



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ecología, Genética y Evolución

**Los bosques subantárticos de *Macrocytis pyrifera* en el canal
Beagle: dinámica y estrategias en un ecosistema con crecientes
presiones antrópicas**

Tesis presentada para optar al título de Doctora de la Universidad de Buenos Aires en el
área de Ciencias Biológicas

M. Sc. Julieta Kaminsky

Directora: Dra. María Liliana Quartino

Co-directora: Dra. Irene Schloss

Consejera de Estudios: Dra. Viviana Alder

Lugar de trabajo: Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC-CONICET)

Buenos Aires, 2024

Los bosques subantárticos de *Macrocystis pyrifera* en el canal Beagle: dinámica y estrategias en un ecosistema con crecientes presiones antrópicas

Resumen

Los bosques de macroalgas son ecosistemas submareales estructuralmente complejos y altamente productivos, ampliamente distribuidos en los ecosistemas costeros rocosos en latitudes templadas y frías. Si bien existe una tendencia global hacia la degradación de estos ecosistemas, estudios recientes indican que los bosques de *Macrocystis pyrifera* de Tierra del Fuego se mantienen entre los más conservados en el planeta. Sin embargo, muy pocos estudios han explorado los posibles impactos de los factores de estrés antrópicos en la ecología de los bosques de macroalgas subantárticos. En este contexto, el objetivo general de esta Tesis es estudiar la estructura, la dinámica y el impacto de las actividades antrópicas derivadas de la ciudad de Ushuaia sobre los bosques subantárticos de *Macrocystis pyrifera* en el canal Beagle, Tierra del Fuego. Para ello se realizaron muestreos estacionales entre enero 2019 y marzo 2023 mediante buceo autónomo con el fin de estudiar las estrategias morfológicas y reproductivas de *M. pyrifera* así como el ensamble de macroalgas y su relación con las variables ambientales en dos sitios contrastantes: uno, expuesto a la ciudad y otro, alejado de la misma. Los resultados indican que las descargas de efluentes urbanos modifican el ambiente del bosque, principalmente a partir del incremento del material particulado y la consecuente disminución en la disponibilidad de luz. Esto afecta negativamente el reclutamiento de nuevos individuos de *M. pyrifera* y modifica tanto la morfología de *M. pyrifera* como la composición del ensamble de macroalgas. A su vez, en el sitio urbano se encontró una mayor densidad de potenciales herbívoros. La degradación de los bosques y el recambio de especies conduce al establecimiento de estados alternativos menos diversos tales como el conjunto de macroalgas conocidos como *turf*. Una vez que se instala el *turf*, distintos mecanismos comienzan a afectar negativamente la persistencia del bosque de *M. pyrifera*, lo que tiene importantes impactos para la biodiversidad que depende de su estructura y de su funcionamiento. A partir de estos resultados, se discuten las implicancias de la pérdida de bosques de macroalgas para el ecosistema. Se proponen estrategias para el monitoreo del ensamble de macroalgas como indicador del estado de salud del bosque, que involucran el relevamiento fotográfico y la difusión en plataformas de ciencia ciudadana.

Palabras clave: cachiyuyo, dinámica poblacional, ensamble de macroalgas, grupos morfofuncionales, herbivoría, impacto urbano, oscurecimiento costero, reclutamiento, Tierra del Fuego, *turf*

***Macrocystis pyrifera* sub-Antarctic kelp forest in the Beagle Channel: dynamics and strategies in an ecosystem with increasing anthropic pressures**

Abstract

Kelp forests are structurally complex and highly productive subtidal ecosystems, widely distributed in rocky coastal ecosystems in temperate and cold latitudes. While there is a global trend towards the degradation of kelp forests, recent studies suggest that *Macrocystis pyrifera* forests in Tierra del Fuego remain among the most stable and extensive kelp forests in the world. However, very few studies have explored the potential impacts of anthropogenic stressors on the ecology of sub-Antarctic kelp forests. In this context, the general objective of this thesis is to investigate how anthropic pressures from the city of Ushuaia, located in the northern part of the Beagle Channel, Tierra del Fuego, alter the population dynamics of *M. pyrifera*. To achieve this, seasonal samplings were conducted between January 2019 and March 2023 using autonomous diving to study the morphological and reproductive strategies of *M. pyrifera*, as well as the macroalgae assemblage and its relationship with environmental variables at two contrasting sites: one exposed to the city and the other distant to the city. The results indicate that urban discharges alter the forest environment, primarily by increasing particulate matter and subsequently reducing light availability. This adversely affects kelp recruitment and modifies both the morphology of *M. pyrifera* and the composition of the macroalgae assemblage. In turn, a higher density of potential herbivores was found in the urban site. Forest degradation and species turnover can lead to the establishment of less diverse alternative community states, such as the group of algae known as 'turf.' Once turf becomes established, various mechanisms begin to negatively impact the persistence of the *M. pyrifera* forest, with significant implications for the biodiversity that relies on its structure and function. Based on these findings, we discuss the implications of kelp forest loss for the ecosystem. We also propose strategies for monitoring the macroalgae assemblage as an indicator of the forest's health that involve photographic survey and citizen science.

Keywords: coastal darkening - giant kelp - grazer pressure - kelp recruitment - morpho-functional groups - population dynamics - Tierra del Fuego - turf - understory assemblage - urban impact

A mis viejos, Mirta y Goyo,
a Javer,
y a Juan,
por ser un faro en este inmenso y maravilloso océano.

A los bosques,
por su belleza en todas sus dimensiones, emociones y sentidos,
como diría Goyo, motivo de mis pasiones más profundas,
porque cada buceo es un aprendizaje.

AGRADECIMIENTOS

La presente Tesis de Doctorado fue posible gracias a un conjunto de personas y de instituciones.

Quisiera agradecer a mis directoras, las Dras. María Liliana Quartino e Irene Schloss, por aceptarme en sus grupos de investigación, por brindarme las herramientas para desarrollar la Tesis y por acompañarme en cada etapa con paciencia y con generosidad. Cada una me brindó conocimientos y experiencias sin las cuales esta Tesis no hubiera sido posible. Quiero decirles que siempre estaré agradecida por la libertad que me dieron para hacer este viaje desde la creatividad, la curiosidad y la pasión.

Al CONICET por otorgarme la Beca Doctoral en Temas Estratégicos, al CADIC por el lugar de trabajo y la infraestructura necesaria para llevar adelante esta Tesis y a la FCEN-UBA por admitirme como estudiante de Doctorado.

A mi consejera de estudios, la Dra. Viviana Alder, por su generosa ayuda en las diferentes instancias académicas en la FCEN-UBA. Su ayuda fue fundamental para poder cumplir con todos los requerimientos de la carrera de Doctorado.

Al jurado, la Dra. Elisa Parodi, el Dr. Alejandro Pérez Matus y la Dra. María Busch por aceptar evaluar esta Tesis y por sus dictámenes.

Al Dr. Alejandro Buschmann, por recibirme en su laboratorio en el Centro i-mar donde aprendí los aspectos teóricos y prácticos sobre el monitoreo de los bosques de macroalgas. Gracias Alejandro por ayudarme a pensar los bosques.

A la Dra. Alicia Boraso, por recibirme en su casa en Diadema donde aprendí acerca de la taxonomía y la ecología de las macroalgas. Alicia, gracias por enseñarme a observar las macroalgas, pero principalmente gracias por ayudarme a mirar la vida desde otra perspectiva.

A la Dra. María Bagur y a nuestro grupo de buzos científicos, Cecilia Alonso, Gonzalo Bravo y Mariano Rodríguez, con quienes compartí la extraordinaria aventura de sumergirnos en los bosques. Gracias amigos por cada buceo y cada viaje juntos. A María, mi hayneo, gracias por el equipo de trabajo que construimos y por cada intercambio de ideas basado en los ingredientes de la amistad, la confianza, el humor y el respeto.

A los técnicos de Náutica del CADIC, Adalberto Ferlito y Ricardo Samaniego, por su apoyo durante los muestreos. A Micki Porco Fisher del velero Kostat por cumplimos el sueño colectivo de explorar Isla de los Estados.

A los técnicos de CADIC, Fabio Ariza, Juan Manuel Bareiro, Daniel Aureliano, Olga Florentín y Ariel Giamportone por ayudarme a preparar los materiales para los muestreos y por brindarme consejos para optimizar los insumos.

A los Dres. Gustavo Ferreyra y Gustavo Lovrich por su optimismo, generosidad y mirada crítica en diferentes instancias a lo largo de este viaje.

A los Dres. Juan Alberti y Martín Aguiar, quienes me enseñaron muchas de las herramientas que puse en práctica para la organización y desarrollo de esta Tesis.

A la Secretaría de Ciencia y Tecnología de la provincia de Tierra del Fuego y al Arakur SA por apoyar nuestras investigaciones en los bosques de macroalgas.

A la Embajada de Francia por brindarme una beca para realizar una estadía de investigación en la Estación Marina de Concarneau del Museo Nacional de Historia Natural de Francia.

Al Laboratorio de Oceanografía Biológica del CADIC y al Grupo de Macroalgas del Instituto Antártico Argentino por las distintas experiencias compartidas.

A las amigas y a los amigos fueguinos, porteños, mexicanos, québécois, franceses, que sin importar la distancia en tiempo y en espacio, están cerca siempre y hacen que la vida sea más hermosa y divertida.

A mi familia por apoyarme en cada aventura, por estar siempre desde el amor, por nutrirme el corazón y la mente.

A Juan, mi compa, por cada abrazo, cada viaje y cada proyecto juntos.

Muchas gracias a todas y todos ustedes por este viaje a los bosques.

Mi deseo más profundo es que esta Tesis contribuya a conocer y conservar un poco más los bosques de macroalgas de Tierra del Fuego y despierte en otras y otros la curiosidad para sumergirse.

ÍNDICE GENERAL

Resumen	1
Abstract	2
Dedicatoria	3
Agradecimientos	4
Índice general	6
Lista de tablas	9
Lista de figuras	10
Capítulo 1 Introducción general	17
Los bosques de macroalgas	17
Bosques de <i>Macrocystis pyrifera</i>	19
Contexto global de degradación de los bosques de macroalgas	21
Ecosistemas costeros del canal Beagle.....	24
Objetivos	26
Relevancia del tema de investigación	27
Estructura de la Tesis	28
Capítulo 2 Estrategias morfológicas y reproductivas de <i>Macrocystis pyrifera</i> en dos bosques subantárticos contrastantes	29
Resumen	29
Publicación derivada de este capítulo	29
Introducción.....	30
Materiales y métodos	32
Área de estudio	32
Variables ambientales	33
Morfología de los esporofitos	35
Análisis estadísticos	37
Resultados	39
Variables ambientales	39

Morfología de los esporofitos	47
Discusión.....	55
Efecto de la exposición al oleaje en la morfología de <i>M. pyrifera</i>	56
Oscurecimiento costero en la bahía Ushuaia	58
<i>Turf</i> potencial.....	59
Adaptarse o perecer: estrategias de los bosques de macroalgas.....	61

Capítulo 3	Reclutamiento de <i>Macrocystis pyrifera</i> y cambios en la comunidad de macroalgas asociadas en un ecosistema urbano subantártico	64
	Resumen	64
	Publicación derivada de este capítulo	64
	Introducción.....	65
	Materiales y métodos	66
	Área de estudio	66
	Estructura de la población del cachiyuyo	67
	Erizos de mar y lapas en el bosque	68
	Ensamble de macroalgas asociadas.....	68
	Material particulado en el bosque	69
	Análisis estadísticos	70
	Resultados	72
	Estructura de la población del cachiyuyo	72
	Erizos de mar y lapas en el bosque	74
	Ensamble de macroalgas asociadas.....	76
	Material particulado en el bosque	83
	Discusión.....	85
	Efecto de herbívoros en el reclutamiento de <i>M. pyrifera</i>	86
	Efecto del ensamble de macroalgas en el reclutamiento de <i>M. pyrifera</i>	88
	Efecto del sedimento en el hábitat	90
	Dinámica poblacional del cachiyuyo y fragmentación del hábitat.....	92

Capítulo 4	Monitoreo de la comunidad de macroalgas asociadas a los bosques subantárticos de <i>Macrocystis pyrifera</i>	94
	Resumen	94
	Publicación derivada de este capítulo	94
	Introducción.....	95
	Materiales y métodos	98
	Área de estudio	98
	Expedición de buceo científico a las islas Bécasses.....	99
	Resultados	101
	Ambientes submareales	101
	Inventario de macroalgas asociadas a los bosques	101
	Discusión.....	104
	Recomendaciones para el monitoreo.....	106
 Capítulo 5	 Flora asociada a los bosques subantárticos de <i>Macrocystis pyrifera</i>	 109
	Resumen	109
	Publicación derivada de este capítulo	109
	Introducción.....	109
	Phylum Chlorophyta	112
	Phylum Ochrophyta	118
	Phylum Rhodophyta.....	129
 Capítulo 6	 Conclusiones generales	 162
 Referencias bibliográficas		 165

LISTA DE TABLAS

Tabla 2.1 Resultados estadísticos para los análisis de temperatura, salinidad, Kd y nutrientes	44
Tabla 2.2 Resultados estadísticos de peso húmedo, largo de esporofito, grampón y estipes	49
Tabla 2.3 Parámetros de grampón (media $\pm$ SE) para sitios urbano y no urbano	50
Tabla 2.4 Resultados estadísticos de número y superficie de láminas, KSI y ANCOVA.....	53
Tabla 2.5 Resultados estadísticos de esporofilas: número, superficie y cobertura de soro	54
Tabla 3.1 Grupos morfo-funcionales asignados a las especies de macroalgas encontradas en los cuadrantes dentro del bosque de <i>Macrocystis pyrifera</i>	70
Tabla 3.2 Resultados estadísticos para la estructura poblacional de <i>Macrocystis pyrifera</i>	74
Tabla 3.3 Resultados estadísticos para la densidad de erizos de mar y lapas.....	76
Tabla 3.4 Resultados estadísticos para la biomasa total de macroalgas asociadas	77
Tabla 3.5 Especies de macroalgas asociadas al bosque. Se indica el grupo morfo-funcional asignado a cada taxón. Se identificaron 53 taxones, cuatro fueron poco frecuentes y mayormente epífitas (<i>Chaetomorpha tortuosa</i> , <i>Planosiphon nakamurae</i> , <i>Antithamnion densum</i> y <i>Antithamnionella</i> sp.1). Tanto estas cuatro especies como las macroalgas Laminariales fueron incluidas en la lista pero no fueron consideradas en los análisis estadísticos ('no incluida')	79
Tabla 3.6 Biomasa de grupos morfo-funcionales identificados para las macroalgas asociadas en los sitios urbano y no urbano, durante el período de estudio	81
Tabla 3.7 Resultados del análisis PERMANOVA y SIMPER para los grupos morfo-funcionales de las macroalgas asociadas.....	83
Tabla 3.8 Resultados estadísticos para el material particulado.....	84
Tabla 4.1 Lista de especies de macroalgas registradas durante la campaña a las islas Bécasses (*) y en otros estudios realizados previamente en la región (** género, *** especie, Santelices y Ojeda 1984b, Cárdenas y Montiel 2015).....	103

LISTA DE FIGURAS

Fig. 1.1 Bosques de macroalgas en Tierra del Fuego. Imagen de dron que muestra los bosques y un velero vistos desde el cielo (Foto: Mariano Rodríguez). Fotografía subacuática dentro del bosque (Foto: Julieta Kaminsky).....	18
Fig. 1.2 Esporofitos adultos de <i>Macrocystis pyrifera</i> en Tierra del Fuego (Foto e ilustración: Julieta Kaminsky).	20
Fig. 1.3 Ubicación del canal Beagle en Tierra del Fuego. Se observa la ciudad de Ushuaia y otros sitios al este explorados en esta Tesis. Imágenes satelitales de Bing en QGIS (versión 3.18.3)	25
Fig. 2.1 Ubicación de la ciudad de Ushuaia en Tierra del Fuego (Argentina) y de los sitios de muestreo. Vista aérea y debajo del agua del sitio urbano (c-d) y no urbano (e-f). Las imágenes satelitales (a-b) fueron obtenidas de Bing en QGIS (versión 3.18.3). Las fotografías d y f fueron tomadas el mismo día (Fotos: Julieta Kaminsky)	33
Fig. 2.2 Parámetros morfométricos medidos en esporofitos adultos de <i>Macrocystis pyrifera</i>	36
Fig. 2.3 Variables meteorológicas (valor mensual promedio) medidas durante el período de estudio	40
Fig. 2.4 Vista aérea de los sitios urbano y no urbano con vientos ligeros y fuertes. Se indica la velocidad media y dirección del viento. Las flechas indican los sitios de muestreo (Fotos: Julieta Kaminsky).	41
Fig. 2.5 Evidencia de potenciales macroalgas formadoras de <i>turf</i> y de macroalgas verdes oportunistas dentro del bosque de <i>M. pyrifera</i> en el sitio expuesto a las descargas urbanas (Fotos: Julieta Kaminsky y Mariano Rodríguez).....	41
Fig. 2.6 Temperatura del mar y salinidad (media + SE) en el ambiente del bosque para los sitios urbano y no urbano, durante el período de estudio. Las barras indican el promedio entre las tres profundidades medidas (superficie, intermedia y fondo).....	42
Fig. 2.7 Coeficiente de atenuación de la luz (K_d , media + SE) dentro (a) y fuera (b) del bosque, en los sitios urbano y no urbano, durante el período de estudio.....	43
Fig. 2.8 Nutrientes inorgánicos disueltos (media + SE) dentro del ambiente del bosque en los sitios urbano y no urbano, durante el período de estudio. Las barras indican el promedio entre las profundidades muestreadas (superficie y fondo).....	44

Fig. 2.9 Primeras dos dimensiones del análisis de componentes principales para las variables ambientales. Los objetos representan los sitios y estaciones mientras que los descriptores representan las variables. Los vectores indican dirección y fuerza de las variables.....	46
Fig. 2.10 Parámetros morfométricos (media + SE) medidos en los sitios, durante el período de estudio	48
Fig 2.11 Longitud máxima de esporofito (media + SE) para sitios urbano y no urbano, durante el período de estudio.....	50
Fig. 2.12 Frecuencia de largo de estipes para los sitios urbano y no urbano durante el período de estudio.....	51
Fig. 2.13 Relación entre superficie y número de láminas por esporofito, considerando las secciones previamente mencionadas (a). Índice de Estructura de las Algas (media + SE) que indica la relación entre la superficie total y el número de láminas (b). Relación entre el ancho y el largo de láminas para el sitio urbano (c) y no urbano (d). Las fotografías muestran la forma de las láminas en cada sitio..	52
Fig. 2.14 Cobertura de soro en esporofilas (media + SE) para los sitios urbano y no urbano, durante el período de estudio	55
Fig. 3.1 Ubicación de la ciudad de Ushuaia en Tierra del Fuego (Argentina) y de los sitios de muestreo (a). Transecta submareal desplegada y cuadrante (b, Foto: Mariano Rodríguez). Colectores de sedimento y vista de juveniles de <i>Macrocystis pyrifera</i> en los sitios no urbano (c-d) y urbano (e-f, Fotos: Julieta Kaminsky). La imagen satelital (a) se obtuvo de Bing en QGIS (versión 3.18.3).	67
Fig. 3.2 Estructura de la población del cachiyuyo: densidad de adultos y de juveniles (media + SE) en los sitios urbano y no urbano, durante el período de estudio	73
Fig. 3.3 Densidad de erizos de mar y de lapas (media + SE) en los sitios urbano y no urbano durante el período de estudio	75
Fig. 3.4 Biomasa total (peso húmedo) de macroalgas asociadas a los bosques de <i>Macrocystis pyrifera</i> (media + SE) en los sitios urbano y no urbano durante el período de estudio.....	77
Fig. 3.5 Escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) para la biomasa de los grupos morfofuncionales de macroalgas en los sitios urbano y no urbano, durante el período de estudio.....	81
Fig. 3.6 Escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) con burbujas para los grupos morfofuncionales identificados en el análisis SIMPER. Se indica la contribución para la disimilitud entre	

sitios para cada grupo morfo-funcional. Las imágenes de las especies se indican como ejemplo del grupo	82
Fig. 3.7 Material particulado total (media + SE) en los bosques de <i>Macrocystis pyrifera</i> en los sitios urbano y no urbano, durante el período de estudio	85
Fig. 4.1 Ubicación de las islas Bécasses en el extremo este del canal Beagle, Tierra del Fuego. La imagen satelital fue obtenida de Bing en QGIS, mientras que la imagen de dron de las islas fue obtenida por Gonzalo Bravo durante la expedición desarrollada en el mes de agosto de 2021. La isla de mayor tamaño es conocida como isla Bécasses o isla Septentrional.....	99
Fig. 4.2 Bosques de macroalgas en isla Bécasses, desde la zona alta del submareal dominada por <i>Lessonia flavicans</i> , hasta las zonas más profundas dominadas por <i>Lessonia searlesiana</i> . En el centro del bosque domina <i>Macrocystis pyrifera</i> . Fotos a, e: Julieta Kaminsky. Fotos b, c, d, f: María Bagur.	102
Fig. 5.1 Esquema y fotografía de los estratos de macroalgas en los bosques de Tierra del Fuego. Se observan esporofitos adultos de <i>Macrocystis pyrifera</i> , a continuación el estrato arbustivo dominado por <i>Lessonia</i> (en la fotografía <i>Lessonia flavicans</i>), el estrato herbáceo compuesto por una diversidad de macroalgas, y sobre el sustrato las coralinas incrustantes dominan el estrato muscinal. Fuentes: Zaixso et al. (2015), adaptado de Kühnemann (1970). Foto: Julieta Kaminsky.....	110
Fig. 5.2 <i>Acrosiphonia arcta</i> : a) aspecto general, b) tipo de ramificación en la zona media del talo, c) detalle de inserción de una rámara.....	112
Fig. 5.3 <i>Chaetomorpha tortuosa</i> : filamentos simples, sin ramas ni rizoides laterales, epífita sobre <i>Halopteris obovata</i>	113
Fig. 5.4 <i>Ulva lactuca</i> : a) aspecto general de las láminas distromáticas, b) detalle del ordenamiento celular, c) corte transversal del talo	114
Fig. 5.5 <i>Ulvaria obscura</i> : a) aspecto general, b) ordenamiento celular cerca de la base, c) corte transversal del talo monostromático	115
Fig. 5.6 <i>Bryopsis australis</i> : a) aspecto general, b-c) detalles de la ramificación radial algo oscurecida por la herborización en papel.....	115
Fig. 5.7 <i>Bryopsis magellanica</i> : a) aspecto general, b) talos con ramas largas, c) detalle de inserción de rámulas	116

Fig. 5.8 <i>Codium subantarcticum</i> : a) talos postrados en forma de cojín, b) talos aislados para herborizar, c) detalle de utrículos ramificados.....	117
Fig. 5.9 <i>Derbesia marina</i> : a) aspecto general de mata muy apretada, b) aspecto en microscopio binocular, c) detalle de ramificación.....	117
Fig. 5.10 <i>Dictyota falklandica</i> : a-c) aspectos generales. La imagen b es una foto de Gonzalo Bravo en las islas Bécasses.	118
Fig. 5.11 <i>Microzonia velutina</i> : a) aspecto general de talo en abanico, b-c) bordes meristemáticos del talo. La imagen a) fue tomada por Gonzalo Bravo en las islas Bécasses.....	119
Fig. 5.12 <i>Halopteris obovata</i> : a) aspecto general, b-c) ramificación y detalle de esfacelos apicales.	120
Fig. 5.13 <i>Cladostephus spongiosus</i> : a) aspecto general, b) acercamiento de r��mulas en verticilos, c) detalle de los ��pices de los ejes.....	120
Fig. 5.14 <i>Adenocystis utricularis</i> : grupos de esporofitos piriformes j��venes y esporofitos completamente desarrollados.	121
Fig. 5.15 <i>Cladothela decaisnei</i> : a) aspecto general, b) detalle de la base del talo, c) aspecto de la superficie del talo en ��pice de rama	122
Fig. 5.16 <i>Corycus lanceolatus</i> : a-b) aspectos generales, c) superficie irregular del talo.....	122
Fig. 5.17 <i>Planosiphon nakamurae</i> : a) aspecto general de talo cil��ndrico, b-c) ordenamiento celular en vista superficial.....	123
Fig. 5.18 <i>Desmarestia confervoides</i> : a) aspecto general del talo, b) ramificaci��n con crecimiento tricot��lico, c) detalle de ramificaci��n.....	124
Fig 5.19 <i>Desmarestia chordalis</i> : a) gramp��n, b-c) ramificaciones. Las im��genes a-b fueron tomadas por Mariano Rodr��guez en Moat.....	124
Fig. 5.20 <i>Desmarestia ligulata</i> : a) aspecto general, b) ramas aplanadas con r��mulas en el borde, c) detalle crecimiento tricot��lico.....	125
Fig. 5.21 <i>Desmarestia ligulata</i> f. <i>distans</i> : a) aspecto general con ramas muy finas, b-c) detalles de crecimiento tricot��lico y ramificaciones.	126
Fig. 5.22 <i>Macrocystis pyrifera</i> : a) esporofitos en el bosque, b) dosel, c) gramp��n y esporofilas. Las fotograf��as a y c son de Mar��a Bagur en las islas B��casses	127

Fig. 5.23 <i>Lessonia flavicans</i> : a) aspecto del grampón, b) dosel, c) huecos con mucílago de la corteza vistos en corte transversal del talo	128
Fig. 5.24 <i>Lessonia searlesiana</i> : a) aspecto general, b) grampón, c) corte transversal del talo, sin cámaras con mucílago.....	128
Fig. 5.25 <i>Durvillaea antarctica</i> : a-b) aspecto general en marea baja, c) grampón. La imagen b fue tomada por Mariano Rodríguez en península Mitre	129
Fig. 5.26 <i>Pyropia columbina</i> : a) aspecto general, b) ordenamiento celular	130
Fig. 5.27 <i>Pyropia endiviifolia</i> : a) aspecto general, b-c) ordenamiento celular.....	131
Fig. 5.28 <i>Porphyra</i> sp. 1: a) aspecto general de las láminas, b-c) ordenamiento celular	131
Fig. 5.29 <i>Ballia callitricha</i> : a) aspecto general, b) ejemplar herborizado, c) ápice de rama lateral. La imagen a es una foto de Gonzalo Bravo en islas Bécasses.....	132
Fig. 5.30 <i>Ballia sertularioides</i> : a) aspecto general, b) detalle ramificación.....	133
Fig. 5.31 <i>Ptilonia magellanica</i> : a) aspecto general, b) ejemplar herborizado, c) detalle del cistocarpo.	134
Fig. 5.32 <i>Plocamium secundatum</i> : a) aspecto general, b) detalle de ramificación pectinada, c) estiquidios con tetrasporas.....	134
Fig. 5.33 <i>Plocamium</i> sp. 1: a-b) aspecto general, c) detalle de ramificación	135
Fig. 5.34 <i>Rhodymenia coccocarpa</i> : a) aspecto general, b) ejemplar femenino con cistocarpos.....	136
Fig. 5.35 <i>Rhodymenia falklandica</i> : a) aspecto general, b-c) detalle de ramificaciones.	136
Fig. 5.36 <i>Rhodymenia schmittii</i> : a) aspecto general, b) ejemplares herborizados, c) detalle de ramificaciones. La imagen a fue tomada por Gonzalo Bravo en las islas Bécasses.	137
Fig. 5.37 <i>Grateloupia cutleriae</i> : a) aspecto general, b) detalle grampón.....	138
Fig. 5.38 <i>Acanthococcus antarcticus</i> : a) aspecto general, b) detalle de ramificación.....	139
Fig. 5.39 <i>Rhabdonia coccinea</i> : a) aspecto general, b-c) detalle ramificación	139
Fig. 5.40 <i>Sarcopeltis skottsbergii</i> : a) aspecto general de un ejemplar adulto, b-c) aspecto general y detalle de grampón de un ejemplar joven.....	140
Fig. 5.41 <i>Sarcothalia crispata</i> : a) aspecto general, b) detalle de la base.	141
Fig. 5.42 <i>Sarcothalia dichotoma</i> : aspecto general.....	142

Fig. 5.43 <i>Callophyllis variegata</i> : a-b) aspecto general, c) detalle de ramificaciones	142
Fig. 5.44 <i>Callophyllis variegata</i> var. <i>atrosanguinea</i> : a-b) aspecto general, c) detalle tetrasporas.	143
Fig. 5.45 <i>Falklandiella harveyi</i> : a) aspecto general, b) detalle ramificación	144
Fig. 5.46 <i>Antithamnion densum</i> : a) aspecto general, epífita sobre <i>Schizoseris dichotoma</i>	145
Fig. 5.47 <i>Antithamnionella</i> sp. 1: a) aspecto general, epífita sobre <i>Halopteris obovata</i>	145
Fig. 5.48 <i>Ceramium diaphanum</i> : a) aspecto general, b-c) detalle ramificaciones.	146
Fig. 5.49 <i>Ceramium virgatum</i> : a) aspecto general, b-c) detalle ramificaciones	147
Fig. 5.50 <i>Pterothamnion simile</i> : a) aspecto general, b) detalle ramificaciones, c) detalle cistocarpo.	147
Fig. 5.51 <i>Griffithsia antarctica</i> : a) aspecto general, b-c) detalle ramificaciones.....	148
Fig. 5.52 <i>Medeiothamnion flaccidum</i> : a) aspecto general, b) detalle ramificación, c) detalle de tetrasporangios.....	149
Fig. 5.53 <i>Cladodonta lyallii</i> : a) aspecto general, b) ejemplar con tetrasporangios en hojuelas, c) ejemplar con cistocarpos.	150
Fig. 5.54 <i>Hymenena falklandica</i> : a) aspecto general, b) detalle de nervaduras, c) corte por soro. ...	150
Fig. 5.55 <i>Hymenena laciniata</i> : a) aspecto general, b) detalle de borde de la lámina, c) vista superficial de micronervaduras.....	151
Fig. 5.56 <i>Myriogramme livida</i> : a-b) aspecto general, c) detalle cistocarpo.....	152
Fig. 5.57 <i>Paraglossum lancifolium</i> : a) aspecto general, b) ordenamiento celular, c) detalle de la nervadura central y ordenamiento celular.	152
Fig. 5.58 <i>Paraglossum salicifolium</i> : a) aspecto general, b) ejemplar herborizado. La imagen a es una foto tomada por Gonzalo Bravo en las islas Bécasses.	153
Fig. 5.59 <i>Pseudophycodrys phyllophora</i> : a-b) aspecto general, c) detalle cistocarpos sobre lámina. La imagen a es una foto tomada por Cecilia Alonso en las islas Bécasses.	154
Fig. 5.60 <i>Phycodrys quercifolia</i> : aspecto general del talo.....	155
Fig. 5.61 <i>Phycodrys</i> sp 1.: a-b) aspecto general, c) vista superficial	155
Fig. 5.62 <i>Schizoseris condensata</i> : a) aspecto general, b) detalle láminas, c) talo viejo con nervaduras centrales denudadas y pequeñas proliferaciones laterales ovales	156

Fig. 5.63 <i>Schizoseris dichotoma</i> : a) aspecto general de una lámina, b) detalle de lámina con nervaduras y tetrasporangios, c) detalle de tetrasporangios	157
Fig. 5.64 <i>Schizoseris griffithsia</i> : a-b) aspecto general, c) ordenamiento celular	158
Fig. 5.65 <i>Heterosiphonia berkeleyi</i> : a) aspecto general, b-c) detalle ramificaciones.....	158
Fig. 5.66 <i>Bostrychia intricata</i> : a-b) aspecto general, c) ordenamiento celular.....	159
Fig.5.67 <i>Lophurella hookeriana</i> : a-b) aspecto general, c) detalle ramificación	160
Fig. 5.68 <i>Picconiella pectinata</i> : a) aspecto general, b) detalle ramificación, c) cistocarpo	160
Fig. 5.69 <i>Polysiphonia anisogona</i> : a) aspecto general, b-c) detalle ramificación	161
Fig. 6.1 Conclusiones generales: principales resultados y perspectivas a futuro. Las descargas urbanas de la ciudad de Ushuaia modifican el ambiente del bosque, afectan la morfología y el reclutamiento de <i>Macrocystis pyrifera</i> , y promueven cambios en la biodiversidad asociada.....	164

CAPÍTULO 1

Introducción general

Los bosques de macroalgas

Los ecosistemas costeros rocosos en latitudes intermedias y altas se encuentran ampliamente colonizados por bosques de macroalgas (Steneck et al. 2002). Los bosques de macroalgas son ecosistemas submareales estructuralmente complejos y altamente productivos, formados por una o más especies de macroalgas pardas del Orden Laminariales (en inglés *kelps*, Wernberg et al. 2019). Las especies formadoras de bosque son consideradas tanto especies fundadoras (*sensu* Dayton 1972, 1985) como ingenieras ecosistémicas (*sensu* Jones et al. 1994, Jones y Gutiérrez 2007), dado que promueven el desarrollo y la persistencia de comunidades ecológicas al modificar la estructura y las condiciones físicas del hábitat (Teagle et al. 2017). Por ejemplo, los bosques de macroalgas pueden modificar la calidad e intensidad de luz disponible que alcanza el sustrato, reducir la fuerza de las olas, retener las partículas y aumentar su sedimentación, y crear condiciones adecuadas para otras especies (Desmond et al. 2015, Miller et al. 2018). Se utiliza el concepto de *bosque* para estos ecosistemas, dado que debajo del dosel de la especie formadora es posible encontrar otros estratos de macroalgas asociadas (Fig. 1.1). A su vez, existe una diversidad de organismos, como equinodermos, moluscos, crustáceos, peces y mamíferos marinos que viven asociados a la estructura del bosque (Miller et al. 2018, Bravo et al. 2023). La producción primaria de los bosques sostiene a las redes tróficas marinas, principalmente a través del camino de los detritos (Krumhansl y Scheibling 2012, Bruno et al. 2023). Además, las macroalgas con estructuras boyantes (e.g., *Macrocystis pyrifera*, *Durvillaea antarctica*) desprendidas por el efecto de las tormentas pueden trasladarse como balsas flotantes, facilitando la dispersión de otras especies, principalmente de invertebrados (Wichmann et al. 2012). Recientemente, los bosques han sido incorporados en las estimaciones globales de Carbono Azul (e.g., Krause-Jensen y Duarte 2016, Bayley et al. 2021, Pessarrodona et al. 2023), ya que pueden

asimilar y secuestrar el dióxido de carbono a través de la producción primaria, el transporte y el enterramiento de la biomasa de macroalgas en el océano profundo, mecanismo que contribuye a contrarrestar los efectos del cambio climático.

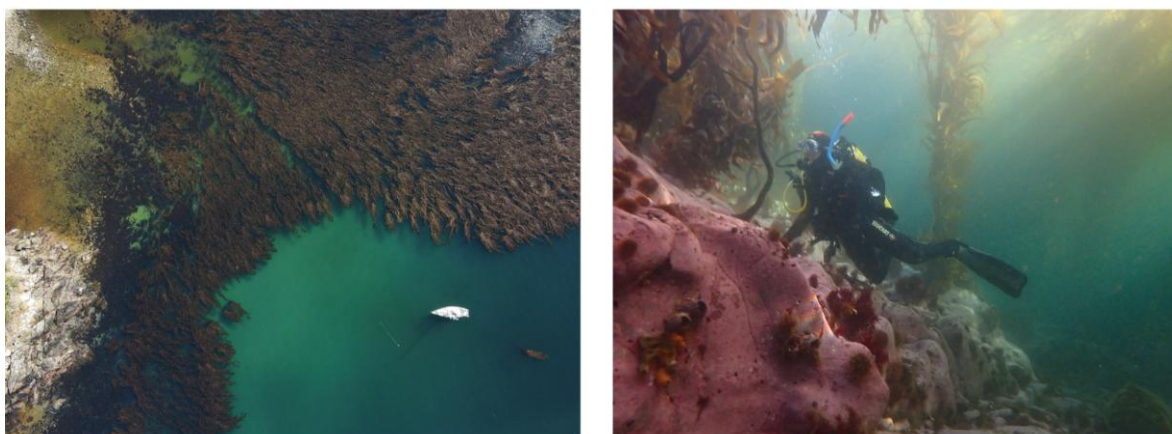


Fig. 1.1 Bosques de macroalgas en Tierra del Fuego. Imagen de dron que muestra los bosques y un velero vistos desde el cielo (Foto: Mariano Rodríguez). Fotografía subacuática dentro del bosque (Foto: Julieta Kaminsky).

En la Argentina, los bosques de macroalgas Laminariales se distribuyen desde la provincia de Chubut hasta Tierra del Fuego (Kühnemann 1970, Wernberg et al. 2019). En cambio, en la Antártida, los ecosistemas submareales rocosos están dominados por macroalgas del Orden Desmarestiales (e.g., *Desmarestia menziesii*, *Himantothallus grandifolius*, Quartino et al. 2005). En particular, los bosques en Tierra del Fuego están compuestos por al menos tres especies de algas pardas, con variaciones espaciales en la composición de los bosques (e.g., Kühnemann 1970, Santelices y Ojeda 1984a, Mendoza et al. 2005). La especie más abundante por su distribución y biomasa es *Macrocystis pyrifera*, conocida en Argentina como *cachiyuyo* y en inglés como *giant kelp*. En el submareal superior es frecuente encontrar el alga *Lessonia flavicans*, mientras que en el submareal inferior es posible hallar el alga *Lessonia searlesiana* (Asensi y de Reviers 2009, Bravo et al. 2023). En algunas regiones de la provincia donde la exposición al oleaje es mayor, como ocurre

en península Mitre, se encuentran zonas del submareal alto colonizadas por el alga parda del Orden Fucales *Durvillaea antarctica*, conocida como *cochayuyo*. Debajo del dosel de los bosques de *M. pyrifera* es frecuente encontrar al menos otros tres estratos de macroalgas: los estratos arbustivo, herbáceo y muscinal (Kühnemann 1970, Mendoza 1999, Mendoza et al. 2005). En algunos sitios asimismo es posible encontrar bosques mixtos, donde *Lessonia* spp. forma parte del estrato arbustivo del bosque. El estrato herbáceo está compuesto por una gran diversidad de macroalgas rojas (Rhodophyta), pardas (Ochrophyta) y verdes (Chlorophyta). Sobre el sustrato se encuentra el estrato muscinal donde es frecuente encontrar una gran diversidad de macroalgas rojas coralinas incrustantes.

Bosques de *Macrocystis pyrifera*

El alga parda Laminarial *M. pyrifera* tiene un ciclo de vida bifásico heteromórfico, con un estadio macroscópico que se denomina *esporofito* y un estadio microscópico que corresponde al *gametofito* (Graham et al. 2007, Schiel y Foster 2015). El esporofito está formado por el grampón, los estipes y las láminas (Fig. 1.2). Cada lámina, en su base posee un aerocisto que proporciona flotabilidad al esporofito. A su vez, en la zona próxima al grampón, se encuentran las láminas reproductivas, denominadas esporofilas, que habitualmente carecen de aerocistos. Cada esporofila posee esporangios, agregados en soros, donde se producen zoosporas haploides. Después de ser liberadas al medio, las zoosporas se dispersan gracias al movimiento del agua hasta que encuentran un sustrato adecuado para su establecimiento. Una vez que las zoosporas germinan, dan lugar a gametofitos femeninos o masculinos. Los gametofitos femeninos desarrollan oogonios, los cuales son fecundados por los anteridios formados por los gametofitos masculinos. A partir de la fecundación se forma un esporofito diploide que crecerá y completará el ciclo de vida.

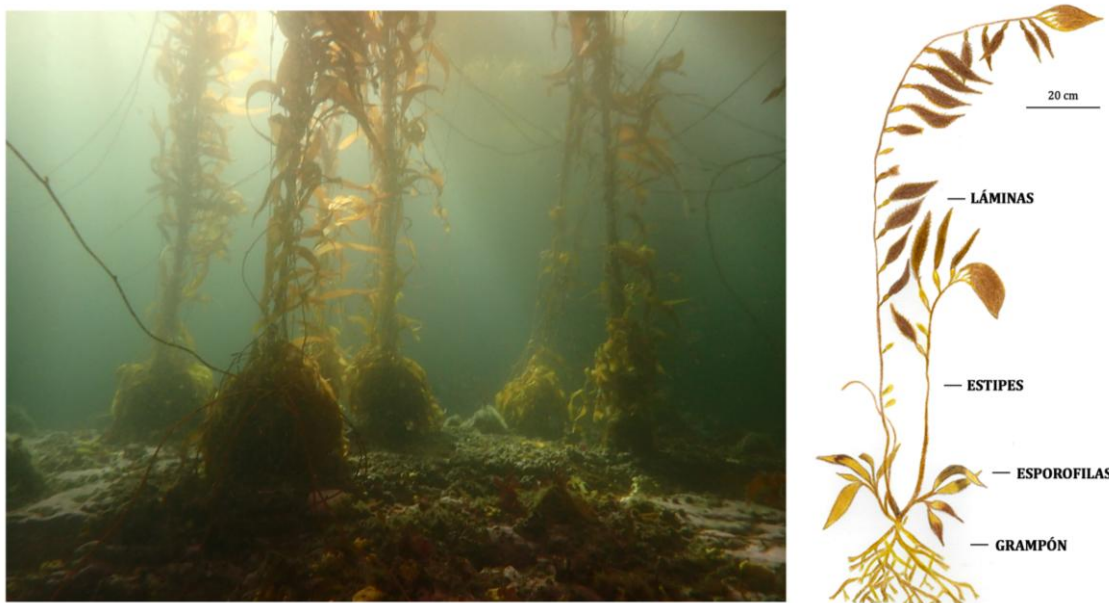


Fig. 1.2 Esporofitos adultos de *Macrocystis pyrifera* en Tierra del Fuego (Foto e ilustración: Julieta Kaminsky).

La dinámica poblacional de los bosques del alga parda *M. pyrifera* está determinada por una variedad de factores ambientales que condicionan la distribución, el crecimiento, la reproducción y el reclutamiento (Graham et al. 2007, Schiel y Foster 2015, Veenhof et al. 2022). En cada una de las etapas del ciclo de vida, diferentes factores abióticos y bióticos intervienen en el crecimiento y la supervivencia del cachiyuyo. En los ecosistemas subantárticos, los factores abióticos incluyen la exposición al oleaje, la disponibilidad de sustrato rocoso, de luz y de nutrientes. Los factores bióticos están relacionados con el suministro de esporas de la especie, la presión de pastoreo, el estrés por epibiontes y las interacciones intraespecíficas e interespecíficas con otras macroalgas (e.g., Santelices y Ojeda 1984a, b, Dayton 1985, van Tussenbroek 1989a, b, Palacios et al. 2021). *M. pyrifera* presenta una gran plasticidad fenotípica que le ha permitido adaptarse a una amplia variedad de ambientes, lo que explicaría su alto éxito ecológico a escala global. La dinámica poblacional responde fuertemente a las particularidades en las condiciones ambientales locales; de acuerdo con cada sitio, puede haber

mayor incidencia de distintos factores. Se ha propuesto que la identificación de las estrategias de vida particulares para una región determinada puede contribuir a comprender la ecología de dicho ambiente (Graham et al. 2007).

Contexto global de degradación de los bosques de macroalgas

Los bosques de macroalgas están expuestos a un ensamble de factores de estrés locales y regionales que pueden afectar su dinámica poblacional, disminuir su persistencia y promover el reemplazo de los bosques por estados degradados alternativos (Strain et al. 2014, Filbee-Dexter y Wernberg 2018, Smith et al. 2024). Estos factores incluyen, por ejemplo, la ocurrencia de eventos extremos y disturbios (e.g., tormentas, olas de calor, contaminación) o cambios en la densidad de herbívoros (Ling et al. 2015, Smith et al. 2024) que pueden afectar la fisiología de las especies fundadoras del bosque, favorecer el desprendimiento y la pérdida de su biomasa, modificar la disponibilidad de recursos y afectar las interacciones con otras especies (Wernberg et al. 2013, Smale 2020, Castorani et al. 2018, Detmer et al. 2021). En la actualidad, hay un gran número de estudios que dan cuenta de los impactos de las actividades humanas sobre los bosques de macroalgas. Los bosques están enfrentando múltiples factores de estrés de origen antrópico (Wernberg et al. 2019). De acuerdo con un estudio realizado por Krumhansl et al. (2016), existen variaciones espaciales en la incidencia de estos factores que determinan que en algunas regiones se observe la reducción de la biomasa de los bosques, mientras que en otras se detecten incrementos o la ausencia de efectos.

Las presiones antrópicas en las regiones costeras, especialmente aquellas relacionadas con la urbanización (Connell et al. 2008), tienen un impacto negativo en la productividad y el funcionamiento de los bosques (Wernberg et al. 2019). En particular, a partir de las descargas de efluentes urbanos, las ciudades costeras pueden modificar la disponibilidad de nutrientes, favoreciendo condiciones de eutrofización, y facilitar la llegada de residuos sólidos y otros

contaminantes (Tegner et al. 1995, Gil et al. 2011). La mayor disponibilidad de nutrientes puede favorecer el crecimiento y la biomasa de las especies fundadoras, pero también promover el crecimiento de especies de macroalgas oportunistas. La alta abundancia de macroalgas verdes oportunistas ha sido detectada como indicadora de presiones urbanas en los ecosistemas costeros (e.g., Gao et al. 2017, Cai et al. 2023). A su vez, las descargas urbanas pueden aumentar los aportes de sedimento, disminuyendo la disponibilidad de luz para los productores primarios y reduciendo la calidad del sustrato para el reclutamiento (Airoldi 2003, Diodato et al. 2020). Estos aportes de sedimento pueden promover condiciones de oscurecimiento costero en las regiones costeras (Blain et al. 2021). Los efectos de las ciudades costeras en los bosques de macroalgas dependerán en cada región de las características de las descargas urbanas (e.g., frecuencia, características físico-químicas, tratamiento) y de las interacciones con otros factores locales, tales como la circulación y los tiempos de residencia de las masas de agua, entre otros factores ambientales (ver Tegner et al. 1995, Connell et al. 2008).

Los impactos de las presiones antrópicas en los ecosistemas costeros conducen a la pérdida de los bosques y facilitan el establecimiento de estados degradados alternativos, menos complejos y menos diversos, conocidos en inglés como *turf* (Kennelly 1987, Strain et al. 2014, Filbee-Dexter y Wernberg 2018, Pessarrodona et al. 2021). El término *turf* se refiere a un ensamble de macroalgas de baja altura que forman densas matas en donde el sedimento queda atrapado (Connell et al. 2014, Strain et al. 2014). La composición de especies y otros atributos del *turf* (e.g., morfología, densidad, cobertura) pueden ser variables y específicos de cada ecosistema (Connell et al. 2014, Pessarrodona et al. 2021). Los factores impulsores del reemplazo de los bosques por el *turf* incluyen el aumento de la temperatura del agua de mar y las olas de calor, la eutrofización, la cosecha de macroalgas sin regulación, la presión de pastoreo, el oscurecimiento costero por una mayor carga de sedimentos, la llegada de especies exóticas y el epifitismo (Filbee-Dexter y Wernberg 2018, Pessarrodona et al. 2019). En particular, altas cargas de sedimento pueden afectar los bosques tanto alterando la

disponibilidad de luz como del sustrato disponible, enterrando y asfixiando los reclutas de cachiyuyo (Airoldi 2003, Desmond et al. 2015, Muth et al. 2017). A su vez, el *turf* puede promover la abundancia de otras especies, tales como las macroalgas verdes oportunistas (e.g., *Ulva* sp., Muth et al. 2017) y los herbívoros (e.g., erizos de mar, Reeves et al. 2018) con efectos en el reclutamiento de *M. pyrifera*. Una vez que el *turf* está establecido, diversos mecanismos de retroalimentación (i.e., alta carga de sedimentos y reducción de luz, baja disponibilidad de esporas de macroalgas, pastoreo) pueden mantener el ecosistema en un estado degradado e inhibir la recuperación del bosque de no mediar subsidios de energía (Filbee-Dexter y Wernberg 2018, Layton et al. 2020a).

Los bosques de macroalgas de altas latitudes enfrentan amenazas de múltiples factores de estrés fuertemente relacionados con el cambio climático y las actividades antrópicas (Farrugia Drakard et al. 2023). Si bien numerosos estudios en el Hemisferio Norte abordan cómo los factores de estrés pueden afectar la ecología y la fisiología de los bosques (e.g., Krumhansl et al. 2016, Farrugia Drakard et al. 2023), muy pocos estudios han explorado los posibles impactos de los factores de estrés antrópicos en la ecología de los bosques de macroalgas subantárticos (e.g., Mora-Soto et al. 2022). Asimismo, si bien se han analizado los efectos de eventos de contaminación en los ecosistemas subantárticos (e.g., por derrame de petróleo en la Isla Macquarie, Smith y Simpson 1998), no hay estudios hasta el momento que evalúen los efectos de las ciudades costeras sobre la dinámica de los bosques de macroalgas y su biodiversidad. Los bosques subantárticos de macroalgas en Tierra del Fuego destacan como algunos de los bosques más estables y extensos del mundo (Friedlander et al. 2020). El límite sur de la distribución del cachiyuyo se encuentra en esta región (Mora-Soto et al. 2020). A pesar de la manifestación de efectos asociados al cambio climático, tales como la ocurrencia de olas de calor, estudios recientes sugieren que esta región actuaría como un refugio climático para la especie (Mora-Soto et al. 2022), lo que destaca su alto valor en términos de conservación.

Ecosistemas costeros del canal Beagle

El canal Beagle (o canal Onashaga de acuerdo con los pueblos originarios) se encuentra en el extremo sureste del archipiélago de Tierra del Fuego en América del Sur (Fig. 1.3). Desde una perspectiva geopolítica, el canal es compartido entre Argentina y Chile. La geomorfología costera del canal fue determinada en el pasado por procesos tectónicos y glaciares, mientras que en la actualidad dominan los procesos fluviales y marinos, dando lugar a un paisaje de bahías y acantilados (Isla et al. 1999, Rabassa et al. 2000, Bujalesky 2011). Tiene aproximadamente 270 km de largo y 1-12 km de ancho, y sus aguas fluyen desde el océano Pacífico hacia el Atlántico. Presenta un perfil batimétrico rico en formaciones y variaciones en la profundidad, que varían entre menos de 50 a 400 m en la línea media del canal, un régimen de marea semidiurna mixta con una amplitud promedio de 1,15 m, un clima subpolar húmedo y vientos predominantes del suroeste (Garreaud 2009, Bujalesky 2011, Martín et al. 2023). Presenta patrones estacionales de disponibilidad de luz, salinidad, temperatura y nutrientes (Iachetti et al. 2021), que están altamente condicionados por los aportes de agua dulce de deshielo de las montañas durante las estaciones de primavera y verano (Huovinen et al. 2020). Estos aportes de agua dulce reducen la salinidad, determinando la hidrodinámica semiestuarina y la estratificación estacional (Flores-Melo et al. 2020, Giesecke et al. 2021). Las numerosas bahías y la variedad de sustratos rocosos en el canal favorecen el establecimiento de comunidades de macroalgas en las zonas intermareales y submareales (e.g., Mendoza et al. 2005, Ojeda et al. 2019).

En particular, los bosques de macroalgas están presentes durante todo el año formando extensos cinturones paralelos a la costa, cubriendo casi todos los fondos rocosos. Dentro del canal, los bosques están formados principalmente por *M. pyrifera*. Los bosques se distribuyen entre los 1,5 y 10 m de profundidad, pero en algunos sitios con sustrato rocoso pueden hallarse a profundidades que superan los 20 m (Bravo et al. 2023). Es posible encontrar zonas con bosques mixtos, donde *L. flavicans* se distribuye hacia el límite superior del submareal y *L. searlesiana* hacia el límite más profundo, ambas formando parte del estrato arbustivo del bosque (Kühnemann 1970).



