Bull. Soviet Antarctic Expeds*, **3**: 47-4

Anexos

Anexo 1

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	123,036	3	41,012	41,871	1,2031E-21
error	226,261	231	0,979		
Total	349,297	234			

1

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	2,758	3	0,919	0,748	0,529
Error	62,681	51	1,229		
Total	65,439	54			

2

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,711	3	0,237	0,230	0,875
Error	57,589	56	1,028		
Total	58,300	59			

3

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	6,510	3	2,170	2,570	0,063
Error	47,285	56	0,844		
Total	53,796	59			

4

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	7,214	2	3,607	4,953	0,010
Error	41,512	57	0,728		
Total	48,726	59			

5

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	10,969	3	3,656	38,709	3,05265E-20
Error	21,442	227	0,094		
Total	32,411	230			

6

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,225	3	0,075	0,594	0,622
Error	5,922	47	0,126		
Total	6,147	50			

7

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,199	3	0,066	0,522	0,669
Error	5,840	46	0,127		
Total	6,039	49			

8

Tablas ANOVA 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 y 8. **1:** Variable: *ln* biomasa de *Dictyota dichotoma*, considerando la muestra total. **2:** Variable: *ln* biomasa de los talos de las diferentes fases durante los meses de otoño. **3:** Variable: *ln* biomasa de los talos de las diferentes fases durante los meses de invierno. **4:** Misma tabla que 3 pero para los meses de primavera. **5:** Variable: *ln* peso seco de los talos para los meses estivales. **6:** Variable: *ln* longitud de los talos, considerando la muestra en su totalidad. **7:** Variable: *ln* longitud de los talos, correspondiente a los meses otoñales. **8:** Variable: *ln* longitud de los talos, correspondiente a la muestra de invierno.

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	1,517	3	0,506	7,865	0,0002
Error	3,535	55	0,064		
Total	5,052	58			

9

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,045	3	0,015	0,283	0,838
Error	2,947	56	0,053		
Total	2,992	59			

10

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	1,364	3	0,455	5,180	0,0018
Error	19,837	226	0,088		
Total	21,201	229			

11

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>SC</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,776	3	0,259	31,801	3,456E-17
Error	1,839	226	0,008		
Total	2,615	229			

12

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,250	3	0,083	1,448	0,241
Error	2,648	46	0,058		
Total	2,898	49			

13

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,250	3	0,083	1,448	0,241
Error	2,648	46	0,058		
Total	2,898	49			

14

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,523	3	0,174	1,212	0,314
Error	8,053	56	0,144		
Total	8,575	59			

15

Tablas ANOVA 9, 10, 11, 12, 13, 14 y 15. **9:** Como en la 8 pero para las muestras de primavera. **10:** misma tabla que 9, correspondiente a las muestras estivales. **11:** Variable: longitud del segundo internodo, considerando la muestra total. **12:** Variable: ancho del segundo internodo, considerando la muestra total. **13:** Variable: longitud del segundo internodo, considerando las muestras de otoño. **14:** Variable: ancho del segundo internodo para las muestras de otoño. **15:** Misma tabla que 13 pero para las muestras de invierno.

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,008	3	0,003	0,171	0,916
Error	0,841	56	0,015		
Total	0,849	59			

16

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,109	3	0,036	0,962	0,417
Error	2,119	56	0,038		
Total	2,228	59			

17

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,001	3	0,0003	0,171	0,916
Error	0,093	56	0,002		
Total	0,093	59			

18

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,074	3	0,025	0,225	0,879
Error	6,129	56	0,109		
Total	6,202	59			

19

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,001	3	0,0003	0,194	0,900
Error	0,092	56	0,002		
Total	0,093	59			

20

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	9,280	3	3,093	16,695	7,84769E-10
Error	41,874	226	0,185		
Total	51,154	229			

21

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,020	3	0,007	0,038	0,990
Error	8,133	46	0,177		
Total	8,153	49			

22

Tablas ANOVA 16, 17, 18, 19, 20, 21 y 22. **16:** Variable: ancho del segundo internodo de *Dictyota dichotoma*, para los talos registrados durante la estación invierno. **17:** Variable: longitud del segundo internodo para las muestras de primavera. **18:** Variable: ancho del 2º internodo, para muestras primaverales. **19:** Variable: longitud del 2º internodo para la estación estival. **20:** Variable: ancho del 2º internodo de los talos de *D. dichotoma*. **21:** Variable: *ln* ancho de la región basal considerando la muestra en su totalidad. **22:** Tabla de ANOVA para la misma variable que 21, pero solo considerando las muestras otoñales.

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,005	3	0,002	0,234	0,872
Error	0,362	56	0,006		
Total	0,367	59			

23

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	3,750	3	1,250	5,161	0,003
Error	13,564	56	0,242		
Total	17,315	59			

24

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,184	3	0,061	0,573	0,635
Error	5,993	56	0,107		
Total	6,177	59			

25

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	1,760	3	0,587	4,237	0,006
Error	31,299	226	0,138		
Total	33,059	229			

26

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	3,037	3	1,012	5,549	0,001
Error	41,228	226	0,182		
Total	44,265	229			

27

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,689	3	0,230	1,992	0,128
Error	5,305	46	0,115		
Total	5,995	49			

28

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,481	3	0,160	0,928	0,435
Error	7,945	46	0,173		
Total	8,425	49			

29

Tablas ANOVA 23, 24, 25, 26, 27, 28 y 29. **23:** Variable *ln* ancho de la región basal para las muestras invernales. **24:** Tabla de ANOVA para la misma variable que 23, pero para las muestras de primavera. **25:** Como en 24, pero las muestras de verano. **26:** Variable: *ln* altura de las células corticales del ápice de *D. dichotoma*, considerando la muestra total, comparando entre las estaciones del año. **27:** Variable: *ln* altura de células corticales basales considerando la muestra en su totalidad. **28:** Variable: *ln* altura de células corticales apicales entre los diferentes talos del ciclo de vida de la especie, considerando las muestras otoñales. **29:** Variable: *ln* altura de las células corticales basales de las muestras otoñales de los diferentes talos.

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	1,066	3	0,355	3,029	0,037
Error	6,566	56	0,117		
Total	7,632	59			

30

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	1,740	3	0,580	2,996	0,038
Error	10,842	56	0,194		
Total	12,582	59			

31

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	1,412	3	0,471	4,723	0,005
Error	5,581	56	0,100		
Total	6,993	59			

32

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,114	3	0,038	0,305	0,822
Error	7,003	56	0,125		
Total	7,117	59			

33

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,577	3	0,192	1,426	0,245
Error	7,557	56	0,135		
Total	8,134	59			

34

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	1,137	3	0,379	1,826	0,153
Error	11,625	56	0,208		
Total	12,763	59			

35

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	3,814	3	1,271	4,358	0,005
Error	65,945	226	0,292		
Total	69,759	229			

36

Tablas ANOVA 30, 31, 32, 33, 34, 35 y 36. **30:** Variable *ln* altura de células corticales apicales para las muestras de invierno discriminando entre los diferentes talos. **31:** Variable: *ln* altura de las células corticales basales de las muestras invernales de los de los diferentes talos reproductivos. **32:** Variable: *ln* altura de células corticales del ápice de los diferentes talos de la especie muestreados durante la primavera. **33:** Variable: *ln* altura de células corticales basales considerando las muestras de primavera. **34:** Variable: *ln* altura de células corticales del ápice de los diferentes talos de la especie muestreados durante los meses de verano. **35:** Variable: *ln* altura de células corticales basales considerando las muestras de estivales. **36:** Variable: *ln* altura de células medulares apicales, comparando las estaciones anuales y considerando la muestra en su totalidad.

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	6,732	3	2,244	6,199	0,0005
Error	81,818	226	0,362		
Total	88,550	229			

37

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	1,217	3	0,406	1,446	0,242
Error	12,905	46	0,281		
Total	14,122	49			

38

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	1,010	3	0,337	0,586	0,627
Error	26,430	46	0,575		
Total	27,440	49			

39

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,289	3	0,096	0,336	0,799
Error	16,071	56	0,287		
Total	16,360	59			

40

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,589	3	0,196	0,614	0,609
Error	17,907	56	0,320		
Total	18,496	59			

41

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,537	3	0,179	0,393	0,758
Error	25,483	56	0,455		
Total	26,020	59			

42

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	1,550	3	0,517	2,086	0,112
Error	13,870	56	0,248		
Total	15,420	59			

43

Tablas ANOVA 37, 38, 39, 40, 41, 42 y 43. **37:** Variable: *ln* altura de células medulares basales considerando la muestra total. **38:** Variable: *ln* altura de células medulares apicales, comprando las muestras otoñales entre los diferentes tipos de talos. **39:** Variable: *ln* altura de células medulares basales considerando las muestras de otoño. **40:** Variable: *ln* altura de células medulares apicales considerando las muestras de invierno. **41:** Variable: *ln* altura de células medulares basales considerando las muestras de invierno. **42:** Variable: *ln* altura de células medulares apicales considerando las muestras de primavera. **43:** Variable: *ln* altura de células medulares basales considerando las muestras de primavera.