Fig. 1.3 Ubicación del canal Beagle en Tierra del Fuego. Se observa la ciudad de Ushuaia y otros sitios al este explorados en esta Tesis. Imágenes satelitales de Bing en QGIS (versión 3.18.3).

La ciudad de Ushuaia se encuentra sobre la costa norte de la sección argentina del canal Beagle (Fig. 1.3), a orillas de la bahía Ushuaia. La circulación del agua en la bahía muestra un giro anticiclónico (Balestrini et al. 1998, Flores-Melo et al. 2020). Aunque los vientos dominantes del suroeste pueden alcanzar velocidades $> 100 \text{ km h}^{-1}$, el limitado alcance (i.e., *fetch*) de exposición al viento evita que se formen grandes olas (Bujalesky 2011). Por esta razón, la bahía Ushuaia está relativamente protegida de la exposición a las olas. Fundada en 1884, Ushuaia ha experimentado un importante aumento en la población humana durante los últimos 40 años (de 11.443 en 1980 a 82.615 en 2022, INDEC 2022), principalmente relacionado con el desarrollo industrial y el turismo. Además, Ushuaia recibe alrededor de 465.000 turistas al año (Instituto Fueguino de Turismo 2022). Lamentablemente, este crecimiento demográfico no siempre ha estado acompañado de una planificación urbana adecuada, lo que ha resultado en una gestión insuficiente de los residuos y efluentes urbanos e industriales (e.g., Gil et al. 2011, Diodato et al. 2020, Granitto et al. 2021). Estas descargas pueden aumentar la disponibilidad de nutrientes, pero también de sedimentos a la columna de agua, reduciendo la penetración de la luz y promoviendo el oscurecimiento costero. Estos cambios en las condiciones pueden afectar la persistencia de los bosques de macroalgas, con impactos para la biodiversidad que depende de su estructura y funcionamiento.

Objetivos

El objetivo general de esta Tesis es estudiar la estructura, la dinámica y el impacto de las actividades antrópicas sobre los bosques subantárticos de *Macrocystis pyrifera* en el canal Beagle, Tierra del Fuego. Los objetivos específicos son:

1. Evaluar las estrategias morfológicas y reproductivas de los bosques de *M. pyrifera* en dos sitios contrastantes: un sitio expuesto a las actividades de la ciudad de Ushuaia y un sitio no urbanizado.

2. Estudiar si las descargas de la ciudad de Ushuaia limitan el reclutamiento de *M. pyrifera* y favorecen el establecimiento de estados alternativos, conocidos como *turf*.
3. Evaluar estrategias de monitoreo de la comunidad asociada a los bosques.
4. Elaborar una guía actualizada para el monitoreo futuro de comunidades de macroalgas asociadas a los bosques de cachiyuyo.

Relevancia del tema de investigación

El canal Beagle forma parte de una de las Áreas Geográficas Prioritarias para la investigación propuestas por la Iniciativa Pampa Azul, el área Atlántico Austral. Si bien existen antecedentes de estudios en las macroalgas de Tierra del Fuego que datan de algunas décadas, principalmente los trabajos de taxonomía y de ecología de los investigadores María Laura Mendoza, Aldo Asensi, Alicia Boraso y Oscar Kühnemann, en la actualidad la línea de investigación en macroalgas es un área de vacancia en el canal Beagle, y particularmente del CADIC-CONICET.

Los bosques de macroalgas proveen un ensamble de servicios ecosistémicos de gran relevancia para los seres humanos (Eger et al. 2023). En la actualidad hay un creciente interés en comprender cómo los bosques de macroalgas contribuyen a mitigar los efectos del cambio climático, a partir de su contribución al Carbono Azul (Pessarrodona et al. 2023). Sin embargo, en nuestro país son escasos los trabajos enfocados en el estudio de los bosques, en particular en lo que respecta a cómo las presiones antrópicas influyen en su estructura y funcionamiento, y cómo esto puede repercutir en los servicios ecosistémicos. En este contexto, en el año 2023, la Administración de Parques Nacionales de Argentina emitió la Resolución 732/2023 que declara de interés institucional la conservación de los bosques de macroalgas de *Macrocystis pyrifera* con el objetivo de promover

su investigación y su preservación. Por este motivo, es esencial comprender los factores que determinan su ecología para poder proponer estrategias efectivas de monitoreo y de conservación.

Estructura de la Tesis

La Tesis consta de 6 capítulos. El capítulo 2 aborda los efectos de la ciudad de Ushuaia en el ambiente del bosque y en la morfología de *M. pyrifera*. El capítulo 3 estudia los efectos de la ciudad en términos de los aportes de sedimento, su efecto sobre la comunidad de macroalgas asociadas y en los herbívoros, con énfasis en determinar si existe evidencia del establecimiento de estados de *turf*, y cómo esto afecta la densidad de adultos y juveniles de cachiyuyo. A partir de los efectos observados en la composición y en la abundancia de grupos morfo-funcionales de macroalgas, el capítulo 4 desarrolla una propuesta para el monitoreo de la biodiversidad de macroalgas asociadas a los bosques en sitios remotos, que incluye la utilización de plataformas de ciencia ciudadana para promover la educación ambiental. Con el objetivo de contribuir al conocimiento necesario para el monitoreo de la comunidad asociada como un indicador del estado del bosque, el capítulo 5 da cuenta de la riqueza de especies de macroalgas relevadas durante el desarrollo de esta Tesis con información taxonómica y con fotografías que facilitan la identificación. Por último, el capítulo 6 menciona las conclusiones generales derivadas de esta Tesis.

CAPÍTULO 2

Estrategias morfológicas y reproductivas de *Macrocystis pyrifera* en dos bosques subantárticos contrastantes

Resumen

Los bosques subantárticos de *Macrocystis pyrifera* han permanecido relativamente intactos y alejados de las presiones antrópicas. Sin embargo, estos bosques están cada vez más expuestos a múltiples factores de estrés que podrían afectar su persistencia. En este estudio, se evaluó el impacto de las descargas urbanas de la ciudad costera de Ushuaia en el ambiente y en la morfología de los bosques. Se realizaron muestreos estacionales desde 2019 hasta 2021 en dos sitios contrastantes: un sitio urbano directamente expuesto a los efluentes costeros y un sitio no urbano. Los resultados indican que la combinación de los efluentes costeros, el dosel de las macroalgas y la baja exposición al oleaje en el canal contribuye significativamente a la atenuación de la luz dentro de los bosques de cachiyuyo, promoviendo así el oscurecimiento costero. Se propone un índice para describir el efecto de las condiciones ambientales sobre la estructura de *M. pyrifera* (el índice KSI, por sus siglas en inglés, *Kelp Structure Index*) que cuantifica el aumento en la superficie de las láminas en sitios con impactos urbanos. Estos resultados sugieren que *M. pyrifera* muestra una gran plasticidad en sus características morfológicas bajo condiciones ambientales variables, especialmente en ambientes expuestos a los efectos del oscurecimiento costero. Sin embargo, la presencia de *turf* indica que las presiones urbanas podrían estar limitando gravemente la salud de los bosques de macroalgas.

Publicación derivada de este capítulo

Kaminsky J, Bagur M, Schloss IR, Diodato S, Rodríguez M, Buschmann AH, Quartino ML (2024) Giant kelp (*Macrocystis pyrifera*) morphological and reproductive strategies in two contrasting sub-Antarctic forests. Mar Biol 171:9 <https://doi.org/10.1007/s00227-023-04341-x>

Introducción

Los ecosistemas subantárticos han permanecido relativamente aislados, en estado salvaje y alejados de las presiones antrópicas. Factores ambientales tales como la exposición a las olas, los eventos de tormenta, la descarga de sedimentos por deshielo y la disponibilidad de recursos desempeñan un papel crucial en la regulación de la morfología, el crecimiento y el reclutamiento del cachiyuyo en los ecosistemas subantárticos (e.g., Santelices y Ojeda 1984a, Dayton 1985, van Tussenbroek 1989a, Palacios et al. 2021). Una amplia variedad de estrategias morfológicas y reproductivas se pueden encontrar en la heterogeneidad de ambientes dentro de estos ecosistemas costeros. Las dimensiones del grampón del cachiyuyo pueden variar considerablemente según el sustrato y el estrés de las olas (Dayton 1985). La forma y distribución de las láminas en los esporofitos se vieron influenciadas por la estacionalidad de la luz y los nutrientes, así como por la exposición a las olas, que también determinan la producción de láminas reproductivas (Dayton 1985, van Tussenbroek 1989a). Estas estrategias involucran ajustes fisiológicos y morfológicos que permiten que los bosques persistan en las condiciones locales de la Patagonia subantártica, una región fuertemente determinada por la estacionalidad.

Además de estos factores naturales, los ecosistemas costeros están cada vez más expuestos a múltiples factores de estrés regionales y locales que pueden promover la variación en las condiciones ambientales con impactos en las estrategias de los bosques de macroalgas (Smith y Simpson 1998, Huovinen et al. 2020, Perold et al. 2020, San Martín et al. 2021, Mora-Soto et al. 2022). Las ciudades costeras contribuyen a la llegada de sedimentos, lo que resulta en una mayor turbidez y la promoción del oscurecimiento costero (Blain y Shears 2020, Blain et al. 2021). Los aportes de sedimentos se facilitan aún más mediante la transformación del paisaje que reduce la infiltración del agua en el suelo, aumentando la escorrentía, y mediante los vertidos directos de aguas con o sin tratamiento previo. Además de los materiales orgánicos e inorgánicos de aguas residuales domésticas e industriales, los efluentes también facilitan la entrada de plásticos, vidrios y otros desechos en los

ambientes costeros, todos los cuales aumentan la turbidez y reducen la penetración de la luz disponible para los productores primarios bentónicos, como las macroalgas (Desmond et al. 2015, Blain et al. 2021). Los bosques de macroalgas tienden a reducir el movimiento del agua y favorecer la sedimentación, lo que propicia la retención de material particulado en el bosque (Elsmore et al. 2022). Una reducción en la disponibilidad de luz debido al oscurecimiento costero también puede afectar la morfología, el crecimiento y el reclutamiento de las macroalgas (e.g., Desmond et al. 2015, Blain et al. 2021). Aunque *M. pyrifera* tiene una considerable plasticidad fenotípica que le permite adaptarse a cambios en las condiciones ambientales (Graham et al. 2007), se espera que el efecto acumulativo de los factores de estrés afecte negativamente la persistencia de los bosques de macroalgas (Filbee-Dexter y Wernberg 2018). Los múltiples factores de estrés pueden reducir la tolerancia fisiológica y su resistencia al daño mecánico, lo que finalmente puede conducir a la pérdida del dosel y a la mortalidad del cachiyuyo (Filbee-Dexter y Wernberg 2018).

A pesar de que en algunas ecorregiones se observa una tendencia hacia la degradación de los bosques de macroalgas (Krumhansl et al. 2016), los bosques en la región subantártica de Tierra del Fuego no muestran signos de declive (Friedlander et al. 2020, Mora-Soto et al. 2021). Sin embargo, hasta ahora no se han realizado estudios que analicen los posibles impactos de ciudades costeras tales como Ushuaia, en las estrategias poblacionales de los bosques de *M. pyrifera*. El objetivo de este capítulo fue evaluar las estrategias morfológicas y reproductivas de *M. pyrifera* en dos sitios contrastantes: un sitio expuesto a las actividades de la ciudad de Ushuaia y un sitio no urbanizado. En cada sitio, se midieron diferentes variables ambientales dentro de los bosques de macroalgas y se recolectaron esporofitos para describir la morfología del cachiyuyo. La hipótesis de trabajo asociada a este objetivo es que las características morfológicas de *M. pyrifera* difieren entre las zonas debido a los impactos urbanos en las condiciones ambientales de los bosques. En el contexto del deterioro de los bosques de macroalgas asociado a las crecientes presiones antrópicas, esta información puede enriquecer nuestro conocimiento sobre los bosques de cachiyuyo en su distribución meridional,

mejorar la gestión de los ecosistemas costeros y preservar la biodiversidad de los bosques de macroalgas en áreas afectadas por zonas urbanas, así como los servicios ecosistémicos que dependen de su persistencia.

Materiales y métodos

Área de estudio

Durante el verano de 2019 (enero) se realizó un muestreo preliminar y exploratorio con el objeto de identificar dos sitios con bosques de macroalgas contrastantes en cuanto a la ciudad (Fig. 2.1). Se identificó un sitio urbano (Fig. 2.1.b, c, d) cerca de la zona comercial e industrial de Ushuaia (Gil et al. 2011). Estudios previos realizados en este sitio urbano han detectado altas concentraciones de nutrientes y de metales pesados en la columna de agua y en los sedimentos del fondo (e.g., Diodato et al. 2012, 2021). En esta área costera se encuentran numerosos conductos que vierten aguas pluviales y residuales domésticas e industriales de la ciudad. A su vez, se ha observado la presencia de residuos plásticos y de vidrio tanto en ambientes intermareales como submareales en esta zona. Con el propósito de establecer una comparación, se seleccionó otro sitio no urbano ubicado a una distancia de 6 km al este de la zona industrial, en Baliza Escarpados (Fig. 2.1.b, e, f). En ambos sitios se midió el ancho del bosque, los límites de profundidad superior e inferior del mismo, así como las densidades de esporofitos adultos *M. pyrifera* para asegurar que los sitios fueran comparables. En los dos casos, los bosques se encontraron entre 1,5 m y 6 m de profundidad, con una densidad de 1,1 esporofitos por m². En este marco, en el otoño de 2019 (mayo), se estableció una transecta fija, delimitada por una cuerda de 30 m de longitud instalada mediante buceo autónomo, paralela a la costa y ubicada a una profundidad de 3-4 m dentro de cada bosque de macroalgas. Previamente, el cabo había sido marcado a intervalos de 1 metro. Se colocaron baldes llenos de cemento en los extremos del cabo para fijar la posición en el fondo.

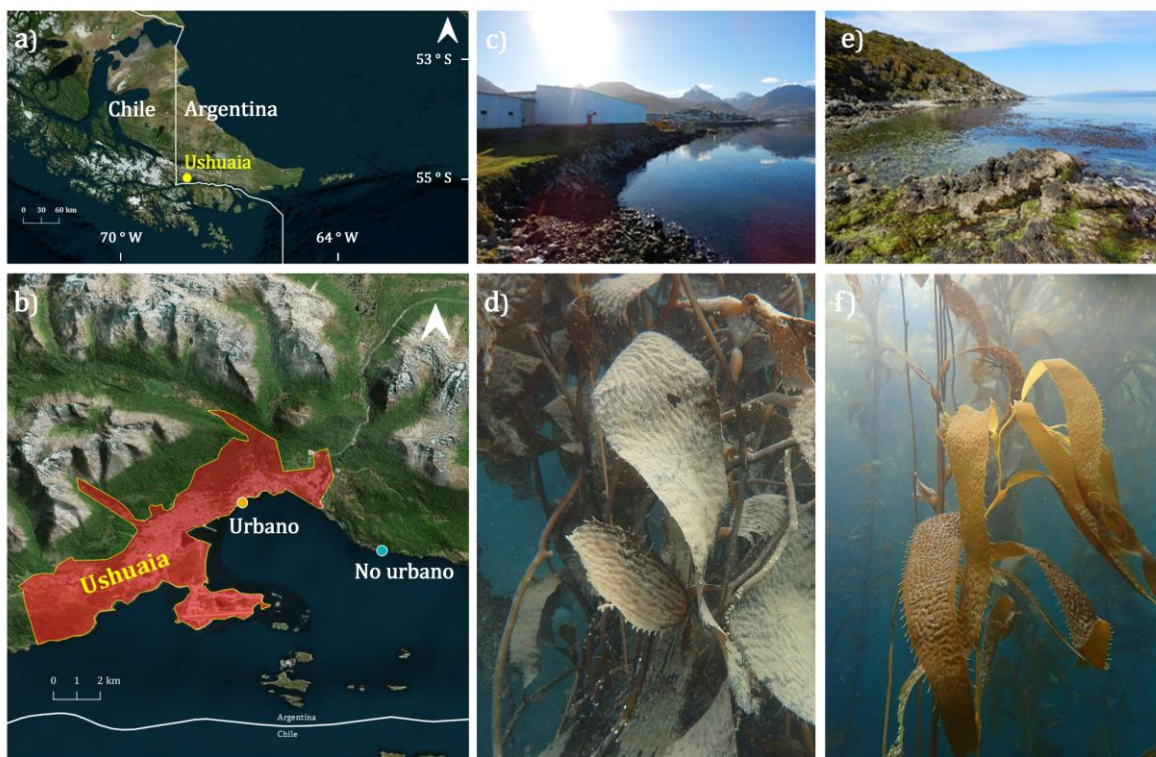


Fig. 2.1 Ubicación de la ciudad de Ushuaia en Tierra del Fuego (Argentina) y de los sitios de muestreo. Vista aérea y debajo del agua del sitio urbano (c-d) y no urbano (e-f). Las imágenes satelitales (a-b) fueron obtenidas de Bing en QGIS (versión 3.18.3). Las fotografías d y f fueron tomadas el mismo día (Fotos: Julieta Kaminsky).

Variables ambientales

Los datos meteorológicos utilizados en este estudio (2019-2021) se obtuvieron del Servicio Meteorológico Nacional, el Servicio de Hidrografía Naval y el Servicio de Información Ambiental y Geográfica (CADIC) de Argentina para Ushuaia. Los datos incluyeron el fotoperíodo (en horas), la nubosidad (en octavos como una escala ordinal, donde cero es la cobertura mínima y ocho la máxima), la precipitación (mm), la temperatura del aire ($^{\circ}\text{C}$), la velocidad del viento (km h^{-1}) y su dirección. El índice de exposición a las olas se calculó para cada sitio de muestreo a partir de datos locales de viento y cartas náuticas siguiendo la metodología de Thomas (1986).

Para analizar el ambiente dentro del bosque, se registraron el tipo de sustrato, la temperatura del agua de mar, la salinidad y la luz, y se tomaron muestras de agua para determinar la concentración de nutrientes estacionalmente en ambos sitios. Las muestras y mediciones se recolectaron desde el invierno de 2019 hasta el otoño de 2021, con interrupciones parciales debido a la pandemia de COVID-19. Los muestreos se completaron el mismo día para ambos sitios alrededor del mediodía. Para estudiar las características cualitativas del sustrato, se colocaron cinco cuadrantes de 1 m² de forma aleatoria en la transecta y se tomaron fotografías (50 cm x 50 cm) centradas en el cuadrante (foto-cuadrante) con una cámara submarina Nikon Coolpix W300. En los casos en los que los grampones de *M. pyrifera* ocupaban más de un cuarto de su superficie, los foto-cuadrantes se desplazaron ligeramente dentro de los cuadrantes de 1 m². El sustrato se clasificó como roca madre, roca grande, guijarros (<25 cm), cantos rodados (<5 cm), restos de conchas, arena y arena superficial (<1 cm). En estos cuadrantes se registró la presencia potencial de *turf*. La temperatura y la salinidad del agua de mar se midieron con un sensor multiparamétrico HANNA HI 9828. Las mediciones se realizaron durante el período de marea alta a 0,01 m (superficie), a 2,5 m (profundidad intermedia) y a 4 m (fondo) en el centro del cinturón del bosque para obtener mediciones representativas del interior del bosque de macroalgas. La radiación fotosintéticamente activa (PAR por sus siglas en inglés, de 400 a 700 nm) se midió dentro y fuera del bosque con un sensor cuántico submarino LI 193SA y un fotómetro radiómetro cuántico LI250A. Las observaciones de luz se realizaron a las mismas profundidades que se mencionaron anteriormente. Se calculó el coeficiente de atenuación de la luz (K_d) para cada sitio, de acuerdo con la ecuación:

$$K_d = 1/z \times \ln (E_0/E_z)$$

donde E_0 es el PAR de la superficie y E_z es el PAR medido en el fondo (Kirk 2011).

Las muestras de agua se recolectaron a profundidades de superficie y fondo con una botella Niskin y se filtraron a través de filtros Whatman GF/F de 25 mm. El filtrado se utilizó para determinar

las concentraciones de nutrientes inorgánicos disueltos (nitrato + nitrito, en adelante nitratos, y fosfatos). Estos nutrientes se analizaron mediante un autoanalizador Skalar (Skalar Analytical 2005) en el Centro Nacional Patagónico (CENPAT), Argentina. Se estimaron las relaciones de Redfield para explorar las potenciales limitaciones de nutrientes.

Morfología de los esporofitos

Se realizó un muestreo para caracterizar la variabilidad estacional (una vez por estación; un total de cuatro muestreos): invierno y primavera de 2019, interrumpido en 2020 por la pandemia global de COVID-19, y verano y otoño de 2021. Para cada evento de muestreo, se colocaron cinco cuadrantes de 1 m² de forma aleatoria en la transecta. En cada cuadrante, todos los esporofitos adultos de *M. pyrifera* (incluyendo grampón, estipes y láminas) se desprendieron cuidadosamente de la roca madre y se colocaron dentro de una bolsa de red grande (170 cm x 65 cm) para su posterior medición en el laboratorio. Se caracterizaron como esporofitos adultos aquellos que presentaran esporofilas (i.e., láminas reproductivas, ver Fig. 2.2) o con estipes que formaban parte del dosel superficial. El número de cuadrantes muestreados varió entre 3 y 5 debido a restricciones meteorológicas (especialmente fuertes vientos). En total, se analizaron 33 cuadrantes, 17 en el sitio urbano y 16 en el sitio no urbano.

En el laboratorio, se midieron una serie de parámetros morfométricos para cada esporofito adulto (Fig. 2.2). El peso húmedo del esporofito se determinó utilizando una balanza electrónica colgante (kg m⁻², precisión ± 1 g) y la longitud máxima del esporofito se midió con una cinta métrica de 30 m de largo (expresada en m, precisión ± 1 cm). Se registraron las medidas del grampón, incluyendo el diámetro mínimo y máximo, la altura y el perímetro. El volumen del grampón se estimó siguiendo la ecuación de Ghelardi (1971) para un cono elíptico:

$$\text{volumen del anclaje} = \pi \times \text{diámetro máximo} \times \text{diámetro mínimo} \times \text{altura} / 3.$$

A continuación, se registró el número de estipes. Se contaron las láminas, separando el esporofito en secciones cada 3 m desde el grampón. La diferenciación entre secciones se eligió para separar el sub-dosel (0 a 3 m, desde el fondo hasta la superficie del mar) del dosel (en la superficie). Diez láminas se seleccionaron al azar por sección para medir la longitud y el ancho. Se contó el número total de esporofilas, y se seleccionaron al azar diez para determinar su superficie. El porcentaje de cobertura de los soros se estimó con el software de análisis de imágenes ImageJ (versión 1.53a, Rasband 2018) después de obtener fotografías de las esporofilas.

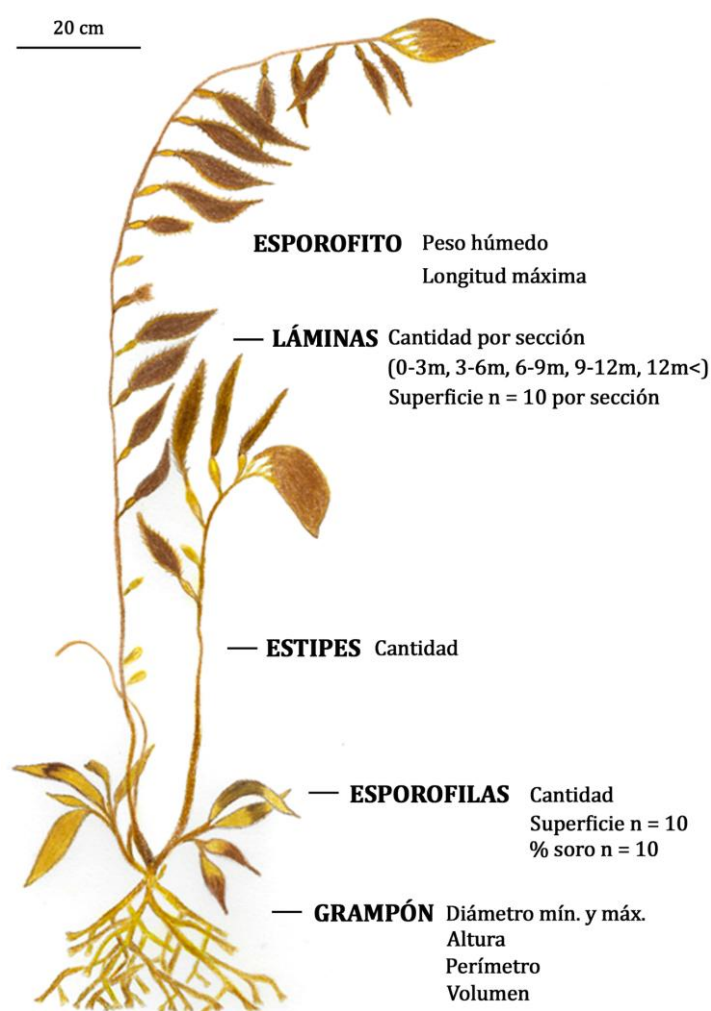


Fig. 2.2 Parámetros morfométricos medidos en esporofitos adultos de *Macrocystis pyrifera*.

Análisis estadísticos

Todos los análisis se realizaron utilizando el software estadístico R (versión 4.2.1, R Core Team 2022). Se describen a continuación los análisis utilizados para cada conjunto de datos.

Variables ambientales. Se utilizó un Modelo Lineal Generalizado (GLM, por sus siglas en inglés) con la biblioteca "MASS" (Venables y Ripley 2002) para evaluar los efectos del sitio, la estación y la profundidad en la temperatura del agua de mar, la salinidad, los nitratos o los fosfatos. Para estudiar la atenuación de la luz, se utilizó un GLM para evaluar el efecto del sitio, la ubicación en el bosque (i.e., dentro o fuera) y la estación del año en el coeficiente Kd. Se utilizaron modelos GLM gamma para estos análisis y se probaron los supuestos, siguiendo las recomendaciones de Zuur et al. (2009) para datos continuos. Se seleccionó el mejor modelo considerando el criterio de selección de Akaike (Akaike Information Criteria, AIC, por sus siglas en inglés) y el intervalo de confianza. Se utilizó la prueba post hoc de Tukey con la biblioteca "multcomp" (Hothorn et al. 2008) para detectar diferencias en los factores significativos. Se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA por sus siglas en inglés) con la biblioteca "FactoMineR" (Lê et al. 2008) para determinar la influencia de las variables ambientales en la ordenación de los sitios y las estaciones en un espacio multidimensional. Las variables ambientales incluidas en el PCA fueron temperatura del agua de mar, salinidad, Kd, nitratos y fosfatos. Se utilizaron las pruebas de Mardia y Royston de la biblioteca "MVN" (Korkmaz et al. 2014) para evaluar la multicolinealidad.

Morfología de los esporofitos. Se utilizó un análisis de varianza (ANOVA) con la biblioteca "car" (Fox y Weisberg 2019) para evaluar el efecto del sitio y la estación sobre los parámetros morfométricos (i.e., peso húmedo, longitud, volumen del grampón, número o superficie de las láminas, número o superficie de las esporofilas, cobertura de soros). Se realizaron pruebas de Shapiro y Levene para comprobar los supuestos del ANOVA. Cuando no se cumplieron, se utilizaron modelos GLM de Poisson y Gamma para datos de conteo o continuos, respectivamente, y se probaron las

suposiciones siguiendo las recomendaciones de Zuur et al. (2009). Los datos no se transformaron para evitar alterar la interpretación del efecto de los factores. Se seleccionó el modelo de mejor ajuste considerando el criterio de selección AIC y el intervalo de confianza. Se realizaron regresiones lineales simples para explorar la relación entre la longitud y el ancho de las láminas en ambos sitios (todas las estaciones combinadas). Las líneas de regresión se compararon entre sitios utilizando un análisis de covarianza (ANCOVA). El ancho de la lámina se utilizó como variable de respuesta, la longitud de la lámina como covariable y el sitio como variable categórica independiente. Se desarrolló el Índice de Estructura de las Algas (Kelp Structure Index, KSI, por sus siglas en inglés) para evaluar el impacto de las condiciones ambientales en la morfología del esporofito. Este índice se definió como:

$$KSI = \Sigma BS_i / BN_p$$

donde BS_i es la superficie total de láminas por sección y BN_p es el número de láminas por esporofito.

Se estimó la superficie promedio de lámina para cada sección a partir de la medición de 10 láminas dentro de cada sección para cada esporofito. Este valor estimado se utilizó luego para calcular el área total de superficie de láminas para cada sección (BS_i), que se obtuvo multiplicando el número de láminas por sección por la superficie promedio por sección. La suma de las áreas de las diferentes secciones permitió calcular el área total de superficie de láminas por esporofito (ΣBS_i). Luego, este valor se dividió por el número total de láminas por esporofito (BN_p) para obtener el KSI. Finalmente, se calculó el KSI promedio entre esporofitos para cada sitio y estación (media $\pm$ SE). Se utilizó un ANOVA para evaluar el efecto del sitio y la estación en el KSI. Valores altos de este índice indican una morfología con una mayor superficie de láminas por esporofito.

Resultados

Variables ambientales

El fotoperíodo mostró un patrón estacional, con valores más altos hacia la primavera y el verano (17 horas de luz en diciembre), disminuyendo en otoño e invierno, con valores mínimos en invierno (7 horas de luz en junio, Fig. 2.3). La temperatura del aire también presentó un patrón estacional con valores más altos en verano, con una media de 10,11 °C. La nubosidad fue alta durante todo el año. Las lluvias fueron más abundantes durante la primavera y el verano, mientras que la nieve ocurrió en otoño e invierno. Sin embargo, también se produjeron nevadas ocasionalmente durante los meses más cálidos. La velocidad del viento presentó las mayores intensidades en noviembre y diciembre, cuando la velocidad máxima alcanzó los 77 km h⁻¹. Sin embargo, durante todo el año las ráfagas de viento pueden alcanzar velocidades > 60 km h⁻¹ (Fig. 2.3). Durante el período de estudio, la dirección del viento predominante fue del suroeste. El índice de exposición a las olas fue de 11,23 para el sitio no urbano y de 10,36 para el sitio urbano, lo que indica una menor exposición relativa a las olas en el sitio urbano. Sin embargo, no se observan habitualmente olas en ninguno de los dos sitios de muestreo (Fig. 2.4).

Se encontró de manera predominante un sustrato de tipo roca madre en los bosques, con variaciones entre los sitios. Las rocas pequeñas y medianas (25-100 cm) fueron frecuentes en el sitio no urbano, presentando restos de conchas y depósitos de arena superficial en los intersticios entre las rocas. La cobertura de arena fue casi un 60 % mayor en el sitio urbano que en el no urbano. Se detectaron altos porcentajes (> 40 %) de guijarros, cantos rodados y arena cubriendo el lecho marino en el sitio urbano. Se hallaron además desechos de plástico, metal y vidrio en este sitio. En el sitio urbano solamente, se observaron áreas potenciales con *turf* de macroalgas con sedimento atrapado formando densas matas (cobertura del 60-100 %), en especial macroalgas rojas de las especies *Lophurella hookeriana*, *Rhodomenia coccocarpa*, y macroalgas verdes (Fig. 2.5). Se encontraron especies oportunistas como *Ulva lactuca* y *Ulvaria obscura* con una alta cobertura y biomasa dentro

y más allá del bosque en el sitio urbano durante todos los eventos de muestreo, y especialmente durante la primavera y el verano (Fig. 2.5). En contraste, no se observaron macroalgas oportunistas en el sitio no urbano.

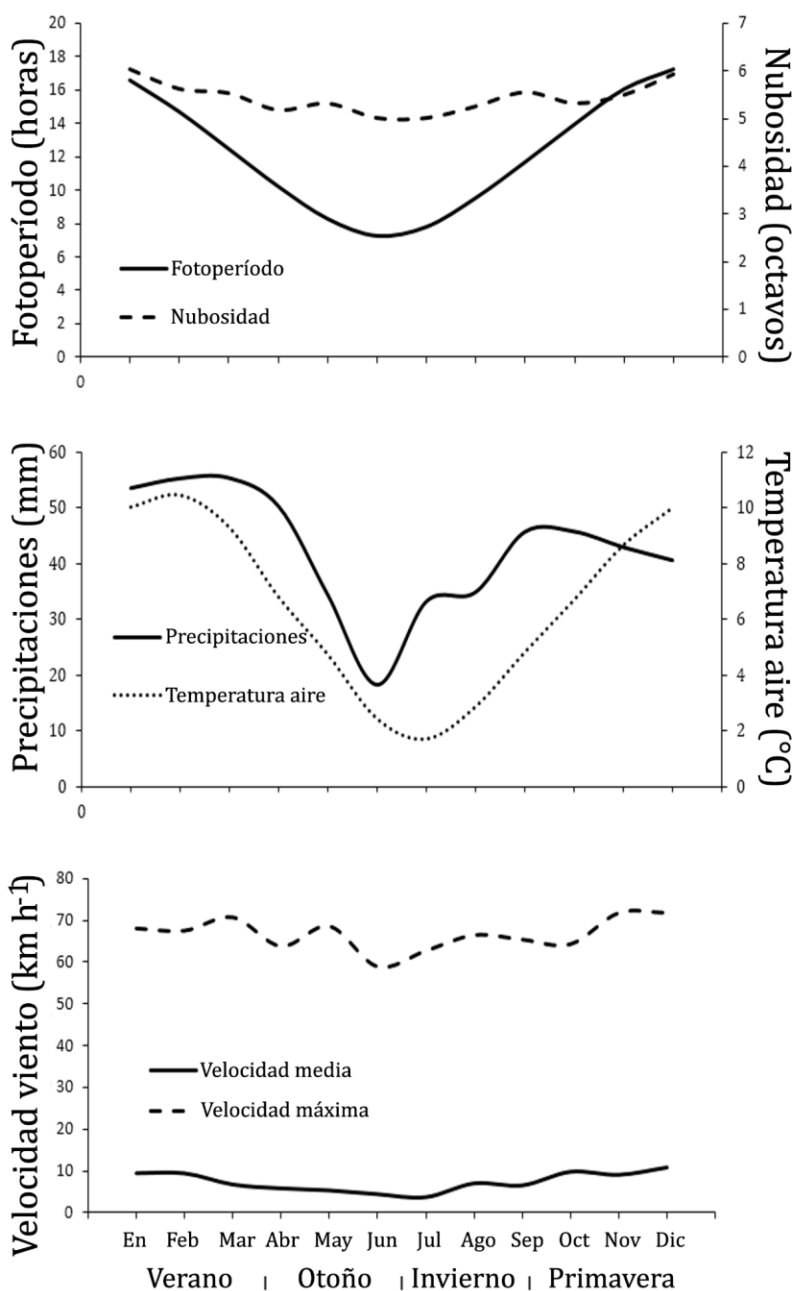


Fig. 2.3 Variables meteorológicas (valor mensual promedio) medidas durante el período de estudio.



Fig. 2.4 Vista aérea de los sitios urbano y no urbano con vientos ligeros y fuertes. Se indica la velocidad media y dirección del viento. Las flechas indican los sitios de muestreo (Fotos: Julieta Kaminsky).

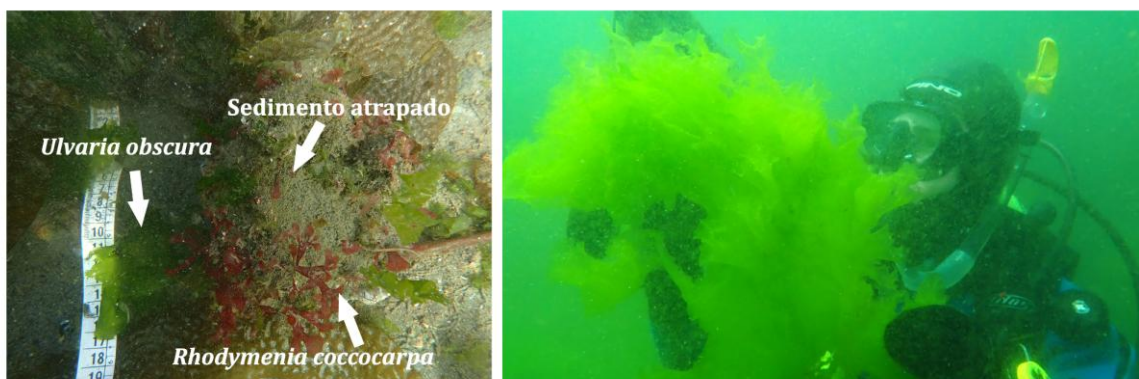


Fig. 2.5 Evidencia de potenciales macroalgas formadoras de *turf* y de macroalgas verdes oportunistas dentro del bosque de *M. pyrifera* en el sitio expuesto a las descargas urbanas (Fotos: Julieta Kaminsky y Mariano Rodríguez).

La temperatura del agua de mar presentó un patrón estacional en los bosques de cachiyuyo en ambos sitios, urbano y no urbano, con valores mínimos durante el invierno (agosto, $5,05 \pm 0,15$ °C) y máximos en verano (febrero, $9,27 \pm 0,22$ °C, Fig. 2.6). La temperatura del agua de mar fue significativamente más alta en el sitio urbano que en el sitio no urbano ($0,45$ °C de diferencia en promedio) para todas las estaciones y profundidades (GLM Gamma 'sitio', $F_{1, 67} = 137,51$, $p < 0,001$, Tabla 2.1). Durante el invierno y el otoño, la temperatura del agua de mar fue significativamente más alta ($0,61$ °C en promedio) en el fondo que en la superficie en ambos sitios, mientras que se observó el patrón opuesto durante los meses más cálidos ($0,28$ °C en promedio, GLM Gamma 'interacción de profundidad x estación', $F_{6, 56} = 26,69$, $p < 0,001$). La salinidad también presentó un patrón temporal, con valores máximos durante el invierno ($30,61 \pm 0,18$) y mínimos en verano ($29,49 \pm 0,28$, Fig. 2.6). No hubo diferencias significativas en la salinidad entre los sitios (GLM Gamma 'sitio', $F_{1, 67} = 0,15$, $p = 0,7$, Tabla 2.1). Durante todas las estaciones de muestreo, se observó una reducción en la salinidad en los valores superficiales ($0,69$ en promedio; GLM Gamma 'interacción de profundidad x estación', $F_{6, 56} = 5,53$, $p < 0,001$) en comparación con los valores del fondo.

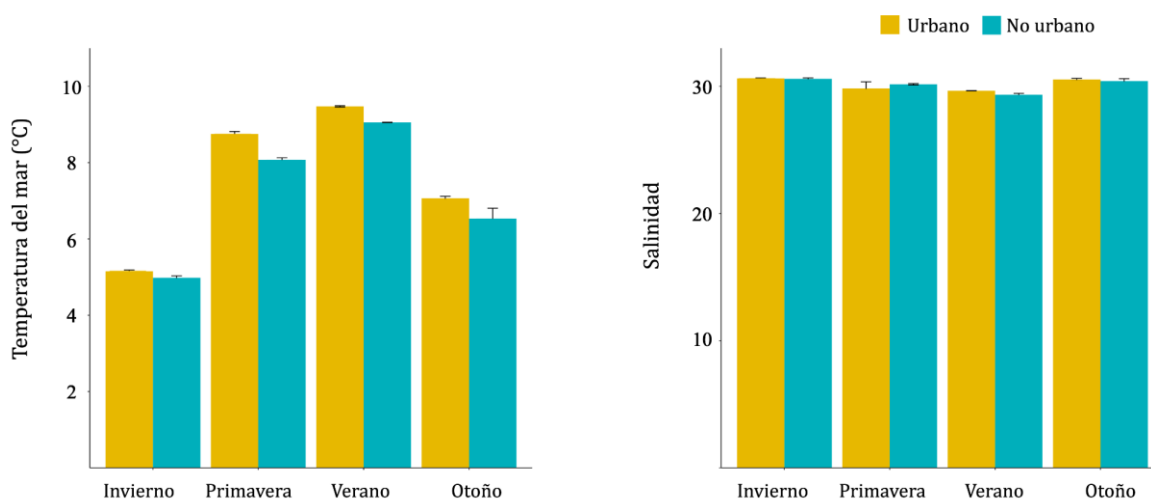


Fig. 2.6 Temperatura del mar y salinidad (media + SE) en el ambiente del bosque para los sitios urbano y no urbano, durante el período de estudio. Las barras indican el promedio entre las tres profundidades medidas (superficie, intermedia y fondo).

El coeficiente de atenuación de la luz (K_d) mostró diferencias entre los sitios y también dentro y fuera del bosque (Fig 2.7). La disponibilidad de luz se redujo en promedio en un 83-99 % desde la superficie hasta el fondo dentro del bosque en ambos sitios, urbano ($K_d = 1,70 \text{ m}^{-1} \pm 0,40$) y no urbano ($K_d = 0,99 \text{ m}^{-1} \pm 0,14$, GLM Gamma 'bosque', $F_{1, 42} = 256,30$, $p < 0,001$, Tabla 2.1). Esta reducción fue mayor en el sitio urbano (GLM Gamma 'sitio', $F_{1, 43} = 48,94$, $p < 0,001$). Aquí, el K_d fue mayor dentro del bosque durante todas las estaciones, y especialmente durante la primavera (diciembre, $2,52 \pm 0,36$, GLM Gamma 'interacción de estación x sitio', $F_{3, 39} = 3,46$, $p < 0,05$). Casi no se encontró variación estacional en el sitio no urbano, dentro o fuera del bosque.

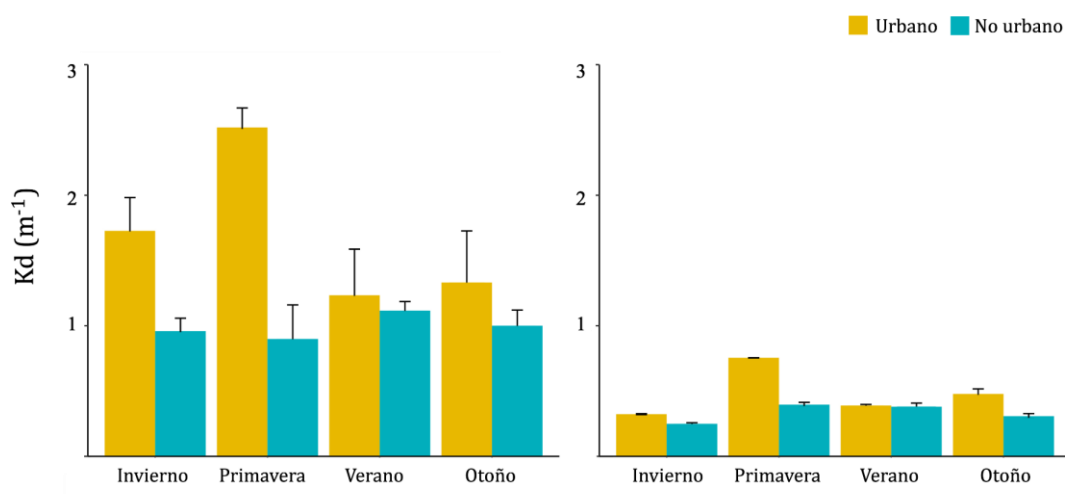


Fig. 2.7 Coeficiente de atenuación de la luz (K_d , media + SE) dentro (a) y fuera (b) del bosque, en los sitios urbano y no urbano, durante el período de estudio.

Los nitratos presentaron un fuerte patrón estacional, con una alta disponibilidad en otoño e invierno ($12,46 \pm 3,91 \text{ } \mu\text{M}$ y $13,76 \pm 1,28 \text{ } \mu\text{M}$, respectivamente) que se redujo en primavera y verano ($0,72 \pm 0,88 \text{ } \mu\text{M}$ y $4,72 \pm 0,86 \text{ } \mu\text{M}$, GLM Gamma 'estación', $F_{3, 12} = 14,26$, $p < 0,01$, Fig. 2.8 y Tabla 2.1). Contrariamente a lo esperado, no se detectaron diferencias entre los sitios ni entre las profundidades (GLM Gamma 'interacción de estación x sitio', $F_{3, 7} = 4,28$, $p = 0,08$, GLM Gamma 'profundidad', $F_{1, 10} = 0,31$, $p = 0,59$). Los fosfatos siguieron un patrón similar pero con menos

variabilidad entre las estaciones (otoño $0,89 \pm 0,26 \mu\text{M}$; invierno $1,08 \pm 0,04 \mu\text{M}$, primavera $0,32 \pm 0,09 \mu\text{M}$; verano $0,54 \pm 0,04 \mu\text{M}$, Fig. 2.8). La disponibilidad de fosfatos fue mayor en otoño e invierno (GLM Gamma 'estación', $F_{3,12} = 24,22$, $p < 0,001$, Fig. 2.8 y Tabla 2.1). Los factores de sitio y profundidad no se mantuvieron en el modelo. La relación N:P mostró valores mínimos en primavera ($1,93 \pm 0,95$), tanto para las profundidades de superficie como de fondo, lo que indica que está ocurriendo una limitación de nitrógeno durante la primavera (Jackson 1977).

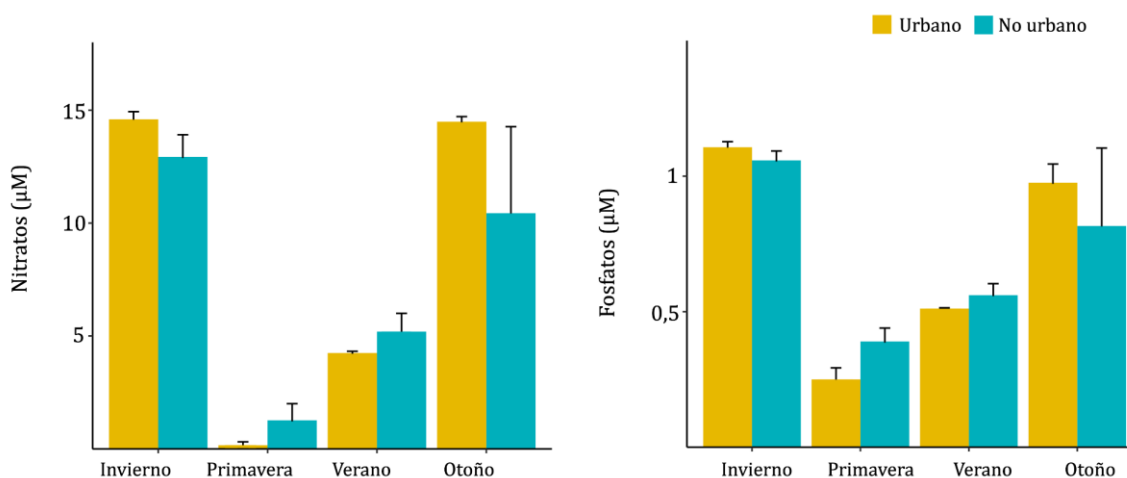


Fig. 2.8 Nutrientes inorgánicos disueltos (media + SE) dentro del ambiente del bosque en los sitios urbano y no urbano, durante el período de estudio. Las barras indican el promedio entre las profundidades muestreadas (superficie y fondo).

Tabla 2.1 Resultados estadísticos para los análisis de temperatura, salinidad, Kd y nutrientes.

Temperatura del mar (Gamma GLM = temperatura ~ estación * sitio * prof; AIC: -46,09)						
	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev.	F	P (>F)
nulo			71	3,9262		
estación	3	3,7005	68	0,2257	2667,6135	<2,2e-16 ***
sitio	1	0,0636	67	0,1621	137,5130	1,071e-15 ***
prof	2	0,0091	65	0,1530	9,8304	0,000264 ***
estación:sitio	3	0,0073	62	0,1458	5,2299	0,003324 **
estación:prof	6	0,0740	56	0,0717	26,6850	1,012e-13 ***
sitio:prof	2	0,0117	54	0,0601	12,6300	3,917e-05 ***
estación:sitio:prof	6	0,0386	48	0,0215	13,9064	4,341e-09 ***

Salinidad (Gamma GLM = salinidad ~ estación * sitio * profundidad; AIC: 90,83)						
	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev.	F	P (>F)
nulo			71	0,045444		
estación	3	0,0152440	68	0,030200	30,0615	4,364e-11 ***
sitio	1	0,0000258	67	0,030174	0,1528	0,697612
prof	2	0,0068089	65	0,023365	20,1410	4,455e-07 ***
estación:sitio	3	0,0011301	62	0,022235	2,2286	0,096894 .
estación:prof	6	0,0056089	56	0,016626	5,5304	0,000203 ***
sitio:prof	2	0,0005519	54	0,016074	1,6325	0,206095
estación:sitio:prof	6	0,0078891	48	0,008185	7,7787	7,139e-06 ***

Kd (Gamma GLM = Kd ~ estación + sitio + bosque + est:sitio + est:bosque + sitio: bosque; AIC: -21,91)						
	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev.	F	P (>F)
nulo			47	23,3685		
estación	3	1,2995	44	22,0691	7,3198	0,0006203 ***
sitio	1	2,8963	43	19,1728	48,9440	3,866e-08 ***
bosque	1	15,1669	42	4,0059	256,3029	<2,2e-16 ***
estación:sitio	3	0,5495	39	3,4564	3,0952	0,0393099 *
estación:bosque	3	1,2057	36	2,2507	6,7916	0,0009958 ***
sitio:bosque	1	0,1736	35	2,0771	2,9335	0,0956046 .

Nitratos (Gamma GLM = nitratos ~ estación * sitio + profundidad; AIC: 87,84)						
	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev.	F	P (>F)
nulo			15	23,3940		
estación	3	15,2856	12	8,1084	14,2563	0,002293 **
sitio	1	0,0366	11	8,0718	0,1023	0,758422
prof	1	0,1116	10	7,9603	0,3122	0,593751
estación:sitio	3	3,6789	7	4,2814	3,4311	0,081210 .

Fosfatos (Gamma GLM = fosfatos ~ estación; AIC: -11,52)						
	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev.	F	P (>F)
nulo			15	3,9401		
estación	3	3,3225	12	0,6176	24,224	2,227e-05 ***

Signif. codes: 0 '***' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05 '.' 0,1 ' ' 1						
---	--	--	--	--	--	--

El análisis de componentes principales (PCA) para variables ambientales reveló dos dimensiones que juntas explican el 81,99 % de la variabilidad total (Fig. 2.9). La temperatura del agua de mar, la salinidad y los nutrientes se asociaron con el eje PCA1, mientras que el Kd mostró una asociación con el eje PCA2. El eje PCA1 se asoció con la estacionalidad, mientras que el eje PCA2 estuvo relacionado con la penetración de la luz en los sitios urbano y no urbano.

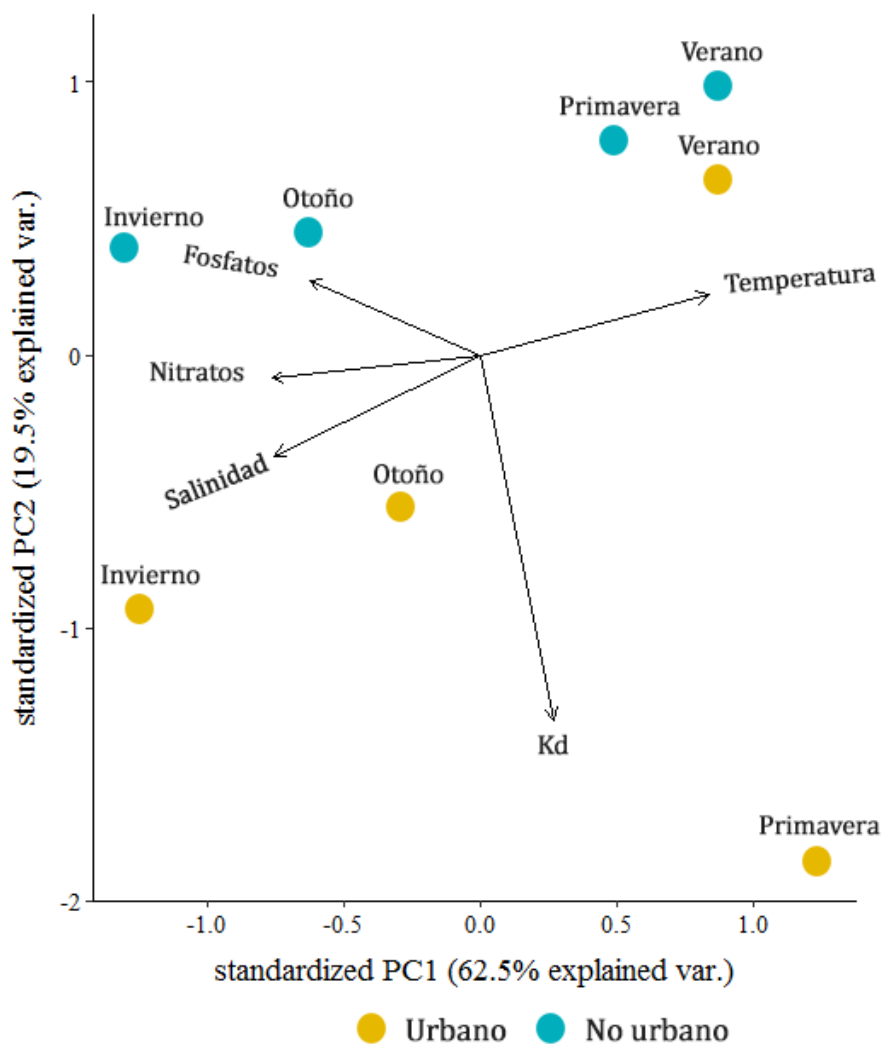


Fig. 2.9 Primeras dos dimensiones del análisis de componentes principales para las variables ambientales. Los objetos representan los sitios y estaciones mientras que los descriptores representan las variables. Los vectores indican dirección y fuerza de las variables.

Morfología de los esporofitos

En general, se encontró un esporofito por metro cuadrado, excepto en un cuadrante, en el cual se encontraron dos esporofitos. En ambos sitios, el peso húmedo aumentó desde el invierno hasta el verano y luego disminuyó en otoño (Fig. 2.10.a). Sin embargo, fue evidente una interacción significativa entre la estación y el sitio (GLM Gamma 'interacción estación x sitio', $F_{3, 25} = 3,12$, $p < 0,05$, GLM Gamma 'estación', $F_{3, 29} = 3,71$, $p < 0,05$, Tabla 2.2), ya que durante el invierno y la primavera el peso húmedo fue mayor en el sitio no urbano que en el sitio urbano. La longitud máxima del esporofito varió entre 2,29 y 15,73 m en el sitio urbano y entre 6,37 y 13,18 m en el sitio no urbano (Fig. 2.11). No se encontraron diferencias entre los sitios o las estaciones en la longitud máxima (GLM Gamma 'sitio', $F_{1, 28} = 2,51$, $p = 0,12$, GLM Gamma 'estación', $F_{3, 29} = 0,28$, $p = 0,84$, Tabla 2.2). El volumen del grampón fue mayor en el sitio no urbano que en el sitio urbano durante todas las estaciones (GLM Gamma 'sitio', $F_{1, 31} = 4,63$, $p < 0,05$, Tablas 2.2 y 2.3), pero con una gran variabilidad entre esporofitos. No se observaron diferencias significativas en el volumen del grampón entre las estaciones. El número total de estipes por esporofito varió entre 6 y 29 en el sitio urbano y entre 9 y 40 en el sitio no urbano (Fig. 2.10.b). La mayoría de los estipes (60,66 %) tenían entre 0 y 3 m de longitud, mientras que un porcentaje menor alcanzó longitudes mayores (19,12 % entre 3 y 6 m y 20,22 % más de 6 m, Fig. 2.12). El número de estipes fue mayor en el sitio no urbano que en el sitio urbano, especialmente durante la primavera y el verano, aunque se encontró una gran variabilidad entre esporofitos (ANOVA 'sitio', $F_{1, 25} = 4,23$, $p = 0,05021$, Tabla 2.2). No se observaron diferencias significativas en el número de estipes entre las estaciones.

El número total de láminas por esporofito fue mayor en el sitio no urbano en todas las estaciones, especialmente hacia los meses más cálidos (ANOVA 'interacción estación x sitio', $F_{3, 25} = 1,07$, $p = 0,38$, ANOVA 'sitio', $F_{1, 25} = 10,47$, $p < 0,01$, ANOVA 'estación', $F_{3, 25} = 2,35$, $p < 0,1$, Fig. 2.10.c y Tabla 2.4). En el sitio no urbano, se observó una fuerte disminución desde el verano hasta el otoño. Al analizar las láminas por sección, la mayoría de las láminas se encontraban entre las

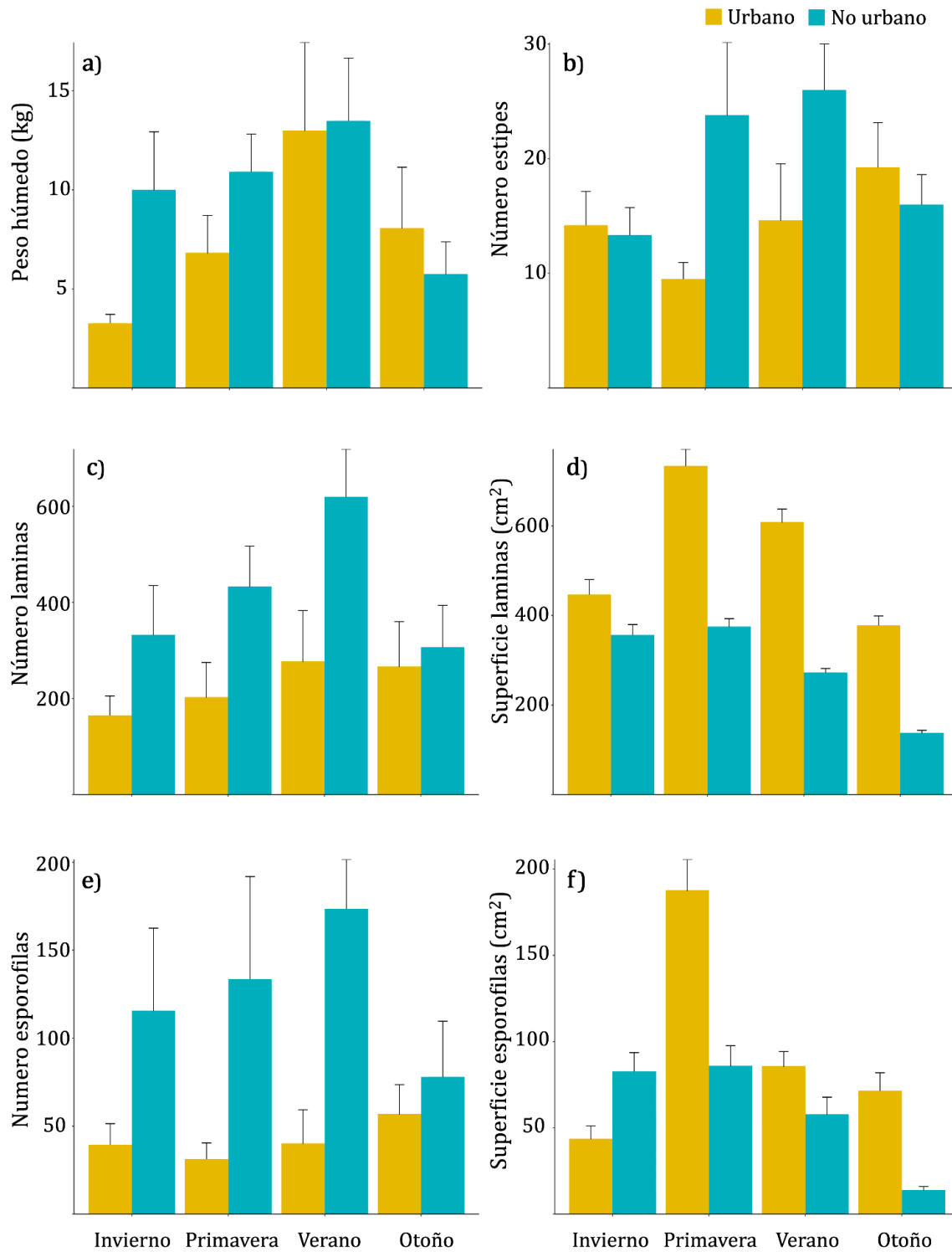


Fig. 2.10 Parámetros morfométricos (media + SE) medidos en los sitios, durante el período de estudio.

Tabla 2.2 Resultados estadísticos de peso húmedo, largo de esporofito, grampón y estipes.

Peso húmedo (Gamma GLM = peso húmedo ~ estación * sitio; AIC: 199,8)						
	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev.	F	P (>F)
nulo			32	15,9355		
estación	3	3,1972	29	12,7383	3,7142	0,02453 *
sitio	1	0,4785	28	12,2598	1,6676	0,20840
estación:sitio	3	2,6835	25	9,5763	3,1174	0,04405 *

Largo máximo de esporofito (Gamma GLM = largo ~ estación + sitio; AIC: 177,83)						
	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev.	F	P (>F)
nulo			32	4,3017		
estación	3	0,099633	29	4,2020	0,2769	0,8416
sitio	1	0,301596	28	3,9004	2,5143	0,1241

Volumen grampón (Gamma GLM = grampón ~ sitio; AIC: 664,04)						
	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev.	F	P (>F)
nulo			32	31,046		
sitio	1	3,4903	31	27,555	4,6312	0,03929 *

Número estipes (ANOVA = estipe ~ estación * sitio)					
	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (>F)
sitio	1	302,21	302,207	4,2333	0,05021 .
estación	3	131,18	43,727	0,6125	0,61323
sitio:estación	3	469,82	156,605	2,1937	0,11383
residuos	25	1784,70	71,388		

Signif. codes: 0 '***' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05 '.' 0,1 ' ' 1					
---	--	--	--	--	--

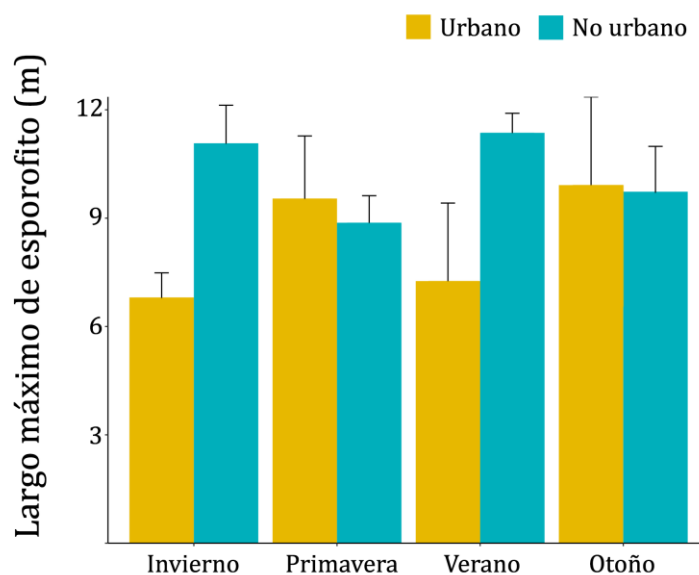


Fig 2.11 Longitud máxima de esporofito (media + SE) para sitios urbano y no urbano, durante el período de estudio.

Tabla 2.3 Parámetros de grampón (media $\pm$ SE) para sitios urbano y no urbano.

Parámetro	Urbano				No urbano			
	Invierno	Primavera	Verano	Otoño	Invierno	Primavera	Verano	Otoño
Mín diámetro (cm)	18,4 (2,25)	13 (0,71)	16,5 (3,93)	17,75 (4,25)	25 (6,66)	12,8 (2,4)	19,25 (1,38)	20,25 (3,01)
Máx diámetro (cm)	23,2 (2,08)	18,25 (1,89)	22 (3,34)	20,25 (4,64)	31,33 (6,69)	19,6 (3,59)	27 (1,47)	27,5 (1,56)
Altura (cm)	11 (0,89)	13,5 (2,33)	12,5 (2,73)	15,5 (4,35)	19,67 (5,24)	18,1 (5,41)	16,75 (2,96)	17,75 (2,06)
Perímetro (cm)	63,2 (5,70)	47,5 (2,63)	64,38 (11,31)	63,5 (13,97)	83,67 (21,99)	54 (8,74)	75 (3,03)	73,75 (6,22)
Volumen (cm³)	5322,7 (1156,46)	3521,73 (892,53)	6245,75 (3444,46)	8425,23 (4209,12)	20491,56 (9021,45)	7184,61 (4042,55)	9687,62 (2654,21)	10951,33 (2458,56)

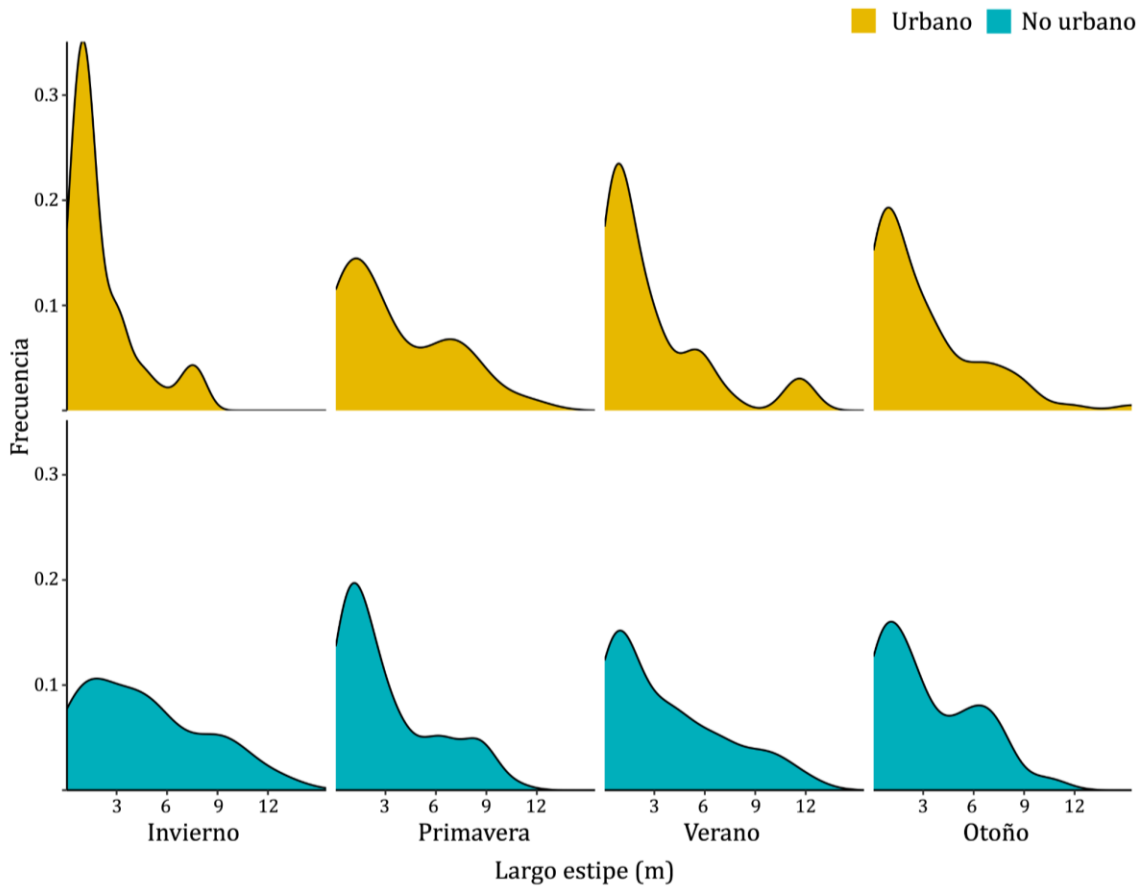


Fig. 2.12 Frecuencia de largo de estipes para los sitios urbano y no urbano durante el período de estudio.

secciones de 3-6 y 6-9 m, y eran particularmente más abundantes en el sitio no urbano (Fig. 2.13.a). Las láminas de sub-dosel (i.e., 0-3 m) aumentaron en el verano en ambos sitios. También se observó un aumento en el número de láminas distales (9-12 m). En contraste, la superficie de las láminas fue mayor en el sitio urbano durante todas las estaciones (GLM Gamma 'sitio', $F_{1,955} = 291,35$, $p < 0,0001$, Fig. 2.10.d y Tabla 2.4), especialmente en primavera y verano (GLM Gamma 'interacción estación x sitio', $F_{3,952} = 33,96$, $p < 0,0001$, GLM Gamma 'estación', $F_{3,956} = 61,77$, $p < 0,0001$). La superficie de las láminas se redujo en otoño, especialmente en el sitio no urbano (Fig. 2.13.c y 2.13.d). Al analizar la superficie de las láminas por sección, el sitio urbano presentó valores más altos, tanto en las secciones del sub-dosel como en el dosel, especialmente durante la primavera y el verano (Fig. 2.13.a). El Índice de Estructura de las Algas (KSI) mostró que los esporofitos en el sitio urbano

presentaban una mayor relación superficie/número de láminas durante todas las estaciones (ANOVA 'sitio', $F_{1, 25} = 23,85$, $p < 0,0001$, Fig. 2.13.b y Tabla 2.4). Además, la morfología de las láminas fue diferente entre los sitios, con láminas más anchas ($10,76 \pm 0,19$ cm en el sitio urbano, $6,83 \pm 0,09$ cm en el sitio no urbano) en relación con la longitud en el sitio urbano (Fig. 2.13.c y 2.13.d). Se observó una diferencia significativa en el patrón de crecimiento de las láminas entre los sitios. Las líneas de regresión para cada sitio fueron diferentes en sus ordenadas al origen (ANCOVA, Tabla 2.4). Como observación adicional, se observó material particulado cubriendo las láminas en el sitio urbano en todas las estaciones (Fig. 2.1.d).

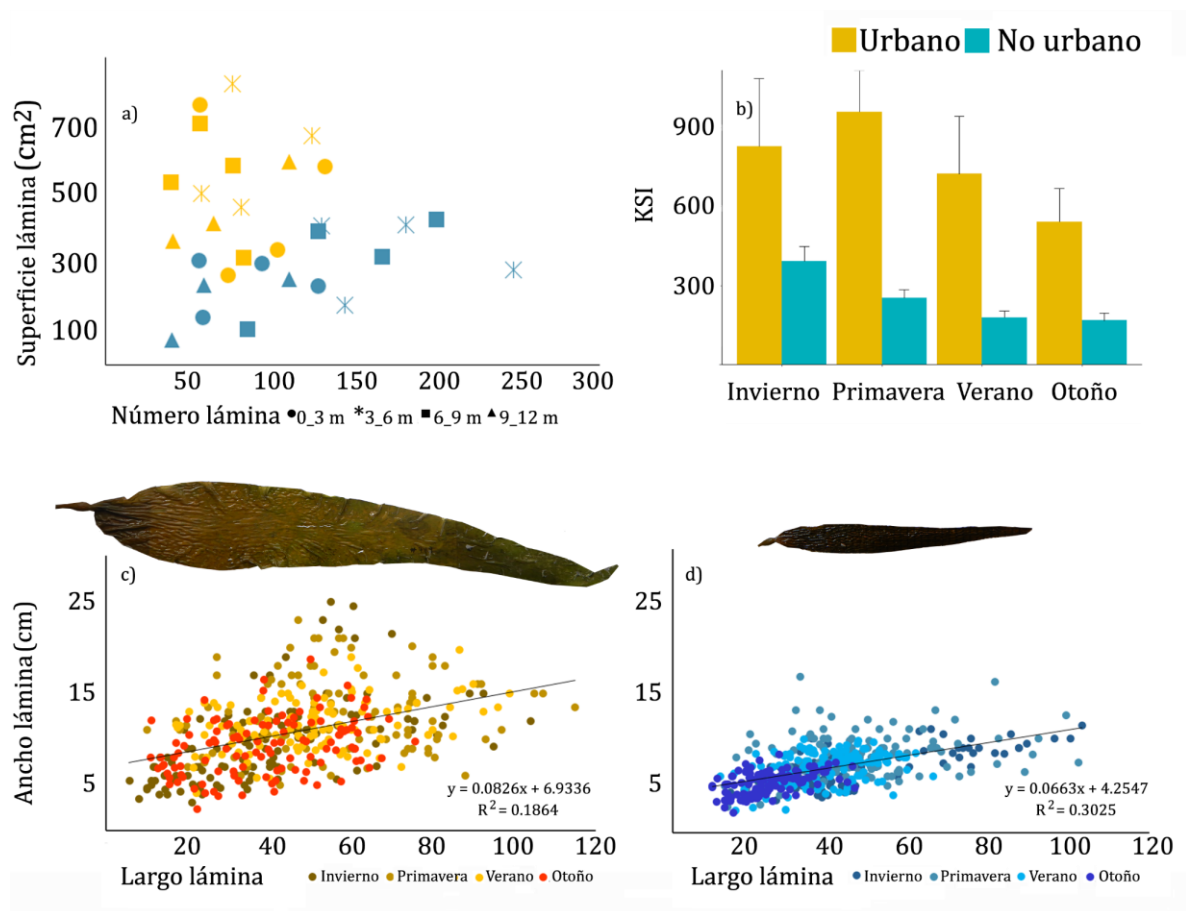


Fig. 2.13 Relación entre superficie y número de láminas por esporofito, considerando las secciones previamente mencionadas (a). Índice de Estructura de las Algas (media + SE) que indica la relación entre la superficie total y el número de láminas (b). Relación entre el ancho y el largo de láminas para el sitio urbano (c) y no urbano (d). Las fotografías muestran la forma de las láminas en cada sitio.

Tabla 2.4 Resultados estadísticos de número y superficie de láminas, KSI y ANCOVA.

Número láminas (ANOVA = láminas ~ estación * sitio)					
	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (>F)
estación	3	210067	70022	2,3455	0,097068 .
sitio	1	312507	312507	10,4677	0,003407 **
estación:sitio	3	95830	31943	1,0700	0,379645
residuos	25	746362	29854		

Superficie láminas (Gamma GLM = láminas_superficie ~ estación * sitio; AIC: 12786)						
	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev.	F	P (>F)
nulo			959	529,51		
estación	3	61,017	956	468,49	61,770	<2,2e-16 ***
sitio	1	95,934	955	372,56	291,353	<2,2e-16 ***
estación:sitio	3	33,541	952	339,02	33,955	<2,2e-16 ***

KSI (ANOVA = KSI ~ estación * sitio)					
	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev.	F P (>F)
estación	3	450454	150151	6,0390	0,1719
sitio	1	640197	640197	25,7484	3,076e-05 ***
sitio:estación	3	131250	43750	1,7596	0,180644
residuos	25	621588	24864		

Ancho láminas (ANCOVA = ancho ~ sitio + largo como covariable)					
effect	SS	df	MS	F	p
intercept	4771,652	1	4771,652	635,0568	<0,001 ***
largo	1910,703	1	1910,703	254,2945	<0,001 ***
sitio	2595,765	1	2595,765	345,4691	<0,001 ***
error	7183,136	956	7,514		

Signif. codes: 0 '***' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05 '.' 0,1 ' ' 1					
---	--	--	--	--	--

Se encontró un mayor número de esporofilas por esporofito en el sitio no urbano que en el sitio urbano en todas las temporadas (ANOVA 'sitio', $F_{1, 25} = 12,88$, $p < 0,01$, Fig. 2.10.e y Tabla 2.5). De invierno a verano, el número total de esporofilas fue mayor en el sitio no urbano pero disminuyó en otoño. Sin embargo, no se identificaron diferencias significativas entre las estaciones (ANOVA 'interacción estación x sitio', $F_{3, 25} = 0,99$, $p = 0,41$, ANOVA 'estación', $F_{3, 25} = 0,48$, $p = 0,69$). Similar

a la superficie de las láminas, el área superficial de las esporofilas fue mayor en el sitio urbano, especialmente durante la primavera (GLM Gamma 'interacción estación x sitio', $F_{3, 333} = 21,48$, $p < 0,0001$, GLM Gamma 'sitio', $F_{1, 336} = 21,78$, $p < 0,0001$, Fig. 2.10.f y Tabla 2.5). En el sitio no urbano, el área superficial de las esporofilas también disminuyó en otoño. Se observó la presencia de área superficial de sori durante todas las estaciones. Fue significativamente mayor durante la primavera, el verano y el otoño, especialmente en el sitio urbano (GLM Poisson 'interacción estación x sitio', $F_{3, 333} = 243,01$, $p < 0,0001$, GLM Poisson 'estación', $F_{3, 337} = 1323,92$, $p < 0,0001$, GLM Poisson 'sitio', $F_{1, 336} = 147,68$, $p < 0,0001$, Fig. 2.14 y Tabla 2.5). Sin embargo, dado que no se realizó ninguna prueba de esporulación, no fue posible determinar la madurez de los soros.

Tabla 2.5 Resultados estadísticos de esporofilas: número, superficie y cobertura de soro.

Número esporofilas (ANOVA = esporofilas ~ estación * sitio)					
	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (>F)
sitio	1	58838	58838	12,8829	0,00141 **
estación	3	6607	2202	0,4822	0,69761
estación:sitio	3	13649	4550	0,9962	0,41081
residuos	25	114178	4567		

Superficie esporofilas (Gamma GLM = esporofilas_superficie ~ estación * sitio; AIC: 3528,3)						
	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev.	F	P (>F)
nulo			340	444,87		
estación	3	56,432	337	388,43	22,319	3,419e-13 ***
sitio	1	18,357	336	370,08	21,782	4,434e-06 ***
estación:sitio	3	54,320	333	315,76	21,484	9,585e-13 ***

Cobertura soro (Poisson GLM = cobertura ~ estación * sitio; AIC: 9698,5)						
	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev.	F	P (>F)
nulo			340	14190,3		
estación	3	3971,8	337	10218,5	1323,92	<2,2e-16 ***
sitio	1	147,7	336	10070,8	147,68	<2,2e-16 ***
estación:sitio	3	729	333	9341,8	243,01	<2,2e-16 ***

Signif. codes: 0 '***' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05 '.' 0,1 ' ' 1						
---	--	--	--	--	--	--

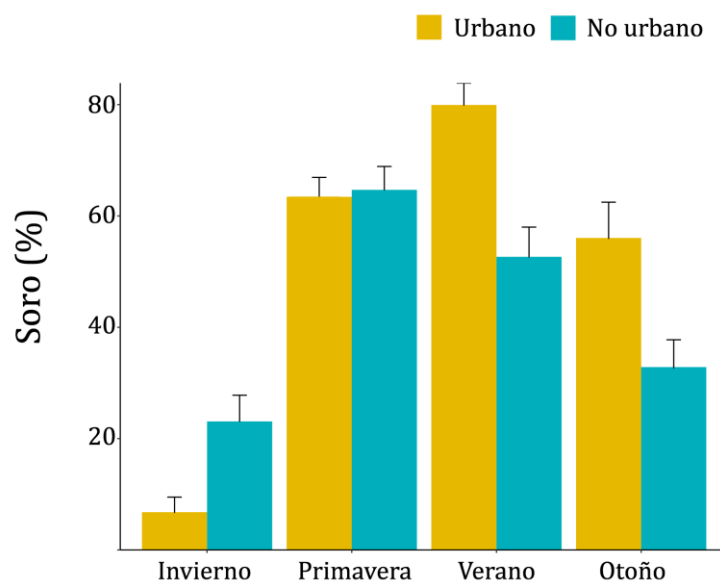


Fig. 2.14 Cobertura de soro en esporofilas (media + SE) para los sitios urbano y no urbano, durante el período de estudio.

Discusión

A modo de síntesis, los resultados presentados en este capítulo muestran que la morfología del cachiyuyo adulto en el canal Beagle presenta diferencias entre sitios con y sin impactos urbanos directos, en este caso originados a partir de la ciudad de Ushuaia. Estas diferencias en la estructura del cachiyuyo se identificaron principalmente en el número y superficie de láminas y esporofilas. En el sitio no urbano, los esporofitos presentaron un mayor número de láminas pero con una superficie total más pequeña por esporofito en comparación con el sitio urbano, y una forma alargada (i.e., menor anchura en relación con la longitud). Las condiciones ambientales en este sitio mostraron una menor atenuación de la luz. Por el contrario, los esporofitos en el sitio urbano presentaron un menor número de láminas pero con una superficie total más grande, y láminas más anchas en relación con su longitud. El sitio urbano se caracterizó por una mayor atenuación de la luz. Se propuso el Índice de Estructura de las Algas (KSI, por sus siglas en inglés) que permitió resaltar este compromiso entre

el número de láminas y la superficie (relacionada con la forma) para ambos sitios durante todas las estaciones. El KSI reveló que la superficie total de las láminas por esporofito fue mayor en el sitio urbano. Los resultados también mostraron que la atenuación de la luz fue el factor más importante para explicar las diferencias entre los sitios. Estos resultados sugieren que en el sitio urbano la combinación de efluentes urbanos en una zona con baja exposición a las olas y un espeso dosel de *M. pyrifera* facilita la retención de partículas y reduce la disponibilidad de luz dentro de los bosques. Estas diferencias en las condiciones ambientales físicas pueden llevar a adaptaciones morfológicas y reproductivas (i.e., un aumento en la superficie de las láminas y las esporofilas pero una reducción en el número), que pueden actuar como un mecanismo de compensación para la atenuación de la luz (Buschmann et al. 2006, Palacios et al. 2021). Estos resultados serán discutidos a continuación.

Efecto de la exposición al oleaje en la morfología de *M. pyrifera*

En este estudio, se encontraron diferencias morfológicas entre los sitios urbanos y no urbanos que coinciden con estrategias asociadas al estrés por exposición a las olas y la atenuación de la luz debido a la sedimentación, destacando la gran plasticidad fenotípica de la especie (Graham et al. 2007). En áreas expuestas a las olas, las láminas estrechas y gruesas pueden reducir las fuerzas de arrastre, el desgarro mecánico y el desprendimiento del grampón (Leal et al. 2021). Esto coincide con las observaciones sobre la morfología del cachiyuyo en el sitio no urbano. Por otro lado, en áreas protegidas de las olas, las láminas anchas, delgadas y onduladas facilitan la adquisición de nutrientes bajo flujos lentos y reducen el autosombreado, mejorando la fotosíntesis en las láminas sub-dosel (Wernberg y Thomsen 2005, Leal et al. 2021). Estas características morfológicas se observaron en los bosques del sitio urbano que se encuentra dentro de la bahía Ushuaia, la cual presenta valores de exposición a olas relativamente más bajos en comparación con el no urbano.

Los estudios sobre el impacto de la exposición del oleaje sobre la morfología de *M. pyrifera* generalmente contrastan sitios protegidos de las olas con sitios expuestos a las mismas (e.g., Buschmann et al. 2004a, Wernberg y Thomsen 2005, Leal et al. 2021). Sin embargo, en este estudio, tanto el sitio urbano como el no urbano se encuentran en un área relativamente protegida de las olas. La exposición de las aguas costeras a las olas en el canal Beagle depende en gran medida de la orientación de la costa y del viento como una fuerza motriz clave (Martin et al. 2023). Dayton (1985) indicó que las áreas de bosques de cachiyuyo dentro del canal Beagle están protegidas de las olas y altamente influenciadas por los glaciares en comparación con los sitios expuestos a las olas fuera del canal, tal como ocurre en Isla de los Estados. Como se observó durante el período de estudio, el viento es altamente variable y puede alcanzar altas intensidades ($> 60 \text{ km h}^{-1}$). Los valores de exposición fueron más altos que los encontrados en la literatura para el índice de exposición a las olas (e.g., Bagur et al. 2013), debido a la intensidad de los vientos. Sin embargo, no hay un alcance (*fetch*) para generar olas en ninguno de los dos sitios (Balestrini 1998, Bujalesky 2011, Fig. 2.4). El sitio urbano dentro de la bahía Ushuaia está relativamente más resguardado, protegido de los vientos del oeste por la península Ushuaia, lo que podría explicar el valor de exposición a las olas relativamente más bajo. Debe tenerse en cuenta que, en este estudio, la exposición a las olas se estimó siguiendo el índice de Thomas (1986), que considera cartas náuticas, la velocidad media del viento y su dirección. Se utilizó este índice simplemente para comparar la exposición relativa de ambos sitios. Sin embargo, considerando la posible imprecisión metodológica de este método, se sugiere realizar más estudios para estimar con precisión las variaciones espaciales y temporales en la exposición a las olas (e.g., velocidad, aceleración, elevación, período, siguiendo a Wernberg y Thomsen 2005) en el canal Beagle y su impacto real en la disponibilidad de luz y los procesos de sedimentación, aumentando la atenuación de la luz. Pueden existir interacciones potenciales entre los vertidos costeros, la exposición a las olas y el dosel de *M. pyrifera* que deben ser evaluadas. Futuros estudios deberían considerar el muestreo de múltiples sitios replicados dentro y fuera de diferentes bahías protegidas con diferente

impacto antrópico, para separar adecuadamente el efecto de la exposición a las olas de otros factores en la morfología del cachiyuyo a lo largo del canal Beagle.

Oscurecimiento costero en la bahía Ushuaia

La disponibilidad de luz en los bosques de *M. pyrifera* del canal Beagle está determinada por la combinación de factores regionales y locales, como la variabilidad del fotoperíodo, que está relacionada con la ubicación (latitud) del área de estudio, y con los aportes de sedimentos resultantes del deshielo estacional de los glaciares en el canal oriental y del escurrimiento de los ríos en su lado occidental (Huovinen et al. 2020). Incluso durante los meses cálidos, aunque el fotoperíodo experimenta un aumento, el incremento de la turbidez disminuye considerablemente la penetración de la luz en la columna de agua, promoviendo cambios adaptativos en los rasgos fotobiológicos de *M. pyrifera* (Palacios et al. 2021). Aquí, se encontró que la sombra generada por el propio dosel y la entrada de aguas de escorrentía costera de la ciudad de Ushuaia afectan la penetración de la luz. El efecto de atenuación del dosel está relacionado con la densidad del cachiyuyo. Palacios et al. (2021) han estimado una reducción de la luz entre el 30 y el 79 % en el cercano fiordo Yendegaia. Los resultados evidencian de manera consistente que la atenuación de la luz fue significativamente mayor (83-99%) dentro del bosque de *M. pyrifera* que fuera del mismo, a la misma profundidad en ambos sitios y a lo largo de todas las estaciones. Además, la atenuación de la luz fue mayor en el sitio urbano, con una mayor atenuación hacia la primavera, reflejando la influencia de las aguas de escorrentía costera de la ciudad de Ushuaia, especialmente en la temporada de deshielo (Granitto et al. 2021). La presencia de bosques de *M. pyrifera* durante todo el año en el sitio urbano concuerda con estudios cercanos que encontraron una alta tolerancia del cachiyuyo a la turbidez (Palacios et al. 2021).

Las ciudades costeras contribuyen al aumento de material particulado en el mar, lo que resulta en un aumento de la turbidez y promueve el oscurecimiento costero (Blain y Shears 2020, Blain et al.

2021). Estos procesos se encuentran particularmente acentuados en ciudades en las cuales la costa presenta una pendiente pronunciada, tal como es el caso de la ciudad de Ushuaia (Granitto et al. 2021). Esto explicaría el alto nivel de turbidez observado previamente en este sitio (2 mg C L^{-1} de materia orgánica particulada y 30 mg L^{-1} de sólidos totales en suspensión, Diodato 2018). En el sitio urbano, se encontraron láminas cubiertas de material particulado durante todos los eventos de muestreo (Fig. 2.1). Esta evidencia sugiere que el sitio urbano presenta oscurecimiento costero causado por las presiones antrópicas de Ushuaia. En este estudio no fue posible contrastar más sitios de muestreo en el mismo día o alrededor del mismo día debido a restricciones logísticas en las actividades de buceo y a limitaciones meteorológicas como la frecuente presencia de vientos fuertes que complicaron considerablemente el trabajo de campo. Investigaciones futuras podrían orientarse en desentrañar cómo las descargas urbanas, el dosel de *M. pyrifera* y la exposición a las olas pueden influir en la calidad y disponibilidad de la luz para el cachiyuyo, como para el conjunto de macroalgas asociadas al bosque.

***Turf* potencial**

Este estudio es el primero en analizar la disponibilidad de nutrientes (nitratos y fosfatos) en los bosques de *M. pyrifera* en latitudes subantárticas, teniendo en cuenta las estaciones del año, la profundidad y la exposición a descargas urbanas. Estudios previos en Ushuaia mostraron el impacto de las presiones antrópicas en las costas someras (e.g., Torres et al. 2009, Gil et al. 2011). Estos estudios mostraron que se produce un enriquecimiento en nutrientes inorgánicos en relación con el escurrimiento de agua asociado a eventos de tormenta, a la lixiviación de basura y a las descargas domésticas, industriales y de tráfico marítimo no tratadas (Diodato et al. 2012). Esto se relaciona con el hecho de que los efluentes urbanos de la ciudad de Ushuaia se han vertido en el canal Beagle desde 1884 sin que mediase un tratamiento adecuado, generando impactos significativos en los sedimentos y en la calidad del agua.

Considerando estudios previos en ambientes costeros de Ushuaia, se esperaba observar un patrón estacional en la disponibilidad de nutrientes en el sitio no urbano, con concentraciones más altas en invierno y una disminución durante los meses más cálidos, y ninguna diferencia estacional en el sitio urbano expuesto a descargas de aguas residuales (i.e., alta disponibilidad de nutrientes durante todo el año). Además, se esperaba que la disponibilidad de nutrientes promoviera el crecimiento y la acumulación de biomasa de *M. pyrifera*. Sin embargo, se encontraron patrones de nutrientes estacionales muy similares en ambos sitios estudiados, con niveles de nutrientes bajos a moderados durante todo el año en comparación con áreas costeras similares (Iachetti et al. 2021). Los nutrientes en los sedimentos no fueron objeto de análisis en este estudio y constituyen un tema pendiente de investigación en futuros estudios, ya que la interacción entre los sedimentos y el agua parece ser importante durante los períodos cálidos en este sitio subantártico (Gil et al. 2011). De hecho, los sedimentos pueden actuar no sólo como un sumidero, sino también como una fuente de nutrientes de N y P (Torres et al. 2009). En el caso de las cuencas de los ríos Arroyo Grande, Pipo y Buena Esperanza que cruzan la ciudad de Ushuaia, la provisión principal de nutrientes proviene fundamentalmente de dos fuentes. En los sitios aguas arriba de estas cuencas, los bosques de *Nothofagus* spp. contribuyen a través de la caída de hojas; mientras que en las secciones medias y aguas abajo de los cursos, la principal provisión de nutrientes proviene de las descargas de aguas residuales no tratadas (Torres et al. 2009, Gil et al. 2011, Diodato et al. 2018, 2020). Por lo tanto, la pregunta que queda por responder es cuál es el destino de los nutrientes, es decir, si son exportados, acumulados o aprovechados por otras especies. La estrategia que implica cambios en la morfología (i.e., mayor superficie de lámina) podría favorecer la absorción y acumulación de nutrientes y el consecuente aumento de la biomasa, lo que explicaría la disminución de la disponibilidad de nutrientes dentro del bosque (Leal et al. 2021). Serían necesarios estudios adicionales para explorar el efecto de la disponibilidad de nutrientes en el sitio urbano contrastando las zonas de muestreo fuera del bosque. A partir de las observaciones realizadas mediante buceo, es posible hipotetizar que los

nutrientes en el sitio urbano están siendo utilizados por macroalgas verdes oportunistas (Muth et al. 2017) y que la combinación de nutrientes y material particulado está promoviendo parches de macroalgas formadoras de *turf* (Layton et al. 2019a) tal como se observa en otros ecosistemas de bosques (Filbee-Dexter y Wernberg 2018). Con una estructura menos compleja, las macroalgas formadoras de *turf* pueden competir con los juveniles de *M. pyrifera* e inhibir su reclutamiento, lo que lleva al ecosistema del bosque a un estado estable alternativo (Layton et al. 2019a, Muth et al. 2017). Por lo tanto, se plantea la hipótesis de que la presencia de *turf* se traduce en tasas de reclutamiento de cachiyuyo más bajas. Estos procesos se exploran más a fondo en la siguiente sección (el siguiente capítulo 3) en el cual se presentan los resultados de muestreos estacionales de la diversidad y biomasa de macroalgas asociadas, las tasas de reclutamiento de cachiyuyo y las observaciones de trampas de sedimentos que permiten identificar si los bosques de *M. pyrifera* subantárticos expuestos a impactos urbanos elevados podrían cambiar a sistemas de *turf*.

Adaptarse o perecer: estrategias de los bosques de macroalgas

En el presente estudio, se identificó un compromiso entre el número, superficie y forma de las láminas. El Índice de Estructura de las Algas (KSI) indicó que *M. pyrifera* presenta estrategias morfológicas en la asignación de recursos para la producción de láminas que le permiten persistir en ambientes costeros con altas condiciones de turbidez. El KSI en el sitio urbano mostró que la superficie total de láminas era mayor que en el sitio no urbano. Sin embargo, durante la estación en la que se observó el mayor peso húmedo (verano), no se encontraron diferencias significativas entre los sitios. Esto podría indicar la presencia de mecanismos de compensación que permiten al cachiyuyo ajustarse a las condiciones ambientales (Buschmann et al. 2006, Graham et al. 2007). De hecho, el cachiyuyo ajusta sus respuestas morfológicas y fisiológicas (e.g., pigmentos, compuestos fenólicos y actividad antioxidante) para lidiar con las variaciones diarias y estacionales de luz y nutrientes (Varela

et al. 2018, Celis-Plá et al. 2021). Además, las láminas más grandes pueden aumentar el rendimiento fotosintético o la absorción de nitrógeno de cada esporofito (Littler y Littler 1980). Los mecanismos de foto-aclimatación pueden incluso llevar a variaciones intra-talo entre las láminas del dosel y las del subdosel (Palacios et al. 2021). Considerando estos resultados, se plantea la hipótesis de que los esporofitos de *M. pyrifera* en el sitio urbano están adaptados al sombreado y no presentan variaciones intra-talo en los rasgos fotobiológicos, mientras que los esporofitos en el sitio no urbano están adaptados a la luz y podrían presentar diferentes ajustes de compensación fisiológica entre las láminas del dosel y las del subdosel (Colombo-Pallota et al. 2006, Celis-Plá et al. 2021).

En ambos sitios, se encontró una fuerte reducción en el peso húmedo durante el otoño. Esta reducción podría estar relacionada con la disminución de la luz y la temperatura otoñales, pero también con otros factores ambientales tales como las tormentas de verano y una alta cobertura de epibiontes (e.g., Dayton 1985, van Tussenbroek 1989b). El *fouling* por epibiontes hace que las láminas sean más susceptibles a la rotura por las fuerzas de las olas (Krumhansl et al. 2011). Estos factores ambientales explicarían la defoliación observada durante el otoño. Las estrategias de *M. pyrifera* podrían estar, por lo tanto, gobernadas por un conjunto de factores que determinan la morfología, el crecimiento y la defoliación. En el sitio no urbano, la morfología del cachiyuyo estaría influenciada por el fotoperiodo, los nutrientes, la sombra del dosel y los epibiontes. Por otro lado, en el sitio urbano, además de estos factores, las estrategias de *M. pyrifera* se verían afectadas por la cobertura de material particulado y la atenuación de la luz.

Estos resultados resaltan la notable plasticidad en la morfología del cachiyuyo y sus estrategias de adaptación para colonizar y prosperar incluso en zonas urbanizadas impactadas. Es sorprendente cómo dos bosques de cachiyuyo separados solo por una distancia de 6 km pueden ser tan diferentes en su morfología. Aunque *M. pyrifera* parece capaz de persistir en el sitio urbano con elevada turbidez, los cambios en su morfología podrían tener consecuencias futuras para la población

y el ecosistema. En particular, uno de los indicadores de la salud del bosque se relaciona con el reclutamiento (Layton et al. 2020a). La asignación de recursos para aumentar la superficie de las láminas podría estar perjudicando la reproducción de las macroalgas, ya que se observaron menos esporofilas en el sitio urbano. Los efectos negativos en la población de *M. pyrifera* probablemente se acentúen debido al dosel espeso (láminas largas y anchas) que disminuye las corrientes y retiene los sedimentos en el bosque (Elsmore et al. 2022). Esto podría actuar como un mecanismo de retroalimentación negativa para la población en este ambiente turbio, ya que la rápida acumulación de sedimentos en el fondo puede enterrar fácilmente a los gametofitos y a los juveniles pequeños y, por lo tanto, luego reducir las poblaciones de adultos (Devinny y Volse 1978, Muth et al. 2017). A largo plazo, la reducción en las densidades de esporofitos y el posible cambio del bosque a un estado menos complejo, tal como el *turf*, podría tener implicancias críticas para la fauna que depende de él no solo como refugio y hábitat (e.g., Teagle et al. 2017). Estas macroalgas también representan una fuente de alimento fundamental a través de diferentes vías (e.g., las larvas de peces consumen materia orgánica particulada en suspensión, que está compuesta en un 50% de detritos de *M. pyrifera* en el canal Beagle, Bruno et al. 2023). Además, el cambio en la estructura del hábitat podría afectar a los epibiontes y la fauna asociada (e.g., algunos anfípodos parecen preferir láminas rugosas y alargadas en lugar de lisas y grandes para construir sus nidos, Cerda et al. 2010, obs. pers.). Si bien los bosques de *M. pyrifera* son altamente resistentes, los factores de estrés pueden llegar a un límite que acerque a los bosques a experimentar un cambio de fase hacia sistemas de *turf*. Los cambios observados en la morfología podrían interpretarse como un primer indicio, recordándonos que si continuamos con la urbanización de las costas sin una adecuada planificación, uno de los ecosistemas más productivos, intrigantes y biodiversos del mundo podría perderse.

CAPÍTULO 3

Reclutamiento de *Macrocystis pyrifera* y cambios en la comunidad de macroalgas asociadas en un ecosistema urbano subantártico

Resumen

Este estudio evalúa el impacto urbano de la ciudad de Ushuaia en la dinámica poblacional del cachiyuyo (*Macrocystis pyrifera*) a partir de muestreos estacionales entre los años 2020 y 2023 en un sitio urbano y un sitio no urbano. Los resultados indican una disminución tanto en la densidad de los esporofitos adultos como en el reclutamiento de juveniles de *M. pyrifera* en el sitio urbano. En este sitio se observó un aumento en los aportes de sedimento, una mayor densidad de posibles herbívoros y cambios en la comunidad de macroalgas del estrato herbáceo. La composición de grupos morfo-funcionales de macroalgas del estrato herbáceo, junto con la presencia de sedimentos atrapados dentro del ensamble de macroalgas, sugiere la predominancia de algas formadoras de *turf* en el sitio urbano. La disminución en las tasas de reclutamiento de *M. pyrifera* y el reemplazo del bosque por estados de *turf* podrían llevar eventualmente a la pérdida local de este bosque subantártico influenciado por la actividad urbana. Este trabajo constituye una alarma y representa una advertencia temprana, con la intención de contribuir a la promoción de programas de monitoreo a largo plazo y planes de conservación basados en información científica para los bosques de macroalgas subantárticos.

Publicación derivada de este capítulo

Kaminsky J, Bagur M, Boraso A, Rodríguez M, Buschmann AH, Quartino ML, Schloss IR. Giant kelp recruitment declines and changes in the understory algae in a sub-Antarctic urban coastal ecosystem with high sediment inputs. Manuscrito enviado para su publicación a Hydrobiologia.

Introducción

El reclutamiento es uno de los procesos fundamentales en la dinámica de los bosques de *M. pyrifera* (Graham et al. 2007, Veenhof et al. 2022). Este proceso consta de dos etapas clave: a) la producción del esporofito a partir de la gametogénesis y de la fecundación, y b) su crecimiento desde un estadio microscópico hasta la formación del esporofito macroscópico (Graham et al. 2007). Diferentes factores abióticos (i.e., la disponibilidad de sustrato rocoso, luz y nutrientes) y bióticos (i.e., el aporte de esporas, el pastoreo, la competencia intra e interespecífica) están involucrados en el establecimiento de esporas y en el crecimiento y supervivencia de juveniles de *Macrocystis pyrifera* (Graham et al. 2007, Veenhof et al. 2022). Comprender cómo estos factores determinan la dinámica poblacional del bosque es relevante, en particular porque el reclutamiento se considera un indicador clave para evaluar el estado de los bosques de macroalgas y monitorear posibles impactos en su resiliencia y estabilidad (Reeves et al. 2018, Layton et al. 2020a, b, Edwards 2022). El reclutamiento de *M. pyrifera* podría verse afectado negativamente por las actividades humanas. Las presiones antrópicas pueden modificar los reguladores ambientales, así como influir en la disponibilidad y calidad de los recursos necesarios para las macroalgas (Airoldi et al. 2003, Farrugia Drakard et al. 2023, Veenhof et al. 2022). Los cambios en el reclutamiento de *M. pyrifera*, a su vez, pueden afectar la persistencia de los bosques y tener implicancias para la biodiversidad asociada (Krumhansl y Scheibling 2012, Teagle et al. 2017, Miller et al. 2018) y los servicios ecosistémicos que proporcionan los bosques (Eger et al. 2023).

Los bosques de macroalgas están enfrentando impactos globales causados por múltiples factores de estrés antrópicos (Krumhansl et al. 2016, Wernberg et al. 2019). Además de los factores mencionados en los capítulos previos, los herbívoros pueden ejercer un fuerte control sobre la estructura de los bosques de macroalgas, afectando no solo a los esporofitos adultos, sino también al establecimiento y crecimiento de los juveniles (Lawrence 1975, Dean et al. 1988, Graham et al. 2007, Ling et al. 2015). Si bien existen muchos grupos capaces de pastorear las macroalgas, los erizos de

mar son los más importantes a nivel global, afectando la abundancia, distribución y composición de las comunidades de macroalgas cuando están presentes en altas densidades, lo que altera la productividad y el funcionamiento del ecosistema (Lawrence 1975, Sammarco 1982, Schiel y Foster 2015, Ling et al. 2015). En particular, en sistemas dominados por estados alternativos como el *turf*, los meso-herbívoros tales como los erizos de mar pueden contribuir a mantener el sistema en un estado degradado mediante una retroalimentación negativa, al pastorear sobre los tejidos reproductivos, reducir la densidad de propágulos, el reclutamiento y la recuperación de los bosques (Filbee-Dexter et al. 2016, Filbee-Dexter y Wernberg 2018). Por lo tanto, es importante comprender el papel de los herbívoros tanto en los bosques de macroalgas saludables como en ensamblajes de *turf* (Reeves et al. 2018, Veenhof et al. 2023).

En este contexto, el objetivo de este capítulo fue estudiar si las descargas de la ciudad de Ushuaia limitan el reclutamiento de *M. pyrifera* y favorecen el establecimiento de estados alternativos, conocidos como *turf*. Esta investigación buscó caracterizar las variaciones estacionales en a) la estructura de la población de cachiyuyo para detectar el reclutamiento, b) la presión potencial ejercida por los consumidores herbívoros (como erizos de mar y lapas) sobre la estructura de los bosques, c) la composición y biomasa del ensamble de macroalgas asociadas al bosque, prestando especial atención a la presencia de especies potencialmente formadoras de *turf*, y d) la sedimentación de material particulado, comparando el sitio directamente expuesto a las presiones de Ushuaia con el sitio no urbano.