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	1,298	3	0,433	2,974	0,039
Error	8,145	56	0,145		
Total	9,443	59			

44

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,881	3	0,294	0,840	0,478
Error	19,580	56	0,350		
Total	20,461	59			

45

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	2,104	3	0,701	8,019	4,12204E-05
Error	20,643	236	0,087		
Total	22,748	239			

46

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,485	3	0,162	3,715	0,012
Error	10,268	236	0,044		
Total	10,752	239			

47

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,396	3	0,132	0,970	0,413
Error	7,625	56	0,136		
Total	8,021	59			

48

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,191	3	0,064	1,359	0,265
Error	2,622	56	0,047		
Total	2,813	59			

49

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,523	3	0,174	1,705	0,176
Error	5,729	56	0,102		
Total	6,252	59			

50

Tablas ANOVA 44, 45, 46, 47, 48, 49 y 50. **44:** Variable: *ln* altura de células medulares apicales considerando las muestras de verano. **45:** Variable: *ln* altura de células medulares basales considerando las muestras de verano. **46:** Variable: *ln* longitud de las células corticales apicales, considerando la muestra total. **47:** Variable: *ln* ancho de las células corticales apicales, considerando la muestra total. **48:** Variable: *ln* longitud de las células corticales apicales comparando diferentes talos en la estación otoño. **49:** Variable: *ln* ancho de las células corticales apicales comparando diferentes talos en la estación otoño. **50:** Variable: *ln* longitud de células corticales apicales considerando las muestras de invierno.

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,257	3	0,086	1,945	0,133
Error	2,465	56	0,044		
Total	2,722	59			

51

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,093	3	0,031	0,506	0,680
Error	3,441	56	0,061		
Total	3,534	59			

52

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,358	3	0,119	3,501	0,021
Error	1,907	56	0,034		
Total	2,265	59			

53

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,051	3	0,017	0,337	0,799
Error	2,772	55	0,050		
Total	2,823	58			

54

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,180	3	0,060	1,478	0,230
Error	2,276	56	0,041		
Total	2,456	59			

55

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	5,252	3	1,751	17,954	1,57482E-10
Error	23,013	236	0,098		
Total	28,265	239			

56

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,966	3	0,322	5,516	0,001
Error	13,770	236	0,058		
Total	14,736	239			

57

Tablas ANOVA 51, 52, 53, 54, 55, 56 y 57. **51:** Variable: *ln* ancho de células corticales apicales considerando las muestras de invierno. **52:** Variable: *ln* longitud de células corticales apicales considerando las muestras de primavera. **53:** Variable: *ln* ancho de células corticales apicales considerando las muestras de primavera. **54:** Variable: *ln* longitud de células corticales apicales considerando las muestras de verano. **55:** Variable: *ln* ancho de células corticales apicales considerando las muestras de verano. **56:** Variable: *ln* longitud de las células medulares apicales analizando la variación estacional de la muestra total. **57:** Variable: *ln* ancho de las células medulares apicales analizando la variación estacional de la muestra total.

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,547	3	0,182	1,565	0,208
Error	6,528	56	0,117		
Total	7,075	59			

58

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,511	3	0,170	3,390	0,024
Error	2,812	56	0,050		
Total	3,323	59			

59

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,225	3	0,075	0,533	0,662
Error	7,889	56	0,141		
Total	8,115	59			

60

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,440	3	0,147	1,880	0,143
Error	4,372	56	0,078		
Total	4,812	59			

61

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,224	3	0,075	0,890	0,452
Error	4,696	56	0,084		
Total	4,920	59			

62

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,026	3	0,009	0,165	0,919
Error	2,893	56	0,052		
Total	2,918	59			

63

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,009	3	0,003	0,065	0,978
Error	2,647	56	0,047		
Total	2,657	59			

64

Tablas ANOVA 58, 59, 60, 61, 62, 63 y 64. **58:** Variable: *ln* longitud de las células medulares apicales analizando la variación de los diferentes tipos de talos en las muestras otoñales. **59:** Variable: *ln* ancho de las células medulares apicales analizando la variación de los diferentes tipos de talos en las muestras otoñales. **60:** Variable: *ln* longitud de las células medulares apicales y variación de los diferentes tipos de talos en las muestras invernales. **61:** Variable: *ln* ancho de las células medulares apicales analizando la variación de los diferentes tipos de talos en las muestras de invierno. **62:** Variable: *ln* longitud de las células medulares apicales analizando la variación de los diferentes tipos de talos en las muestras de primavera. **63:** Variable: *ln* ancho de las células medulares apicales analizando la variación de los diferentes tipos de talos en las muestras de primavera. **64:** Variable: *ln* longitud de las células medulares apicales analizando la variación de los diferentes tipos de talos en las muestras de verano.

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,038	3	0,013	0,369	0,775
Error	1,910	56	0,034		
Total	1,948	59			

65

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	2,560	3	0,853	13,736	2,74527E-08
Error	14,663	236	0,062		
Total	17,223	239			

66

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,070	3	0,023	0,366	0,777
Error	15,122	236	0,064		
Total	15,192	239			

67

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,421	3	0,140	2,578	0,063
Error	3,046	56	0,054		
Total	3,466	59			

68

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	6,646	3	2,215	19,606	8,17405E-09
Error	6,328	56	0,113		
Total	12,974	59			

69

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,260	3	0,087	1,055	0,375
Error	4,591	56	0,082		
Total	4,851	59			

70

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,329	3	0,110	1,019	0,391
Error	6,018	56	0,107		
Total	6,347	59			

71

Tablas ANOVA 65, 66, 67, 68, 69, 70 y 71. **65:** Variable: *ln* ancho de las células medulares apicales analizando la variación de los diferentes tipos de talos en las muestras de verano. **66:** Variable: *ln* longitud de las células corticales basales analizando la variación estacional de la muestra total. **67:** Variable: *ln* ancho de las células corticales basales analizando la variación estacional de la muestra total. **68:** Variable: *ln* longitud de las células corticales basales analizando la variación en los diferentes tipos de talos en la muestra otoñal. **69:** Variable: *ln* ancho de las células corticales basales analizando la variación en los diferentes tipos de talos en la muestra otoñal. **70:** Variable: *ln* longitud de las células corticales basales analizando la variación en los diferentes tipos de talos en la muestra de invierno. **71:** Variable: *ln* ancho de las células corticales basales analizando la variación de los diferentes tipos de talos en las muestras de invierno.

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,005	3	0,002	0,029	0,993
Error	3,292	56	0,059		
Total	3,297	59			

72

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,027	3	0,009	0,299	0,826
Error	1,693	56	0,030		
Total	1,720	59			

73

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,149	3	0,050	0,957	0,419
Error	2,900	56	0,052		
Total	3,049	59			

74

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,085	3	0,028	0,728	0,539
Error	2,169	56	0,039		
Total	2,254	59			

75

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	5,672	3	1,891	20,003	1,38026E-11
Error	22,308	236	0,095		
Total	27,980	239			

76

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	1,187	3	0,396	8,326	2,76119E-05
Error	11,217	236	0,048		
Total	12,405	239			

77

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,138	3	0,046	0,423	0,737
Error	6,088	56	0,109		
Total	6,226	59			

78

Tablas ANOVA 72, 73, 74, 75, 76, 77 y 78. **72:** Variable: *ln* longitud de las células corticales basales analizando la variación de los diferentes tipos de talos en las muestras de primavera. **73:** Variable: *ln* ancho de las células corticales basales y la variación de los diferentes tipos de talos en las muestras de primavera. **74:** Variable: *ln* longitud de las células corticales basales analizando la variación de los diferentes tipos de talos en las muestras de verano. **75:** Variable: *ln* ancho de las células corticales basales analizando la variación de los diferentes tipos de talos en las muestras de verano. **76:** Variable: *ln* longitud de las células medulares basales analizando la variación estacional de la muestra total. **77:** Variable: *ln* ancho de las células medulares basales analizando la variación estacional de la muestra total. **78:** Variable: *ln* longitud de las células medulares basales analizando la variación de los diferentes tipos de talos en las muestras de otoño.