Materiales y métodos

Área de estudio

Este estudio fue desarrollado en los sitios previamente descritos en el capítulo 2 como “urbano” y “no urbano”. El sitio urbano está expuesto a las descargas de efluentes y de residuos

urbanos de la ciudad de Ushuaia, mientras que el sitio no urbano está en la zona de Baliza Escarpados (Fig. 3.1).

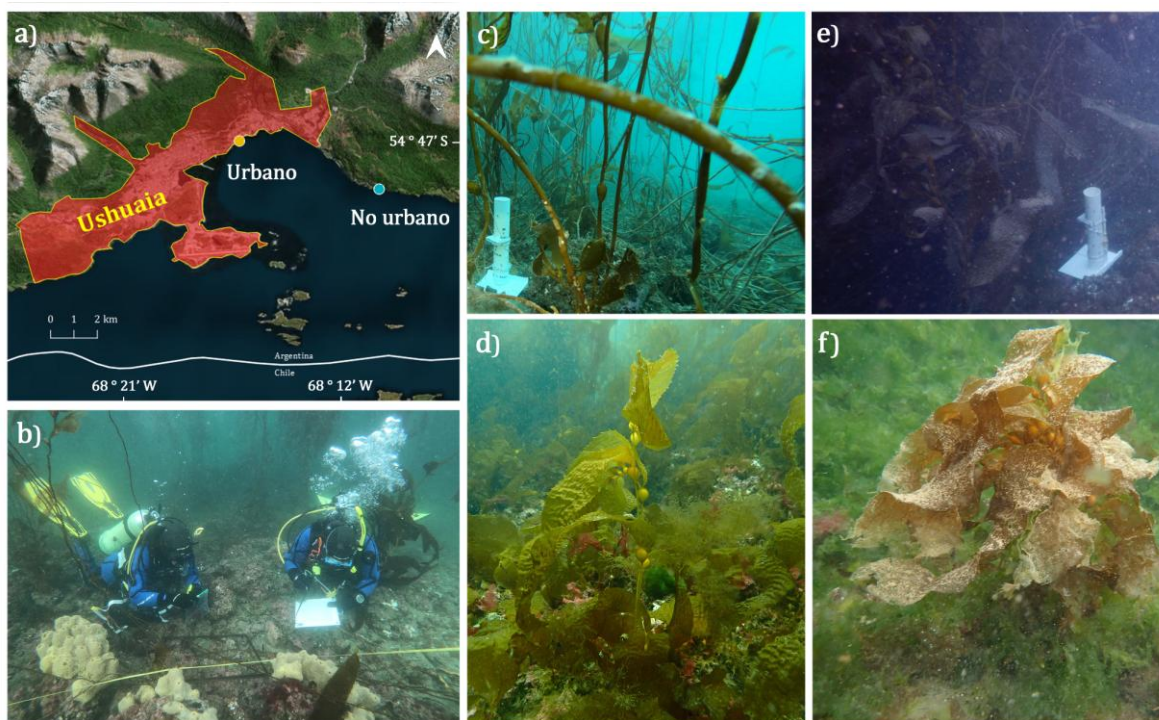


Fig. 3.1 Ubicación de la ciudad de Ushuaia en Tierra del Fuego (Argentina) y de los sitios de muestreo (a). Transecta submareal desplegada y cuadrante (b, Foto: Mariano Rodríguez). Colectores de sedimento y vista de juveniles de *Macrocytis pyrifera* en los sitios no urbano (c-d) y urbano (e-f, Fotos: Julieta Kaminsky). La imagen satelital (a) se obtuvo de Bing en QGIS (versión 3.18.3).

Estructura de la población del cachiyuyo

Para evaluar si la exposición a las presiones urbanas puede modificar la densidad de esporofitos adultos y juveniles de *M. pyrifera*, se realizaron muestreos en cada sitio mediante buceo autónomo entre la primavera (diciembre) de 2020 y el verano (marzo) de 2023, una vez por estación, en un total de diez eventos de muestreo. Para cada evento de muestreo, en la zona central del bosque se desplegaron tres transectas aleatorias de 20 m de longitud entre 2 y 4 m de profundidad, paralelas

a la línea de costa, separadas entre sí por 50 m (Fig. 3.1b). Se contaron los esporofitos adultos y juveniles de *M. pyrifera* a una distancia de 1 m a cada lado de la transecta (superficie muestreada total por transecta: 40 m²). Se consideraron esporofitos adultos aquellos que presentaban esporofilas (i.e., láminas reproductivas) o estipes que alcanzaban el dosel de superficie. Una abundancia relativamente alta (i.e. > 5 ind. m⁻²) de esporofitos juveniles se consideró como un indicador de un evento reciente de reclutamiento. La abundancia relativa de esporofitos juveniles y adultos se utilizó como un indicador del estado del bosque. Este diseño de muestreo se adaptó del protocolo KEEN (<https://www.kelpecosystems.org/about/>) para el monitoreo de bosques de macroalgas.

Erizos de mar y lapas en el bosque

Para evaluar si los factores de estrés urbanos pueden modificar la presión potencial de los herbívoros en los bosques de macroalgas, se registró la densidad de erizos de mar y lapas en ambos sitios entre febrero de 2021 y diciembre de 2022 (una vez por estación; ocho eventos de muestreo). Los erizos de mar (*Loxechinus albus*, *Pseudechinus magellanicus*, *Arbacia dufresnii*) y las lapas (*Nacella deaurata* y *Nacella magellanica*) se contaron en las mismas transectas desplegadas para la estructura de la población de cachiyuyo. Si bien el erizo de mar *Austrocidaris canaliculata* se distribuye en esta área, su presencia no se observó durante los relevamientos. Otros herbívoros potenciales tales como los quitones, otras lapas (*Fissurella* spp.) y nudibranquios fueron observados en baja densidad (1 ejemplar o menos por transecta) por lo que no se incluyeron en este estudio.

Ensamble de macroalgas asociadas

Para determinar si la presión urbana puede afectar la composición del ensamble de macroalgas asociadas al bosque de *M. pyrifera* (considerando especies y grupos morfo-funcionales) y promover macroalgas formadoras de *turf*, se desplegaron tres cuadrantes de 50 x 50 cm al azar

dentro de cada transecta entre febrero y diciembre de 2021 en ambos sitios (una vez por estación; cuatro eventos de muestreo; total de 69 cuadrantes). En aquellos casos en que los grampones de *M. pyrifera* ocupaban más de un cuarto de su superficie, los cuadrantes se desplazaron ligeramente dentro de la transecta (Fig. 3.1b). Todas las macroalgas dentro de estos cuadrantes se recolectaron, excepto las coralináceas incrustantes y las macroalgas formadoras de bosque (*M. pyrifera*, *Lessonia flavicans* y *Lessonia searlesiana*). En el laboratorio, las muestras de macroalgas se identificaron al nivel taxonómico más bajo posible y cada especie se secó con papel toalla y se pesó en una balanza de precisión Sartorius CP255D para obtener la biomasa (peso húmedo, g. 0,25 m⁻²). Las determinaciones se basaron en la morfología y anatomía vegetativa y reproductiva del talo. Se identificaron bajo un microscopio Zeiss Standard 25 de acuerdo con las referencias bibliográficas de la región. Los nombres científicos se verificaron con la página AlgaeBase (<https://www.algaebase.org/>). Los ejemplares se herborizaron para su conservación en los laboratorios del CADIC. Luego, las especies de macroalgas se clasificaron de acuerdo con el Phylum y con una categoría de grupos morfofuncionales (Tabla 3.1) siguiendo a Steneck y Watling (1982), Gómez y Huovinen (2011) y Beaton et al. (2020). Este criterio se eligió para poder detectar diferencias en la composición y abundancia de las algas formadoras de *turf* (Connell et al. 2014).

Material particulado en el bosque

Para evaluar si las presiones urbanas modifican la composición y la cantidad de material particulado, se instalaron colectores de sedimento mediante buceo autónomo (Fig. 3.1c y e). En ambos sitios, se colocaron tres colectores cilíndricos (réplicas) de PVC (29 cm de altura y 5 cm de diámetro, h/d = 5,8 cm, volumen 569 ml) dentro del bosque de macroalgas, entre junio de 2021 y febrero de 2022 (una vez por estación; cuatro eventos de muestreo). Los colectores se llenaron previamente con agua de mar filtrada (filtros Whatman GF/F de 25 mm). Se instalaron en ambos sitios el mismo día y

se dejaron durante dos días. Inmediatamente después de retirarlos, se mezcló su contenido suavemente y se filtró a través de filtros prepesados previamente muflados (filtros Whatman GF/F de 25 mm). Después de la filtración, los filtros se enjuagaron dos veces con agua destilada para eliminar sales, luego se secaron durante 24 horas a 60°C y se pesaron para obtener el material particulado total (MPT). La fracción orgánica (MPO) se estimó como la diferencia entre el MPT y el material particulado inorgánico (MPI) que permaneció después de la combustión durante 5 horas a 500°C en mufla, siguiendo a Schloss et al. (1999).

Tabla 3.1 Grupos morfo-funcionales asignados a las especies de macroalgas encontradas en los cuadrantes dentro del bosque de *Macrocystis pyrifera*.

Phylum	Grupo morfo-funcional
Chlorophyta	Verde filamentosa
	Verde foliosa
	Verde postrada
Ochrophyta	Parda corticada ramificada (aplanada o cilíndrica)
	Parda globosa
Rhodophyta	Roja corticada ramificada (aplanada o cilíndrica)
	Roja filamentosa
	Roja foliosa
	Roja correosa gruesa
	Roja correosa fina

Análisis estadísticos

Los análisis se realizaron utilizando el software estadístico R (4.3.0, R Core Team 2022) o PRIMER (V6 con PERMANOVA+, PRIMER-E, Ltd, Plymouth). Los análisis específicos utilizados para cada conjunto de datos se describen a continuación.

Estructura de la población del cachiuyo. Se utilizó un Modelo Lineal Generalizado (GLM) con la librería "MASS" (Venables y Ripley 2002) para evaluar el efecto del sitio, la estación y el año sobre la densidad de adultos o juveniles. Se utilizó el GLM binomial negativo debido a que la sobredispersión fue superior a 15, siguiendo las recomendaciones de Zuur et al. (2009). Se seleccionó el modelo de mejor ajuste considerando el criterio de selección de información de Akaike (AIC) y el intervalo de confianza. Se utilizó la prueba post hoc de Tukey con la librería "multcomp" (Hothorn et al. 2008) para detectar diferencias entre los factores significativos.

Erizos de mar y lapas en el bosque. Se utilizó un GLM binomial negativo para evaluar el efecto del sitio, la estación y el año sobre la densidad de los herbívoros. Se seleccionó el modelo de mejor ajuste considerando el AIC y el intervalo de confianza. Se utilizó la prueba de Tukey como se mencionó anteriormente para detectar diferencias dentro de los factores significativos.

Ensamble de macroalgas asociadas. Se utilizó un GLM Gamma para evaluar el efecto del sitio y la estación sobre la biomasa total por cuadrante, siguiendo las recomendaciones de Zuur et al. (2009) para datos continuos. Se seleccionó el modelo de mejor ajuste considerando el AIC y el intervalo de confianza. Se utilizó la prueba de Tukey para detectar diferencias dentro de los factores significativos. Se utilizó un análisis de varianza permutacional de dos vías (PERMANOVA) para probar el efecto del sitio y la estación sobre la biomasa de los grupos morfo-funcionales. Para este análisis, no se consideraron los grupos morfo-funcionales con menos de un 3 % de ocurrencia en los cuadrantes (i.e., el grupo verde postrado). El PERMANOVA se basó en una matriz de similitud de Bray-Curtis con una transformación de cuarta raíz para ponderar la influencia de los grupos más abundantes (Anderson et al. 2008). Se utilizó una prueba de comparaciones múltiples para detectar diferencias dentro de los factores significativos. Se utilizaron gráficos de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS por sus siglas en inglés) para representar el ordenamiento de las muestras en dos dimensiones (Clarke y Gorley 2006). Se utilizó un análisis de porcentaje de similitud

(SIMPER) para identificar qué grupos morfo-funcionales contribuyeron más a la disimilitud entre los sitios.

Material particulado en el bosque. Se utilizó un GLM Gamma para evaluar el efecto del sitio y la estación sobre el MPT. Se seleccionó el modelo de mejor ajuste considerando el AIC y el intervalo de confianza. Se utilizó la prueba de Tukey para detectar diferencias entre factores significativos.

Resultados

Estructura de la población del cachiyuyo

La densidad de esporofitos adultos fue mayor en el sitio no urbano en todas las estaciones (GLM binomial negativo 'sitio', $F_{1, 56} = 27,85$, $p < 0,001$, Fig. 3.2 y Tabla 3.2). Se identificaron diferencias significativas entre las estaciones para la densidad de adultos (GLM binomial negativo 'estación', $F_{3, 53} = 3,63$, $p < 0,05$). La comparación de Tukey indicó diferencias significativas ($p < 0,05$) en la densidad de adultos entre primavera - otoño y primavera - invierno (Tabla 3.2). En el sitio urbano se encontraron muy pocos juveniles, con densidades inferiores a 1 ind. m⁻² en promedio en todas las estaciones ($0,55 \pm 0,13$, Fig. 3.2). En contraste, la densidad de juveniles en el sitio no urbano aumentó desde el otoño hasta la primavera, coincidiendo con la disminución de los esporofitos adultos, disminuyendo luego en verano (GLM binomial negativo 'sitio', $F_{1, 56} = 50,51$, $p < 0,001$, 'estación', $F_{3, 53} = 3,04$, $p < 0,05$, Fig. 3.2). Se observó una interacción significativa entre la estación y el año en el sitio no urbano, con la densidad de juveniles más alta de invierno a primavera durante 2021 (GLM binomial negativo 'estación x año', $F_{3, 47} = 2,96$, $p < 0,05$, 'año', $F_{3, 50} = 7,11$, $p < 0,001$, Tabla 3.2).

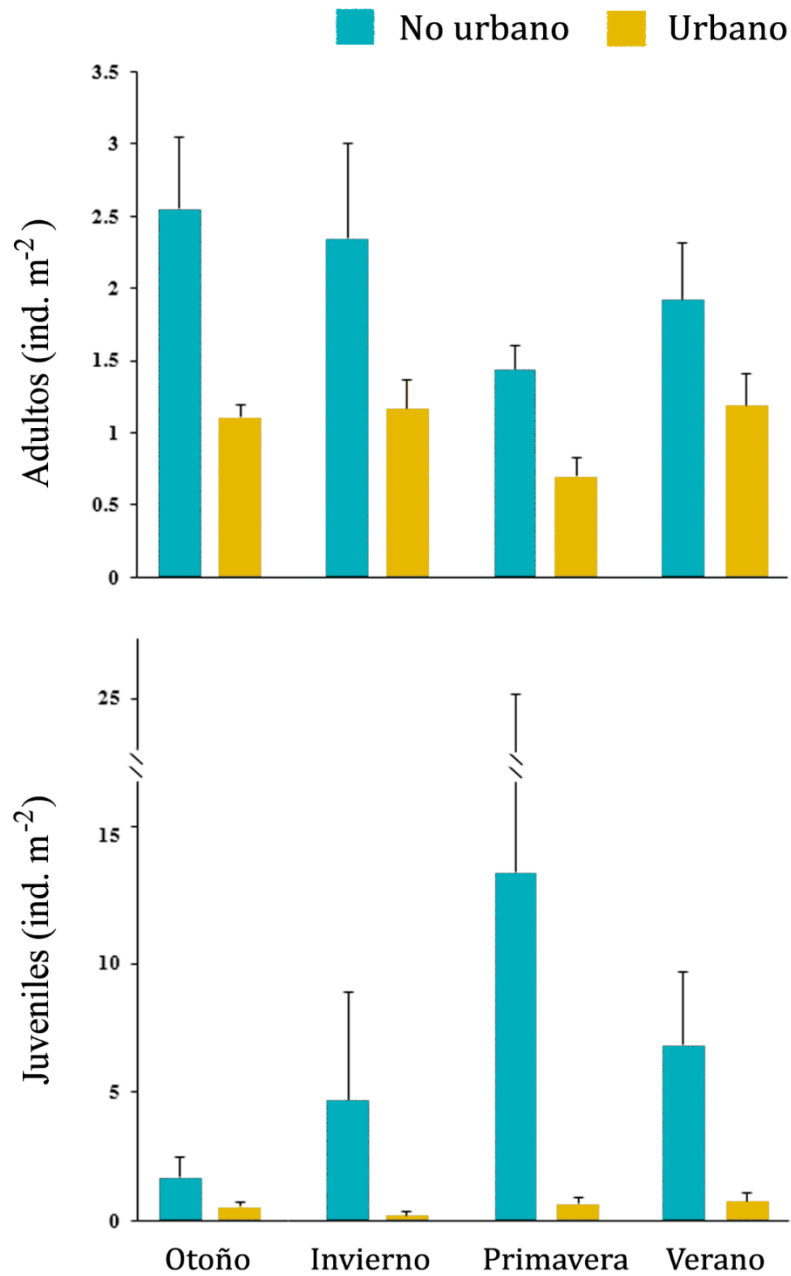


Fig. 3.2 Estructura de la población del cachiuyuyo: densidad de adultos y de juveniles (media + SE) en los sitios urbano y no urbano, durante el período de estudio.

Tabla 3.2 Resultados estadísticos para la estructura poblacional de *Macrocystis pyrifera*.

Densidad de esporofitos adultos						
(binomial negativo GLM = adultos ~ sitio + estación; AIC: 549,4)						
	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev.	F	P (>F)
nulo			57	98,151		
sitio	1	27,851	56	70,3	27,8507	1,31e-07 ***
estación	3	10,877	53	59,424	3,6255	0,0124 *
Multiple Comparisons of Means: Tukey Contrasts						
		Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)	
Invierno - Otoño == 0		-0,02092	0,19392	-0,108	0,9995	
Primavera - Otoño == 0		-0,52403	0,18315	-2,861	0,0217 *	
Verano - Otoño == 0		-0,11037	0,17724	-0,623	0,9246	
Primavera - Invierno == 0		-0,50311	0,18322	-2,746	0,0302 *	
Verano - Invierno == 0		-0,08945	0,17732	-0,504	0,9579	
Verano - Primavera == 0		0,41366	0,16547	2,5	0,0596 .	
Urbano – No urbano == 0		-0,6673	0,1257	-5,309	1,1e-07 ***	
Densidad de esporofitos juveniles						
(binomial negativo GLM = juveniles ~ sitio + estación + año + estación:año; AIC: 217,9)						
	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev.	F	P (>F)
nulo			57	150,221		
sitio	1	50,506	56	99,715	50,5064	1,188e-12 ***
estación	3	9,132	53	90,582	3,0441	0,02758 *
año	3	21,306	50	69,277	7,1019	9,096e-05 ***
estación:año	3	8,875	47	60,401	2,9585	0,03099 *
Signif. codes: 0 ‘***’ 0,001 ‘**’ 0,01 ‘*’ 0,05 ‘.’ 0,1 ‘ ’ 1						

Erizos de mar y lapas en el bosque

La densidad de los herbívoros presentó diferencias entre sitios, siendo más alta en el sitio urbano en todas las estaciones (GLM binomial negativo 'sitio', $F_{1,46} = 77,55$, $p < 0,001$, Fig. 3.3 y Tabla 3.3). En el sitio no urbano, la densidad media de erizos de mar y lapas fue de $0,22 (\pm 0,04)$ ind. m^{-2} , mientras que en el sitio urbano la densidad fue de $2,66 (\pm 0,51)$ ind. m^{-2} . La contribución de los erizos de mar al total de los herbívoros varió entre 40 - 100 % en ambos sitios. En el sitio no urbano, *Loxechinus albus* fue la especie de erizo más abundante ($0,12 \pm 0,02$ ind. m^{-2}), mientras que en el

sitio urbano, *Pseudechinus magellanicus* fue el herbívoro más abundante ($2,26 \pm 0,49$ ind. m^{-2} , Tabla 3.3). Las lapas fueron más abundantes en el sitio urbano en todas las estaciones ($0,36 \pm 0,09$ ind. m^{-2} , Tabla 3.3).

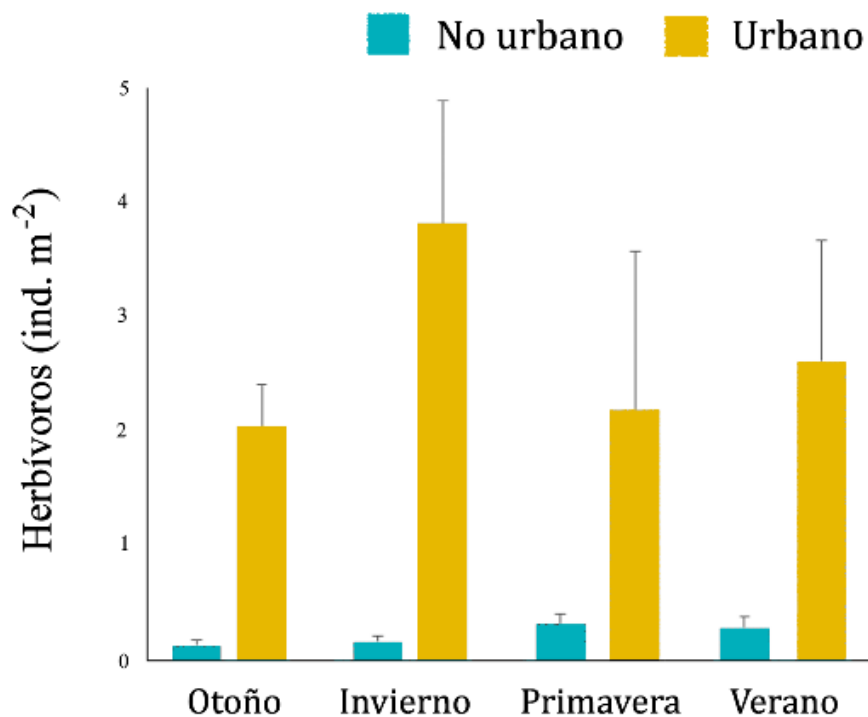


Fig. 3.3 Densidad de erizos de mar y de lapas (media + SE) en los sitios urbano y no urbano durante el período de estudio.

Tabla 3.3 Resultados estadísticos para la densidad de erizos de mar y lapas.

Densidad de erizos de mar y lapas (binomial negativo GLM = herbívoros ~ sitio; AIC: 432,51)						
	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev.	F	P (>F)
nulo			47	131,814		
sitio	1	77,546	46	54,268	77,546	< 2,2e-16 ***
Signif. codes: 0 '***' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05 '.' 0,1 ' ' 1						
Densidad por especie (media ± SE ind. m ²)						
No urbano			Otoño	Invierno	Primavera	Verano
<i>Loxechinus albus</i>			0,08 (0,03)	0,13 (0,04)	0,09 (0,03)	0,18 (0,04)
<i>Pseudechinus magellanicus</i>			0,02 (0,02)	0,004 (0,004)	0,20 (0,08)	0,03 (0,02)
<i>Arbacia dufresnii</i>			-	0,004 (0,004)	0,01 (0,01)	-
<i>Nacella deaurata</i> + <i>N. magellanica</i>			0,03 (0,02)	0,03 (0,01)	0,01 (0,01)	0,08 (0,07)
Urbano						
<i>Loxechinus albus</i>			0,05 (0,02)	0,04 (0,01)	0,02 (0,01)	0,04 (0,02)
<i>Pseudechinus magellanicus</i>			1,61 (0,32)	3,15 (1,19)	1,87 (1,28)	2,42 (1,05)
<i>Arbacia dufresnii</i>			-	-	0,01 (0,01)	0,004 (0,004)
<i>Nacella deaurata</i> + <i>N. magellanica</i>			0,39 (0,21)	0,62 (0,29)	0,29 (0,12)	0,15 (0,09)

Ensamble de macroalgas asociadas

La biomasa total de macroalgas asociadas al bosque fue mayor durante la primavera y el verano ($21,29 \pm 4,08$ gr. 0.25 m^{-2}) que en otoño e invierno ($5,21 \pm 1,07$ gr. 0.25 m^{-2} ; GLM Gamma 'estación', $F_{3, 65} = 10,39$, $p < 0,001$, Fig. 3.4 y Tabla 3.4). No se encontraron diferencias significativas entre los sitios en cuanto al peso húmedo (GLM Gamma 'estación x sitio', $F_{3, 61} = 2,16$, $p = 0,10$, GLM Gamma 'sitio' $F_{1, 64} = 0,82$, $p = 0,37$). Sin embargo, durante el verano este fue particularmente mayor en el sitio urbano ($25,50 \pm 6,15$ gr. 0.25 m^{-2}) que en el sitio no urbano ($9,66 \pm 1,76$ gr. 0.25 m^{-2} , Fig. 3.4).

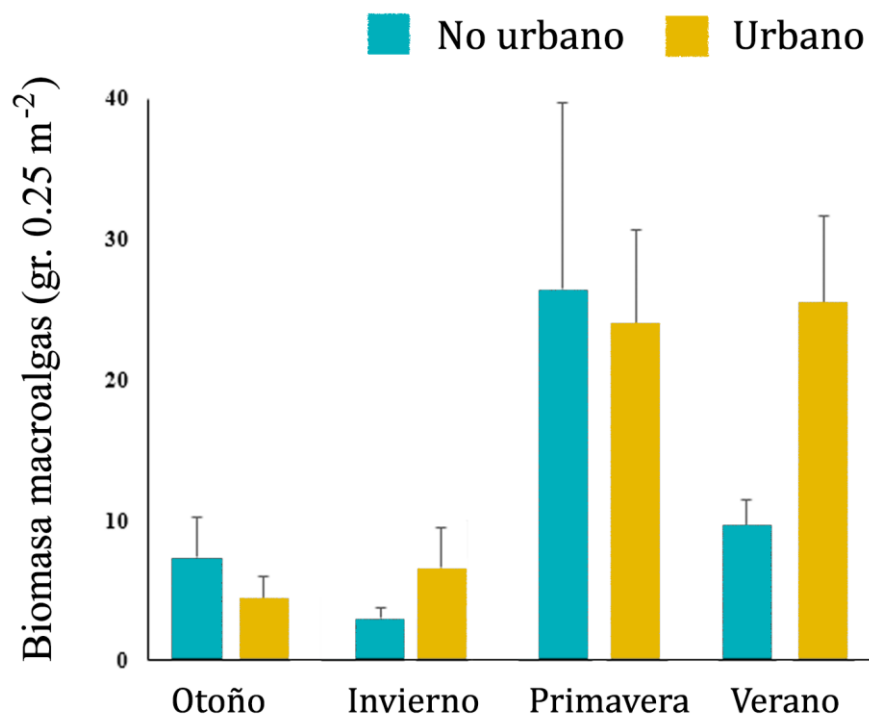


Fig. 3.4 Biomasa total (peso húmedo) de macroalgas asociadas a los bosques de *Macrocystis pyrifera* (media + SE) en los sitios urbano y no urbano durante el período de estudio.

Tabla 3.4 Resultados estadísticos para la biomasa total de macroalgas asociadas.

Biomasa total de macroalgas asociadas (Gamma GLM = peso ~ estación * sitio; AIC: 473,88)						
	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev.	F	Pr (>F)
nulo			68	118,509		
estación	3	33,025	65	85,484	10,3946	1,282e-05 ***
sitio	1	0,863	64	84,621	0,8150	0,3702
estación:sitio	3	6,870	61	77,751	2,1623	0,1016
Multiple Comparisons of Means: Tukey Contrasts						
		Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)	
Otoño - Verano == 0		0,11006	0,05078	2,167	0,11505	
Invierno - Verano == 0		0,17211	0,06594	2,610	0,03747 *	
Primavera - Verano == 0		-0,03164	0,02143	-1,476	0,41903	
Invierno - Otoño == 0		0,06205	0,07871	0,788	0,84397	
Primavera - Otoño == 0		-0,14170	0,04801	-2,951	0,01408 *	
Primavera - Invierno == 0		-0,20375	0,06384	-3,192	0,00604 **	
Signif. codes: 0 '***' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05 '.' 0,1 ' ' 1						

Se encontraron un total de 49 taxones para las macroalgas asociadas al bosque en ambos sitios (sin incluir 4 especies poco frecuentes, Tabla 3.5). Estos taxones se clasificaron en 10 grupos morfo-funcionales (Tabla 3.5 y Tabla 3.6). Todos los grupos morfo-funcionales estuvieron presentes en ambos sitios, pero la biomasa por grupo varió entre los sitios y las estaciones (PERMANOVA 'sitio x estación', $pseudo-F_{3,68} = 2,49$, $p < 0,01$, 'estación', $pseudo-F_{3,68} = 6,17$, $p < 0,01$, 'sitio', $pseudo-F_{1,68} = 32,45$, $p < 0,01$, Fig. 3.5 y Tabla 3.7). La biomasa de los grupos morfo-funcionales fue diferente entre los sitios en todas las estaciones ($p < 0,05$). Además, la biomasa en ambos sitios varió entre las estaciones, excepto entre otoño e invierno (sitio urbano: $t = 1,38$, $p = 0,12$; no urbano: $t = 1,07$, $p = 0,32$). El análisis SIMPER indicó que los grupos compuestos por macroalgas verdes foliosas, rojas filamentosas, rojas corticadas ramificadas, rojas correosas finas, pardas corticadas ramificadas y verdes filamentosas contribuyeron en un 88,94% a la disimilitud promedio entre los sitios (Fig 3.6 y Tabla 3.7). En el sitio no urbano, la mayor biomasa correspondió a las macroalgas rojas correosas finas (e.g., *Cladodonta lyallii*, *Myriogramme livida*, *Schizoseris dichotoma* y *S. griffithsia*), rojas corticadas ramificadas (e.g., *Callophyllis variegata* y *Ptilonia magellanica*) y rojas filamentosas (e.g., *Ballia callitricha*, *Picconiella pectinata* y *Heterosiphonia berkeleyi*) principalmente (Fig. 3.6). Casi no se observaron macroalgas verdes foliosas o filamentosas en el sitio no urbano. En contraste, en el sitio urbano las macroalgas verdes foliosas (e.g., *Ulva lactuca* y *Ulvaria obscura*), verdes filamentosas (e.g., *Acrosiphonia arcta* y *Derbesia marina*), rojas corticadas ramificadas (e.g., *Lophurella hookeriana*, *Ceramium virgatum* y *Rhodomenia* spp.) y pardas corticadas ramificadas (e.g., *Desmarestia confervoides* y *Halopteris obovata*) fueron los grupos con mayor biomasa (Fig. 3.6).

Tabla 3.5 Especies de macroalgas asociadas al bosque. Se indica el grupo morfo-funcional asignado a cada taxón. Se identificaron 53 taxones, cuatro fueron poco frecuentes y mayormente epífitas (*Chaetomorpha tortuosa*, *Planosiphon nakamurae*, *Antithamnion densum* y *Antithamnionella* sp.1). Tanto estas cuatro especies como las macroalgas Laminariales fueron incluidas en la lista pero no fueron consideradas en los análisis estadísticos ('no incluida').

Orden	Familia	Especies	Grupos morfo-funcionales
Phylum Chlorophyta			
Acrosiphoniales	Acrosiphoniaceae	<i>Acrosiphonia arcta</i> (Dillwyn) Gain 1912	Verde filamentosa
Cladophorales	Cladophoraceae	<i>Chaetomorpha tortuosa</i> (Dillwyn) Kleen 1874	Verde filamentosa (no incluida)
Ulvales	Ulvaceae	<i>Ulva lactuca</i> Linnaeus 1753	Verde foliosa
		<i>Ulvaria obscura</i> (Kützing) Gayral ex Bliding 1969	Verde foliosa
Byopsidales	Bryopsidaceae	<i>Bryopsis magellanica</i> Hylmö 1919	Verde filamentosa
	Codiaceae	<i>Codium subantarcticum</i> P.C.Silva, nom. inval. 1987	Verde postrada
	Derbesiaceae	<i>Derbesia marina</i> (Lyngbye) Solier 1846	Verde filamentosa
Phylum Ochrophyta			
Sphacelariales	Stypocaulaceae	<i>Halopteris obovata</i> (Hooker f. y Harvey) Sauvageau 1904	Parda corticada ramificada (cilíndrica)
	Cladostephaceae	<i>Cladostephus spongiosus</i> (Hudson) C.Agardh 1817	Parda corticada ramificada (cilíndrica)
Ectocarpales	Adenocystaceae	<i>Adenocystis utricularis</i> (Bory) Skottsberg 1907	Parda globosa
	Chordariaceae	<i>Cladothele decaisnei</i> Hooker f. y Harvey 1845	Parda corticada ramificada (cilíndrica)
		<i>Corycus lanceolatus</i> (Kützing) Skottsberg 1921	Parda globosa
	Scytosiphonaceae	<i>Planosiphon nakamurae</i> M.Hoshino, M.E.Croce, Hanyuda y Kogame 2020	Parda globosa (no incluida)
Desmarestiales	Desmarestiaceae	<i>Desmarestia confervoides</i> (Bory) M.E.Ramírez y A.F.Peters 1993	Parda corticada ramificada (cilíndrica)
		<i>Desmarestia ligulata</i> (Stackhouse) J.V.Lamouroux 1813	Parda corticada ramificada (aplanada)
		<i>Desmarestia ligulata</i> f. <i>distans</i> (C.Agardh) A.F.Peters, E.C.Yang, F.C.Küpper y Prud'homme 2014	Parda corticada ramificada (aplanada)
Laminariales	Laminariaceae	<i>Macrocystis pyrifera</i> (Linnaeus) C.Agardh 1820	Parda correosa gruesa (no incluida)
	Lessoniaceae	<i>Lessonia flavicans</i> Bory 1825, Asensi y de Reviers 2009	Parda correosa gruesa (no incluida)
		<i>Lessonia searlesiana</i> Asensi y de Reviers 2009	Parda correosa gruesa (no incluida)
Phylum Rhodophyta			
Bangiales	Bangiaceae	<i>Pyropia columbina</i> (Montagne) W. A. Nelson 2011	Roja foliosa
		<i>Pyropia endiviifolia</i> (A.Gepp y E.Gepp) H.G.Choi y M.S.Hwang 2011	Roja foliosa
		<i>Porphyra</i> sp. 1 C.Agardh, 1824, nom. cons.	Roja foliosa
Balliales	Balliaceae	<i>Ballia callitricha</i> (C.Agardh) Kützing 1843	Roja filamentosa
Bonnemaisoniales	Bonnemaisoniaceae	<i>Ptilonia magellanica</i> (Montagne) J.Agardh 1852	Roja corticada ramificada (aplanada)
Plocamiales	Plocamiaceae	<i>Plocamium secundatum</i> (Kützing) Kützing 1866	Roja corticada ramificada (aplanada)
		<i>Plocamium</i> sp.1 J.V.Lamouroux, 1813, nom. et typ. cons.	Roja corticada ramificada (aplanada)
Rhodymeniales	Rhodymeniaceae	<i>Rhodymenia coccocarpa</i> (Montagne) M.J.Wynne 2007	Roja corticada ramificada (aplanada)
		<i>Rhodymenia falklandica</i> (W.R.Taylor) M.J.Wynne 2017	Roja corticada ramificada (aplanada)

		<i>Rhodymenia schmittii</i> W.R.Taylor 1939	Roja corticada ramificada (aplanada)
Halymeniales	Grateloupiaceae	<i>Grateloupia cutleriae</i> Kützting 1843	Roja correosa gruesa
Gigartinales	Areschougiaceae	<i>Rhabdonia coccinea</i> (Harvey) Harvey 1847	Roja corticada ramificada (cilíndrica)
	Gigartinaceae	<i>Sarcopeltis skottsbergii</i> (Setchell y N.L.Gardner) Hommersand, Hughey, Leister y P.W.Gabrielson 2020	Roja correosa gruesa
		<i>Sarcothalia crispata</i> (Bory) Leister 1993	Roja correosa gruesa
	Kallymeniaceae	<i>Callophyllis variegata</i> (Bory) Kützting 1843	Roja corticada ramificada (aplanada)
		<i>Callophyllis variegata</i> var. <i>atrosanguinea</i> (Hooker f. y Harvey) Dickie 1879	Roja corticada ramificada (aplanada)
Ceramiales	Ceramiaceae	<i>Antithamnion densum</i> (Suhr) M.Howe 1914	Roja filamentosa (no incluida)
		<i>Antithamnionella</i> sp. Lyle 1922	Roja filamentosa (no incluida)
		<i>Ceramium diaphanum</i> (Lightfoot) Roth 1806	Roja filamentosa
		<i>Ceramium virgatum</i> Roth 1797	Roja corticada ramificada (cilíndrica)
		<i>Pterothamnion simile</i> (Hooker f. y Harvey) Nägeli 1862	Roja filamentosa
	Wrangeliaceae	<i>Griffithsia antarctica</i> Hooker f. y Harvey 1847	Roja filamentosa
		<i>Medeiothamnion flaccidum</i> (Hooker f. y Harvey) J.F.Brauner 1979	Roja filamentosa
	Delesseriaceae	<i>Cladodonta lyallii</i> (Hooker f. y Harvey) Skottsberg 1923	Roja correosa fina
		<i>Hymenena laciniata</i> (Hooker f. y Harvey) Kylin 1924	Roja correosa fina
		<i>Myriogramme livida</i> (Hooker f. y Harvey) Kylin 1924	Roja correosa fina
		<i>Paraglossum lancifolium</i> (J. Agardh) J. Agardh 1898	Roja correosa fina
		<i>Paraglossum salicifolium</i> (Reinsch) M. Lin, Fredericq y Hommersand 2012	Roja correosa fina
		<i>Pseudophycodrys phyllophora</i> (J.Agardh) Skottsberg 1923	Roja correosa fina
		<i>Phycodrys</i> sp.1 Kützting 1843	Roja correosa fina
		<i>Schizoseris dichotoma</i> (Hooker f. y Harvey) Kylin 1924	Roja correosa fina
		<i>Schizoseris griffithsia</i> (Suhr) M.J.Wynne 1989	Roja correosa fina
		<i>Heterosiphonia berkeleyi</i> Montagne 1842	Roja filamentosa
	Rhodomelaceae	<i>Bostrychia intricata</i> (Bory) Montagne 1852	Roja corticada ramificada (cilíndrica)
		<i>Lophurella hookeriana</i> (J.Agardh) Falkenberg 1901	Roja corticada ramificada (cilíndrica)
		<i>Picconiella pectinata</i> (Hooker f. y Harvey) G.DeToni 1936	Roja filamentosa
		<i>Polysiphonia anisogona</i> Hooker f. y Harvey 1845	Roja filamentosa

Tabla 3.6 Biomasa de grupos morfo-funcionales identificados para las macroalgas asociadas en los sitios urbano y no urbano, durante el período de estudio.

		No urbano				Urbano			
		Verano	Otoño	Invierno	Primavera	Verano	Otoño	Invierno	Primavera
Total biomasa (media ± SE)		9,66 (1,76)	7,33 (2,92)	2,98 (0,85)	26,45 (13,23)	25,50 (6,15)	4,41 (1,61)	6,59 (2,85)	24,02 (6,66)
Número de cuadrantes		9	7	9	9	8	9	9	9
Grupos morfo-funcionales (media ± SE)									
Chlorophyta	Verde filamentosa	<0,0001		0,06 (0,06)	0,25 (0,11)	2,20 (1,09)	0,002 (0,001)	0,001 (0,0004)	6,83 (3,88)
	Verde foliosa	<0,0001			0,22 (0,21)	5,52 (3,16)	3,25 (1,18)	0,54 (0,19)	7,61 (3,24)
	Verde postrada			0,10 (0,10)				1,95 (1,95)	
Ochrophyta	Parda corticada ramificada	0,002 (0,001)	0,12 (0,10)	0,04 (0,03)	2,70 (1,43)	0,81 (0,52)	0,09 (0,09)	0,39 (0,37)	4,44 (2,11)
	Parda globosa			0,003 (0,003)		0,55 (0,35)		0,04 (0,02)	0,02 (0,02)
Rhodophyta	Roja corticada ramificada	7,11 (1,81)	2,57 (0,63)	2,04 (0,59)	2,93 (0,79)	10,48 (3,98)	1,03 (0,64)	2,66 (1,09)	3,04 (1,25)
	Roja filamentosa	0,69 (0,21)	4,45 (2,86)	0,35 (0,17)	2,16 (0,91)	<0,0001	<0,0001	0,45 (0,40)	0,67 (0,55)
	Roja foliosa				1,55 (1,26)				0,69 (0,34)
	Roja correosa gruesa			0,05 (0,04)	0,01 (0,01)	5,79 (4,02)			
	Roja correosa fina	1,86 (0,69)	0,15 (0,15)	0,39 (0,37)	16,58 (9,86)	0,15 (0,13)	0,05 (0,03)	0,56 (0,51)	0,71 (0,26)

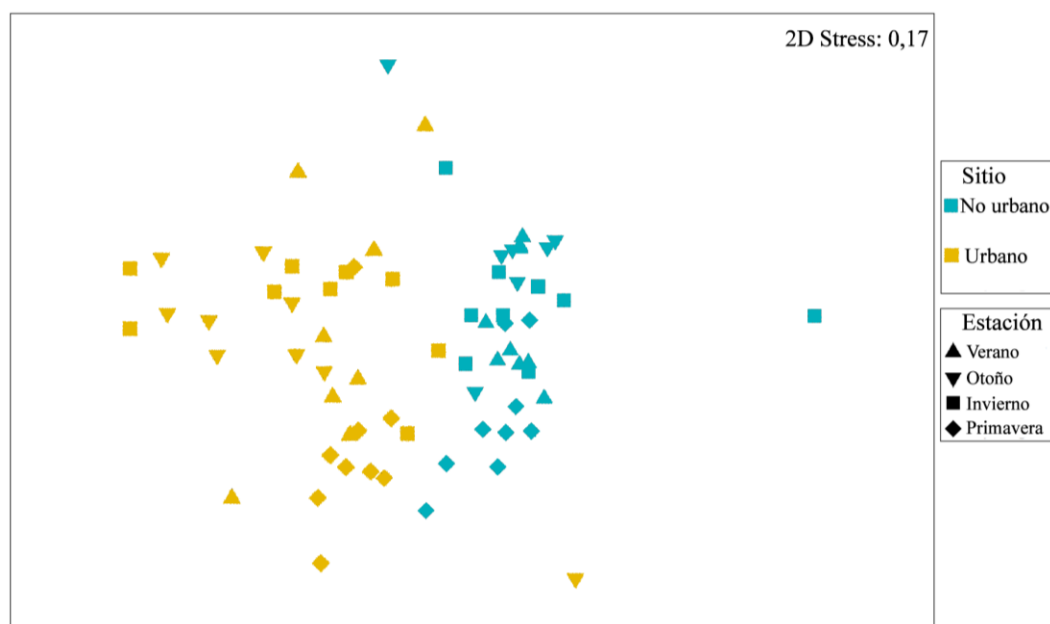


Fig. 3.5 Escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) para la biomasa de los grupos morfo-funcionales de macroalgas en los sitios urbano y no urbano, durante el período de estudio.

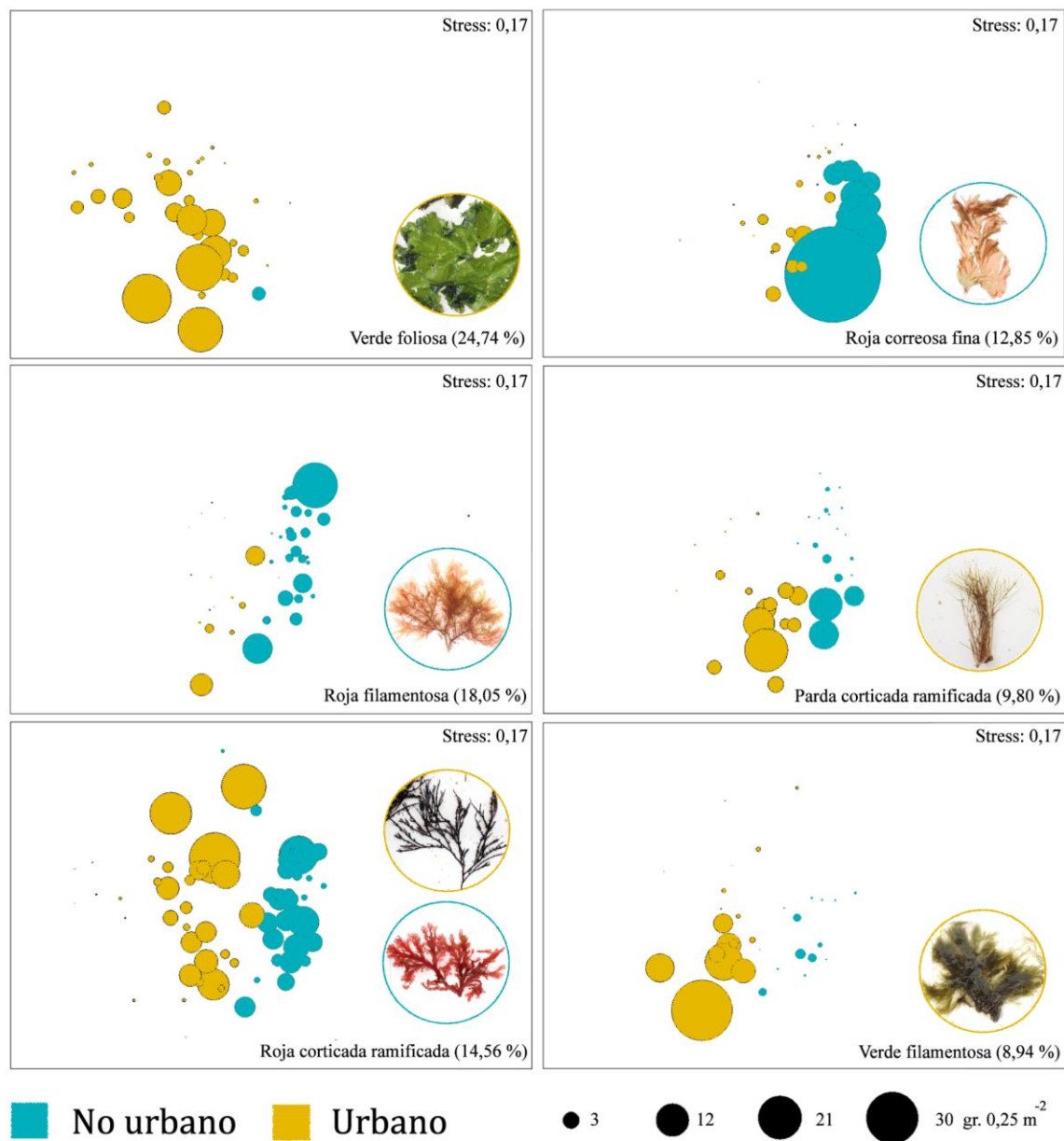


Fig. 3.6 Escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) con burbujas para los grupos morfo-funcionales identificados en el análisis SIMPER. Se indica la contribución para la disimilitud entre sitios para cada grupo morfo-funcional. Las imágenes de las especies se indican como ejemplo del grupo.

Tabla 3.7 Resultados del análisis PERMANOVA y SIMPER para los grupos morfo-funcionales de las macroalgas asociadas.

Biomasa por grupo morfo-funcional (PERMANOVA = biomasa_grupo ~ estación * sitio)							
	df	SS	MS	Pseudo-F	P (perm)	Unique perms	P (MC)
sitio	1	31929	31929	32,448	0,001	998	0,001
estación	3	18209	6069.6	6,1681	0,001	998	0,001
sitio:estación	3	7375.9	2458.6	2,4985	0,007	999	0,004
Res	61	60026	984,03				
Total	68	1,1799e5					
Signif. codes: 0 '***' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05 '.' 0,1 ' ' 1							

SIMPER (No urbano y Urbano Disimilitud promedio = 60,69)						
Grupo	Grupo No urbano	Grupo Urbano	Av.Diss	Diss/SD	Contrib %	Cum. %
	Av.Abund	Av.Abund				
Verde foliosa	0,06	1,1	15,01	1,66	24,74	24,74
Roja filamentosa	0,85	0,23	10,96	1,16	18,05	42,79
Roja corticada ramificada	1,24	1,07	8,84	1	14,56	57,35
Roja correosa fina	0,75	0,33	7,8	1,23	12,85	70,2
Parda corticada ramificada	0,34	0,53	5,95	1,05	9,8	80
Verde filamentosa	0,19	0,54	5,42	1,02	8,94	88,94
Roja correosa gruesa	0,09	0,12	3,23	0,44	5,32	94,25
Parda globosa	0,01	0,17	2,17	0,55	3,57	97,82
Roja foliosa	0,16	0,14	1,32	0,45	2,18	100

Material particulado en el bosque

El material particulado total (MPT) presentó un patrón estacional en ambos sitios, con valores mínimos durante el invierno ($0,016 \pm 0,005$ gr. L día⁻¹) y máximos en verano ($0,15 \pm 0,02$ gr. L⁻¹ día⁻¹, GLM Gamma 'estación', $F_{3,20} = 121,59$, $p < 0,001$). El MPT fue mayor en el sitio urbano en todas las estaciones (GLM Gamma 'estación x sitio', $F_{3,16} = 24,19$, $p < 0,001$, 'sitio', $F_{1,19} = 23,58$, $p < 0,001$, Fig. 3.7 y Tabla 3.8). La proporción de MPI fue mayor que la materia particulada orgánica en ambos sitios durante todas las estaciones, con valores entre 67 - 87 % del total de material particulado.

Tabla 3.8 Resultados estadísticos para el material particulado.

Material particulado total						
(Gamma GLM = MPT ~ estación * sitio; AIC: -153,57)						
	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	F	P (>F)
null			23	22,2800		
estación	3	17,0358	20	5,2441	121,592	3,183e-11 ***
sitio	1	1,1012	19	4,1429	23,580	0,0001752 ***
estación:sitio	3	3,3901	16	0,7528	24,197	3,463e-06 ***
Multiple Comparisons of Means: Tukey Contrasts						
	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)		
Invierno - Otoño == 0	66,317	11,189	5,927	<0,001	**	
Primavera - Otoño == 0	-12,046	4,129	-2,917	0,0149	*	
Verano - Otoño == 0	-29,627	3,543	-8,362	<0,001	***	
Primavera - Invierno == 0	-78,363	10,859	-7,216	<0,001	***	
Verano - Invierno == 0	-95,944	10,650	-9,009	<0,001	***	
Verano - Primavera == 0	-17,581	2,299	-7,646	<0,001	***	
Urbano - No urbano == 0	-42,238	5,711	-7,396	1,41e-13	***	
Signif. codes: 0 '***' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05 '.' 0,1 ' ' 1						
No urbano	Otoño	Invierno	Primavera	Summer		
Material particulado inorgánico (MPI)	71,15%	76,58%	72,22%	75,19%		
Material particulado orgánico (MPO)	28,84%	23,42%	27,78%	24,81%		
Urbano	Otoño	Invierno	Primavera	Summer		
Material particulado inorgánico (MPI)	80,21%	86,90%	75,36%	67,41%		
Material particulado orgánico (MPO)	19,79%	13,1%	24,64%	32,59%		

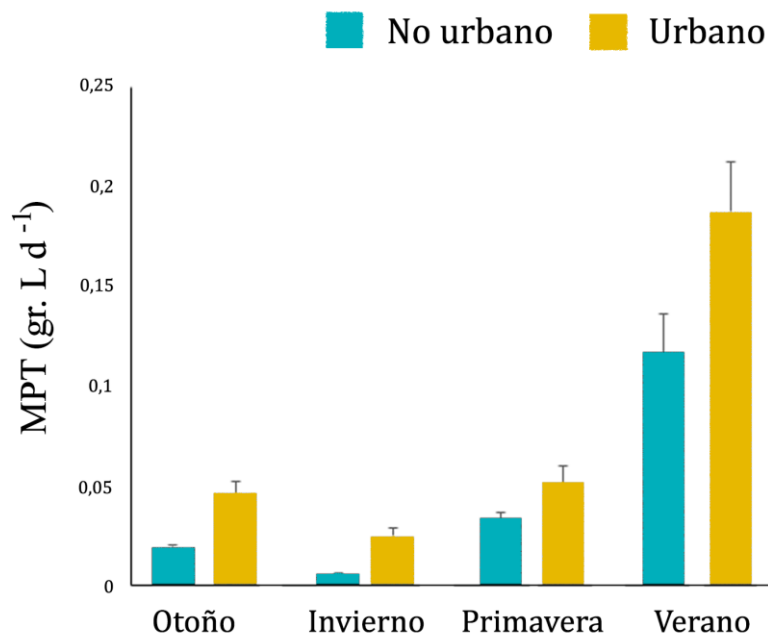


Fig. 3.7 Material particulado total (media + SE) en los bosques de *Macrocyctis pyrifera* en los sitios urbano y no urbano, durante el período de estudio.