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,047	3	0,016	0,404	0,751
Error	2,163	56	0,039		
Total	2,210	59			

79

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,297	3	0,099	0,767	0,518
Error	7,241	56	0,129		
Total	7,538	59			

80

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,545	3	0,182	2,645	0,058
Error	3,848	56	0,069		
Total	4,393	59			

81

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,069	3	0,023	0,371	0,774
Error	3,482	56	0,062		
Total	3,551	59			

82

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,017	3	0,006	0,187	0,905
Error	1,660	56	0,030		
Total	1,677	59			

83

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,080	3	0,027	0,303	0,823
Error	4,912	56	0,088		
Total	4,992	59			

84

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>Probabilidad</i>
Poblaciones	0,222	3	0,074	1,572	0,206
Error	2,642	56	0,047		
Total	2,865	59			

85

Tablas ANOVA 79, 80, 81, 82, 83, 84 y 85. **79:** Variable: *ln* ancho de las células medulares basales analizando la variación de los diferentes tipos de talos en las muestras de otoño. **80:** Variable: *ln* longitud de las células medulares basales analizando la variación de los diferentes tipos de talos en las muestras de invierno. **81:** Variable: *ln* ancho de las células medulares basales analizando la variación de los diferentes tipos de talos en las muestras de invierno. **82:** Variable: *ln* longitud de las células medulares basales analizando la variación de los diferentes tipos de talos en las muestras de primavera. **83:** Variable: *ln* ancho de las células medulares basales analizando la variación de los diferentes tipos de talos en las muestras de primavera. **84:** Variable: *ln* longitud de las células medulares basales analizando la variación de los diferentes tipos de talos en las muestras de verano. **85:** Variable: *ln* ancho de las células medulares basales analizando la variación de los diferentes tipos de talos en las muestras de verano.

Anexo 2

<i>F. de V.</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Poblaciones	41,618	1	41,618	39,60	<0,0001
Error	167,095	159	1,050		
Total	208,714	160			

1

<i>F. de V.</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Poblaciones	0,800	1	0,800	8,37	0,0043
Error	15,204	159	0,095		
Total	16,004	160			

2

<i>F. de V.</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Poblaciones	18,279	1	18,279	33,53	<0,0001
Covariable	80,958	1	80,958	148,50	<0,0001
Pendientes	0,009	1	0,009	0,02	0,893
residual	86,126	157	0,548		
error	86,136	158	0,545		
Total	208,714	160			

3

<i>F. de V.</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Poblaciones	5,200	1	5,200	5,37	0,021
Error	153,142	158	0,969		
Total	158,343	159			

4

<i>F. de V.</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Poblaciones	1,147	1	1,147	1,44	0,232
Covariable	27,683	1	27,683	34,64	<0,0001
Pendientes	1,363	1	1,363	1,71	0,192
residual	124,095	156	0,795		
error	125,459	157	0,799		
Total	158,343	159			

5

Tablas ANOVA y ANCOVA 1, 2, 3, y 5. **1:** Variable $\ln(\text{LF})$ de *Ascophyllum nodosum*, comparando la población infectada y no-infectada. **2:** Variable $\ln(\text{PSA})$ de *A. nodosum*, comparando ambas poblaciones. **3:** Variable $\ln(\text{PSA})$ usando como co-variable $\ln(\text{LF})$ de *A. nodosum*, comparando ambas poblaciones. **4:** Variable número de ramas primarias (**NRP**) de *A. nodosum*, en población libre *Vertebrata lanosa* y epifitada. **5:** Variable raíz de las ramas primarias (**NRP**) y el $\ln(\text{LF})$ de *A. nodosum*, para ambas poblaciones del hospedador.

<i>F. de V.</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Poblaciones	9635,24	1	9635,24	16,17	0,0001
Grupos	10943,08	5	2188,62	3,67	0,0037
Interacción	2279,04	5	455,81	0,77	0,5763
error	88169,04	148	595,74		
Total	#####	159			

6

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Poblaciones	57,153	1	57,153	10,196	0,002
Error	667,043	119	5,605		
Total	724,197	120			

7

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Poblaciones	121,595	1	121,595	18,737	0,00003
Error	817,685	126	6,490		
Total	939,28	127			

8

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Poblaciones	28,434	1	28,434	4,298	0,040
Error	826,934	125	6,615		
Total	855,369	126			