Discusión

En síntesis, los resultados revelan diferencias en la estructura de la población de *Macrocyctis pyrifera* entre el sitio urbano cercano a la ciudad de Ushuaia y el sitio no urbano. El sitio no urbano mostró densidades más altas tanto de adultos como de juveniles, presentando un patrón estacional en el reclutamiento de *M. pyrifera*, con un aumento significativo durante la primavera, aunque con variaciones entre años. En contraste, el sitio urbano mostró una densidad más baja de adultos y un reclutamiento muy limitado. Los resultados sugieren que los aportes de sedimentos y la presencia de herbívoros potenciales tienen un impacto negativo en el reclutamiento de *M. pyrifera* al tiempo que promueven el crecimiento de especies de macroalgas formadoras de *turf* y macroalgas verdes oportunistas en el sitio urbano. Este establecimiento desencadena un proceso de retroalimentación que dificulta aún más el reclutamiento de *M. pyrifera*. Las secciones siguientes discuten cómo estos

factores pueden influir en el reclutamiento de *M. pyrifera* y las implicancias que esto podría tener para el ecosistema.

Efecto de herbívoros en el reclutamiento de *M. pyrifera*

El papel de los erizos de mar en la dinámica poblacional de *M. pyrifera* en el sur de Sudamérica todavía está en debate (Graham et al. 2007, Schiel y Foster 2015). Existe sin embargo un consenso general acerca de que, aunque las cuatro especies de erizos de mar presentes en la región incluyen a *M. pyrifera* en su dieta, normalmente prefieren las láminas a la deriva que, en general, son abundantes (Castilla y Moreno 1982, Vásquez et al. 1984, Castilla 1985). El sobrepastoreo a gran escala es un fenómeno relativamente raro (pero ver Dayton 1985, Buschmann et al. 2004b). Aunque las densidades de herbívoros son claramente más altas en el sitio urbano, no difieren de otros bosques de macroalgas no urbanos en la zona (e.g., *Pseudechinus magellanicus*: 3,56 ind. m⁻² en el sitio expuesto en Puerto Toro, Vásquez et al. 1984, entre 0 y 12,9 ind. m⁻² en Isla de los Estados y península Mitre, Dayton 1985). *P. magellanicus*, el erizo de mar más abundante, es una especie muy común y adaptable en el sur de Sudamérica, con un amplio rango geográfico y batimétrico (Gil et al. 2021). Esta especie se ha descrito como omnívora y oportunista, presentando la mayor diversidad de dieta cuando vive dentro de los bosques de macroalgas (Penchaszadeh et al. 2004, Gil et al. 2021). El efecto de su pastoreo sobre los esporofitos adultos de *M. pyrifera* parece ser poco significativo, ya que en estos hábitats *P. magellanicus* tiene muchas fuentes de alimento alternativas, incluyendo una alta diversidad de macroalgas asociadas al bosque, esporofitos de cachiuyo desprendidos y a la deriva. Aunque son capaces de pastorear activamente en esporofitos en pie, su amplia diversidad de estrategias de alimentación y la alta biomasa disponible de otras macroalgas en el bosque pueden disminuir su pastoreo sobre *M. pyrifera* (Gil et al. 2021).

Otras especies de erizos de mar (*L. albus* y *A. dufresnii*) se encontraron en densidades muy bajas (1 - 2 individuos por transecta) en todas las estaciones y, por lo tanto, se pueden descartar como reguladores de la población de *M. pyrifera*. Durante los buceos, nunca se observó a ninguna de las especies de erizos de mar pastoreando activamente sobre esporofitos adultos vivos de *M. pyrifera* en ninguno de los sitios, lo que refuerza que las macroalgas a la deriva son su principal fuente de alimento.

Una pregunta diferente es si las mayores densidades de herbívoros encontradas en el sitio urbano podrían explicar las menores tasas de reclutamiento observadas. El efecto de los herbívoros en el establecimiento y crecimiento de los juveniles rara vez se ha estudiado y, en consecuencia, está menos comprendido (Castilla y Moreno 1982, Dayton 1985, Buschmann et al. 2004b). Comprender el rol de los herbívoros en el establecimiento y el reclutamiento de *M. pyrifera* es crucial, dado que se ha identificado como un factor relevante para explicar la abundancia de los bosques de macroalgas en el sudeste del Océano Pacífico (Henríquez et al. 2011). Potencialmente, *P. magellanicus* podría ingerir esporas y reclutas de *M. pyrifera*, ya que uno de sus cinco modos de alimentación incluye el ramoneo de sedimentos (Gil et al. 2021). Entre los herbívoros potenciales que podrían afectar el establecimiento y el crecimiento en el sitio urbano se encuentran las lapas *Nacella deaurata* y *N. magellanica*. Estudios anteriores en la región han demostrado, mediante el contenido estomacal y análisis de isótopos, que estos herbívoros generalistas pueden consumir una variedad de micro y macroalgas, incluyendo a *M. pyrifera* (e.g., Andrade y Brey 2014, Andrade et al. 2016, Riccialdelli et al. 2017, Rosenfeld et al. 2018). En comparación con los erizos de mar, los gasterópodos normalmente tienen tasas de consumo per cápita bajas (e.g., Sala y Graham 2002) pero pueden filtrar e ingerir esporas y, por lo tanto, pueden tener efectos importantes en las poblaciones de *M. pyrifera* (Graham et al. 2007, Henríquez et al. 2011). Las lapas se encontraron agregadas en sedimentos de grava en el sitio urbano, donde están presentes y son abundantes durante todo el año ($0,36 \pm 0,09$ ind. m^{-2}); por lo tanto, podrían tener un efecto local en este microhábitat durante la temporada de

reclutamiento de *M. pyrifera* (primavera). Además, en un bosque en decadencia o en un estado de *turf*, algunas especies de erizos de mar pueden contribuir a mantener este estado alimentándose de esporofilas con soro y de los pocos reclutas presentes, evitando de esta manera la recuperación del bosque (Filbee-Dexter y Wernberg 2018). A su vez, el estado de *turf* podría facilitar el reclutamiento de *P. magellanicus*, al proporcionar un hábitat adecuado para los reclutas de erizos de mar (Andrew y Choat 1982, Kenner 1992), aumentando sus densidades, contribuyendo a la retroalimentación y al mantenimiento del *turf*.

En conclusión, si bien los herbívoros locales no tendrían impacto sobre las poblaciones adultas de *M. pyrifera*, sus efectos en el asentamiento y crecimiento de los juveniles no pueden ser ignorados sin mediar un experimento de exclusión (no realizados durante esta Tesis). Estudios futuros deberían centrarse en estudiar experimentalmente el papel de *P. magellanicus* y las lapas como herbívoros de *M. pyrifera* durante la temporada de reclutamiento. También podrían medirse las tasas de consumo, y los experimentos que manipulan las densidades de los herbívoros serían especialmente informativos como ha sido sugerido por Sala y Graham (2002), tanto para bosques de macroalgas como para sistemas dominados por *turf* (Randell et al. 2022, Smith et al. 2024).

Efecto del ensamble de macroalgas en el reclutamiento de *M. pyrifera*

La región subantártica se caracteriza por una alta biodiversidad de especies de macroalgas (Ramírez 2010, Liuzzi et al. 2011). En este estudio, se identificaron 53 especies y 10 grupos morfofuncionales de macroalgas asociadas al bosque. La identificación se realizó a partir de la literatura y de colecciones disponibles para la región, principalmente comparando la morfología y anatomía de las macroalgas con registros de otros estudios (e.g., Ricker 1987, Boraso y Zaixso 2013). Algunas de las especies encontradas en las muestras representan los primeros registros de las mismas para la región (e.g., *Pterothamnion simile*), o han sido recolectadas raramente antes en el canal Beagle (e.g.,

Bryopsis magellanica). Aunque no fue posible realizar análisis moleculares para la identificación taxonómica en este estudio, la clasificación morfo-funcional permite una descripción del ensamble que se puede comparar con otros sitios (Pessarrodona et al. 2021). Realizar análisis moleculares sería beneficioso para fines biogeográficos, especialmente para estos nuevos registros.

Aunque la región subantártica todavía está relativamente poco explorada, algunos estudios proporcionan información sobre la composición de las comunidades asociadas con los bosques de *M. pyrifera* (e.g., Santelices y Ojeda 1984b, Mendoza et al. 2005, Newcombe et al. 2012). Estas macroalgas se distribuyen en diferentes estratos (i.e., arbustivo, herbáceo, incrustante) dentro de los bosques, contribuyendo a la complejidad del hábitat de los bosques de cachiyuyo (Kühnemann 1970, Mendoza 1999). El estrato arbustivo está dominado por especies de *Lessonia* y el estrato incrustante está dominado por una diversidad de especies coralinas. En este estudio, los métodos de muestreo se diseñaron para caracterizar el estrato herbáceo. Los resultados resaltaron la presencia de un estado alternativo del ensamble en el sitio urbano y revelaron diferencias en el ensamble de macroalgas del bosque entre los sitios de estudio. Las fluctuaciones estacionales en la biomasa en ambos sitios probablemente se deben a la estacionalidad, principalmente en la luz y la temperatura (Mendoza et al. 2005). Sin embargo, también responde al efecto de *M. pyrifera* como ingeniera, modificando las condiciones abióticas del ecosistema (Valdivia et al. 2023).

El ensamble de macroalgas observado en el sitio no urbano coincide con la composición y estructura previamente documentadas para la zona, notablemente caracterizada por una fuerte presencia de macroalgas rojas (Santelices y Ojeda 1984b, Mendoza et al. 2005). En contraste, en el sitio urbano, se encontró que el ensamble estaba dominado por una alta biomasa de macroalgas verdes foliosas, así como por especies filamentosas y corticadas cortas, asociadas con grandes cantidades de sedimento atrapados entre las macroalgas y una menor densidad de esporofitos de *M. pyrifera*. Este ensamble coincide con las descripciones actuales de un estado dominado por *turf* en el estrato

herbáceo (e.g., Connell et al. 2014, Layton et al. 2019a, Pessarrodona et al. 2021). El estado de *turf* como alternativa a un estado de bosque saludable es un resultado observado en ecosistemas costeros expuestos a presiones antrópicas (e.g., Strain et al. 2014, Filbee-Dexter y Wernberg 2018). Las características del *turf* pueden variar según el sitio. Por lo general, se refiere a un conjunto de macroalgas cortas, que pueden ser filamentosas o ramificadas, formando una estructura plana que atrapa eficazmente sedimentos (Connell et al. 2014). El cambio a un ensamble dominado por *turf* puede afectar el reclutamiento de *M. pyrifera*. Las macroalgas formadoras de *turf* modifican el ecosistema a través de varios mecanismos de retroalimentación que facilitan la persistencia del *turf* mientras dificultan el reclutamiento de *M. pyrifera* (Kennelly 1987, Strain et al. 2014). Por ejemplo, el *turf* modifica el ambiente químico del sustrato (pH y oxígeno) de una manera que inhibe el reclutamiento (Layton et al. 2019a). Estos procesos pueden ser irreversibles en condiciones naturales, por lo que resultarían necesarios subsidios externos para restaurar el bosque de *M. pyrifera* (Kennelly 1987, Layton et al. 2020a). Aunque estos procesos no se analizaron en este estudio, merecen más investigaciones para comprender el efecto de las macroalgas formadoras de *turf* en el reclutamiento de *M. pyrifera*.

Efecto del sedimento en el hábitat

En el canal Beagle, las variaciones estacionales en la entrada de material particulado están asociadas principalmente con el derretimiento del hielo y el aporte de ríos y arroyos, lo que conduce a un aumento de la turbidez durante la temporada de deshielo (e.g., Huovinen et al. 2020, Flores-Melo et al. 2024), como se observó en el capítulo 2 de esta Tesis. Los bosques de cachiyuyo potencian la retención de sedimentos, ya que su estructura reduce el flujo de agua y promueve la sedimentación (Elsmore et al. 2022). Los resultados de este estudio indican que la mayor parte de las partículas consiste en material inorgánico, lo que sugiere una entrada impulsada principalmente por el deshielo

y la lluvia (Airoldi 2003). En el sitio urbano, la entrada de material particulado es mayor que en el sitio no urbano durante todo el año. En este sitio la morfología de *M. pyrifera* mostró una mayor superficie total de lámina por esporofito en comparación con el sitio no urbano (índice KSI, capítulo 2). Esto explica la cantidad significativa de material particulado observado cubriendo las láminas de cachiyuyo en el sitio urbano, lo que al mismo tiempo favorece la retención de material particulado en el bosque. Esto coincide con lo que se observa en las costas de muchas ciudades costeras, donde los aportes de sedimentos son elevados (i.e., Airoldi 2003, Blain et al. 2021). La alta carga de sedimentos es uno de los principales factores que limitan tanto el establecimiento como el crecimiento de los reclutas de *M. pyrifera* (Devinny y Volse 1978, Muth et al. 2017, Veenhof et al. 2022). Este sedimento modifica el hábitat para el establecimiento a través de diferentes vías. En primer lugar, las partículas cubren el sustrato, enterrando y sofocando las esporas, impidiendo que los gametofitos se fijen en el sustrato rocoso (e.g., Devinny y Volse 1978, Reed et al. 1988). En segundo lugar, el material particulado aumenta la turbidez, reduciendo la disponibilidad de luz para la fotosíntesis (Desmond et al. 2015, Thorat et al. 2023). En este sitio urbano se registraron valores altos de atenuación de la luz (capítulo 2). Además, la circulación en sentido antihorario en la bahía Ushuaia podría favorecer la deposición y retención de sedimentos en el área urbana, intensificando el efecto de la ciudad de Ushuaia (Flores-Melo et al. 2020). Las entradas de sedimentos y una menor densidad de esporofitos adultos de *M. pyrifera* podrían afectar el ensamble, favoreciendo la abundancia de macroalgas formadoras de *turf* (Muth et al. 2017, Layton et al. 2020b). Una vez establecidas, la elevada entrada de sedimento y las condiciones de *turf* pueden promover el establecimiento de algas verdes foliosas (Muth et al. 2017). Esto explicaría la alta abundancia de macroalgas verdes oportunistas (*Ulvaria obscura* y *Ulva lactuca*, Fig. 3.1f) observadas en el sitio urbano.

Dinámica poblacional del cachiyuyo y fragmentación del hábitat

Una reducción en la densidad de *M. pyrifera* tal como la que se observó en el sitio urbano puede llevar a la subdivisión de la población y a la fragmentación del hábitat para la biodiversidad asociada y, en última instancia, a la pérdida del bosque *M. pyrifera* en ese sitio (Layton et al. 2019b, 2020b). Esta fragmentación puede dificultar la capacidad del bosque en su rol como ingeniero ecosistémico e impedir la facilitación intraespecífica (Jones et al. 2010, Layton et al. 2020b). Los bosques de *M. pyrifera* modifican las condiciones abióticas (e.g., flujo de agua, luz) favoreciendo el reclutamiento de la misma *M. pyrifera* (e.g., a través de la retención de esporas). La fragmentación del hábitat, además de afectar a la dinámica de la población del propio bosque, puede desencadenar una cascada de efectos en el ecosistema. En términos de reducción de la complejidad del hábitat, un cambio hacia el estado de *turf* puede dar lugar a una miniaturización del hábitat y de la biodiversidad asociada (i.e., una estructura aplanada con espacios habitables más pequeños, Pessarrodona et al. 2021). Aunque la composición de especies de *turf* puede diferir entre ecosistemas, hay una creciente homogeneización de los mismos en casos de *turf* (Pessarrodona et al. 2021). En ciertos ecosistemas degradados por actividades urbanas, se han observado interacciones complejas entre la degradación del hábitat y el establecimiento de especies exóticas (Reeves et al. 2018), lo que afecta aún más a los servicios ecosistémicos proporcionados por los bosques, por ejemplo, a partir de la reducción de la productividad primaria y las contribuciones del cachiyuyo al Carbono Azul.

Actualmente, se están estudiando en zonas templadas los procesos de degradación en los ecosistemas de bosques de *M. pyrifera*. Existe evidencia creciente acerca de los impulsores detrás de la degradación (e.g., aumento de la temperatura, eutrofización, cosecha, presión de pastoreo, alta carga de sedimentos) y de los mecanismos que afectan la estabilidad y persistencia de los estados degradados (e.g., Strain et al. 2014). Además, existen estudios que indican la no linealidad y la presencia de interacciones entre múltiples factores (e.g., Strain et al. 2014, Veenhof et al. 2023), con

escenarios futuros que sugieren cambios en los factores abióticos y bióticos que determinan la estabilidad del bosque. Esto dependerá adicionalmente de las características particulares de cada sitio y la composición de especies. En algunas áreas se están desarrollando estrategias de restauración de bosques, en su mayoría a un alto costo. Lo que se está observando es que la restauración falla sin un adecuado conocimiento ecológico, una planificación para actuar sobre los impulsores de la degradación, estrategias a largo plazo y recursos (Connell et al. 2008, Eger et al. 2020, 2022). Tierra del Fuego tiene algunos de los bosques de *M. pyrifera* mejor conservados del planeta. Esto representa tanto una oportunidad como un desafío. Conservar los bosques de cachiyuyo parece mucho más conveniente que tener que invertir recursos más adelante en su restauración. La falta de reclutamiento y la presencia de *turf* en este ecosistema subantártico deben considerarse como una advertencia temprana, indicando que los bosques están siendo afectados en áreas con crecientes presiones humanas.

CAPÍTULO 4

Monitoreo de la comunidad de macroalgas asociadas a los bosques subantárticos de *Macrocystis pyrifera*

Resumen

En la actualidad existen diferentes protocolos para monitorear el estado de los bosques de macroalgas. Sin embargo, no siempre es posible llevar adelante estas estrategias de monitoreo en sitios remotos como en los bosques de macroalgas de Tierra del Fuego. En este capítulo se contrastan dos métodos con buceo autónomo para registrar la riqueza de especies asociadas a los bosques de macroalgas: el extractivo tradicional y el censo errante fotográfico como método alternativo. Este último es un método no destructivo que consiste en recorrer buceando los bosques al azar, buscando activamente registrar con fotografías de alta calidad la mayor riqueza de especies posible. De este modo se pudieron identificar 27 especies de macroalgas submareales en las islas Bécasses. Todas las fotografías obtenidas en el terreno durante esta campaña (100 para las macroalgas, 642 en total incluyendo invertebrados y otros organismos) se encuentran almacenadas y son de acceso público en la plataforma de ciencia ciudadana iNaturalist. Se contrastan estos resultados con los inventarios de especies obtenidos a partir de muestreos extractivos en la región. El censo errante fotográfico podría ser considerado en iniciativas de ciencia ciudadana que requieren buceo, especialmente para contribuir a la adquisición de datos valiosos para el monitoreo del estado de los bosques subantárticos de macroalgas.

Publicación derivada de este capítulo

Parte de los resultados de este capítulo han sido publicados en Bravo G, Kaminsky J, Bagur M, Alonso CP, Rodríguez M, Frayse C, Lovrich G, Bigatti G (2023) Roving diver survey as a rapid and cost-effective methodology to register species richness in sub-Antarctic kelp forests. Diversity 15:354

<https://doi.org/10.3390/d15030354>

Introducción

Los bosques de macroalgas son monitoreados actualmente a partir de una diversidad de protocolos que buscan detectar tendencias tanto en el estado y la composición de los bosques como de los factores ambientales que determinan su persistencia. Esta información es fundamental para la planificación de la gestión y conservación de los bosques tales como, por ejemplo, el establecimiento de áreas marinas protegidas y la promoción del manejo ecosistémico adaptativo (Hamilton et al. 2022, Honeyman et al. 2023, Edgar et al. 2020). En este sentido, es posible encontrar diferentes estrategias propuestas para el monitoreo. Existen protocolos que utilizan imágenes satelitales y aéreas para detectar cambios en la distribución de los bosques (e.g., extensión, cobertura, densidad y biomasa) a diferentes escalas espaciales (e.g., Bell et al. 2015, 2020, Cavanaugh et al. 2011, 2023, Mora-Soto et al. 2020, 2022). Otros protocolos analizan la tendencia de eventos extremos, tales como la ocurrencia y severidad de olas de calor, y cómo estos pueden afectar tanto la fisiología de los esporofitos como las interacciones en la comunidad (e.g., Wernberg et al. 2013, Pessarrodona et al. 2019, Cavanaugh et al. 2019). Adicionalmente hay protocolos cualitativos que buscan caracterizar tipos y calidad de hábitat en los ecosistemas submareales, y otros cuantitativos que exploran cambios en la densidad de adultos y reclutas de especies formadoras de bosques o en la biodiversidad asociada (e.g., los protocolos propuestos por Kelp Ecosystem Ecology Network <https://www.kelpecosystems.org/about/>, REBENT <https://rebent.ifremer.fr/>). Considerando que la composición y la abundancia de especies asociadas a los bosques puede variar como respuesta a las presiones antrópicas, como se observó en el capítulo 3 de esta Tesis, es relevante explorar estrategias de monitoreo enfocadas en estos estratos.

Si bien las estrategias de monitoreo son habitualmente sitio-específicas y con escalas espaciales y temporales disímiles, ocasionalmente se realizan revisiones o síntesis que permiten describir tendencias globales. En particular, el trabajo publicado por Krumhansl et al. (2016) revisó y sintetizó los sitios para los cuales se contaba con 50 años de datos disponibles de biomasa y de

cobertura de bosques. Este trabajo permitió evidenciar una pérdida del 38% en la abundancia de bosques a nivel global, así como aumentos en un 27% de las ecorregiones evaluadas, y en el 35% restante no se detectaron cambios, mostrando variaciones entre regiones que dependen de los determinantes locales. Asimismo, mostró que existe una importante cantidad de sitios para los cuales no hay datos disponibles que permitan analizar las tendencias en el estado de los bosques, y este es el caso de Tierra del Fuego. Posteriormente, los trabajos publicados por Friedlander et al. (2020) y Mora-Soto et al. (2022) exploraron las tendencias en la extensión de bosques en la región a partir del uso de imágenes satelitales y de transectas. En estos estudios se evidenció el buen estado de los bosques de macroalgas y permitió proponer que esta región actuaría como un refugio climático para los mismos.

No obstante, aún persiste el desafío de planificar y llevar adelante protocolos de monitoreo a largo plazo en los bosques subantárticos de Tierra del Fuego que permitan implementar estrategias eficaces de gestión y conservación. Al momento de intentar definir y proponer estos protocolos se evidencian compromisos y limitaciones para la región. Por lo general, los mismos se definen a partir de un conocimiento previo que permite seleccionar sitios e indicadores relevantes. Esto es fundamental para establecer un protocolo eficiente, que permita responder preguntas precisas sobre el estado del bosque. En Tierra del Fuego, hay muchos sitios que permanecen inexplorados, principalmente por las dificultades climáticas que dificultan la navegación y la planificación de campañas de buceo científico. Los escasos trabajos recientes enfocados en describir el estado del bosque y de la biodiversidad asociada a escala local en zonas remotas de Tierra del Fuego utilizaron métodos similares a los utilizados en el capítulo 3 (i.e., transectas, cuadrantes, muestras extractivas) y se han enfocado en el estudio invertebrados (e.g., Ríos et al. 2007, Ojeda y Santelices 1984, Friedlander et al. 2020, Valdivia et al. 2023), con un menor esfuerzo de muestreo asociado a la riqueza de macroalgas. Los aportes más recientes a la ecología y a la taxonomía de macroalgas submareales en la región fueron desarrollados hace décadas a partir del relevamiento de algunos sitios de muestreo

(e.g., Santelices y Ojeda 1984a, b, Mendoza et al. 2005, Cárdenas y Montiel 2015, Mystikou et al. 2016, ver capítulo 5). A su vez, existe una fuerte fragmentación en el estudio de los bosques asociada a la historia política, económica y científica de la Argentina que no siempre ha acompañado con recursos el desarrollo de investigaciones en la región. Estas dificultades dan como resultado que no solo haya sitios poco conocidos aún, sino incluso que la riqueza de especies de macroalgas presentes esté subestimada.

Desde hace algunas décadas, el desarrollo del buceo recreativo y la implementación de iniciativas de ciencia ciudadana han permitido ampliar el registro de los ecosistemas costeros (Roberts et al. 2023, Fraisl et al. 2022). La ciencia ciudadana consiste en proponer actividades que promuevan la participación de la sociedad civil y faciliten obtener datos para la investigación, como por ejemplo a partir de fotografías y mediciones, entre otros registros. Es decir, estas iniciativas buscan contribuir al conocimiento a la vez que promover la educación ambiental, sensibilizar acerca de las presiones antrópicas y establecer el compromiso de la comunidad con el cuidado de los ecosistemas. Actualmente existen plataformas que permiten incorporar estos datos para su posterior procesamiento. Por ejemplo, la plataforma iNaturalist permite la carga de imágenes georreferenciadas para una fecha determinada. A partir del intercambio con otros usuarios, se identifican las especies relevadas en las imágenes. De esta forma, al momento de visitar un determinado sitio, es posible explorar los registros previos para ese buceo. De hecho, estas observaciones permiten también monitorear el rango de distribución de especies invasoras (e.g., anémona *Metridium senile*, Häussermann et al. 2022, Bravo et al. 2023). A su vez, estas imágenes pueden ser procesadas a partir de programas de inteligencia artificial para extraer datos de interés para la investigación (e.g., riqueza, hábitat, Roberts et al. 2023). En Tierra del Fuego, el buceo recreativo junto con la fotografía subacuática son sectores en desarrollo, con una creciente participación de la población local y del turismo. Promover iniciativas de ciencia ciudadana que incluyan el registro de sitios a partir de buceos recreativos podría permitir ampliar el conocimiento de los ecosistemas costeros en Tierra del Fuego.

En el invierno de 2021 (agosto), se realizó una campaña con buceo autónomo a los bosques de macroalgas de las islas Bécasses (Fig. 4.1), en el extremo este del canal Beagle, con el objetivo de explorar un método alternativo para describir la riqueza de especies asociadas a los bosques que permita facilitar el monitoreo y promover actividades de ciencia ciudadana. Se eligió un sitio remoto en el canal Beagle con bosques que es visitado ocasionalmente por buzos recreativos. La campaña buscó registrar a partir de un censo errante fotográfico con buceo (*roving diver survey*, en inglés) todas las especies presentes en el bosque, es decir macroalgas, invertebrados, peces y mamíferos marinos. El censo errante es una aproximación a la manera en que los buzos recreativos recorren habitualmente los sitios, al azar, explorando diferentes profundidades, con buceos diurnos e incluso nocturnos, buscando activamente registrar la mayor riqueza de especies posible (Wartenberg 2012). Este método no destructivo ha sido utilizado previamente para el censo de especies en otros sitios (e.g., para peces Schmitt et al. 2002, Rassweiler et al. 2020). Este capítulo presenta los resultados obtenidos para la riqueza de macroalgas durante esta campaña a las islas Bécasses.

Materiales y métodos

Área de estudio

Las islas Bécasses se encuentran en el extremo sureste del canal Beagle (Fig. 4.1). Están formadas por dos islas y por islotes de menor tamaño. Esta zona presenta un relevante valor estratégico tanto por su ubicación como por sus recursos. Las islas fueron parte del conflicto entre Chile y Argentina, conocido como *Conflicto del Beagle*, en el cual se disputaron los límites de la frontera política y la soberanía sobre un conjunto de islas. El Tratado de Paz y Amistad firmado por ambos países en 1984 estableció la pertenencia de las islas Bécasses al territorio argentino. La Armada Argentina posee un puesto en la isla de mayor tamaño, conocida como isla Bécasses o isla Septentrional, sin actividad en la actualidad. Esta isla tiene una extensión aproximada de 750 m de largo de norte a sur. Son visitadas ocasionalmente por científicos y por navegantes que buscan refugio

de los fuertes vientos del suroeste, pero permanecen deshabitadas. En las islas hay apostaderos de mamíferos marinos tales como el lobo marino de un pelo (*Otaria flavescens*, Schiavini et al. 2004, Schiavini y Yorio 1995) y de colonias de aves marinas, entre las que se destacan el cormorán imperial y de cuello negro (*Phalacrocorax atriceps* y *P. magellanicus*, Rosciano et al. 2013, Harris et al. 2016). Actualmente las islas forman parte de los sitios de monitoreo mensual de la Red de Observatorios Marinos de Argentina (ROMA, estación 9, 54° 56' 59.4852" S 66° 59' 09.4380" O).



Fig. 4.1 Ubicación de las islas Bécasses en el extremo este del canal Beagle, Tierra del Fuego. La imagen satelital fue obtenida de Bing en QGIS, mientras que la imagen de dron de las islas fue obtenida por Gonzalo Bravo durante la expedición desarrollada en el mes de agosto de 2021. La isla de mayor tamaño es conocida como isla Bécasses o isla Septentrional.

Expedición de buceo científico a las islas Bécasses

Se realizaron ocho buceos con equipo autónomo para elaborar un inventario de especies asociadas a los bosques de las islas Bécasses (Fig. 4.1). Los buceos se realizaron en invierno, entre el 13-16 de agosto de 2021 a partir del velero Kostat. Se relevaron tanto las zonas expuestas como las protegidas al viento suroeste (i.e., costa sudoeste y noreste, respectivamente). El esfuerzo de muestreo consistió en inmersiones realizadas por 4-5 buzos y buzas nadando libremente durante aproximadamente 45 minutos, tomando fotografías de cada especie de macroalgas, invertebrados, peces y mamíferos marinos hallada, cubriendo en total más de 700 minutos de buceo y

aproximadamente 20.000 m². Los buceos se realizaron al azar de manera tal de recorrer la mayor superficie posible, tanto desde la zona superior del submareal (2 m), así como en las zonas más profundas (máximo 33 m). En cada buceo se registraron los estratos presentes en el bosque a diferentes profundidades y se tomaron fotografías de las especies de macroalgas pardas, rojas y verdes dentro del bosque, excepto de las algas coralinas. Todos los buzos y buzas que participaron del muestreo tenían experiencia en biología marina y conocimiento de las especies locales, lo que fue relevante para encontrar especies raras o crípticas. Las cámaras utilizadas para el estudio fueron Olympus TG6 (Olympus corporation, Vietnam), Cannon SL1 (Canon, Taiwán, República de China), Sony Alpha 7S2 (Sony Corporation, Tailandia) y Nikon Coolpix W300 (Nikon Corporation, Indonesia) con luces o flashes externos. A su vez, cada buzo contó con una computadora de buceo que permitió registrar el perfil de profundidad y la temperatura del mar durante la inmersión. Se recolectaron ejemplares de macroalgas para identificar las especies registradas en las fotografías. Las determinaciones se basaron en la morfología y anatomía vegetativa y reproductiva del talo. Se identificaron bajo un microscopio Zeiss Standard 25 de acuerdo con las referencias bibliográficas de la región. Los nombres científicos se verificaron con la página AlgaeBase (<https://www.algaebase.org/>). Los ejemplares se herborizaron para su conservación en los laboratorios del CADIC. Las fotografías fueron incorporadas a la plataforma de ciencia ciudadana iNaturalist como parte del proyecto Biodiversidad Submarina Islas Bécasses (<https://www.inaturalist.org/projects/biodiversidad-submarina-islas-becasses>). En este sitio se encuentran todas las imágenes relevadas durante la campaña, es decir incluyendo también algunas macroalgas del intermareal, invertebrados, peces y mamíferos marinos no incluidos en este capítulo. A los fines de contrastar los resultados obtenidos, se exploró la lista de especies de macroalgas publicadas previamente en trabajos en la zona con transectas y cuadrantes, en los cuales se haya registrado el ensamble asociado al bosque. En particular, para contrastar las macroalgas se seleccionaron los trabajos desarrollados por Santelices y Ojeda (1984b) y Cárdenas y Montiel (2015).

Resultados

Ambientes submareales

El paisaje submarino presentó diferencias entre las costas noreste y sudoeste de la isla Bécasses. La costa noreste, el lado de barlovento, presenta una topografía escalonada con fondos rocosos que superan los 30 metros de profundidad. En cambio, la costa sudoeste presenta menores profundidades (profundidad máxima de 13 metros), y se halló caracterizada por fondos con sustrato rocoso pero rodeados de arena. La temperatura del agua de mar registrada con la computadora de buceo durante los muestreos fue de 7 °C.

Los bosques de macroalgas colonizan ampliamente los ambientes rocosos submareales en la isla Bécasses (Fig. 4.2). Están formados por tres especies de algas pardas Laminariales. En el submareal superior, hasta una profundidad de 2 metros, los bosques de algas pardas se encontraron dominados por *Lessonia flavicans* (Fig. 4.2.a), mientras que *Macrocystis pyrifera* y *Lessonia searlesiana* forman bosques densos y mixtos entre 2 y 20 metros de profundidad aproximadamente. *Lessonia searlesiana* se encontró hasta una profundidad de 30 metros (Fig. 4.2.f). Dentro del bosque se observaron macroalgas distribuidas en los estratos herbáceo y muscinal. A su vez, en la costa noreste se observaron parches colonizados por la macroalga verde postrada *Codium subantarcticum* (Fig. 4.2.c). No se observaron áreas potenciales con *turf* en las islas Bécasses.

Inventario de macroalgas asociadas a los bosques

Se registró un total de 27 especies de macroalgas submareales, de las cuales quince fueron del Phylum Rhodophyta, nueve de Ochrophyta y tres de Chlorophyta (sin considerar algas coralinas, Tabla 4.1). En particular, el muestreo permitió obtener el primer registro de *Dictyota falklandica* para la zona (Orden Dictyotales, Phylum Ochrophyta, ver Fig. 5.10). Estos registros se apoyan en un total de 100 observaciones con fotografías *in situ* en la plataforma iNaturalist. Del total de macroalgas

observadas durante este estudio solo nueve especies fueron previamente registradas en muestreos en los bosques de macroalgas de la región (Tabla 4.1). A su vez, otros siete géneros fueron registrados también por Santelices y Ojeda (1984b).

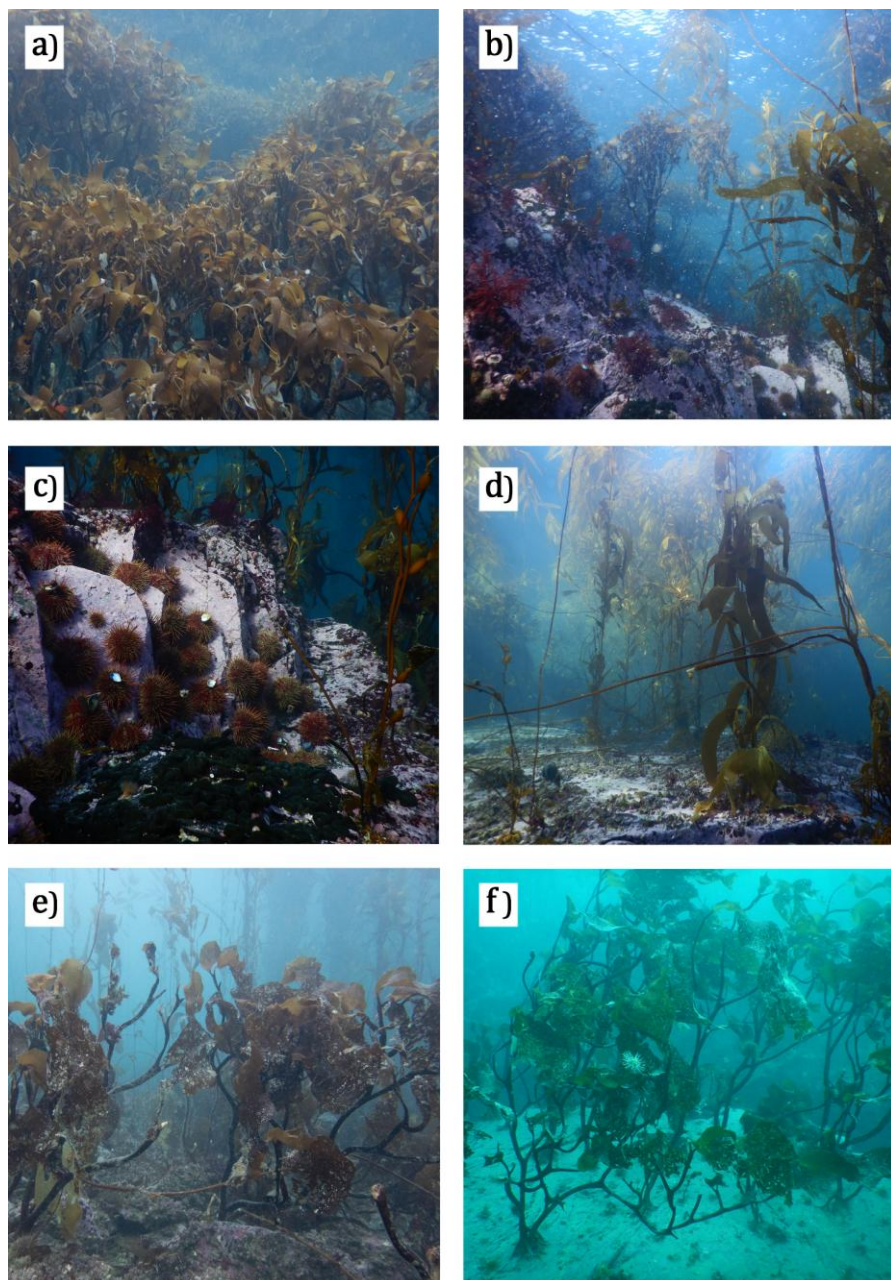


Fig. 4.2 Bosques de macroalgas en isla Bécasses, desde la zona alta del submareal dominada por *Lessonia flavicans*, hasta las zonas más profundas dominadas por *Lessonia searlesiana*. En el centro del bosque domina *Macrocystis pyrifera*. Fotos a, e: Julieta Kaminsky. Fotos b, c, d, f: María Bagur.

Tabla 4.1 Lista de especies de macroalgas registradas durante la campaña a las islas Bécasses (*) y en otros estudios realizados previamente en la región (** género, *** especie, Santelices y Ojeda 1984b, Cárdenas y Montiel 2015).

Orden	Familia	Especies		
Phylum Chlorophyta				
Ulvales	Ulvaceae	<i>Ulva lactuca</i> Linnaeus 1753	*	***
Byopsidales	Bryopsidaceae	<i>Bryopsis australis</i> Sonder 1945	*	
	Codiaceae	<i>Codium subantarcticum</i> P.C.Silva, nom. inval. 1987	*	**
Phylum Ochrophyta				
Dictyotales	Dictyotaceae	<i>Dictyota falklandica</i> Küpper, A.F.Peters, Asensi y De Clerck 2019	*	
Syringodermatales	Syringodermataceae	<i>Microzonia velutina</i> (Harvey) J.Agardh 1894	*	
Sphacelariales	Stypocaulaceae	<i>Halopteris obovata</i> (Hooker f. y Harvey) Sauvageau 1904	*	**
Ectocarpales	Adenocystaceae	<i>Adenocystis utricularis</i> (Bory) Skottsberg 1907	*	***
Desmarestiales	Desmarestiaceae	<i>Desmarestia confervoides</i> (Bory) M.E.Ramírez y A.F.Peters 1993	*	
		<i>Desmarestia ligulata</i> (Stackhouse) J.V.Lamouroux 1813	*	
Laminariales	Laminariaceae	<i>Macrocystis pyrifera</i> (Linnaeus) C.Agardh 1820	*	***
	Lessoniaceae	<i>Lessonia flavicans</i> Bory 1825, Asensi y de Reviers 2009	*	***
		<i>Lessonia searlesiana</i> Asensi y de Reviers 2009	*	
Phylum Rhodophyta				
Balliales	Balliaceae	<i>Ballia callitricha</i> (C.Agardh) Kützing 1843	*	***
Bonnemaisoniales	Bonnemaisoniaceae	<i>Ptilonia magellanica</i> (Montagne) J.Agardh 1852	*	
Plocamiales	Plocamiaceae	<i>Plocamium secundatum</i> (Kützing) Kützing 1866	*	***
Rhodymeniales	Rhodymeniaceae	<i>Rhodymenia coccocarpa</i> (Montagne) M.J.Wynne 2007	*	**
		<i>Rhodymenia falklandica</i> (W.R.Taylor) M.J.Wynne 2017	*	***
Gigartinales	Gigartinaceae	<i>Sarcopeltis skottsbergii</i> (Setchell y N.L.Gardner) Hommersand, Hughey, Leister y P.W.Gabrielson 2020	*	***
	Kallymeniaceae	<i>Callophyllis variegata</i> (Bory) Kützing 1843	*	***
		<i>Callophyllis variegata</i> var. <i>atrosanguinea</i> (Hooker f. y Harvey) Dickie 1879	*	
Ceramiales	Wrangeliaceae	<i>Griffithsia antarctica</i> Hooker f. y Harvey 1847	*	**
	Delesseriaceae	<i>Cladodonta lyallii</i> (Hooker f. y Harvey) Skottsberg 1923	*	
		<i>Hymenena falklandica</i> Kylin 1924	*	**
		<i>Paraglossum salicifolium</i> (Reinsch) Showe M.Lin, Fredericq y Hommersand 2012	*	
		<i>Pseudophycodrys phyllophora</i> (J.Agardh) Skottsberg 1923	*	
	Rhodomelaceae	<i>Lophurella hookeriana</i> (J.Agardh) Falkenberg 1901	*	**
		<i>Picconiella pectinata</i> (Hooker f. y Harvey) G.DeToni 1936	*	**

Discusión

La campaña con buceo científico a las islas Bécasses permitió registrar 27 especies de macroalgas. Este es el primer estudio en Tierra del Fuego que cuenta con imágenes *in situ* de acceso público que apoyan su observación. Además del registro de las macroalgas, la campaña permitió registrar más de 100 taxones de invertebrados, peces y mamíferos marinos con un total de 642 observaciones almacenadas en la plataforma de ciencia ciudadana iNaturalist. El conjunto de todos estos registros permitió obtener un inventario actualizado de la riqueza de especies asociadas a los bosques subantárticos de macroalgas en el canal Beagle (Bravo et al. 2023).

En relación con la riqueza de macroalgas, la cantidad registrada en este estudio es relativamente similar a la riqueza hallada en muestreos extractivos en la región. En particular, si bien hay al menos nueve especies que no fueron registradas previamente por Santelices y Ojeda (1984b), estos autores relevaron algunos taxones que no fueron registrados en la campaña a islas Bécasses posiblemente porque el muestreo que desarrollaron estos autores en Puerto Toro, en el extremo sureste del canal Beagle, consistió en un muestreo extractivo y estacional. A su vez, las diferencias entre ambos estudios pueden estar relacionadas también con los avances recientes en la taxonomía que permitieron identificar algunas especies. En comparación con los resultados recientemente obtenidos a partir del muestreo extractivo desarrollado en el capítulo 3 de esta Tesis, en donde se identificaron 53 especies en total (sin considerar las algas Laminariales ni las coralinas) y 34 para esta misma estación del año (fin del invierno), las diferencias más relevantes se relacionan con el registro de especies de tamaños pequeños (menores a 5 cm) a partir del muestreo extractivo, tales como *Corycus lanceolatus*, *Ceramium diaphanum*, *Picconiella pectinata*, o *Pterothamnion simile*. A su vez, en los diferentes buceos realizados en islas Bécasses no se registró la presencia de *Ulvaria obscura*.

Por otro lado, el muestreo en las islas Bécasses permitió obtener algunos registros que poseen un interés singular desde la perspectiva taxonómica. Por ejemplo, *Lessonia searlesiana* ha sido confundida frecuentemente con *Lessonia flavicans* y con *L. vadosa*. El género *Lessonia* está siendo actualmente estudiado en la región y en otros sitios (e.g., Mansilla et al. 2020, Nardelli et al. 2023). Siguiendo el trabajo desarrollado por Asensi y de Reviers (2009), se detectaron diferencias en la morfología de las láminas, estipes y grampones entre los ejemplares de ambas especies de *Lessonia* en las islas Bécasses. Para estas especies, se exploró con lupa y microscopio la presencia o ausencia de lagunas con mucílago en las láminas. *L. flavicans* presentó las lagunas, mientras que en *L. searlesiana* estuvieron ausentes. Esto coincide con las observaciones de Asensi y de Reviers (2009). Como se mencionó en los resultados, la distribución espacial de ambas especies fue también diferente. *L. flavicans* se distribuye en la zona superior del submareal mientras que *L. searlesiana* se encuentra en profundidades intermedias y en zonas más profundas del submareal, alcanzando profundidades de 30 metros. Los ejemplares obtenidos durante esta Tesis serán estudiados mediante análisis moleculares, a partir de una colaboración con el Museo de Historia Natural de Francia, lo que permitirá ampliar el conocimiento de la filogenética de estas especies. Otro registro de interés es el de *Dictyota falklandica*. Esta especie ha sido descrita recientemente por Küpper et al. (2019) y las observaciones de los ejemplares en islas Bécasses constituyen el primer registro de esta macroalga parda para el canal Beagle. Finalmente, para algunas especies fue posible obtener imágenes inéditas de ejemplares en el terreno que permiten no solo describir la morfología del talo sino también las características del hábitat (e.g., *Microzonia velutina*). Esto presenta un interés particular dado que habitualmente los ejemplares disponibles en las colecciones están herborizados, por lo que carecen de su color y forma natural, lo que dificulta su identificación en el terreno.

Si bien el censo errante fotográfico presenta la ventaja de contar con registros contrastables, tiene también limitaciones. En primer lugar, como se indicó anteriormente, hay especies pequeñas que pueden pasar desapercibidas. Esto es particularmente relevante para especies epífitas ya que en

un muestreo extractivo son mayores las posibilidades de observar estas especies. Otra limitación está relacionada con el análisis de las fotografías: en muchos casos puede ocurrir que con una imagen no sea posible identificar una especie determinada. En general la identificación de las macroalgas suele ser difícil debido a la amplia variedad morfológica que una misma especie puede presentar a lo largo de su ciclo de vida, así como a las similitudes morfológicas que pueden existir entre distintas especies. Por este motivo habitualmente es necesario recolectar muestras para su identificación con la ayuda de una lupa o de un microscopio. De este modo, en la medida en que se puedan complementar estos monitoreos mediante muestreos *in situ* se podrá tener una idea más completa de la morfología de las especies. Como alternativa, podría utilizarse la clasificación morfo-funcional propuesta en el capítulo 3 para resolver esta dificultad. Por otra parte, dado que el censo errante no permite obtener estimaciones de cobertura o densidad, este método podría considerarse como una aproximación cualitativa para el estudio de la biodiversidad.

Recomendaciones para el monitoreo

Este primer censo errante fotográfico en los bosques de macroalgas permite sugerir algunas recomendaciones para el registro de especies. Entre ellas se destaca la importancia de contar con imágenes con poco aumento que permitan hacer una descripción detallada del sitio para contar así con una caracterización cualitativa de los ambientes a partir de variables tales como el tipo de sustrato, las profundidades, la presencia de especies formadoras de bosques y de estratos. Esto puede ser particularmente informativo para explorar la presencia de zonas con *turf*. Recientemente, Roberts et al. (2023) detectaron que es posible monitorear el hábitat a partir de una fotografía enfocada en un solo sujeto y sacada con lente gran angular. Luego, la búsqueda activa de la mayor diversidad de especies podría enriquecerse de contar con registros previos para tener una idea de aquellas especies ya observadas. En este sentido las imágenes disponibles en el proyecto Biodiversidad Submarina Islas

Bécasses en iNaturalist y en el capítulo 5 de esta Tesis pueden aportar a ese conocimiento de base. Se podrían elaborar fichas para su utilización en terreno que permitan detectar especies no relevadas aún.

Para el registro de imágenes, lo ideal sería que las mismas fueran de la mejor calidad posible, lo que podría lograrse, por ejemplo, mediante el uso de luces o flashes que resalten los colores y permitan la mejor definición posible. Sería de gran utilidad contar además con imágenes del talo completo en su ambiente, así como de fotografías con mayor aumento que puedan ayudar a su identificación, tales como detalles del grampón, de las ramificaciones y -si las hubiera- de las estructuras reproductivas. Finalmente, el uso de escalas o de foto-cuadrantes para los registros puede permitir analizar las imágenes con inteligencia artificial (e.g., Bravo et al. 2021) para obtener no solo la riqueza sino también medidas cuantitativas de la diversidad de macroalgas (i.e., frecuencia, cobertura, abundancia). Sería conveniente también que estas imágenes se acompañen de información general del sitio: coordenadas, profundidad del buceo y fecha para conocer el momento del año en que se observó el ejemplar. Considerando las variaciones estacionales observadas en el capítulo 3, es esperable observar diferencias de acuerdo con el momento del año. Estas recomendaciones podrían ser incluso consideradas para la planificación de iniciativas de ciencia ciudadana que busquen contribuir con imágenes al monitoreo de la biodiversidad asociada a los bosques (Fraisl et al. 2022).

El censo errante fotográfico es un método alternativo valioso para muestreos exploratorios de biodiversidad en lugares remotos. La posibilidad de maximizar la superficie registrada, en lugar de maximizar el esfuerzo de muestreo en una superficie acotada (i.e., delimitada por transectas), puede aumentar significativamente la representatividad de un área de estudio y favorecer la selección de futuros sitios de monitoreo. A su vez, los métodos de muestreos tradicionales relevan la biodiversidad bentónica a partir de cuadrantes, por lo que las especies que utilizan los esporofitos como hábitat (e.g., macroalgas epífitas, estrellas de mar y cangrejos), con hábitos pelágicos dentro

del bosque (e.g., peces y mamíferos marinos), o nocturnos (e.g. calamar), normalmente no se incluyen en los censos de biodiversidad. La complejidad de hábitats que ofrecen los bosques presenta el desafío de pensar muestreos que evidencien su heterogeneidad espacial y su riqueza asociada.

CAPÍTULO 5

Flora asociada a los bosques subantárticos de *Macrocystis pyrifera*

Resumen

A partir de los diferentes muestreos realizados durante el desarrollo de esta Tesis, se identificaron 68 especies de macroalgas distribuidas en el ecosistema asociado a los bosques submareales de *Macrocystis pyrifera*. Este capítulo tiene como objetivo ampliar el conocimiento disponible hasta el momento sobre la riqueza de especies de macroalgas submareales subantárticas. Se presenta información taxonómica detallada para cada una de estas especies, complementada con imágenes de las mismas tanto en el entorno natural como en el laboratorio.

Publicación derivada de este capítulo

Kaminsky J, Boraso A, Schloss IR, Quartino ML. New records of interests and observations of subtidal macroalgae in sub-Antarctic Beagle Channel, Mitre Peninsula and Staten Island. Manuscrito en preparación.

Introducción

Los bosques de *Macrocystis pyrifera* albergan una alta biodiversidad de macroalgas que se distribuyen en diferentes estratos (i.e., arbustivo, herbáceo y muscinal, Fig. 5.1). Un conjunto de publicaciones destaca la riqueza de especies de macroalgas que se distribuyen en latitudes subantárticas. Entre estas contribuciones se encuentran los trabajos de Skottsberg (1941), Pujals (1963), Papenfuss (1964), Kühnemann (1970, 1976), Santelices y Ojeda (1984b), Ricker (1987), Mendoza (1999, 2003), Mendoza et al. (2005), Ramírez (2010), Mansilla et al. (2013, 2020), Zaixso

et al. (2015), Mystikou et al. (2016), Palacios (2018), Féral et al. (2021). En sus inicios, la descripción de la flora ficológica asociada a los bosques de macroalgas estaba determinada por el material recolectado a partir de artes de muestreo utilizados desde embarcaciones, los cuales no eran específicos para las macroalgas, o por la llegada de material desprendido a la costa. En las últimas décadas, el empleo del buceo autónomo ha brindado la oportunidad de realizar relevamientos más precisos en ambientes submareales. Esta técnica posibilita la extracción cuidadosa de los ejemplares, permitiendo complementar los estudios con imágenes y datos detallados tanto de la especie como de su ambiente. En muchos casos, esta información es fundamental para facilitar la identificación taxonómica de las especies.

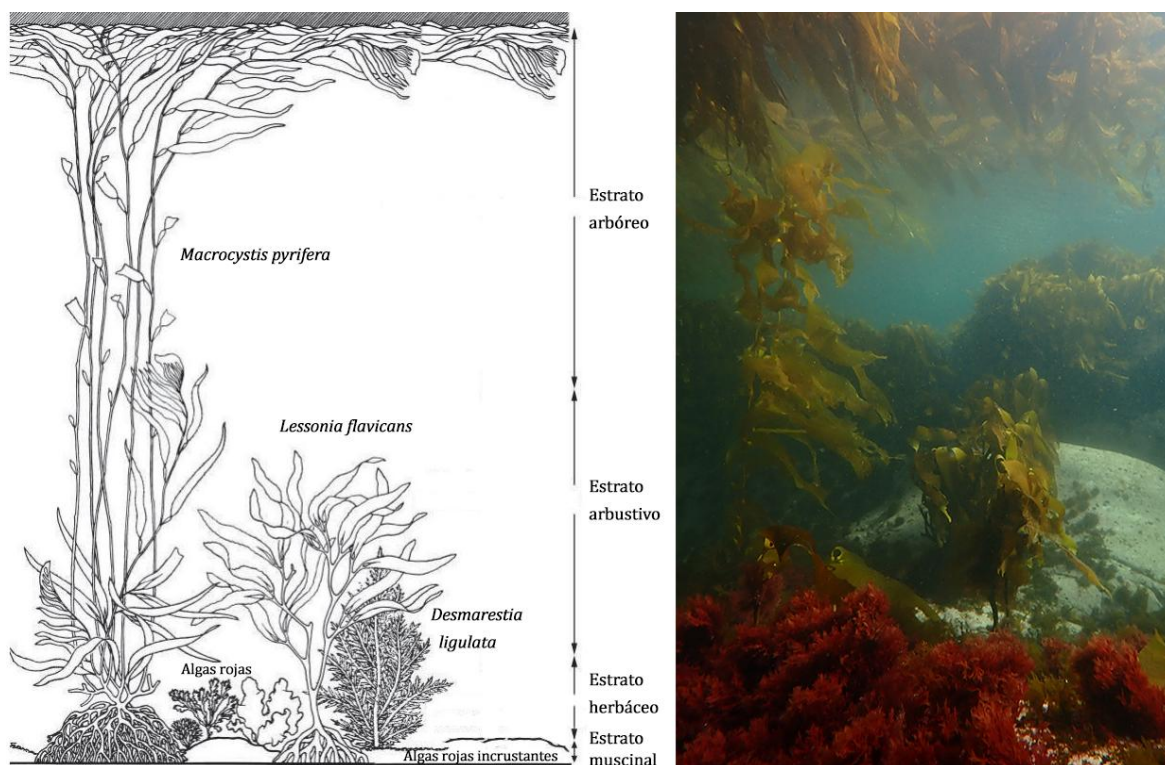


Fig. 5.1 Esquema y fotografía de los estratos de macroalgas en los bosques de Tierra del Fuego. Se observan esporofitos adultos de *Macrocystis pyrifera*, a continuación el estrato arbustivo dominado por *Lessonia* (en la fotografía *Lessonia flavicans*), el estrato herbáceo compuesto por una diversidad de macroalgas, y sobre el sustrato las coralinas incrustantes dominan el estrato muscinal. Fuentes: Zaixso et al. (2015), adaptado de Kühnemann (1970). Foto: Julieta Kaminsky.

El objetivo de este capítulo es elaborar una guía actualizada que pueda servir de línea de base para el monitoreo futuro de comunidades de macroalgas asociadas a los bosques de macroalgas. Como se indicó anteriormente, los muestreos realizados en el capítulo 3 de esta Tesis se enfocaron en describir la diversidad del estrato herbáceo mientras que los muestreos del capítulo 4 buscaron registrar la mayor riqueza de especies posible en los estratos herbáceo y arbustivo dentro del bosque. Cabe señalar que las macroalgas coralinas incrustantes presentes en el estrato muscinal no fueron analizadas en el presente estudio; para más información sobre estas macroalgas en Tierra del Fuego ver trabajos de María Laura Mendoza (e.g., Mendoza et al. 1999).

A continuación, se presenta la colección de especies de macroalgas encontradas en los diferentes muestreos submareales realizados en el marco de esta Tesis. La colección cuenta con 68 taxones. Está dividida en algas verdes (Chlorophyta), pardas (Ochrophyta) y rojas (Rhodophyta). La identificación taxonómica fue realizada con la ayuda de la Dra. Alicia Boraso (Instituto de Desarrollo Costero, UNPSJB, Comodoro Rivadavia) a partir de la morfología y anatomía de los talos, y de acuerdo con la búsqueda de bibliografía para la zona. Para cada especie se presenta una breve descripción según las respectivas fuentes de referencia y siguiendo la terminología definida en Boraso y Zaixso (2013), se indican el hábitat y las localidades donde fueron recolectadas. Asimismo, se incluyen fotografías obtenidas de las muestras colectadas durante esta Tesis para facilitar su identificación y monitoreo en futuros trabajos. En aquellos casos en los que fue posible obtener fotografías en lupa y en microscopio, estas se incluyeron para ampliar el detalle. Algunas macroalgas presentan un interés particular, ya sea porque constituyen el primer registro de la especie para la zona, porque hay incertidumbre aún en su identificación o por el escaso material disponible en las colecciones.

Se incluyen asimismo registros de especies encontradas en otros buceos en los bosques de macroalgas de Tierra del Fuego (e.g., baliza Davison, península Mitre, Isla de los Estados),

considerando que estos registros pueden ser de interés para futuros estudios biogeográficos en la región. El depósito de los ejemplares colectados se realizó en el Herbario del Museo Argentino de Ciencias Naturales. A su vez, se llevaron ejemplares al Museo de Historia Natural de Francia en París, en el marco de una colaboración entre esta institución y el CADIC-CONICET, para la realización de análisis moleculares por parte del grupo que coordina la Dra. Line Le Gall que permitirán secuenciar el ADN de las especies, precisar su identificación y ampliar en el futuro la información filogenética de las macroalgas de la región.

Phylum Chlorophyta

Orden Acrosiphoniales, Familia Acrosiphoniaceae

Acrosiphonia arcta (Dillwyn) Gain 1912

Talos de color verde brillante, de hasta 6 cm de alto, formando céspedes o mechones densos. Filamentos erectos con células maduras multinucleadas, ramas insertas en ángulos pequeños, unidas por rizoides abajo. Células apicales cilíndricas o en forma de clava, con ápices redondeados. Localidad: Ushuaia (sitios urbano y no urbano). Hábitat: intermareal bajo y en el submareal alto, adherida al sustrato. Referencia: Boraso (2004).

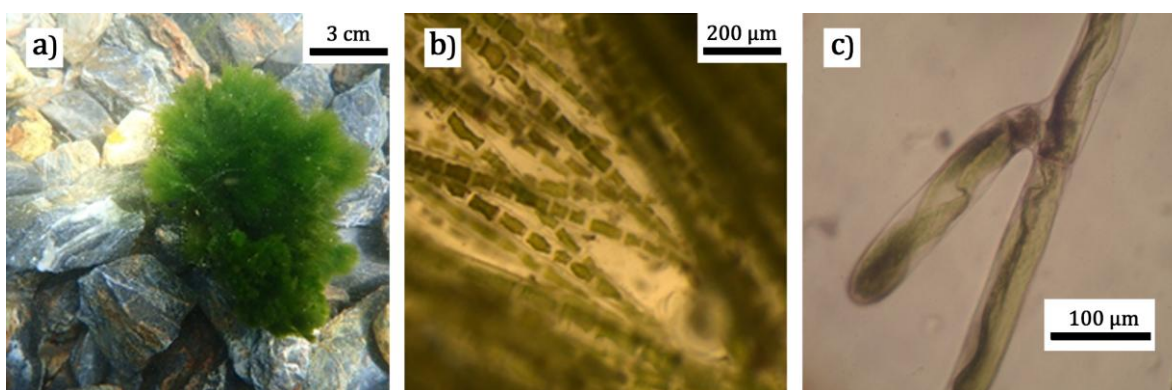


Fig. 5.2 *Acrosiphonia arcta*: a) aspecto general, b) tipo de ramificación en la zona media del talo, c) detalle de inserción de una rámara.

Orden Cladophorales, Familia Cladophoraceae

Chaetomorpha tortuosa (Dillwyn) Kleen 1874

Filamentos simples, sin ramas ni rizoides laterales, desde 20 hasta 40 μm de diámetro y paredes ligeramente engrosadas, células con relación largo ancho entre 1-2. Localidad: Ushuaia (sitio urbano). Hábitat: submareal, se encontró epífita sobre *Halopteris obovata*. Referencia: Boraso y Zaixso (2007) como *Rhizoclonium tortuosum* (Dillwyn) Kützing.

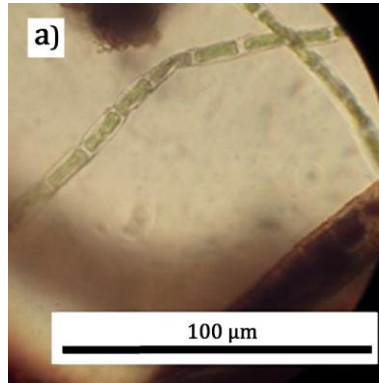


Fig. 5.3 *Chaetomorpha tortuosa*: filamentos simples, sin ramas ni rizoides laterales, epífita sobre *Halopteris obovata*.

Orden Ulvales, Familia Ulvaceae

Ulva lactuca Linnaeus 1753

Talos laminares con dos capas de células. Talos ovales cuando se trata de ejemplares jóvenes, luego láminas muy extendidas, lobadas o profundamente hendidas, con o sin perforaciones, de hasta 30 cm de largo. Base en forma de cuña. Borde del talo liso, más o menos ondulado. Color desde verde claro a oscuro. Células dispuestas irregularmente o en pequeños campos circulares o cuadrangulares. Forma celular cuadrangular a poligonal. Grosor del talo adulto desde 30 μm en el borde de la lámina hasta 40-65 μm en el centro y hasta 100-265 μm en la base. En las plantas jóvenes y en lóbulos recién formados el grosor puede ser de solo 20 μm . El alto celular es de 7 μm en el borde, 17-30 μm en el centro y 35 μm en la base. Diámetros celulares (6-) 8-20 (-25) μm . En los lóbulos de la base y en ejemplares jóvenes los diámetros celulares pueden ser de hasta 30 μm , con células pequeñas entremezcladas con las rizoidales. En el ápice y centro del talo hasta un 85 a 95% de las células tienen cloroplastos con solo un pirenoide, hacia la base en cambio hasta un 50% llevan 2 y hasta 3 pirenoides.

Localidades: Ushuaia (sitio urbano y no urbano), islas Bécasses, Isla de los Estados. Hábitat: submareal adherida al sustrato pero también suelta en el fondo, tanto en zonas con bosque como en zonas sin bosque. Referencia: Boraso (2004).

Nota: Esta descripción corresponde al alga que se ha identificado en la zona como *Ulva lactuca* pero estudios recientes (e.g., Hughey et al. 2019) indican que *U. lactuca* no es una especie cosmopolita y estaría restringida a una región de Europa, por esto se debe considerar a esta determinación como provisoria hasta tanto no se realicen los correspondientes estudios moleculares.

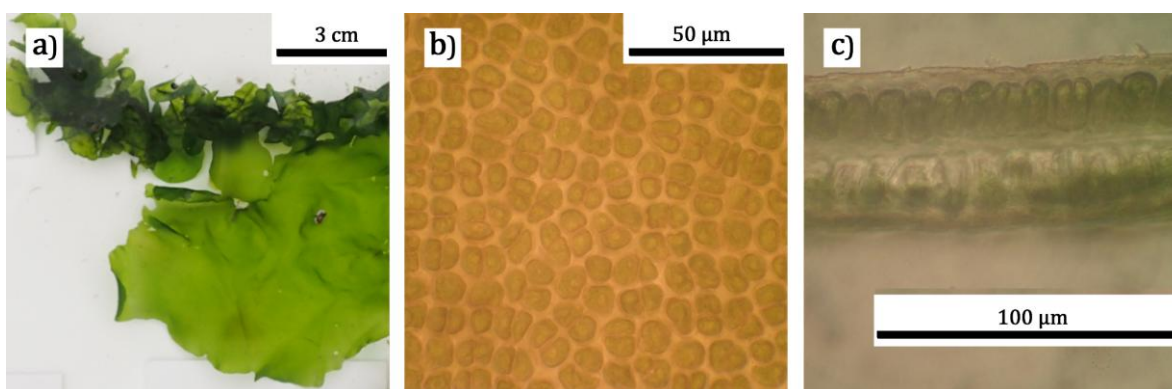


Fig. 5.4 *Ulva lactuca*: a) aspecto general de las láminas distromáticas, b) detalle del ordenamiento celular, c) corte transversal del talo.

Orden Ulvales, Familia Ulvaceae

Ulvaria obscura (Kützinger) Gayral ex Bliding 1969

Talos laminares con una capa de células en corte transversal, láminas muy extendidas que pueden superar los 40 cm de largo. En vista superficial presenta células grandes y oscuras irregularmente poligonales. Cloroplasto llenando toda la célula y oscuro. Localidad: Ushuaia (sitio urbano). Hábitat: submareal adherida al sustrato pero también suelta en el fondo, tanto en zonas con bosque como en zonas sin bosque. Referencia: Boraso y Zaixso (2013).

Nota: *Ulvaria obscura* fue citada para la costa de Argentina (Boraso 2004, Boraso y Zaixso 2013) pero no para Tierra del Fuego, por lo que este registro es el primero para la zona. Sin embargo, puede ser que la cita e ilustraciones de *Ulvaria splendens* para Islas Malvinas (como *Monostroma splendens*) en Hylmö (1919) corresponda en realidad a esta especie.

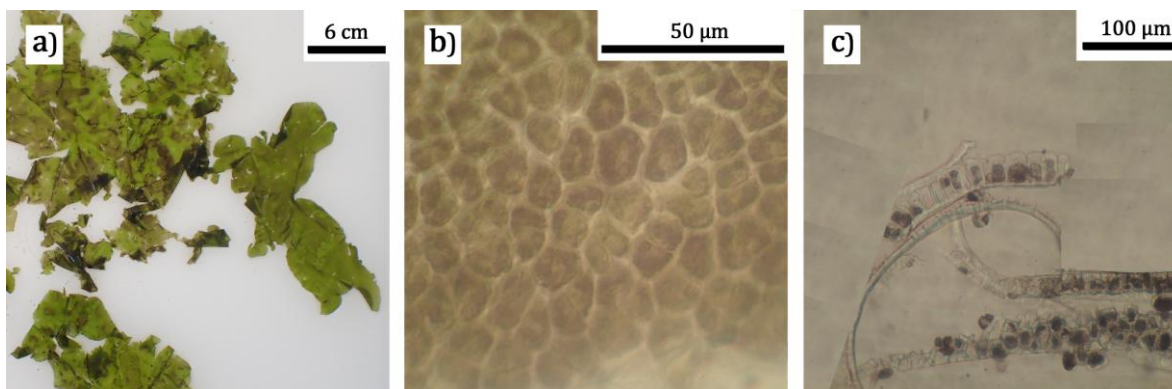


Fig. 5.5 *Ulvaria obscura*: a) aspecto general, b) ordenamiento celular cerca de la base, c) corte transversal del talo monostromático.

Orden Bryopsidales, Familia Bryopsidaceae

Bryopsis australis Sonder 1845

Talos verdes oscuros erectos densamente ramificados pero en pocos órdenes de ramificación llevando hacia el ápice râmulas insertas radialmente afinadas hacia el ápice, con ejes de 180 - 420 μm de diámetro, sucesivamente más cortas, formando mechones de aspecto lanceolado, de hasta 10-12 cm de alto. Localidades: Ushuaia (sitio urbano por fuera de los cuadrantes), islas Bécasses, península Mitre. Hábitat: zona alta del submareal. Referencia: Boraso y Zaixso (2013).

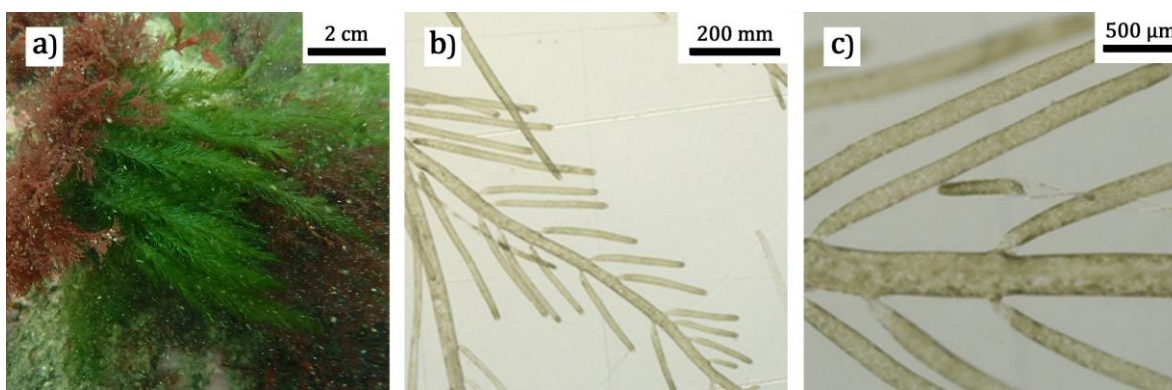


Fig. 5.6 *Bryopsis australis*: a) aspecto general, b-c) detalles de la ramificación radial algo oscurecida por la herborización en papel.

Orden Bryopsidales, Familia Bryopsidaceae

Bryopsis magellanica Hylmö 1919

Talos de hasta 5 cm de alto, densamente ramificados en forma dística, con ápices fuertemente percurrentes. Pinas generalmente simples o de pocos órdenes, 100 - 200 µm de diámetro aproximado, las proximales largas, las distales de longitud similar entre sí. Localidad: Ushuaia (sitio urbano). Hábitat: zona alta del submareal. Referencias: Hylmö (1919), Boraso y Zaixso (2007).

Nota: Hylmö (1919) describe a *Bryopsis magellanica* sobre la base de colecciones en Tierra del Fuego (estación 10, correspondiente al canal Beagle). Papenfuss (1964), Kühnemann (1969) y Boraso (2004) solo citan el trabajo de Hylmö, por lo que este registro es el primero que aporta una observación de la especie sobre una nueva colección de material.

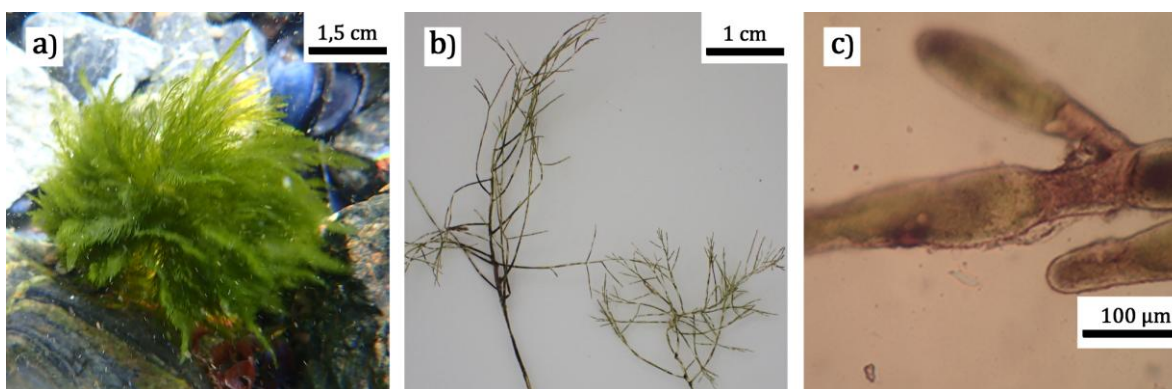


Fig. 5.7 *Bryopsis magellanica*: a) aspecto general, b) talos con ramas largas, c) detalle de inserción de r mulas.

Orden Bryopsidales, Familia Codiaceae

Codium subantarcticum P.C. Silva, nom. inval. 1987

Talo postrado, ligeramente cerebriforme, de hasta 2 cm de grosor, de color verde oscuro intenso, adherido al sustrato por filamentos terminados en hapterios, con una franja angosta del borde del talo no adherida y lobulada. Utr culos cil ndricos, sin engrosamiento en la pared apical, organizados en racimos. Localidades: Ushuaia (sitios urbano y no urbano), islas B casses, Isla de los Estados. H bitat: intermareal bajo y submareal. Referencias: Boraso y Piriz (1975), Boraso y Zaixso (2013).

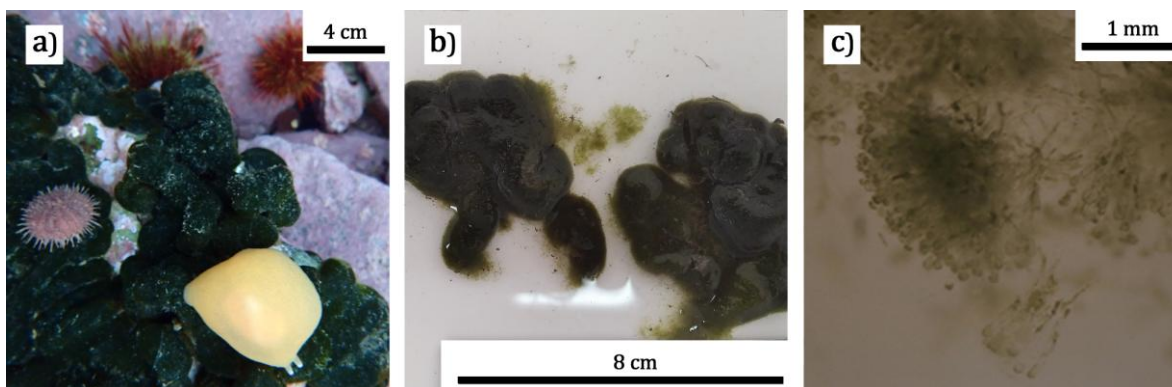


Fig. 5.8 *Codium subantarcticum*: a) talos postrados en forma de cojín, b) talos aislados para herborizar, c) detalle de utrículos ramificados.

Orden Bryopsidales, Familia Derbesiaceae

Derbesia marina (Lyngbye) Solier 1846

Matas de color verde claro de hasta 4 cm de alto. Esporofitos formados por filamentos sifonales erectos, sin tabique entre células, desde escasamente hasta muy ramificados. Localidades: Ushuaia (sitios urbano y no urbano), Isla de los Estados. Hábitat: submareal, sobre el sustrato y epífita (e.g., sobre *Ballia callitricha*). Referencia: Boraso y Zaixso (2013).

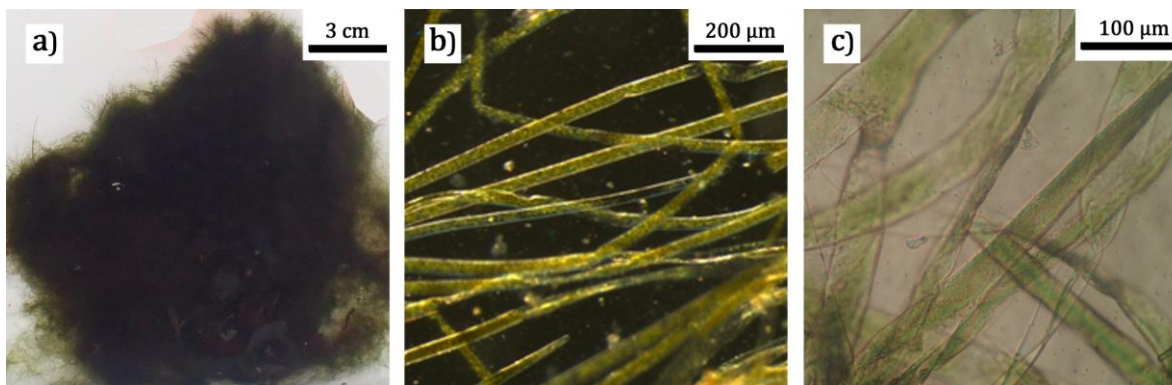


Fig. 5.9 *Derbesia marina*: a) aspecto general de mata muy apretada, b) aspecto en microscopio binocular, c) detalle de ramificación.

Phylum Ochrophyta

Orden Dictyotales, Familia Dictyotaceae

Dictyota falklandica Küpper, A.F. Peters, Asensi y De Clerck 2019

Talos dicotómicos erectos adheridos al sustrato por rizoides que nacen cerca de la base, sin una zona basal conspicua. Dicotomías cada 13-15 mm, con ángulos entre ramas de 45 a 50°. Los ápices con las células lenticulares, típicas del género y algo obtusos. Ramificación irregular con células con actividad apical dispersas por el borde del talo, el que es liso. Con mechones de pelos esparcidos por la superficie. El corte transversal muestra un solo estrato de médula y uno de corteza en todo el talo. Células corticales rectangulares hasta isodiamétricas en vista superficial. (22–) 30 (–38) μm de largo (12–) 17 (–22) μm de ancho y 10–12 μm de alto. Células medulares (77–) 101 (–129) μm de largo (46–) 57 (–77) μm de ancho y 95–120 μm de alto. Grupos irregulares o en líneas de esporangios con pedicelo y sin involucro, sobre la superficie del talo. Localidades: islas Bécasses, Isla de los Estados. Hábitat: submareal. Referencia: Küpper et al. (2019).

Nota: se la señala por primera vez en el canal Beagle, zona donde no se había registrado el género, ya que sobre la costa continental de Argentina los registros hacia el sur de *Dictyota* llegaban solo a Puerto Deseado (Küpper et al. 2019).

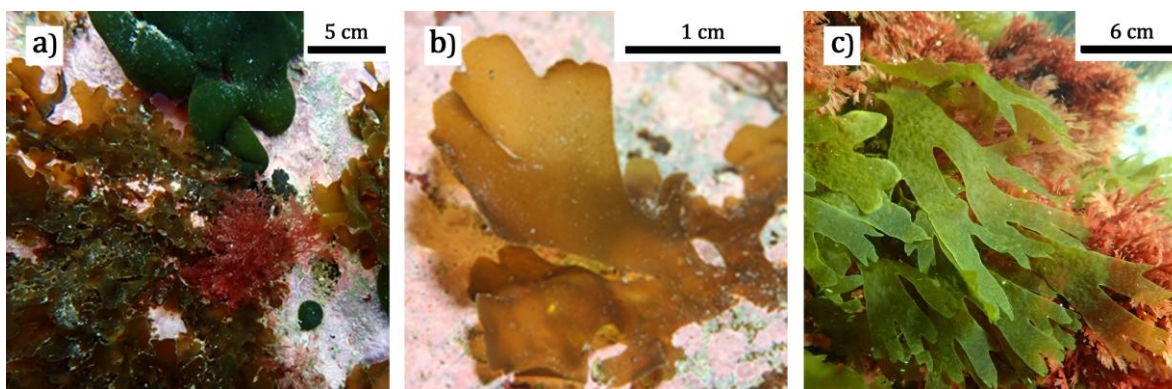


Fig. 5.10 *Dictyota falklandica*: a-c) aspectos generales. La imagen b es una foto de Gonzalo Bravo en las islas Bécasses.

Orden Syringodermatales, Familia Syringodermataceae

Microzonia velutina (Harvey) J. Agardh 1894

Talo pequeño, complanado, en forma de abanico, de unos 3 cm de alto. Se puede reconocer una cara ventral y una dorsal, la ventral es pubescente, cubierta por pelos de aspecto rizoidal, con pocos cloroplastos pálidos, especialmente hacia la región basal, las células apicales de estos filamentos son voluminosas y fuertemente pigmentadas. La cara dorsal es glabra, con estriación radial debida a diferencias entre los haces de filamentos y también concéntrica debida a grados de pigmentación como respuesta al grado de crecimiento. Crece apicalmente y los márgenes laterales son lisos o lacerados. Localidades: islas Bécasses, península Mitre. Hábitat: submareal adherida al sustrato. Referencias: Escobar (1997), Boraso y Zaixso (2013).

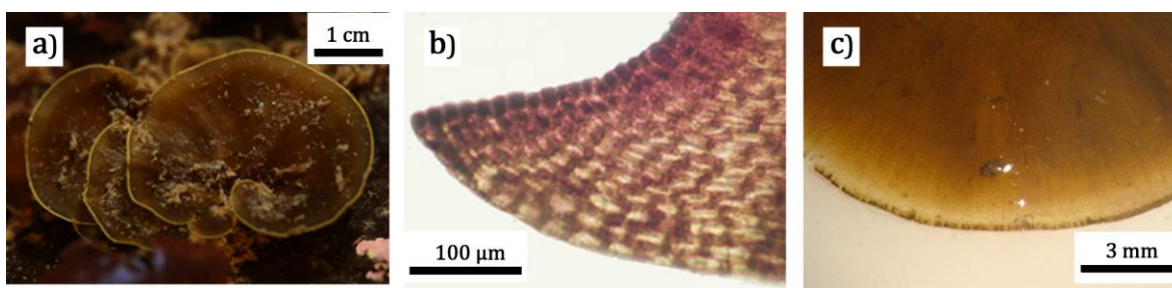


Fig. 5.11 *Microzonia velutina*: a) aspecto general de talo en abanico, b-c) bordes meristemáticos del talo. La imagen a) fue tomada por Gonzalo Bravo en las islas Bécasses.

Orden Sphacelariales, Familia Stypocaulaceae

Halopteris obovata (Hooker f. y Harvey) Sauvageau 1904

Talos pardo amarillentos, de hasta 15 cm de alto, muy ramificado en forma dística, ramas con célula apical voluminosa o esfacelo. Médula rodeada por corteza uniestratificada de células pequeñas, base sin rizoides corticales. Se desconocen los órganos pluriloculares. Se observaron talos polísticos infectados con Cyanophyta. Localidades: Ushuaia (sitios urbano y no urbano), islas Bécasses, Isla de los Estados. Hábitat: submareal adherida al sustrato. Referencia: Boraso y Zaixso (2013).

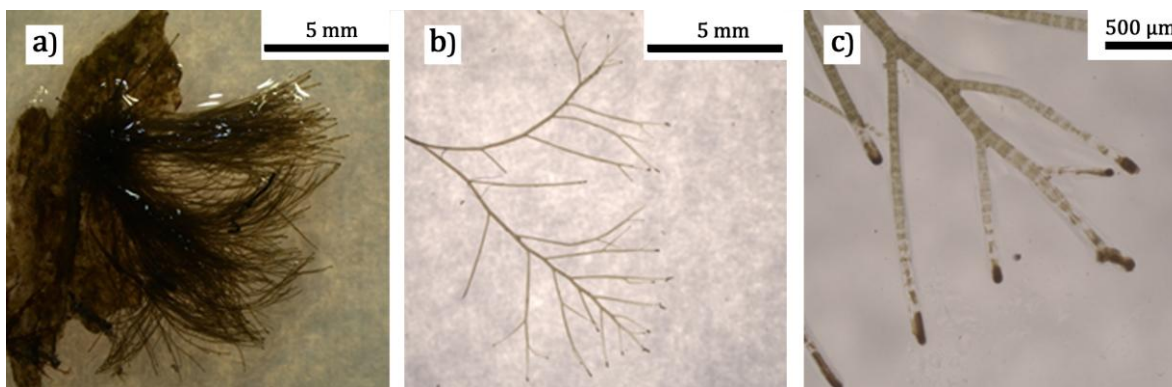


Fig. 5.12 *Halopteris obovata*: a) aspecto general, b-c) ramificación y detalle de esfacelos apicales.

Orden Sphacelariales, Familia Cladostephaceae

Cladostephus spongiosus (Hudson) C. Agardh 1817

Talos desde verde oliva oscuro hasta negros, con un eje muy rígido poco dividido en ramas subdicotómicas y con numerosos filamentos laterales cortos de crecimiento determinado caducos, en verticilos, ejes y ramas casi negros cuando viejo y con la porción proximal desprovista de ramas de crecimiento determinado. Los ejes y ramas llevan un espeso crecimiento secundario parenquimatoso, que rodea a la base de los laterales determinados. Esporocistos uniloculares y gametocistos pluriloculares en individuos separados, estipitados y sobre ramas especiales diminutas, en las zonas más viejas del talo. Localidad: Ushuaia (sitios urbano y no urbano). Hábitat: submareal adherida al sustrato. Referencia: Boraso y Zaixso (2013).

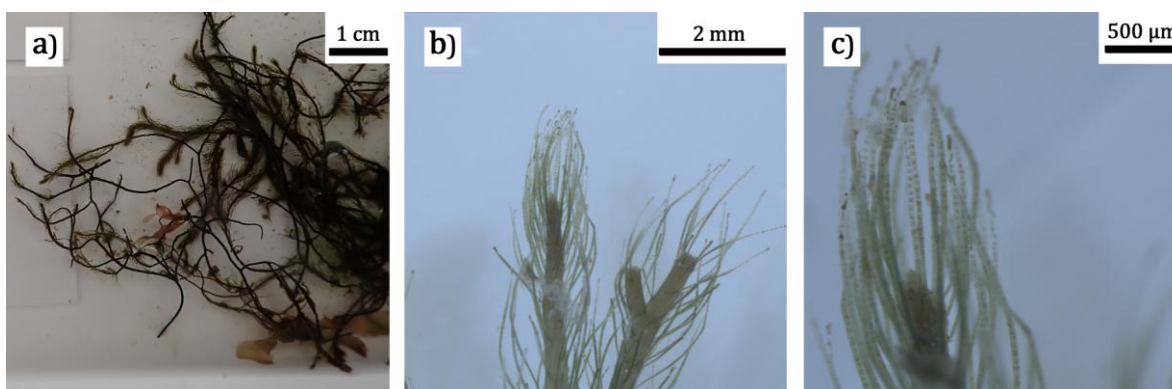


Fig. 5.13 *Cladostephus spongiosus*: a) aspecto general, b) acercamiento de r mulas en verticilos, c) detalle de los  pices de los ejes.

Orden Ectocarpales, Familia Adenocystaceae

Adenocystis utricularis (Bory) Skottsberg 1907

Esporofito comenzando como un filamento erecto y luego piriforme, macizo al principio, hueco cuando adulto, lleno de agua, de hasta unos 9-10 cm de alto. Con un corto estipe y un disco adhesivo pequeño. Externamente una corteza de filamentos asimiladores, de una célula de largo en los individuos jóvenes, aumentando luego hasta 8 células de grosor con la edad. Corteza con una región interna de 3-5 células de grosor, isodiamétricas, con paredes engrosadas. La superficie con muchas criptas microscópicas con pelos uniseriados largos. Células con varios cloroplastos piriformes con pirenóide. Esporocistos uniloculares en soros, entremezclados con parafisas, en criptas o fuera de ellas. Localidades: Ushuaia (sitio urbano), islas Bécasses. Hábitat: intermareal y submareal alto. Referencia: Boraso y Zaixso (2013).



Fig. 5.14 *Adenocystis utricularis*: grupos de esporofitos piriformes jóvenes y esporofitos completamente desarrollados.

Orden Ectocarpales, Familia Chordariaceae

Cladothele decaisnei Hooker f. y Harvey 1845

Eje principal cilíndrico, aguzado en el ápice, con un pequeño disco basal, que puede llevar varios ejes erectos. Cada eje con ramas cilíndricas insertas casi perpendicularmente sobre el mismo, hasta el cuarto orden o más, todas con ápices aguzados. En los ápices de los talos jóvenes se forma un pelo endógeno hialino, prematuramente caduco. El crecimiento procede de una zona meristemática subapical. La estructura polística se adquiere ya en la fase microscópica. El talo está formado por una zona cortical de células pequeñas, con varios cloroplastos y una medular de células más grandes,

menos pigmentadas. Con el tiempo las células superficiales pierden su coalescencia formando las papilas que caracterizan al género. Localidad: Ushuaia (sitio urbano). Hábitat: submareal. Referencias: Asensi (1971, 1976).

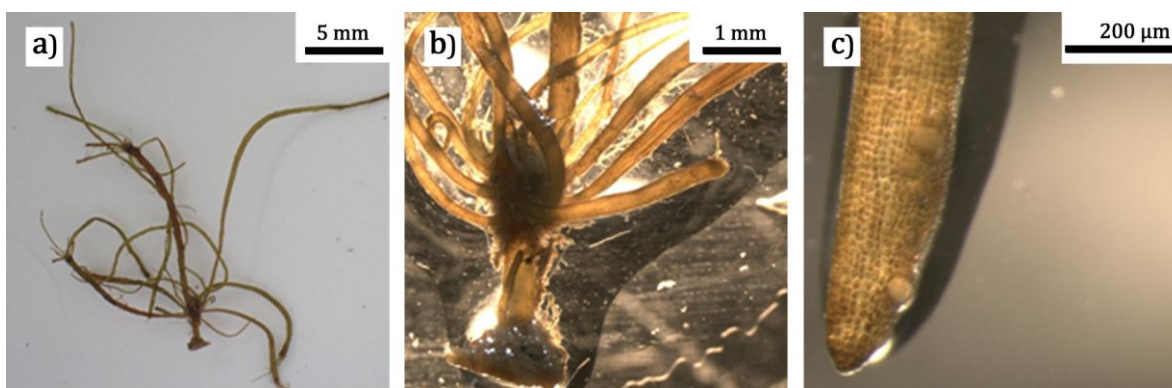


Fig. 5.15 *Cladothele decaisnei*: a) aspecto general, b) detalle de la base del talo, c) aspecto de la superficie del talo en ápice de rama.

Orden Ectocarpales, Familia Chordariaceae

Corycus lanceolatus (Kützinger) Skottsberg 1921

Talos erectos gregarios, huecos, que no contienen agua, en forma de raqueta alargada, o de tubo aplastado, con un pedúnculo sólido en la base, desarrollándose sobre un estolón postrado o una fronda vieja o directamente sobre las rocas, adheridos en todos los casos por rizoides. En sección transversal el talo muestra dos o tres capas de células, las superficiales son isodiamétricas y pigmentadas, las interiores hialinas e irregulares. Con o sin pelos en criptas. Presenta una gran variabilidad morfológica en función de factores ambientales, en particular la exposición al oleaje. Localidad: Ushuaia (sitios urbano y no urbano). Hábitat: submareal. Referencias: Asensi (1975), Boraso y Zaixso (2013).

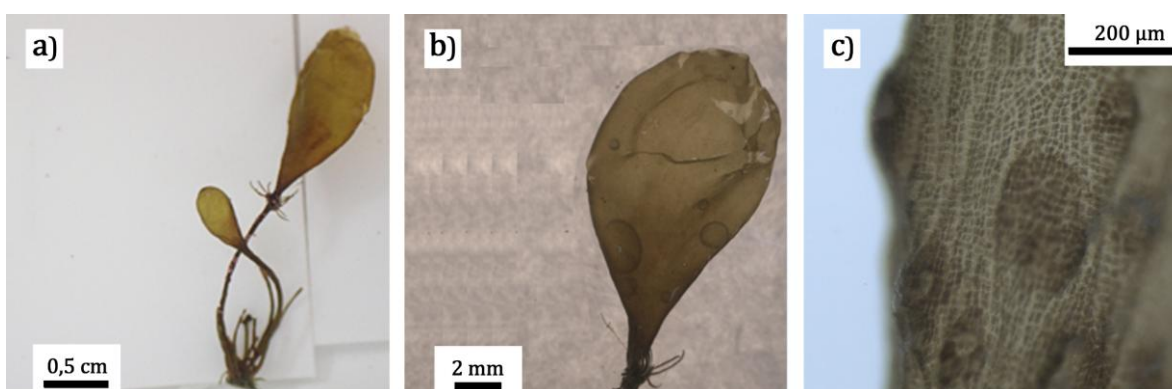


Fig. 5.16 *Corycus lanceolatus*: a-b) aspectos generales, c) superficie irregular del talo.

Orden Etocarpales, Familia Scytosiphonaceae

Planosiphon nakamurae M.Hoshino, M.E.Croce, Hanyuda y Kogame 2020

Talos tubulares hasta aplanados, sin constricciones, frecuentemente gregarios, desde pardo amarillento a pardo oscuro, hasta 45 cm de alto y 8 mm de diámetro. Corteza de dos estratos de células pequeñas, pigmentadas y médula de 2-4 células incoloras, más grandes, poligonales, redondeadas. Estructuras reproductivas pluriloculares uniseriadas, en empalizadas cubiertas de cutícula sin parafisas entre medio. Localidad: Ushuaia (sitio urbano). Hábitat: submareal. Referencias: Asensi y Küpper (2012) como *Scytosiphon complanatus* (Rosenvinge) Doty, Boraso y Zaixso (2013) como *Scytosiphon dotyi* M. J. Wynne, Hoshino et al. (2020) como *Planosiphon nakamurae* M.Hoshino, M.E.Croce, Hanyuda y Kogame.

Nota: esta especie, de amplia distribución en Japón, USA y Argentina fue determinada por criterios moleculares (Hoshino et al. 2020).

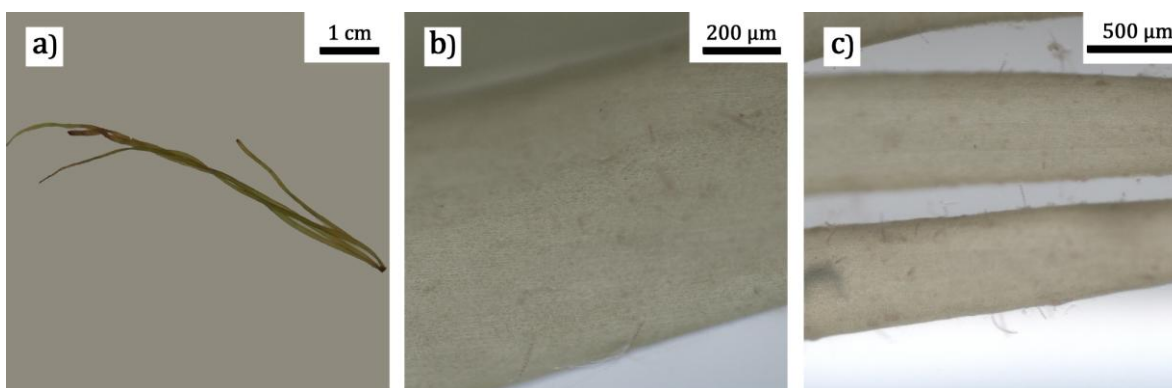


Fig. 5.17 *Planosiphon nakamurae*: a) aspecto general de talo cilíndrico, b-c) ordenamiento celular en vista superficial.

Orden Desmarestiales, Familia Desmarestiaceae

Desmarestia confervoides (Bory) M.E. Ramírez y A.F. Peters 1993

Talos de color marrón claro, de aspecto lanoso, de hasta de 1 m de alto. Grampón pequeño formado por hapterios más o menos aplanados. Ejes cilíndricos, algo aplastados hacia la base. Ramificación opuesta, regular, hasta de quinto orden. Extremos de ramas jóvenes persistentes, emergiendo de la porción pseudoparenquimatosa, frecuentemente terminando en una célula flamígera en talos jóvenes. Eje rodeado de una vaina de hifas fuertemente adheridas entre sí. Localidades: Ushuaia (sitios urbano

y no urbano), islas Bécasses, Isla de los Estados. Hábitat: submareal adherida al sustrato. Referencias: Ramírez y Peters 1993, Boraso y Zaixso (2013).

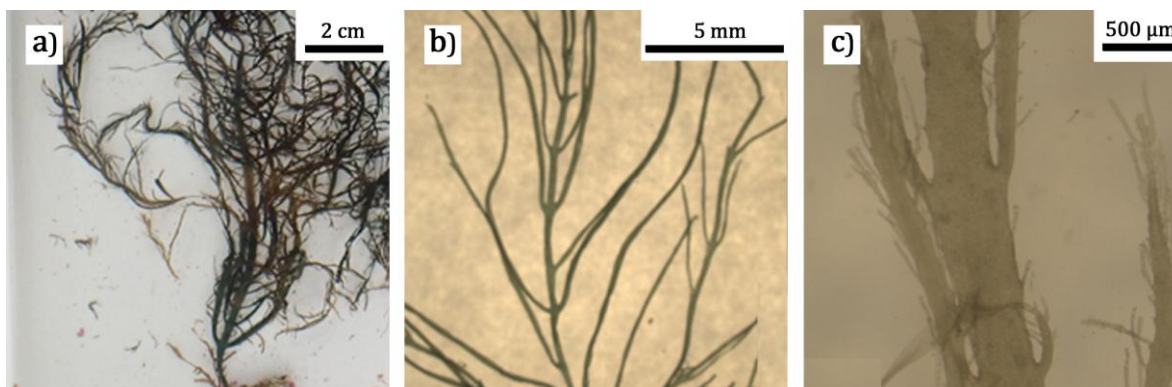


Fig. 5.18 *Desmarestia confervoides*: a) aspecto general del talo, b) ramificación con crecimiento tricotálico, c) detalle de ramificación.

Orden Desmarestiales, Familia Desmarestiaceae

Desmarestia chordalis Hooker f. y Harvey 1845

Talos color marrón cilíndrico y erecto, que pueden superar el metro de altura. Ramificaciones tipo pinas más gruesas, grampón con hapterios. Localidades: estancia Moat, península Mitre, Isla de los Estados. Hábitat: submareal en zonas con mayor exposición al oleaje. Referencia: Marambio et al. (2020).

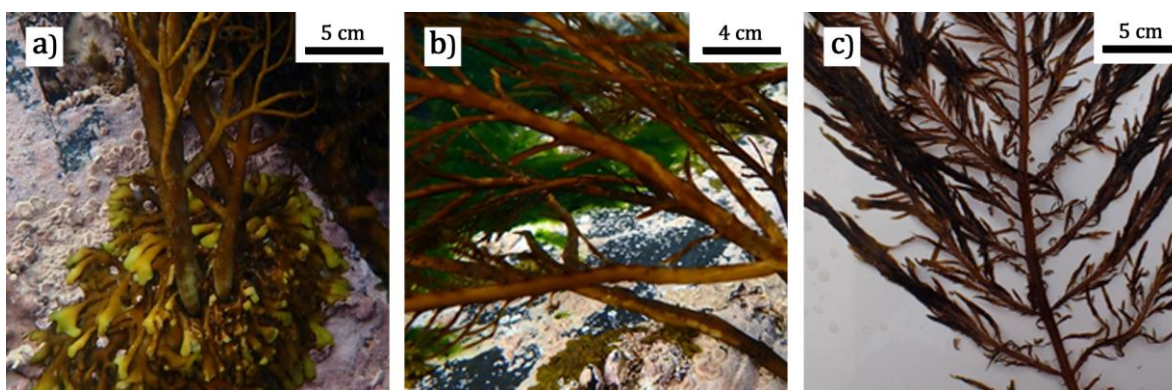


Fig 5.19 *Desmarestia chordalis*: a) grampón, b-c) ramificaciones. Las imágenes a-b fueron tomadas por Mariano Rodríguez en Moat.

Orden Desmarestiales, Familia Desmarestiaceae

Desmarestia ligulata (Stackhouse) J.V. Lamouroux 1813

Talos aplanados y muy ramificados, sin nervaduras visibles, de 30-180 cm de largo, color verde oliva a pardo oliva. Con un corto tallo cartilaginoso, que se aplana arriba, formando láminas irregularmente insertas, pinnadas, con r  mulas cortas lineal-lanceoladas, con un peque  o tallo en la base, con dientes numerosos, espiniformes en los m  rgenes. Con un disco basal simple de 1-1,5 cm de di  metro. Los talos j  venes muestran mechones de pelos apicales uniseriados pigmentados saliendo de las espigas marginales, usualmente caducos. En corte se ve el filamento axial, rodeado de c  lulas peque  as, y luego sucesivamente por c  lulas pseudoparenquimatosas y corticales. Localidades: Ushuaia (sitios urbano y no urbano), islas B  casses, Isla de los Estados. H  bitat: submareal adherida al sustrato. Referencia: Boraso y Zaixso (2013).

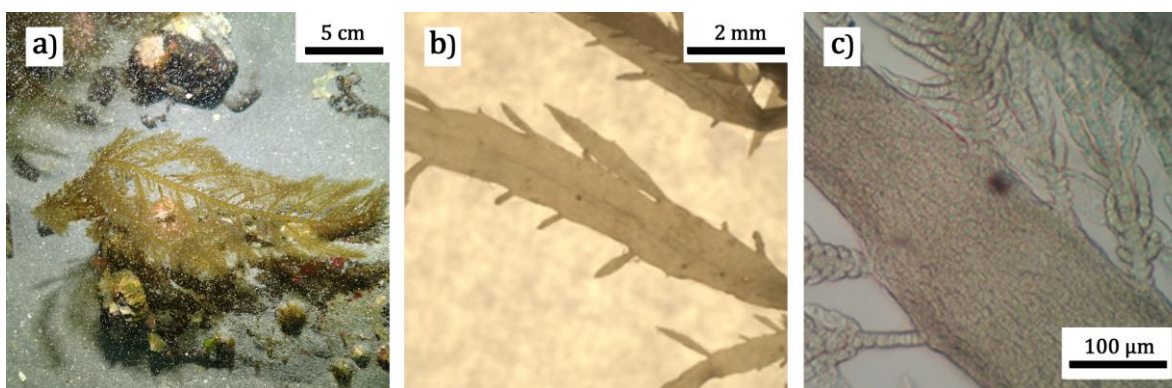


Fig. 5.20 *Desmarestia ligulata*: a) aspecto general, b) ramas aplanadas con r  mulas en el borde, c) detalle crecimiento tricot  lico.

Orden Desmarestiales, Familia Desmarestiaceae

Desmarestia ligulata f. *distans* (C. Agardh) A.F. Peters, E.C. Yang, F.C. K  pper y Prud'homme 2014

Esta forma difiere de las formas principales de *D. ligulata* solo por tener ramas m  s angostas. Localidad: Ushuaia (sitio urbano). H  bitat: submareal adherida al sustrato. Referencia: Yang et al. (2014).