9

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Poblaciones	38,962	1	38,962	6,322	0,013
Error	671,744	109	6,163		
Total	710,706	110			

10

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Poblaciones	0,083	1	0,083	12,095	0,00071
Error	0,815	119	0,007		
Total	0,898	120			

11

Tablas ANOVA y ANCOVA 5, 6, 7, 8, 9, 10 y 11. 6: Variable ramas primarias, comparando ambas poblaciones de *Ascophyllum nodosum*. **7:** Variable longitud de los segmentos de *A. nodosum* formado en el año 2007 (**LSA'07**), comparada en ambas poblaciones. **8:** Variable longitud de los segmentos de *A. nodosum* formado en el año 2006 (**LSA'06**), para ambas poblaciones. **9:** Variable longitud de los segmentos de *A. nodosum* formado en el año 2005 (**LSA'05**), comparada en población epifitada y libre de simbioses. **10:** Variable longitud de los segmentos de *A. nodosum* formado en el año 2004 (**LSA'04**) para población libre y epifitada por *Vertebrata lanosa*. **11:** Variable peso seco de los segmentos de *A. nodosum* formado en el año 2007 (**PSSA'07**), en ambas poblaciones del hospedador.

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Poblaciones	0,068	1	0,068	5,586	0,0196
Error	1,529	126	0,012		
Total	1,597	127			

12

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Poblaciones	0,068	1	0,068	7,524	0,0070
Error	1,129	125	0,009		
Total	1,197	126			

13

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Poblaciones	0,148	1	0,148	16,286	0,0001
Error	0,994	109	0,009		
Total	1,142	110			

14

<i>F. de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Poblaciones	8,501	1	8,501	3,69	0,0566
Error	366,493	159	2,305		
Total	374,994	160			

15

<i>F. de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Poblaciones	0,050	1	0,050	0,03	0,854
Covariable	137,101	1	137,101	94,43	<0.0001
Pendientes	3,837	1	3,837	2,67	0,104
residual	225,555	157	1,437		
error	229,392	158	1,452		
Total	374,994	160			

16

Tablas ANOVA y ANCOVA 12, 13, 14, 15 y 16. **12:** Variable peso seco de los segmentos de *A. nodosum* formado en el año 2006 (**PSSA'06**), comparando ambas poblaciones. **13:** Variable peso seco de los segmentos de *A. nodosum* formado en el año 2005 (**PSSA'05**). **14:** Variable peso seco de los segmentos de *A. nodosum* formado en el año 2004 (**PSSA'04**) en ambas poblaciones. **15:** Variable edad de los frondes (**EF**) de *A. nodosum* comparada en ambas poblaciones. **16:** Variable edad de los frondes (**EF**) de *A. nodosum* y la covariable *ln* del largo de los frondes **ln(LF)**, comparados en ambas poblaciones.

Año seg.	Variable	Población	N	Medias	D.E.	Medianas	Estad. (H)	p
2004	NR'04	No-infect.	56	0,179	0,855	0	1,0917	0,072
2004	NR'04	Infect.	61	0,705	2,116	0		

Año seg.	Variable	Población	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
2005	NR'05	No-infect.	68	1,265	2,113	0	0,7075	0,3573
2005	NR'05	Infect.	59	1,932	2,766	0		

Año seg.	Variable	Población	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
2006	NR'06	No-infect.	59	2,610	2,679	2	0,3921	0,524
2006	NR'06	Infect.	69	3,855	4,558	2		

Año seg.	Variable	Población	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
2007	NR'07	No-infect.	61	7,754	5,720	7	10,5989	0,0011
2007	NR'07	Infect.	60	12,133	7,245	12		

F de V	SC	gl	CM	F	Probabilidad
Poblaciones	0,473	1	0,473	9,802	0,0022
Error	5,207	108	0,048		
Total	5,680	109			

18

F de V	SC	gl	CM	F	p
Poblaciones	0,004	1	0,004	0,697	0,406
Error	0,462	87	0,005		
Total	0,465	88			

19

F de V	SC	gl	CM	F	p
Poblaciones	0,0000507	1	0,0000507	0,0193	0,8900
Error	0,144	55	0,002625		
Total	0,144	56			

20

F de V	SC	gl	CM	F	p
Poblaciones	0,001	1	0,001	0,521	0,484
Error	0,018	12	0,001		
Total	0,019	13			