Nota: Con localidad tipo en Islas Malvinas, no difiere gen  ticamente de *D. ligulata* de Argentina por lo que Yang et al. (2014) crearon esta forma incluyendo materiales colectados en Ushuaia.

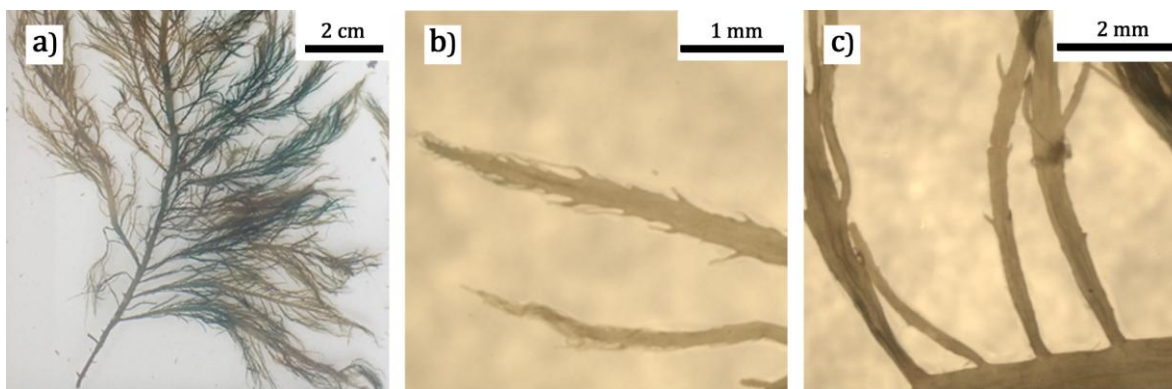


Fig. 5.21 *Desmarestia ligulata* f. *distans*: a) aspecto general con ramas muy finas, b-c) detalles de crecimiento tricotálico y ramificaciones.

Orden Laminariales, Familia Laminariaceae

***Macrocystis pyrifera* (Linnaeus) C. Agardh 1820**

Esporofito constituido por varias frondes de gran longitud, cada una con varias láminas lanceoladas provistas de flotadores basales (aerocistos), ubicadas unilateralmente a lo largo de un estipe cilíndrico flexuoso. El talo está adherido al sustrato por un grampón grande, desde extendido hasta cónico. El talo tiene su origen en una sola lámina con un corto estipe y un pequeño grampón, la fronde crece luego a través de un meristema en la base de las láminas, el cual provee tejido al estipe que se alarga y a la lámina, ésta crece basalmente y comienza a dar nuevas láminas por escisión en su porción basal. Con una hoja apical en forma de cimitarra que lleva en su base la zona de mayor actividad meristemática. Las nuevas láminas se van separando de la lámina en cimitarra, mostrando el comienzo del flotador aún antes de separarse de la misma. La formación de las esporofilas es cercana a la base donde algunas se dividen repetida y longitudinalmente dando lugar sobre su superficie a la formación de soros extensos de esporocistos uniloculares entre parafisas uniloculares; las esporas son piriformes, con una mancha ocular. Los gametofitos microscópicos son filamentosos, ramificados y dioicos, con oogonios inmóviles y espermatozoides flagelados. Localidades: Ushuaia (sitios urbano y no urbano), estancia Moat, islas Bécasses, península Mitre, Isla de los Estados. Hábitat: submareal rocoso. Referencia: Boraso y Zaixso (2013).

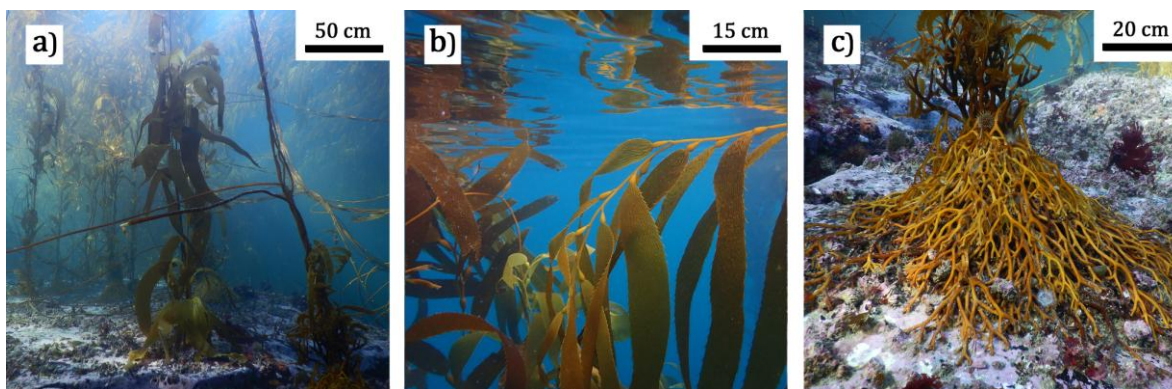


Fig. 5.22 *Macrocystis pyrifera*: a) esporofitos en el bosque, b) dosel, c) grampón y esporofilas. Las fotografías a y c son de María Bagur en las islas Bécasses.

Orden Laminariales, Familia Lessoniaceae

***Lessonia flavicans* Bory 1825, Asensi y de Reviers 2009**

Talos con fuerte grampón ramificado y varias láminas correosas, hasta 2 m de alto aproximado, muy flexibles, producidas por sucesivas divisiones dicotómicas a partir de un estipe primario que deviene grueso. Los talos creciendo a menos profundidad tienen estipes más cortos y robustos que los que se desarrollan a mayor profundidad. Las dicotomías son frecuentemente desiguales, prevaleciendo una de las ramificaciones en tamaño y grado de subdivisión. Borde de la lámina con dientes pequeños separados varios centímetros entre sí. En corte se observa una médula de hifas longitudinales, una zona subcortical de 8-11 células grandes isodiamétricas con canales mucilaginosos bien desarrollados y la corteza de dos capas de células pequeñas, la más externa pigmentada. Las células medulares tienen paredes muy gruesas. Localidades: Ushuaia (sitio no urbano), baliza Davison, islas Bécasses, península Mitre, Isla de los Estados. Hábitat: submareal superior de poca profundidad 0,5 - 3 m. Referencias: Asensi y de Reviers (2009), Boraso y Zaixso (2013).

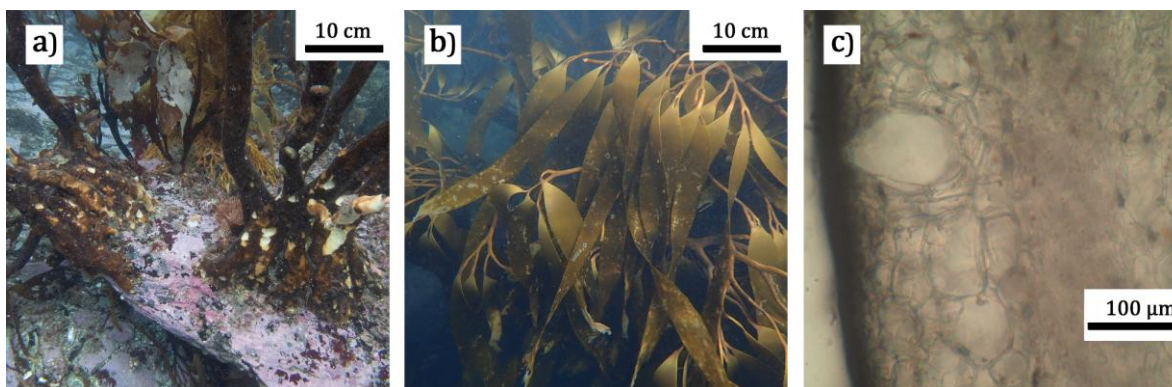


Fig. 5.23 *Lessonia flavicans*: a) aspecto del grampón, b) dosel, c) huecos con mucílago de la corteza vistos en corte transversal del talo.

Orden Laminariales, Familia Lessoniaceae

Lessonia searlesiana Asensi y de Reviers 2009

Talos de gran tamaño, hasta 2 m aproximado, con láminas formadas por sucesivas escisiones de la fronde arborescentes. Con varios estipes saliendo de un grampón ramificado. Talos jóvenes con láminas muy extendidas, que pueden superar 1 m de largo y 0,5 m de ancho. El talo puede mostrar finalmente un aspecto arborescente por pérdida de los estipes menos desarrolladas. Las frondes muestran en corte una médula de unos 50 µm de grosor, formada por hifas de paredes gruesas, una subcorteza parenquimatosa sin conductos de mucílago de ningún tipo, formada por células rectangulares y una corteza o epidermis de dos capas de células, la externa más pigmentada. Localidades: Ushuaia (sitio no urbano), baliza Davison, islas Bécasses, península Mitre, Isla de los Estados. Hábitat: submareal inferior 5 - 30 m. Referencias: Asensi y de Reviers (2009), Boraso y Zaixso (2013).

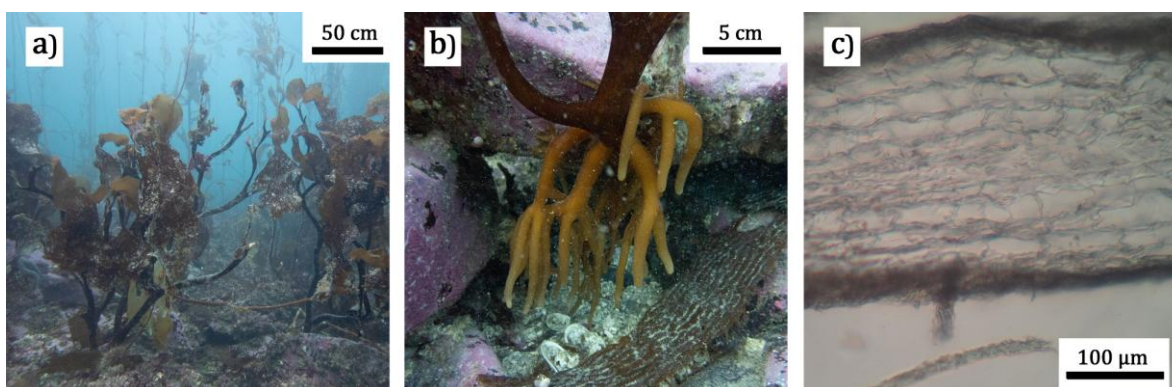


Fig. 5.24 *Lessonia searlesiana*: a) aspecto general, b) grampón, c) corte transversal del talo, sin cámaras con mucílago.

Orden Fucales, Familia Durvillaeaceae

Durvillaea antarctica (Chamisso) Hariot 1892

Talos de hasta 10 m de largo, con un estipe de hasta 50 cm de largo y cilíndrico, a veces algo aplanado, frecuentemente algo inmerso en el grampón. Con estrías alrededor de la base, el cual se divide distalmente y lleva las láminas, las cuales pueden estar escindidas en varias divisiones mayores, esta a su vez pueden estar divididas en cintas alargadas, infladas, correosas, con tejido en forma de celdas de panal. Localidades: estancia Moat, península Mitre, Isla de los Estados. Hábitat: submareal superior en zonas con mayor exposición al oleaje. Referencia: Boraso y Zaixso (2013).

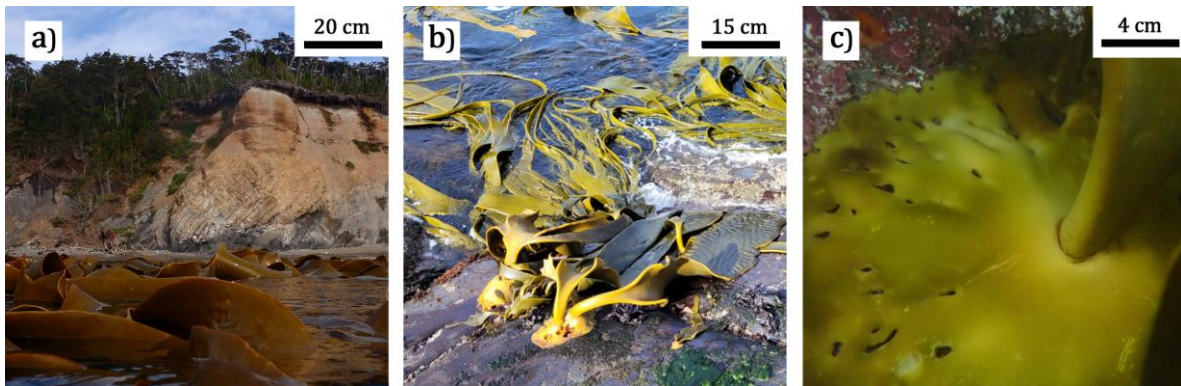


Fig. 5.25 *Durvillaea antarctica*: a-b) aspecto general en marea baja, c) grampón. La imagen b fue tomada por Mariano Rodríguez en península Mitre.

Phylum Rhodophyta

Orden Bangiales, Familia Bangiaceae

Pyropia columbina (Montagne) W. A. Nelson 2011

Talos monostromáticos de color pardo amarillento a púrpura, más rojizos al secarse. Desde lanceolados, de bordes lisos u ondulados cuando jóvenes hasta arrepollados en la senectud. Las láminas en general no superan los 15 cm de alto. Localidad: Ushuaia (sitio urbano). Hábitat: submareal, adherida al sustrato. Referencias: Nelson y Broom (2010), Sutherland et al. (2011), Boraso y Zaixso (2013).

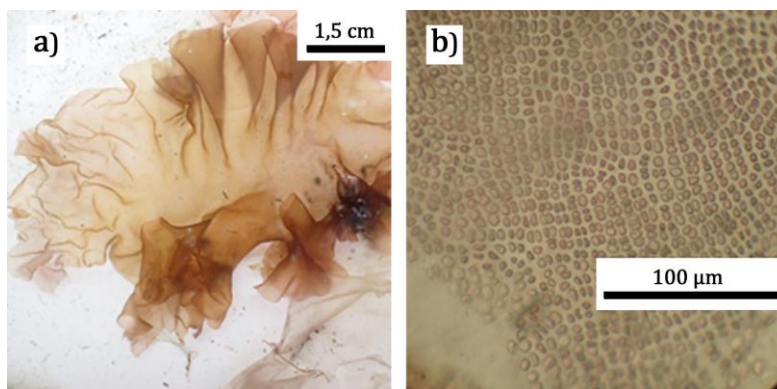


Fig. 5.26 *Pyropia columbina*: a) aspecto general, b) ordenamiento celular.

Orden Bangiales, Familia Bangiaceae

***Pyropia endiviifolia* (A. Gepp y E. Gepp) H.G. Choi y M.S. Hwang 2011**

Talos sésiles, oliváceos, oscuros cuando vivos, púrpura - parduzco al secarse, de 2-18 cm de diámetro, sedosos, membranosos, expandidos y ondulados en los bordes, éstos enteros o divididos, lisos o con pequeños lóbulos, ocasionalmente con alguna proyección unicelular. Zona rizoidal basal pequeña de adhesión, central en el talo desarrollado. Lámina monostromática, de (50)- 60-70 μm de grosor, células de 8-18 μm de diámetro en vista superficial, en general bastante ordenadas en filas longitudinales y transversales, en los bordes frecuentemente en pares y tetradas dentro de paredes comunes, de 10-20 μm de diámetro, verticalmente rectangulares en sección. Paredes celulares firmes. Células basales alargadas. Los talos más desarrollados suelen verse en invierno y primavera y los senescentes en verano. Localidad: Ushuaia (sitios urbano y no urbano). Hábitat: submareal. Referencias: Chamberlain (1963), Wiencke y Clayton (1998, 2002), Sutherland et al. (2011).

Nota: este es un registro de interés para la zona porque aunque se ha citado varias veces para Antártida (en el intermareal superior, Wiencke y Clayton 2002) y zona subantártica es el primer registro para Tierra del Fuego.

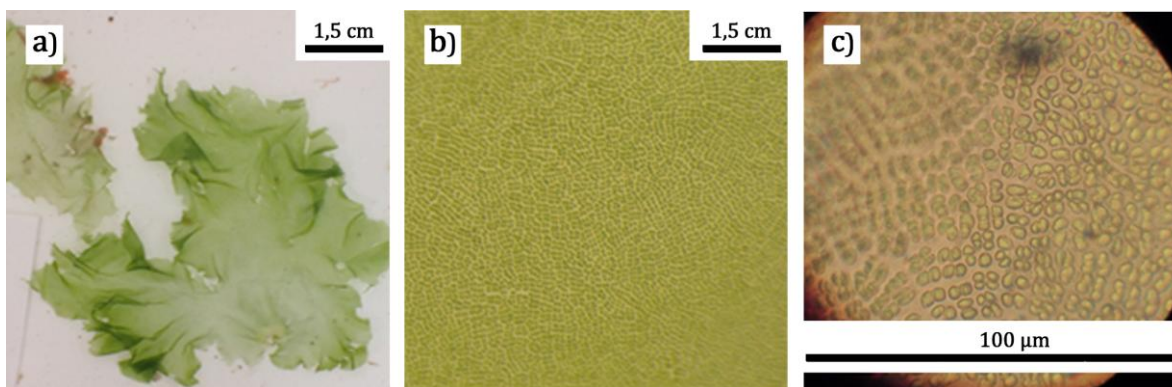


Fig. 5.27 *Pyropia endiviifolia*: a) aspecto general, b-c) ordenamiento celular.

Orden Bangiales, Familia Bangiaceae

Bangiaceae laminar *Porphyra* sp. 1 C.Agardh, 1824, nom. cons.

Se ha colectado también una especie de Bangiaceae laminar, monostromática de tamaño grande (hasta 30 cm) que puede pertenecer a los géneros *Porphyra* ó *Pyropia*, de aspecto sedoso y bordes ondulados lisos, de color rosado. Con células cuadrangulares arregladas en dameros, la que hemos ingresado en el herbario como “*Porphyra* sp 1”. Localidad: Ushuaia (sitios urbano y no urbano). Hábitat: submareal, creciendo sobre rocas. Referencias: talos similares se han colectado frecuentemente en la costa de Argentina sin haber sido determinados taxonómicamente hasta el momento (Alicia Boraso, información personal).

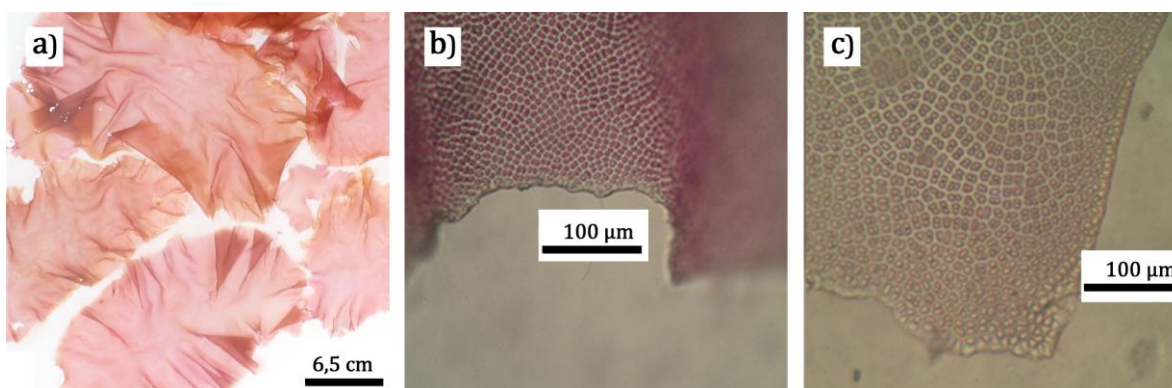


Fig. 5.28 *Porphyra* sp. 1: a) aspecto general de las láminas, b-c) ordenamiento celular.

Orden Balliales, Familia Balliaceae

***Ballia callitricha* (C. Agardh) Kützing 1843**

Talos cartilaginosos con una porción basal y varios ejes erectos poco ramificados de crecimiento indeterminado formados por filamentos uniseriados rígidos, con ramas laterales de crecimiento determinado (pinas) opuestas y en un plano sobre cada una de las células del eje y con algunos ejes secundarios de crecimiento indeterminado. Ejes corticados por filamentos descendentes. Pinas no corticadas, con pínulas de último orden espiniformes. Células apicales de las ramas de crecimiento indeterminado algo infladas. Tetrasporangios pedicelados, subglobosos a elipsoidales con 40-55 μm de diámetro, ubicados cerca de la base de r  mulas simples. Carposporofito y espermatangios desconocidos. Localidades: Ushuaia (sitios urbano y no urbano), islas B  casses, pen  sula Mitre, Isla de los Estados. H  bitat: submareal, adherida al sustrato o ep  fita (e.g., sobre *Lessonia flavicans*). Referencias: Mendoza (1969a), Boraso (2003).

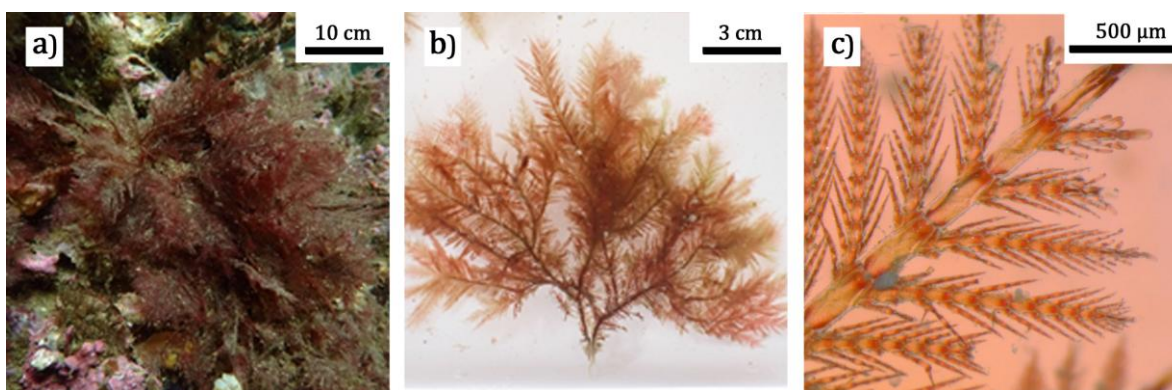


Fig. 5.29 *Ballia callitricha*: a) aspecto general, b) ejemplar herborizado, c)   pice de rama lateral. La imagen a es una foto de Gonzalo Bravo en islas B  casses.

Orden Balliales, Familia Balliaceae

***Ballia sertularioides* (Suhr) Papenfuss 1940**

Talos cespitosos, dendroides, de hasta solo 5 cm de alto, color p  rpura. Porci  n basal pulvinosa, con filamentos rastreros marginales formando nuevas almohadillas y filamentos erectos. Filamentos erectos uniseriados, corticados, simples basalmente, ramificados en forma pinnada desde 1 cm de la base. Ramas de primer orden r  gidas, de hasta 5 mm de longitud y de 50 μm de ancho en la base, atenuadas distalmente, simples o con ramas de segundo orden de unos 20 μm de ancho en la base y

230 μm de largo, las que no cubren la región distal de las ramas de primer orden. Célula apical de los ejes de crecimiento indeterminado grande, de ápice redondeado, produciendo alternadamente células laterales en el ángulo superior. Reproducción no observada. Localidad: península Mitre. Hábitat: submareal. Referencia: Boraso (2003).

Nota: Esta especie sudafricana fue citada para el Mar de Ross en Antártida por Cormaci et al (1992) y para la costa continental Argentina (Boraso 2003) por lo que este es el primer registro para Tierra del Fuego.

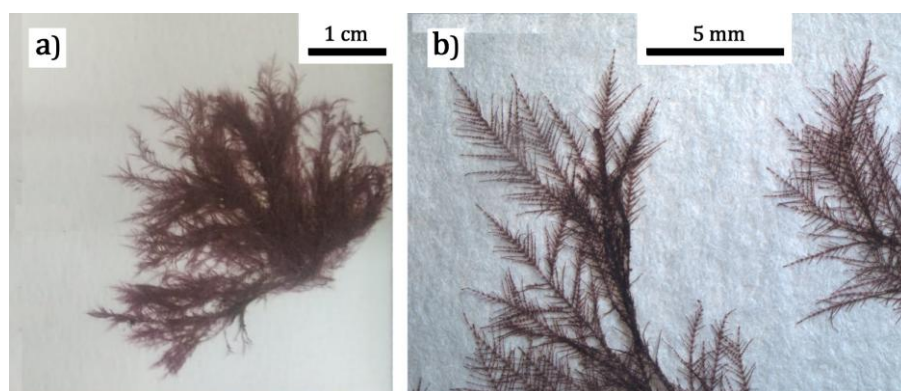


Fig. 5.30 *Ballia sertularioides*: a) aspecto general, b) detalle ramificación.

Orden Bonnemaisoniales, Familia Bonnemaisoniaceae

***Ptilonia magellanica* (Montagne) J. Agardh 1852**

Talos carnosos, rojo oscuro, ejes de pocos milímetros de ancho, aplanados, ramificados repetidamente, sin r  mulas laterales de crecimiento determinado. Con estructura uniaxial mostrando un filamento central rodeado de un estrato de c  lulas peque  as. Son frecuentes los gametofitos femeninos con cistocarpos prominentes en los extremos de las ramificaciones. Localidades: Ushuaia (sitio no urbano), islas B  casses, pen  sula Mitre, Isla de los Estados. H  bitat: submareal adherida al sustrato. Referencia: Boraso (2003).

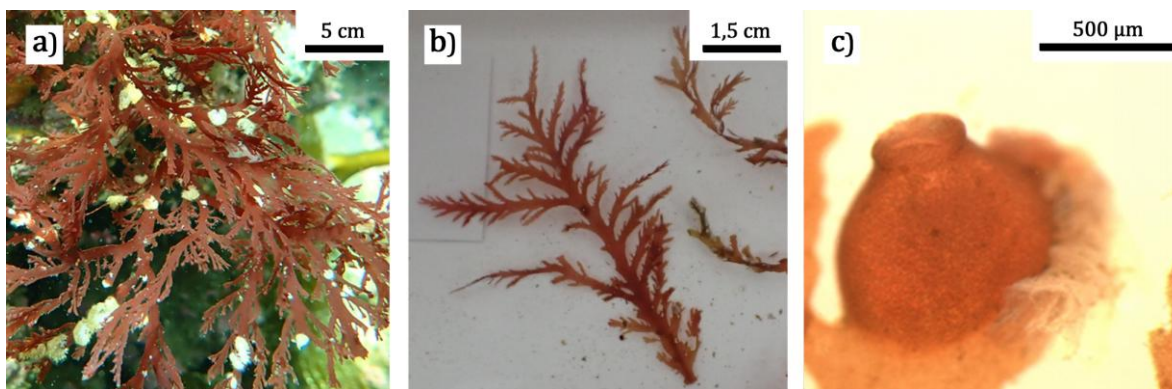


Fig. 5.31 *Ptilonia magellanica*: a) aspecto general, b) ejemplar herborizado, c) detalle del cistocarpo.

Orden Plocamiales, Familia Plocamiaceae

Plocamium secundatum (Kützinger) Kützinger 1866

Talos de color rojo profundo, gelatinosos al tacto, delicados y repetidamente ramificados en un plano. Ramas con organización simpodial, dejando ramas con ramificación pectinada en varios órdenes. Ramas de último orden ligeramente incurvadas hacia adentro, en series de usualmente tres o cuatro hasta seis r  mulas, excepcionalmente hasta trece ramas. Cistocarpos adaxiales o abaxiales y s  siles sobre las ramas. Tetrasporangios en estiquidios formados en ramas planas ensanchadas y en su mayor  a en forma de estrella de forma compacta o desarrollada como ramas cortas, opuestas. Localidades: Ushuaia (sitio urbano y no urbano), islas B  casses, pen  nsula Mitre, Isla de los Estados. H  bitat: submareal adherida al sustrato y ep  fita (e.g., *Ballia callitricha*). Referencia: Boraso (2003).

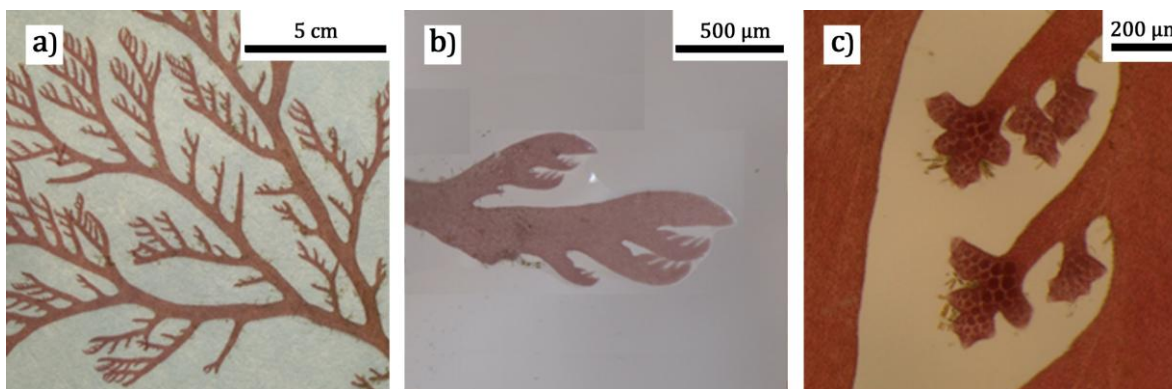


Fig. 5.32 *Plocamium secundatum*: a) aspecto general, b) detalle de ramificaci  n pectinada, c) estiquidios con tetrasporas.

Orden Plocamiales, Familia Plocamiaceae

Plocamium sp. 1 J.V.Lamouroux, 1813, nom. et typ. cons.

Los ejemplares que ilustramos, los que por su morfología vegetativa y reproductiva se hubieran determinado como *P. cartilagineum*, muestran frondes aplanadas, muy ramificadas, cartilaginosas, en mechones de hasta 30 cm de alto y 2 - 3 mm de ancho, adheridos por un pequeño disco. Con ramificación simpodial irregular, en los últimos órdenes algo pectinada y curvada. Porción central aplanada, lineal. Rámulas pectinadas en series de 3-4 râmulas, internas y externas alternadas. Localidad: Ushuaia (sitio urbano y no urbano). Hábitat: submareal adherida al sustrato. Referencia: Cremades et al. (2011).

Nota: Cremades et al. (2011) analizando los *Plocamium* de Europa encuentran que lo que normalmente se identificó en esa zona con *P. cartilagineum* corresponde al menos a 5 especies crípticas diferentes. Según Saunders y Lehmkuhl (2005) y a Hommersand et al. (2009) *Plocamium cartilagineum* (L.) Dixon, especie tratada como cosmopolita hasta recientemente, no se encontraría en la Antártida e islas subantárticas, por lo que debemos asumir que la especie registrada durante siglos en la región bajo este nombre corresponde a una o más de una especies crípticas del género.

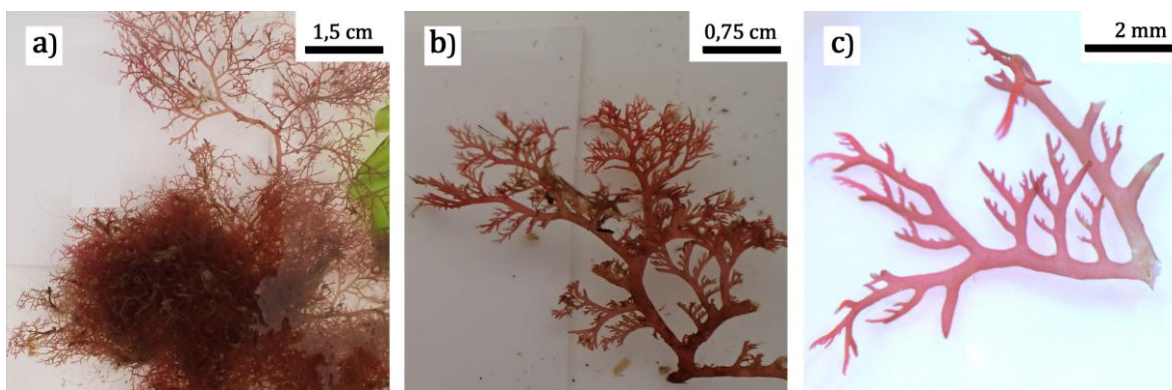


Fig. 5.33 *Plocamium* sp. 1: a-b) aspecto general, c) detalle de ramificación.

Orden Rhodymeniales, Familia Rhodymeniaceae

Rhodymenia coccocarpa (Montagne) M.J. Wynne 2007

Talos de estipe cilíndrico y láminas planas, divididos de forma dicotómica hasta irregular, segmentos desde triangulares hasta ligulados, generalmente en forma de cuña, proliferando distalmente, ocasionalmente con alguna rama sobre la superficie de la lámina. Corte transversal con corteza con células chicas, médula con células grandes. Cistocarpos solitarios protruyendo de las láminas.

Localidades: Ushuaia (sitios urbano y no urbano), islas Bécasses, Isla de los Estados. Hábitat: submareal adherida al sustrato. Referencias: Ricker (1987, como *Rhodymenia subantarctica* R.W. Ricker), Boraso y Zaixso (2013).



Fig. 5.34 *Rhodymenia coccocarpa*: a) aspecto general, b) ejemplar femenino con cistocarpos.

Orden Rhodymeniales, Familia Rhodymeniaceae

Rhodymenia falklandica (W.R. Taylor) M.J. Wynne 2017

Talos de hasta más de 25 cm de alto, con base disciforme y fronde erecta con un pequeño estipe cilíndrico. El talo es acintado, alrededor de 1 cm de ancho abajo y algo más ancho arriba, alcanzando en las bifurcaciones hasta 1,5 cm. La ramificación abajo es irregularmente dicótoma y alterna distalmente. Los ápices de las ramas son redondeados, algo ensanchados antes de dividirse pero no espatulados. Los tetrasporangios se forman en pequeños folíolos ovados hasta reniformes, estipitados, de posición usualmente marginal sobre cada cara del folíolo. Localidades: Ushuaia (sitios urbano y no urbano), islas Bécasses, península Mitre. Hábitat: submareal adherida al sustrato. Referencias: Taylor (1939), Boraso y Zaixso (2013).

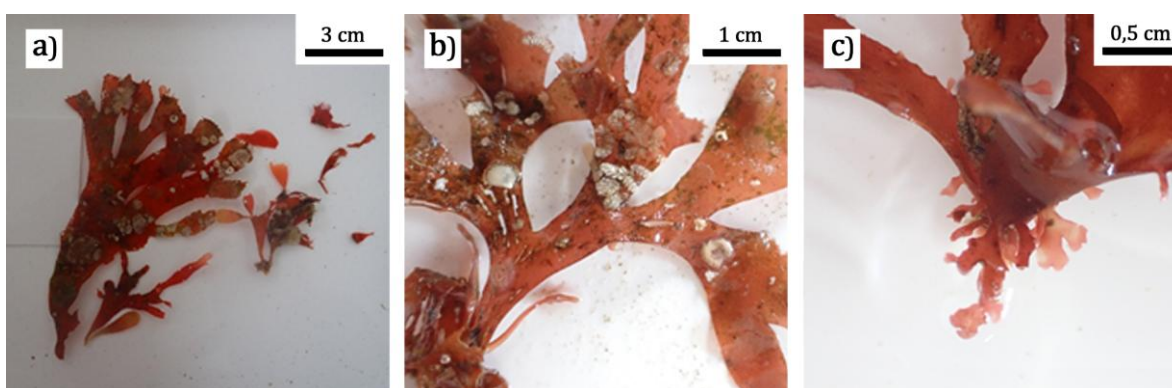


Fig. 5.35 *Rhodymenia falklandica*: a) aspecto general, b-c) detalle de ramificaciones.

Orden Rhodymeniales, Familia Rhodymeniaceae

Rhodymenia schmittii W.R. Taylor 1939

Talos de aspecto subpalmado, de hasta 17 cm de alto y 20 cm de ancho, formados por una ancha lámina plana dividida dicotómicamente, de cuatro a seis veces, con una base cuneiforme y subcilíndrica cerca de la base. El grosor del talo varía desde 330 μm en la base hasta 95 μm cerca de los ápices. La médula consta de dos a tres estratos de células grandes incoloras y varios estratos de células de tamaño decreciente hasta la corteza formada por células pigmentadas de 4,5 - 7,5 μm de diámetro. Tetrasporangios ovales, de 20 - 25 μm de diámetro y hasta 45 μm de largo, en soros terminales sobre láminas angostas. Localidades: Ushuaia (sitio no urbano), islas Bécasses. Hábitat: submareal adherida al sustrato. Referencias: Taylor (1939), Boraso y Zaixso (2013).

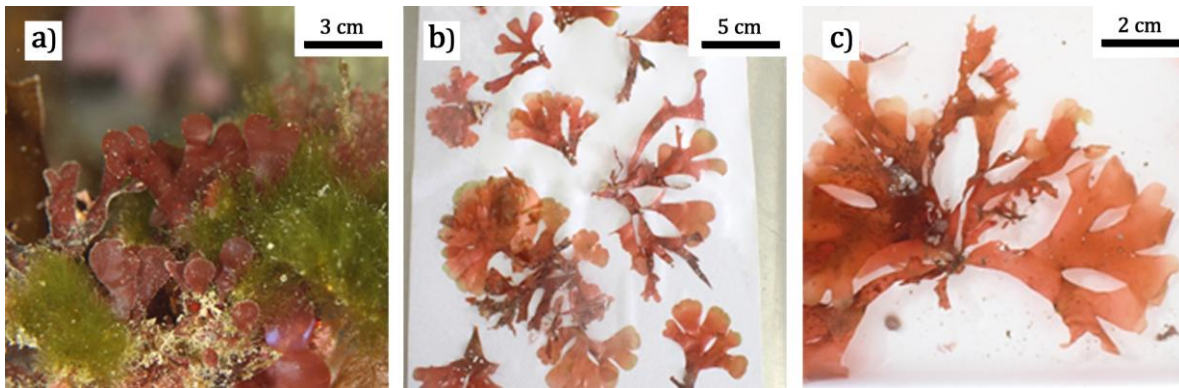


Fig. 5.36 *Rhodymenia schmittii*: a) aspecto general, b) ejemplares herborizados, c) detalle de ramificaciones. La imagen a fue tomada por Gonzalo Bravo en las islas Bécasses.

Orden Halymeniales, Familia Grateloupiaceae

Grateloupia cutleriae Kützinger 1843

Alga carnosa, púrpura a violada, membranosa, linear. Talo simple o con pocas a numerosas con proliferaciones marginales cortas. Con un pequeño disco basal. Médula laxa y corteza de 8-9 estratos celulares. Tetrasporas cruciadas. Localidad: Ushuaia (sitio urbano). Hábitat: submareal adherida al sustrato. Referencia: Skottsberg (1923), Boraso y Zaixso (2013).

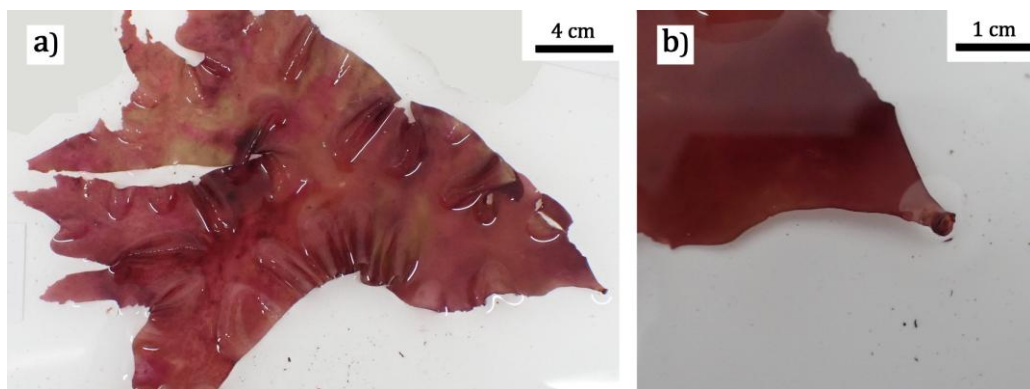


Fig. 5.37 *Grateloupia cutleriae*: a) aspecto general, b) detalle grampón.

Orden Gigartinales, Familia Cystocloniaceae

***Acanthococcus antarcticus* Hooker y Harvey 1845**

Talo de hasta 25 cm de alto, erecto, adherido por un grampón fibroso y ramificado. Los ejes principales son desde comprimidos hasta sub-cilíndricos y de hasta 3 mm de diámetro. La ramificación es desde rala hasta densa y hasta del quinto o sexto orden, alterna dística, irregular, sub-dicotómica o pectinada. Las ramas últimas son cortas y abruptamente afinadas, o largas y afinándose entonces gradualmente. Las ramas de último orden pueden llevar rámulas delicadas de crecimiento determinado, de hasta 2 mm de longitud. La estructura del talo es uniaxial, visible solo en las regiones apicales donde se observa una célula apical, las células axiales son alargadas, típicamente rodeadas de un racimo de rizoides y la médula está compuesta por uno a tres estratos de células voluminosas (300 x 400 μm). La corteza muestra uno a tres estratos de células progresivamente más pequeñas, siendo las células superficiales desde rectangulares a irregularmente poligonales y de 6 x 10 μm de diámetro. Los cistocarpos se ubican intercalares o subterminales en las ramas laterales, y pueden llevar desde ninguna hasta seis espinas. Los carposporangios de unos 50 μm de diámetro se ordenan en cadenas ramificadas. Las cavidades de los espermatangios son de hasta 50 μm de diámetro. Los talos masculinos llevan los espermatangios en soros superficiales ubicados en las ramas de orden superior. Los talos tetraspóricos son menos espinosos que los carpospóricos; los tetrasporangios zonados, de 20 - 50 x 50 - 1000 μm de diámetro, se encuentran inmersos en la corteza modificada. Localidades: baliza Davison, península Mitre, Isla de los Estados. Hábitat: submareal adherida al sustrato y epífita (e.g., sobre *Lessonia flavicans*). Referencias: Joly et al. (1964), Fredericq et al. (1992).

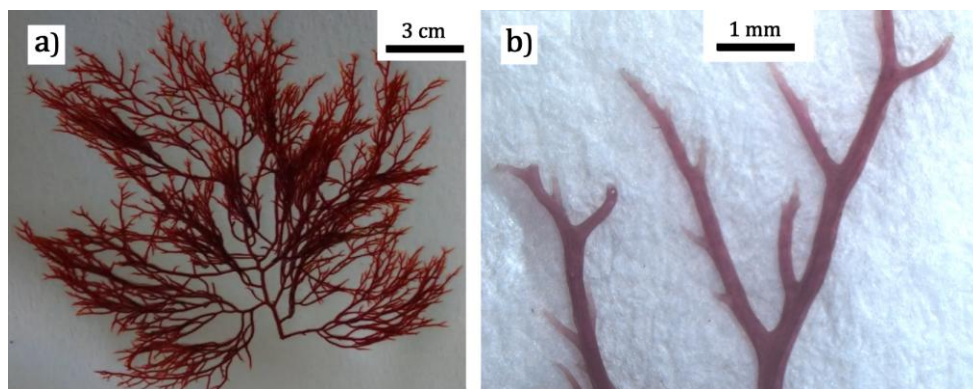


Fig. 5.38 *Acanthococcus antarcticus*: a) aspecto general, b) detalle de ramificación.

Orden Gigartinales, Familia Areschougiaceae

Rhabdonia coccinea (Harvey) Harvey 1847

Talos cilíndricos, delgados, continuos o segmentados, fronde de hasta 25 cm de alto, de estructura uniaxial, ramificados y con ramas laterales cortas, con ápices afinados. Cada célula del filamento central da una periaxial en tres planos longitudinales. La corteza es delgada con células isodiamétricas de diámetro decreciente hacia la superficie. Localidades: Ushuaia (sitios urbano y no urbano), baliza Davison. Hábitat: submareal adherida al sustrato y epífita (e.g., sobre *Lessonia flavicans*). Referencias: Boraso y Zaixso (2013).

Nota: Se debe considerar a esta determinación como provisoria hasta tanto no se realicen los correspondientes estudios moleculares para contrastar con los ejemplares identificados por Tonicelli et al. (2021) como *Meridionella obtusangula* (J.D. Hooker y Harvey) Tonicelli, M.E. Croce y Hommersand.

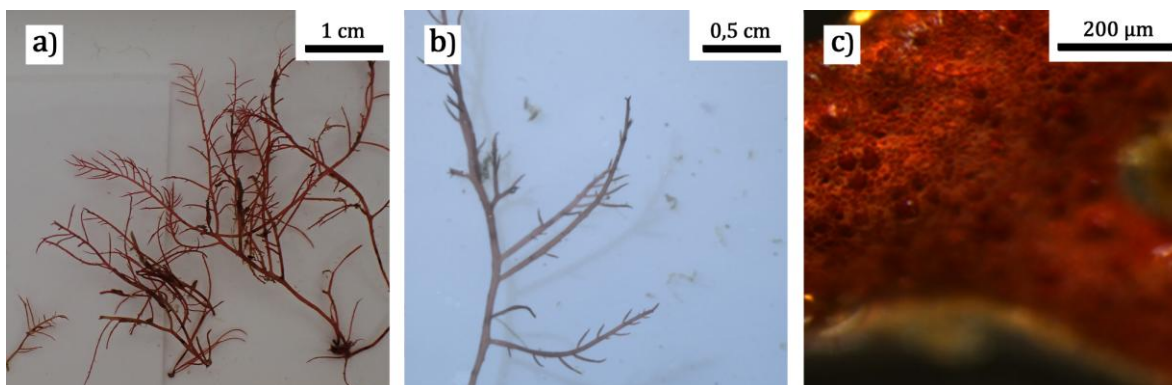


Fig. 5.39 *Rhabdonia coccinea*: a) aspecto general, b-c) detalle ramificación.

Orden Gigartinales, Familia Gigartinaceae

***Sarcopeltis skottsbergii* (Setchell y N.L. Gardner) Hommersand, Hughey, Leister y P.W. Gabrielson 2020**

Los talos son orbiculares, gruesos y cartilagosos, de hasta 60 cm de diámetro y de color rojo oscuro. Su posición en el terreno es paralela al sustrato, ya que se fijan al sustrato por medio de varios procesos rizoidales ubicados en un área sobre la cara abaxial. La superficie de gametofitos muestra abundantes papilas pediceladas, esféricas o irregulares, vegetativas o con uno a varios cistocarpos. Los tetrasporofitos presentan la superficie del talo lisa. Los talos masculinos son también de superficie lisa, con espermatangios superficiales. Localidades: Ushuaia (sitio no urbano), islas Bécasses, Isla de los Estados. Hábitat: submareal adherida al sustrato. Referencia: Boraso y Zaixso (2013).

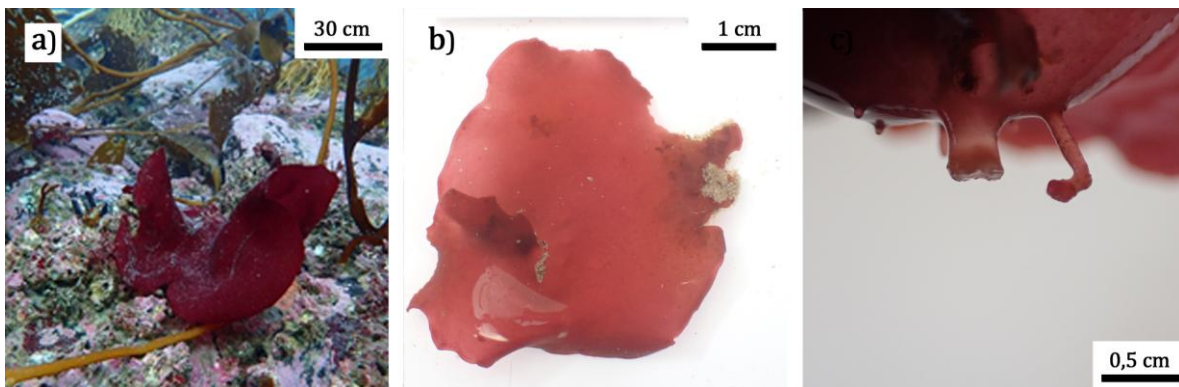


Fig. 5.40 *Sarcopeltis skottsbergii*: a) aspecto general de un ejemplar adulto, b-c) aspecto general y detalle de grampón de un ejemplar joven.

Orden Gigartinales, Familia Gigartinaceae

***Sarcothalia crispata* (Bory) Leister 1993**

Talos desde medianos hasta grandes, desde rojo púrpura hasta dorados, a veces tornasolados. Generalmente con un pequeño pie, ápices generalmente afinados, a veces bífidos. Bordes dentados hasta ciliados, comenzando a formarse desde la base del talo, extendiéndose luego apicalmente con densidad variable. Los carposporofitos muestran las características del género. Los tetrasporofitos se forman a partir de las células de la médula y son cruciados, formando en la madurez soros internos lenticulares. Los soros de tetrasporas y los cistocarpos protruyen solo levemente del talo. Las esporas

se liberan por rotura del talo. Localidad: Ushuaia (sitio urbano). Hábitat: submareal adherida al sustrato. Referencia: Boraso y Zaixso (2013).

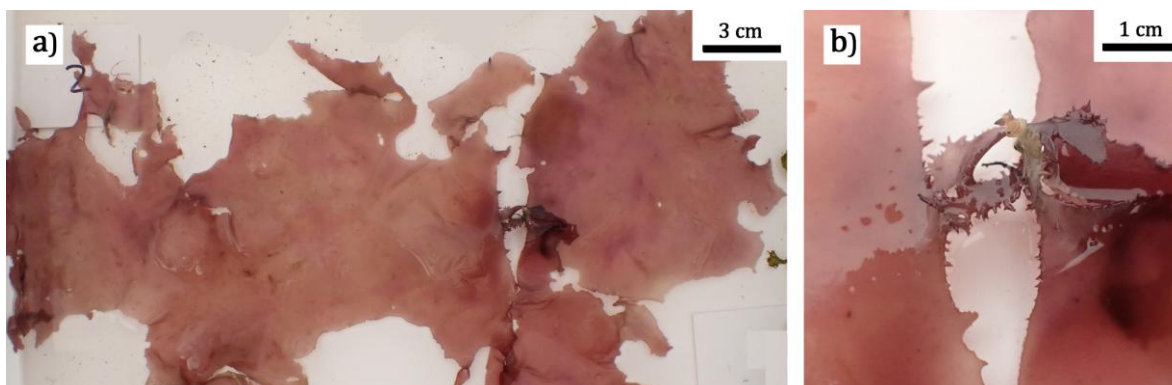


Fig. 5.41 *Sarcothalia crispata*: a) aspecto general, b) detalle de la base.

Orden Gigartinales, Familia Gigartinaceae

***Sarcothalia dichotoma* (Hooker f.) Leister 1993**

Comprende talos con ramificaciones subdicotómicas de uno a varios órdenes, de base plana, en forma de "v", de bordes sin denticulación. Las formas con la fronde menos dividida suelen mostrar las láminas más anchas, ovals hasta reniformes y las formas con más divisiones dicotómicas muestran láminas en forma de hoja angosta. A medida que el talo pierde tejido en el extremo distal debido a la emisión de esporas adopta la forma de un triángulo invertido; en la medida que el tejido remanente no se desprende el talo senescente puede devenir reticulado. En corte transversal se observa una médula con el centro filamentoso de hifas paralelas, un tejido intermedio de células alargadas dirigidas en todas direcciones y una corteza de filamentos anticlinales de células pequeñas. Las estructuras reproductivas son muy semejantes a las de *S. crispata*. Localidad: Isla de los Estados. Hábitat: submareal. Referencia: Boraso y Zaixso (2013).