21

Tablas Kruskal-Wallis y ANOVA 17, 18, 19, 20 y 21. **17:** Tabla del test no-paramétrico de Kruskal-Wallis para la variable número de receptáculos de *Ascophyllum nodosum* formados en los segmentos entre los años 2004 y 2007. **18:** Variable peso seco de los receptáculos de *A. nodosum* (PSRA'07) entre ambas poblaciones. **19:** Variable peso seco de los receptáculos de *A. nodosum* (PSRA'06) formados sobre segmentos del 2006, entre ambas poblaciones. **20:** Variable peso seco de los receptáculos de *Ascophyllum nodosum* formados sobre segmentos del 2005 (PSRA'05) entre ambas poblaciones. **21:** Variable peso seco de los receptáculos de *A. nodosum* (PSRA'04) formados sobre el segmento 2004 entre ambas poblaciones.

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Poblaciones	0,123	1	0,123	0,153	0,697
Error	46,512	58	0,802		
Total	46,634	59			

22

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Poblaciones	8,377	1	8,377	3,515	0,066
Error	138,231	58	2,383		
Total	146,609	59			

23

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Poblaciones	0,365	1	0,365	9,016	0,0034
Error	3,848	95	0,041		
Total	4,213	96			

24

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Poblaciones	0,797	1	0,797	1,481	0,226
Error	62,435	116	0,538		
Total	63,232	117			

25

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Años	0,043	3	0,014	4,009	0,0083
Error	0,859	239	0,004		
Total	0,902	242			

26

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Tratamientos	2000,281	1	2000,281	0,04308	0,8370
Error	1392842,438	30	46428,081		
Total	1394842,719	31			

27

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Tratamientos	0,125	1	0,125	0,0011	0,974
Error	3561,375	30	118,713		
Total	3561,5	31			

28

Tablas ANOVA 22, 23, 24, 25, 26, 27 y 28. **22:** Variable *ln* del número de receptáculos iniciales de *Ascophyllum nodosum* (*NRI*) para ambas poblaciones, formados sobre los segmentos del año 2007. **23:** Variable *ln* del número de receptáculos iniciales de *A. nodosum* (*NRI*) formado sobre todo el talo, comparando ambas poblaciones. **24:** Variable longitud de las puntas iniciales de *A. nodosum* para ambas poblaciones. Datos registrados el 23 abril 2008. **25:** Variable largo de las puntas iniciales de *A. nodosum* para ambas poblaciones, datos pertenecientes a la fecha 09 julio 2008. **26:** Variable peso seco de *Vertebrata lanosa* sobre los segmentos de *A. nodosum* formados entre los años 2004 y 2007. **28:** Variable número de puntas iniciales formadas sobre todo el fronde (*NPIA*) de los talos control y tratamiento de *A. nodosum*. **28:** Variable número de ramas formadas a partir del eje principal (*NRA*) de los talos control y tratamiento de *A. nodosum*.

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Tratamientos	8	1	8	0,245	0,624
Error	977,875	30	32,596		
Total	985,875	31			

29

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Tratamientos	72	1	72	0,203	0,655
Error	10615,5	30	353,85		
Total	10687,5	31			

30

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Tratamientos	0,323	1	0,323	0,687	0,414
Error	14,092	30	0,470		
Total	14,415	31			

31

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Tratamientos	2380,5	1	2380,5	0,163	0,689
Error	437535,375	30	14584,5125		
Total	439915,875	31			

32

<i>F de V</i>	<i>SC</i>	<i>gl</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Tratamientos	0,182	1	0,182	0,0279	0,868389
Error	195,910	30	6,530		
Total	196,092	31			

33

Tablas ANOVA 29, 30, 31, 32 y 33. **29:** Variable número de ramas rotas formadas a partir del eje principal (**NRRA**) de los talos control y tratamiento de *Ascophyllum nodosum*. **30:** Variable número de puntas vegetativas (**NPV**) nuevas sobre los talos control y experimento de *A. nodosum*. **31:** Variable longitud de las puntas vegetativas nuevas (**LPV**) comparando los talos control y experimento de *A. nodosum*. **32:** Variable número de receptáculos iniciales formados sobre los segmentos del año 2007 (**NRI'07**) sobre los talos control y experimento de *A. nodosum*. **33:** Variable longitud de los segmentos del año 2007 (**PSSA'07**) sobre los talos control y experimento de *A. nodosum*.