Fig. 5.42 *Sarcothalia dichotoma*: aspecto general.

Orden Gigartinales, Familia Kallymeniaceae

***Callophyllis variegata* (Bory) Kützing 1843**

Talo de color rojo a rojo oscuro, y algo más claro distalmente, membranáceo hasta cartilaginoso, muy ramificado y prolífero en un plano, muy variable en aspecto, base de fijación reducida. Los ejemplares más jóvenes y regulares tienen forma de abanico con los extremos de las ramas parcialmente superpuestos. Los gametofitos femeninos llevan cistocarpos no pedunculados en las partes distales de la fronde. Los tetrasporofitos cruciados se ubican en la zona cortical; los espermatangios son cortados de la corteza externa. Localidades: Ushuaia (sitios urbano y no urbano), islas Bécasses, península Mitre, Isla de los Estados. Hábitat: submareal adherida al sustrato. Referencias: Boraso y Zaixso (2013).

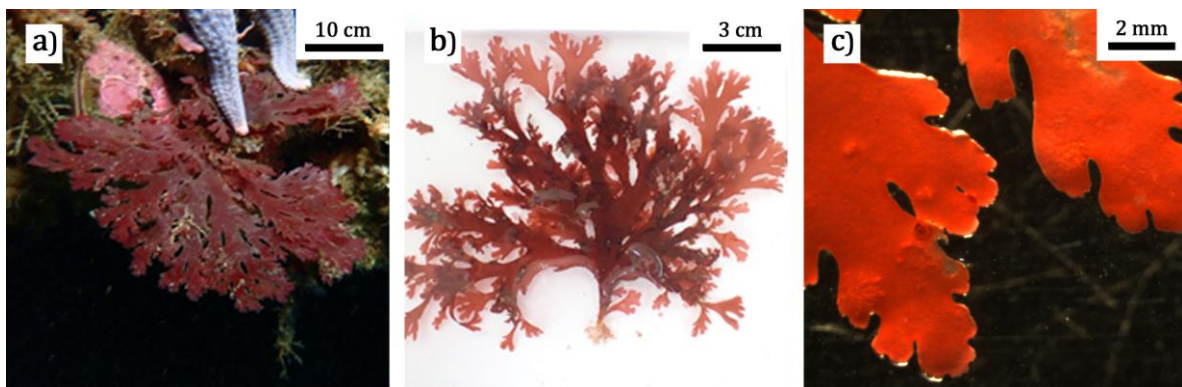


Fig. 5.43 *Callophyllis variegata*: a-b) aspecto general, c) detalle de ramificaciones.

Orden Gigartinales, Familia Kallymeniaceae

Callophyllis variegata var. *atrosanguinea* (Hooker f. y Harvey) Dickie 1879

Fronde color rojo sanguíneo oscuro, plana, con corto estipe, que se ensancha gradualmente en una lámina palmatilobada, los lóbulos son alargados, hasta de 1 cm, con lóbulos cuneiformes, dilatados, de axilas redondeadas, con el margen escasa y toscamente dentado, con extremos de las ramas sin tendencia a superponerse entre ellos. Las tetrasporas están dispersas por la superficie del talo. Localidades: Ushuaia (sitio no urbano), islas Bécasses, baliza Davison, península Mitre, Isla de los Estados. Hábitat: submareal adherida al sustrato. Referencia: Boraso y Zaixso (2013) como *Callophyllis atrosanguinea* (Hook. y Harv.) Hariot 1887.

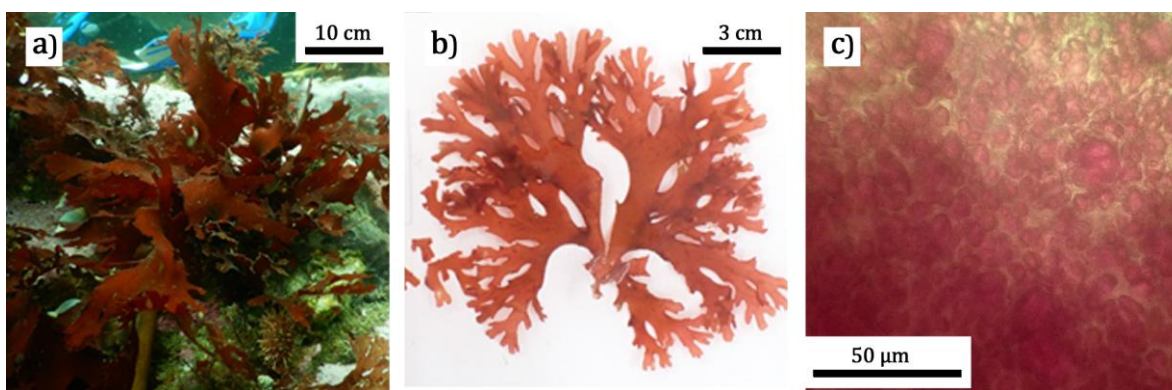


Fig. 5.44 *Callophyllis variegata* var. *atrosanguinea*: a-b) aspecto general, c) detalle tetrasporas.

Orden Ceramiales, Familia Callithamniaceae

Falklandiella harveyi (Hooker f.) Kylin 1956

Talos erectos, ramificados, de hasta 30 cm de alto, de color rojo vivo. Eje central de células grandes rectangulares, más cortas en el ápice, hasta 3-5 veces tan largas como anchas al centro y en la base. Corticación del eje casi total. Ramas laterales de crecimiento limitado sobre todas las células del eje, simples o con ramificaciones de primer grado, no corticadas. Reemplazadas ocasionalmente por ramas de crecimiento ilimitado similares al eje. Ápices de ramas simples encorvadas hacia adentro. Tetrasporangios sésiles, ovales, tetraédricamente divididos, terminales sobre las rámulas y el ápice de una rama determinada. Carposporofitos globosos protegidos totalmente por ramas encorvadas, en la porción subterminal de las ramas laterales. La mayoría de las células del gonimoblasto transformadas en carposporas. Localidad: península Mitre. Hábitat: submareal adherida al sustrato.

Referencia: Mendoza (1969a, como *Dasyptilon harveyi* (Hooker f.) Papenfuss), Boraso y Zaixso (2013).

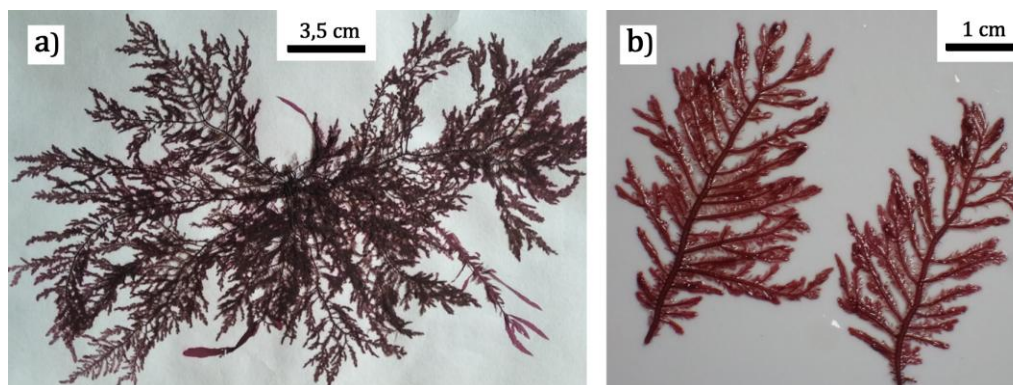


Fig. 5.45 *Falklandiella harveyi*: a) aspecto general, b) detalle ramificación.

Orden Ceramiales, Familia Ceramiaceae

***Antithamnion densum* (Suhr) M. Howe 1914**

Ramas de crecimiento determinado ubicadas sobre el eje en forma dística, opuestas; simples o llevando adaxialmente rámulas preferentemente distales, éstas simples o a veces con una ramita del siguiente orden; las ramas más largas de segundo orden están ubicadas en el centro de la rama primaria de crecimiento determinado y a veces ligeramente curvadas hacia atrás, dándole a la misma un aspecto algo flabelado. Cuando se desarrolla sobre el eje una rama lateral de crecimiento indeterminado se suprime la opuesta de crecimiento determinado. Las células glandulares son adaxiales y se apoyan sobre dos células de rámulas cortas del último orden, las que pueden mostrar hasta cuatro células distales luego de la célula glandular. Los carposporofitos son expuestos y los tetrasporofitos ovales, con un pedicelo formado por una célula pequeña, ubicados sobre las ramas de primer orden y reemplazando a la correspondiente de segundo orden, o sobre rámulas cortas y con una pequeña rama lateral sobre la célula del pie. Localidad: Ushuaia (sitio no urbano). Hábitat: epífita (e.g., sobre *Schizoseris dichotoma*). Referencias: Boraso y Zaixso (2013).

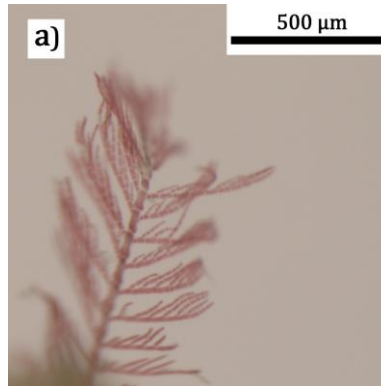


Fig. 5.46 *Antithamnion densum*: a) aspecto general, epífita sobre *Schizoseris dichotoma*.

Orden Ceramiales, Familia Ceramiaceae

Antithamnionella sp. 1 Lyle 1922

Talos erectos, filamentosos, aislados o agrupados en forma de matas pequeñas de 3-4 cm, ramificación dispuesta mayormente en un plano. Con las células glandulares apoyadas en una sola célula del talo como es típico del género. Localidad: Ushuaia (sitio urbano). Hábitat: epífita (e.g., sobre *Halopteris obovata*). Referencias: Mendoza y Nizovoy (2000), Boraso y Zaixso (2013).

Nota: por el tipo de ramificación en un plano no es *Antithamnionella ternifolia*, que es la especie citada para la región.

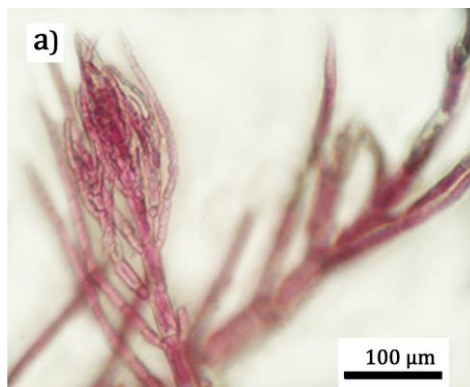


Fig. 5.47 *Antithamnionella* sp. 1: a) aspecto general, epífita sobre *Halopteris obovata*.

Orden Ceramiales, Familia Ceramiaceae

Ceramium diaphanum (Lightfoot) Roth 1806

Talos erectos de color rojo vivo, de hasta 4-6 cm de alto, talo subdicotómico. Ápices muy encorvados hacia adentro. Ejes de células grandes corticados en los nudos por células grandes internamente y pequeñas externamente, irregularmente dispuestas externamente. Largo de las células del eje, 1-3 el alto de los nudos. Ramas laterales a partir de los nudos, corticadas, de ápices no encorvados. Tetrasporangios ovales de 50 x 70 µm en región superior abultada de los nudos. Gonimoblastos globosos, con 4-5 ramas involucrales, sobre ramas laterales y prolíferas. Localidad: Ushuaia (sitio urbano). Hábitat: epífita (e.g., sobre *Lophurella hookeriana*) y formando matas (e.g., con *Derbesia marina* y *Acrosiphonia arcta*). Referencias: Mendoza (1969a), Boraso y Zaixso (2013).

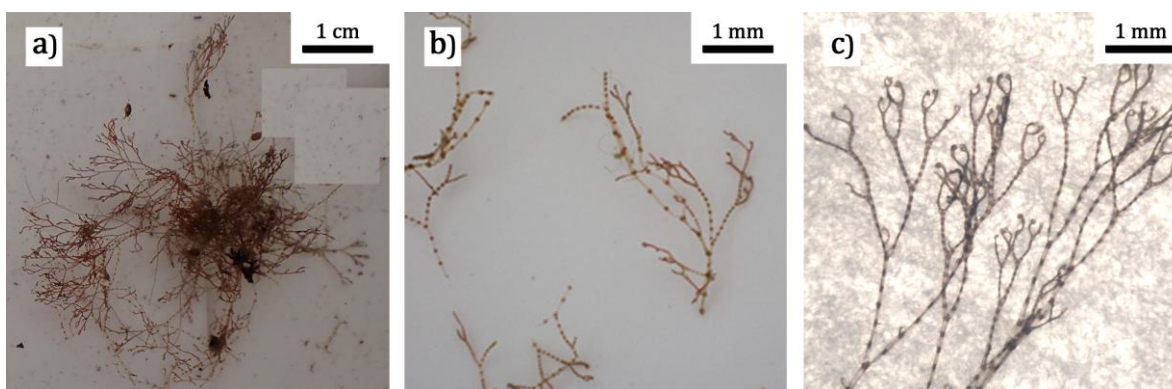


Fig. 5.48 *Ceramium diaphanum*: a) aspecto general, b-c) detalle ramificaciones.

Orden Ceramiales, Familia Ceramiaceae

Ceramium virgatum Roth 1797

Talos rojo-parduzco, pseudodicotómicos, proliferaciones laterales cortas variando en grado de abundancia. Talo con varias ramas primarias más desarrolladas que las proliferaciones laterales. Ramas apicales apenas encorvadas hacia adentro, con los ápices de crecimiento jóvenes encorvados hacia adentro y enderezándose a medida que la rama envejece. Con nudos algo marcados por corticación más pequeña e internudos con células corticales algo más largas que anchas, esta característica más notable hacia las zonas medias en inferiores del talo. Gonimoblastos globosos, cubiertos por 2-4 râmulas involucrales de tamaño variable, las que generalmente no alcanzan a recubrirlo cuando está completamente desarrollado. Localidad: Ushuaia (sitios urbano y no urbano). Hábitat: epífita (e.g., sobre *Lophurella hookeriana*) y formando matas (e.g., con *Derbesia marina* y *Acrosiphonia arcta*). Referencia: Boraso y Zaixso (2013).

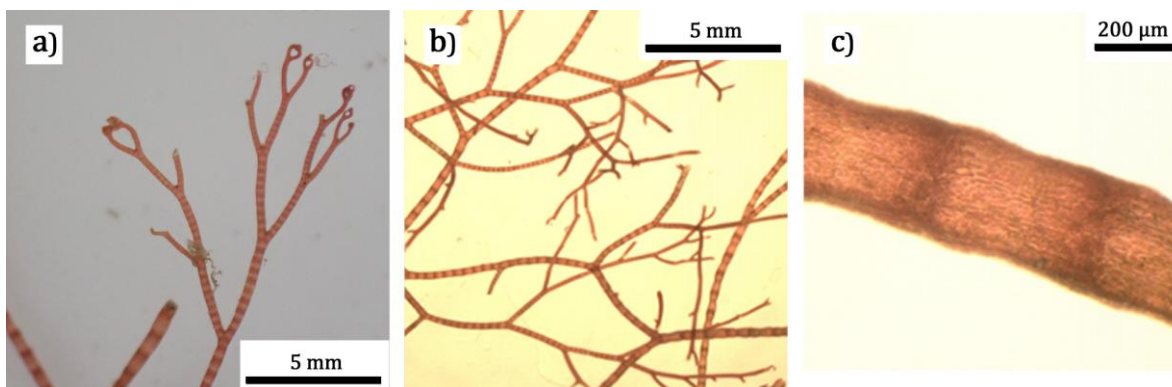


Fig. 5.49 *Ceramium virgatum*: a) aspecto general, b-c) detalle ramificaciones.

Orden Ceramiales, Familia Ceramiaceae

Pterothamnion simile (Hooker f. y Harvey) Nägeli 1862

Talos filamentosos, aislados o agrupados en forma de matas delicadas, pequeñas de 2-5 cm, adheridas al sustrato por rizoides, de color rojo. Los ejes erectos presentan desarrollo monopoidal, abundantemente ramificados. Las ramas laterales son opuestas, ramificadas hasta 2 o 4 orden. Localidades: Ushuaia (sitio no urbano), Isla de los Estados. Hábitat: submareal. Referencia: Boraso y Zaixso (2013).

Nota: posiblemente constituya el primer registro de esta especie para Tierra del Fuego, porque si bien aparece una cita de *Antithamnion simile* en Mendoza y Nizovoy (2000), el concepto de *A. simile* según estos autores (Mendoza 1969a) corresponde a un real *Antithamnion*, probablemente a *A. densum*.

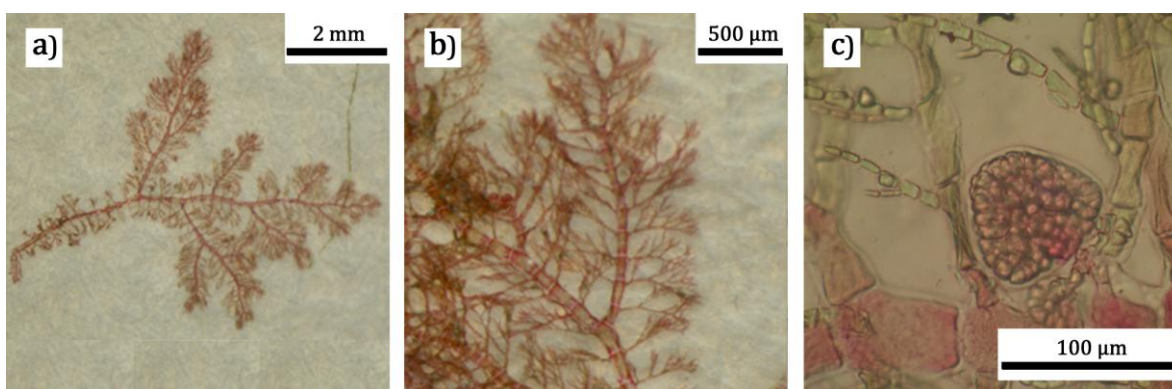


Fig. 5.50 *Pterothamnion simile*: a) aspecto general, b) detalle ramificaciones, c) detalle cistocarpo.

Orden Ceramiales, Familia Wrangeliaceae

***Griffithsia antarctica* Hooker f. y Harvey 1847**

Talos erectos, filamentosos, de hasta 20 cm de alto, de color rojo vivo. Ejes de células largas, cilíndricas. La pseudodicotomía original deviene en una aparente dicotomía del talo. Crecimiento apical por células cortas. Rizoides basales incoloros. Tetrasporangios y espermatangios en verticilos densos apicales de ramas unicelulares cortas protectoras. Localidades: Ushuaia (sitios urbano y no urbano), islas Bécasses, Isla de los Estados. Hábitat: submareal. Referencias: Mendoza (1969a), Boraso y Zaixso (2013).

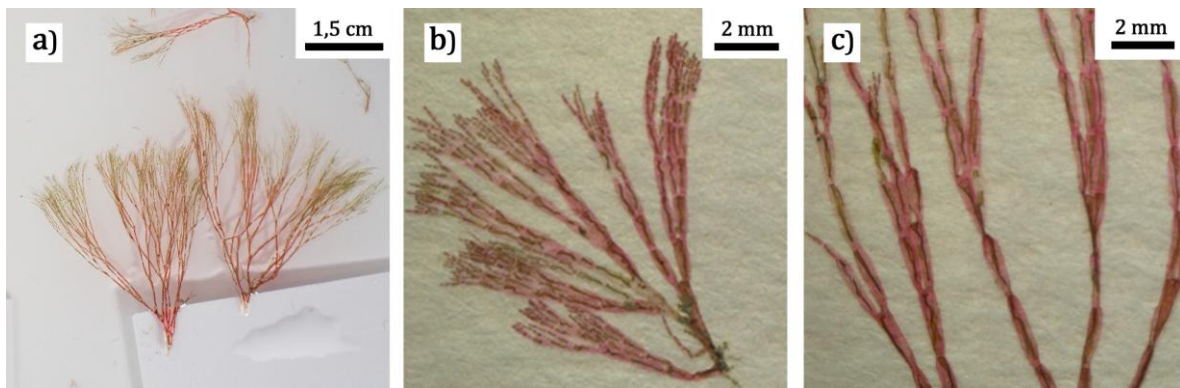


Fig. 5.51 *Griffithsia antarctica*: a) aspecto general, b-c) detalle ramificaciones.

Orden Ceramiales, Familia Wrangeliaceae

***Medeiothamnion flaccidum* (Hooker f. y Harvey) J.F. Brauner 1979**

Talos corticados, mayormente erectos, rosados, delicados, de hasta 12 cm de largo, formados por filamentos ramificados hasta de cuarto orden, en forma opuesta en cada verticilo cerca de los ápices, pero opuesta, alterna dística o pectinada y más irregular hacia la base. Ramas ligeramente curvadas hacia arriba desde la base. Mayormente sin corticar excepto hacia la base. Adhesión por rizoides de 1-2 células. Células del eje principal muy largas, de 150-310 μm de diámetro. Eje excurrente con células de 35-50 μm de diámetro. Procarpos sobre células subapicales de ramas de crecimiento limitado sobre ramas de último y penúltimo orden. Los primordios de los gonimoblastos dan varios gonimolobos y estos producen unas 15 ramas carposporangiales que dan dos carposporangios terminales cada una. El conjunto se rodea de ramas involucrales en uno o dos ciclos a partir de células estériles del procarpio. Espermatangios sobre râmulas cortas. Tetraesporangios ovales, tetraédricos

en la mitad distal de células de ramas del último o penúltimo orden, sésiles o sobre pedicelos cortos, generalmente adaxiales. Localidades: Ushuaia (sitio no urbano), Isla de los Estados. Hábitat: submareal, epífita (e.g., sobre *Rhodomenia* spp.) y formando matas. Referencias: Pujals (1970) como *Medeiothamnion sanctacrucense*, Brauner (1979).

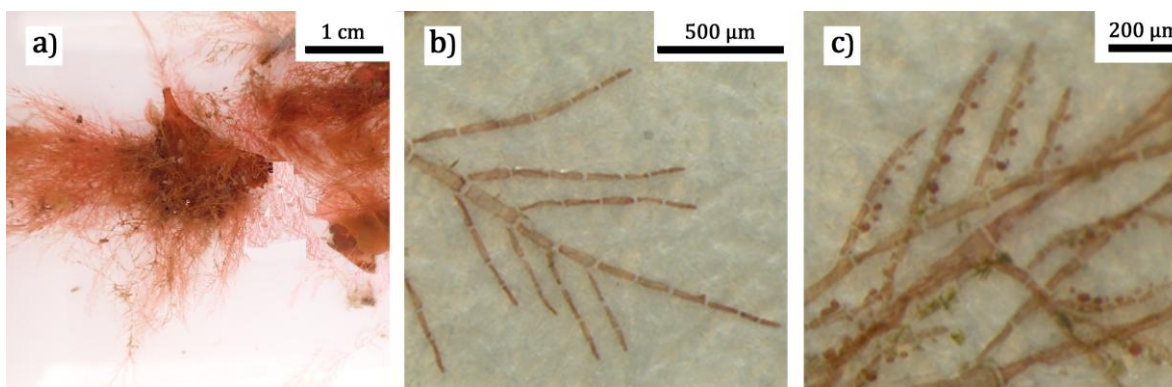


Fig. 5.52 *Medeiothamnion flaccidum*: a) aspecto general, b) detalle ramificación, c) detalle de tetrasporangios.

Orden Ceramiales, Familia Delesseriaceae

Cladodonta lyallii (Hooker f. y Harvey) Skottsberg 1923

Talos de hasta unos 25 cm de alto, formadas por un eje desnudo abajo y por frondas membranosas polistromáticas, consistentes, rojo vivo, con nervadura central y laterales apareadas, muy ramificadas marginalmente, a veces llegando a varios órdenes de ramificación con hojuelas de crecimiento limitado con borde serrado- dentado. Crecimiento por una célula apical que se divide transversalmente. Tetrasporangios en soros entre las nervaduras, en dos estratos, especialmente en las hojuelas de los bordes. Cistocarpos globosos con ostiolo prominente. Espermatangios en soros por toda la superficie, entre las nervaduras. Localidades: Ushuaia (sitio no urbano), islas Bécasses, península Mitre, Isla de los Estados. Hábitat: submareal adherida al sustrato. Referencias: Mendoza (1969b), Boraso y Zaixso (2013).

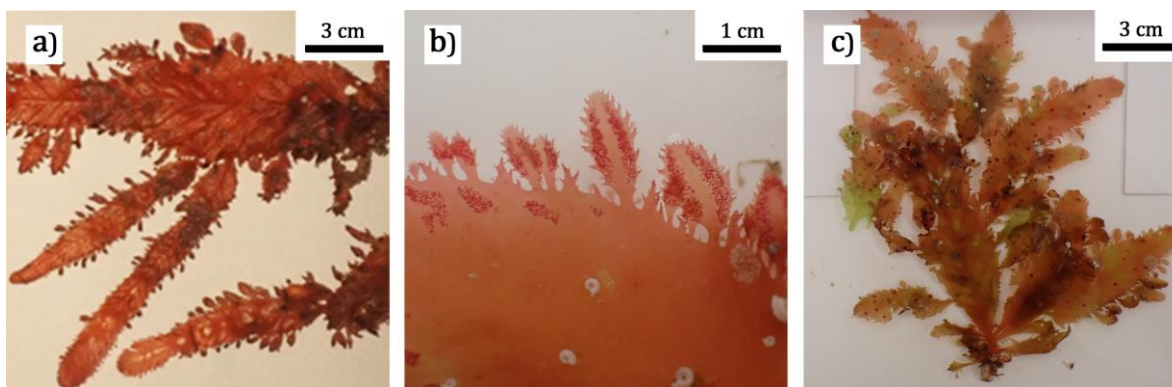


Fig. 5.53 *Cladodonta lyallii*: a) aspecto general, b) ejemplar con tetrasporangios en hojuelas, c) ejemplar con cistocarpos.

Orden Ceramiales, Familia Delesseriaceae

Hymenena falklandica Kylin 1924

Talos de hasta 30 cm de alto de color rojo oscuro, con un estipe que se continúa en una fronde dividida repetidamente en forma dicotómica en segmentos dispuestos en abanico. Frondes monostromáticas en los ápices y bordes, polistromáticas al centro formando nervaduras centrales conspicuas. Con micronervaduras. Cistocarpos globosos, dispersos. Tetrasporocisto en soros pequeños, espermatangios en soros alargados en la región apical. Localidad: islas Bécasses. Hábitat: submareal, epífita sobre *M. pyrifera* y *L. flavicans*. Referencia: Mendoza (1969b).

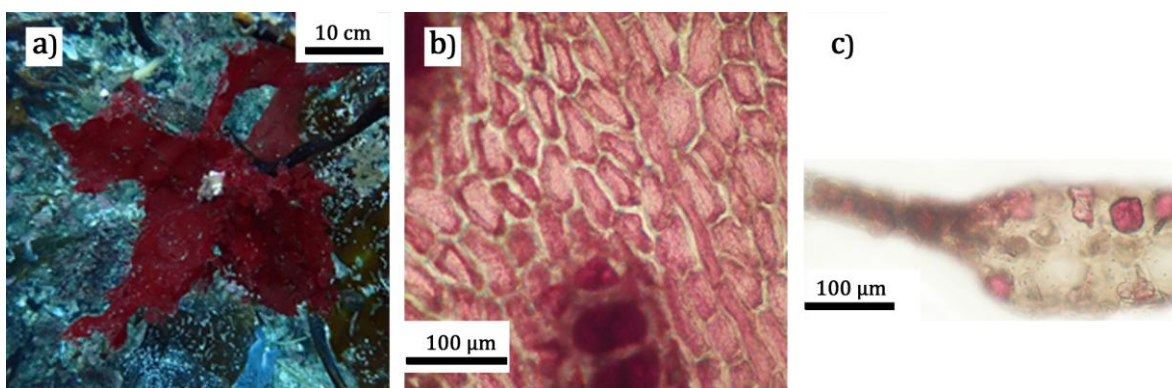


Fig. 5.54 *Hymenena falklandica*: a) aspecto general, b) detalle de nervaduras, c) corte por soro.

Orden Ceramiales, Familia Delesseriaceae

***Hymenena laciniata* (Hooker f. y Harvey) Kylin 1924**

Talos de hasta 20 cm de color rosado o pardo claro. La lámina se encuentra dividida en segmentos anchos, radiando desde el centro, muy lobulados, lóbulos deviniendo a veces acintados y con micro ondulaciones en el borde lateral. Células marginales algo más pequeñas que el resto. La nervadura central no es muy conspicua y el talo posee micronervaduras. Cistocarpos globosos, dispersos. Tetrasporocisto en soros pequeños, sobre ambos lados de la fronde, espermatangios en soros sobre ambas caras de la fronde. Localidades: Ushuaia (sitio no urbano), baliza Davison, península Mitre. Hábitat: submareal. Referencia: Mendoza (1969b).

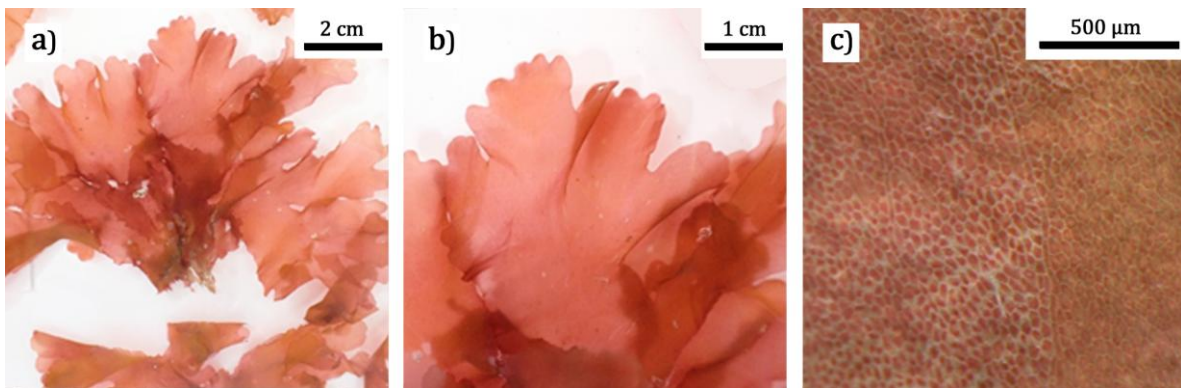


Fig. 5.55 *Hymenena laciniata*: a) aspecto general, b) detalle de borde de la lámina, c) vista superficial de micronervaduras.

Orden Ceramiales, Familia Delesseriaceae

***Myriogramme livida* (Hooker f. y Harvey) Kylin 1924**

Talo de hasta 15 cm de alto, con una única nervadura basal dividida dicotómicamente, elíptica en sección transversal. Fronde dividida en anchos segmentos oblongos. En las porciones marginales el talo es monostromático. Tetrasporangios en soros biestratificados, visibles sobre ambas caras de la fronda. Cistocarpos globosos con un poro apical distribuidos sobre todo el talo. Localidades: Ushuaia (sitios urbano y no urbano), Isla de los Estados. Hábitat: submareal adherida al sustrato. Referencia: Mendoza (1969c).

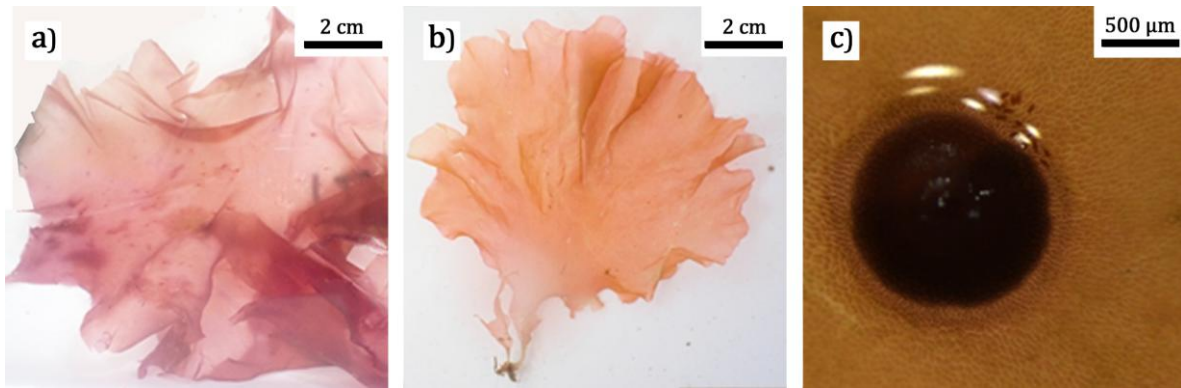


Fig. 5.56 *Myriogramme livida*: a-b) aspecto general, c) detalle cistocarpo.

Orden Ceramiales, Familia Delesseriaceae

Paraglossum lancifolium (J. Agardh) J. Agardh 1898

Fronde alargadas, delicadas, de hasta 30 cm de largo, con nervadura media y algunos nervios laterales opuestos. Ocasionalmente con ramificaciones desde la nervadura central. Cistocarpos globosos, sésiles sobre hojuelas sobre las nervaduras. Tetrasporangios en soros a lo largo de la nervadura central o en hojuelas sobre la misma. Localidades: Ushuaia (sitios urbano y no urbano), Isla de los Estados. Hábitat: submareal adherida al sustrato. Referencias: Boraso y Zaixso (2007), Hommersand et al. (2009), Lin et al. (2012).

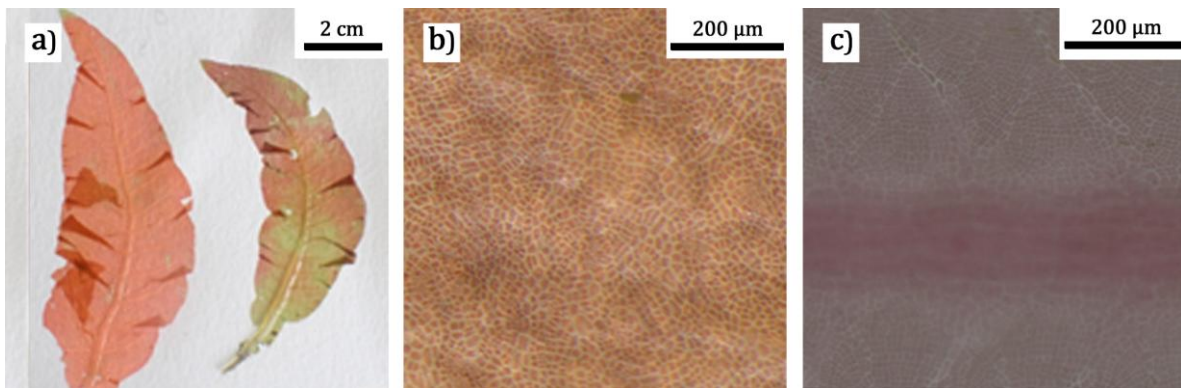


Fig. 5.57 *Paraglossum lancifolium*: a) aspecto general, b) ordenamiento celular, c) detalle de la nervadura central y ordenamiento celular.

Orden Ceramiales, Familia Delesseriaceae

***Paraglossum salicifolium* (Reinsch) M. Lin, Fredericq y Hommersand 2012**

Láminas individuales de hasta 11- 25 cm de largo y hasta 18 mm de ancho. Márgenes enteros, ligeramente ondulados. Nervadura central bien desarrollada. Venas laterales simples desarrollándose hasta los márgenes. Láminas ramificadas una o dos veces desde el borde de la nervadura central. Las alas son monostromáticas excepto en las venas, las que tienen rizoides mezclados con las células grandes. Tetrasporangios y procarpios en hojitas especiales partiendo de la nervadura central. Los tetrasporofilos tienen alrededor de 1 mm de largo y 600-700 μ de ancho y tienen márgenes serrados. Las hojuelas cistocárpicas son un poco más pequeñas y serradas en los bordes. Cistocarpos subterminales en pequeñas hojuelas a lo largo de la nervadura central hasta 1mm de largo y 0,5 mm de ancho. El pericarpio está adornado con abundantes apéndices espinosos a veces en forma de corona. Localidades: islas Bécasses, península Mitre, Isla de los Estados. Hábitat: submareal adherida al sustrato. Referencia: Lin et al (2012).

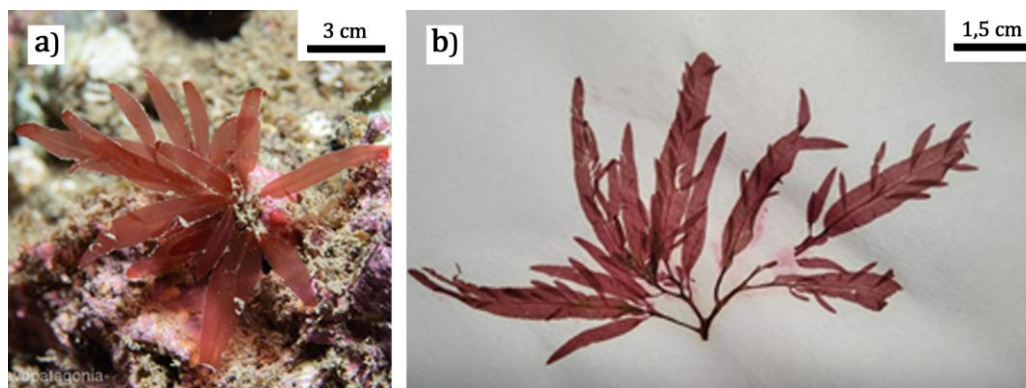


Fig. 5.58 *Paraglossum salicifolium*: a) aspecto general, b) ejemplar herborizado. La imagen a es una foto tomada por Gonzalo Bravo en las islas Bécasses.

Orden Ceramiales, Familia Delesseriaceae

***Pseudophycodrys phyllophora* (J. Agardh) Skottsberg 1923**

Talos foliosos, generalmente repartidos en varias láminas no numerosas, lobadas irregularmente denticulada, ligeramente asimétrico. La lámina joven es monostromática y se vuelve paulatinamente polistromática y generalmente con un solo estrato cortical. Con nervadura central conspicua y nervios laterales desde opuestos hasta alternos, a veces furcados, Las células del filamento central hacia el

ápice se comportan como en *Delesseria*, ya que no se dividen transversalmente, pero más abajo empiezan a dividirse transversalmente. Las células de la región central se alargan y forman la nervadura central, las venas laterales se forman de la misma manera dirigiéndose hacia las células apicales marginales, es decir con un crecimiento secundario que frecuentemente no produce venación opuesta sino alterna. Aunque los procarpos no se forman sobre las venas suelen hacerlo en su proximidad y a veces asociados a una vena secundaria. Cistocarpos cónicos, dispersos sobre y entre los nervios. Localidades: Ushuaia (sitios urbano y no urbano), islas Bécasses, Isla de los Estados. Hábitat: submareal adherida al sustrato. Referencias: Skottsberg (1923), Boraso y Zaixso (2007, 2013).

Nota: una característica de *Pseudophycodrys* que permite diferenciarlo de *Phycodrys* es la presencia de hifas en la nervadura, que se ven en corte transversal como células pequeñas entre las más grandes.

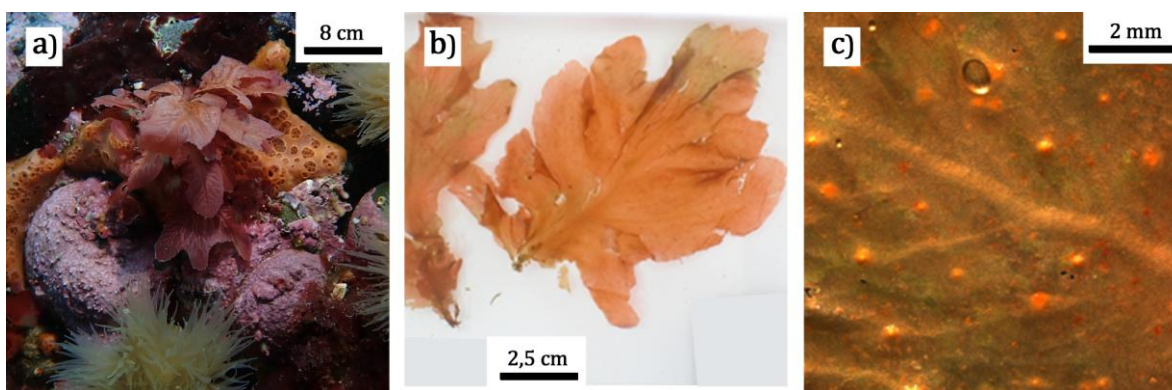


Fig. 5.59 *Pseudophycodrys phyllophora*: a-b) aspecto general, c) detalle cistocarpos sobre lámina. La imagen a es una foto tomada por Cecilia Alonso en las islas Bécasses.

Orden Ceramiales, Familia Delesseriaceae

Phycodrys quercifolia (Bory) Skottsberg 1922

Frondes de rosado brillante, de hasta 25 cm de alto, compuestas de varias láminas hasta de 8 cm de ancho. Ejes a veces denudados, con láminas laterales de hasta 2 cm de ancho, con nervadura media y venas laterales opuestas, pinnadas. Nervadura central compuesta de células grandes sin rizoides, venas laterales opuestas. Cistocarpos dispersos entre las venas. Soros tetrasporangiales pequeños, de hasta 0,5 mm, a veces confluyendo, dispuestos submarginalmente entre las venas. Localidad: Isla de los Estados. Hábitat: submareal adherida al sustrato. Referencias: Wiencke y Clayton (2002), Boraso y Zaixso (2007).

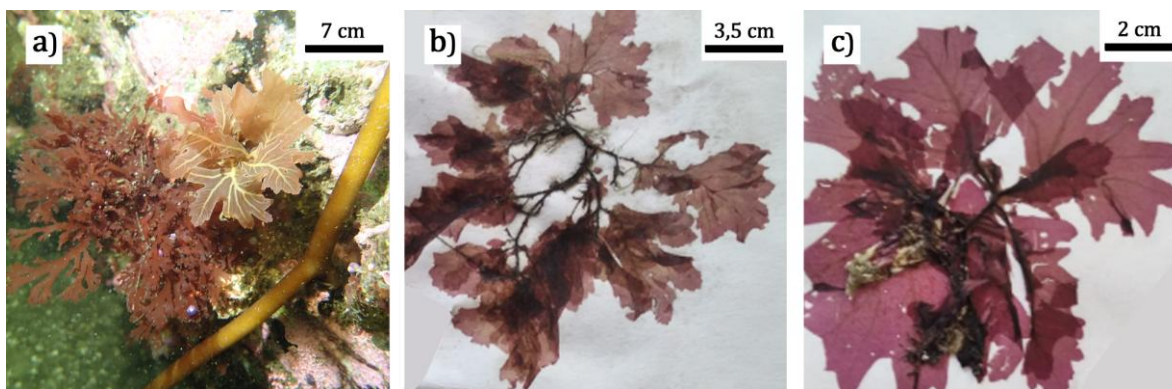


Fig. 5.60 *Phycodrys quercifolia*: aspecto general del talo.

Orden Ceramiales, Familia Delesseriaceae

Phycodrys sp 1 Kützting 1843

Talos hasta de 15 cm de largo y 15 cm de ancho. Lámina membranosa dividida dicotómicamente en lóbulos profundos, con la base angosta y con nervadura macroscópica. Las colecciones del material que se ilustra corresponden por su anatomía al género *Phycodrys*. Localidades: Ushuaia (sitio urbano), naufragio del Buque Sarmiento (54° 51' 41.0" S, 67° 51' 22.3" O), muelle del Club Náutico AFASyN. Hábitat: submareal adherida al sustrato, se observó también creciendo sobre estructuras de hierro en un naufragio y en un muelle. Referencia: para la zona austral están citadas *Phycodrys quercifolia*, *P. antarctica* y *P. austrogeorgica* (Papenfuss 1964).

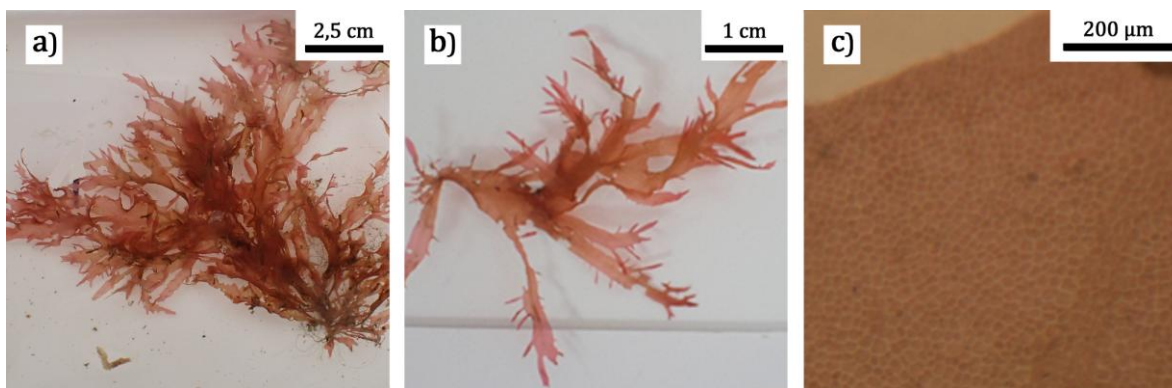


Fig. 5.61 *Phycodrys* sp 1.: a-b) aspecto general, c) vista superficial.

Orden Ceramiales, Familia Delesseriaceae

***Schizoseris condensata* (Reinsch) R.W. Ricker 1987**

Talos de hasta 45 cm de alto, de color desde rojo-anaranjado hasta rojo oscuro, adheridos al sustrato por un disco pequeño. Fronda constituida por una lámina primaria monostromática angosta, con una gruesa nervadura central ramificada y algunos nervios laterales que en los talos viejos están flanqueados por los restos de la fronde hendida y recubiertos por pequeñas hojas proliferantes monostromáticas. Bordes de láminas lisos o finamente serrados. La lámina es polistromática en la zona de los soros. El cistocarpo presenta un ostiolo prominente. Con gran célula de fusión en forma de candelabro; gonimoblasto transformándose casi completamente en carposporangios sub-esféricos, terminales o laterales en los gonimoblastos. Tetrasporangios en soros irregulares cubriendo la lámina en las zonas monostromáticas o polistromáticas en la parte superior de la lámina. Localidades: baliza Davison, Isla de los Estados. Hábitat: submareal adherida al sustrato. Referencia: Mendoza (1969b, como *Schizoseris laciniata*).

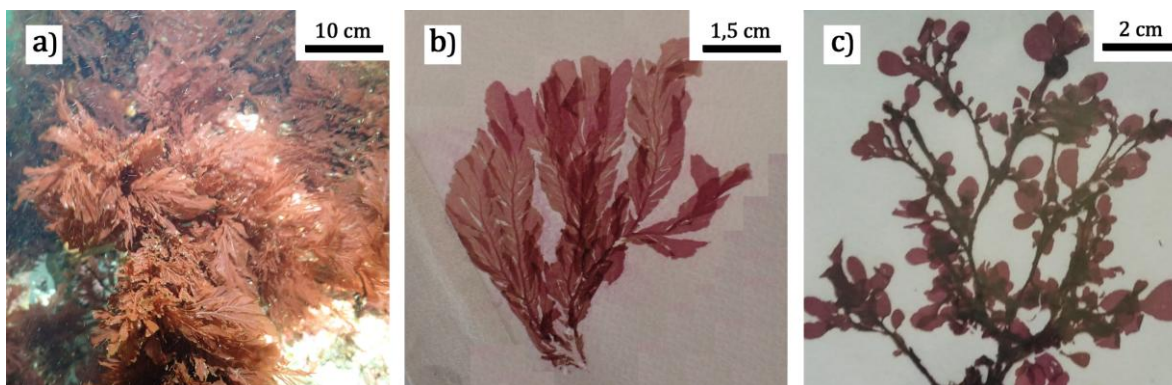


Fig. 5.62 *Schizoseris condensata*: a) aspecto general, b) detalle láminas, c) talo viejo con nervaduras centrales denudadas y pequeñas proliferaciones laterales ovales.

Orden Ceramiales, Familia Delesseriaceae

***Schizoseris dichotoma* (Hooker f. y Harvey) Kylin 1924**

Talo inicialmente formado por un sola fronde obovada, luego biloba, con una nervadura central visible solo en la porción basal que se ramifica repetidamente en forma dicotómica hasta hacerse evanescente hacia los bordes. Fronde adulta con eje desnudo por rotura de la lámina, la que queda limitada a las porciones remanentes apicales y a hojas proliferantes sobre la nervadura, similares a la

original pero más angostas. Cistocarpos sobre las nervaduras, tetrasporangios dispersos sobre la fronde. Localidad: Ushuaia (sitios urbano y no urbano). Hábitat: submareal adherida al sustrato. Referencia: Boraso y Zaixso (2013).

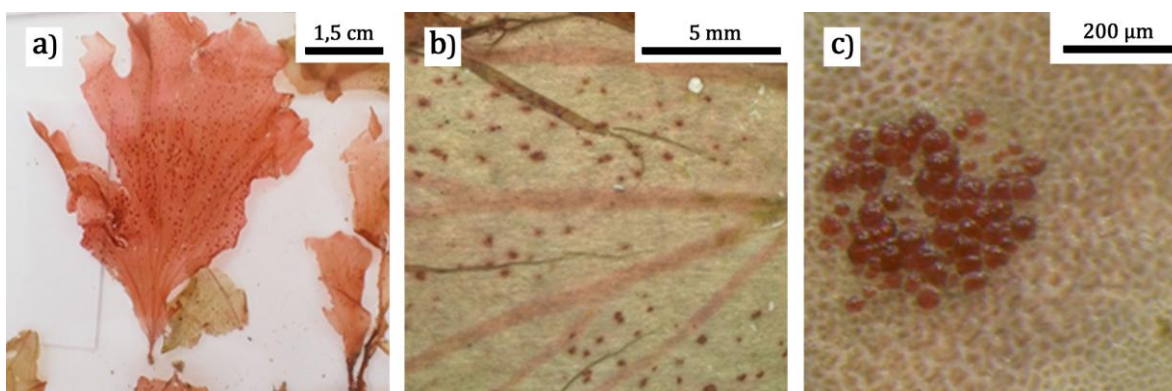


Fig. 5.63 *Schizoseris dichotoma*: a) aspecto general de una lámina, b) detalle de lámina con nervaduras y tetrasporangios, c) detalle de tetrasporangios.

Orden Ceramiales, Familia Delesseriaceae

Schizoseris griffithsia (Suhr) M.J. Wynne 1989

Talos grandes de hasta 45 cm de alto, color rojo intenso. Adheridos al sustrato por un pequeño disco con un estipe de 2-3 cm. Fronde con una gruesa nervadura ramificada repetidamente en forma dicotómica. Eje desnudo en la zona basal del talo. Fronde monostromática, rara vez con dos estratos, persistente, frecuentemente hendida en forma oblicua desde el borde hacia el centro, quedando tiras de pocos cm con nervaduras centrales divididas. Con proliferaciones dispersas marginales o sobre la nervadura media. Crecimiento por células meristemáticas apicales que se dividen oblicuamente por sus dos caras, originando filas por divisiones intercalares. Borde de las frondes con papilas. Nervaduras con células internas grandes y externas progresivamente más pequeñas, no ordenadas en filas. Tetrasporangios originados en células corticales internas, agrupados en soros a los lados de las nervaduras laterales. Procarpios usualmente sobre las 1974nervaduras laterales del último orden o sobre la superficie de la fronde, cistocarpos de 0,8 mm de diámetro. Localidad: Ushuaia (sitio no urbano). Hábitat: submareal adherida al sustrato. Referencia: Mendoza (1974) como *Schizoseris davisii* (Hook. y Harv.) Kylin 1924.

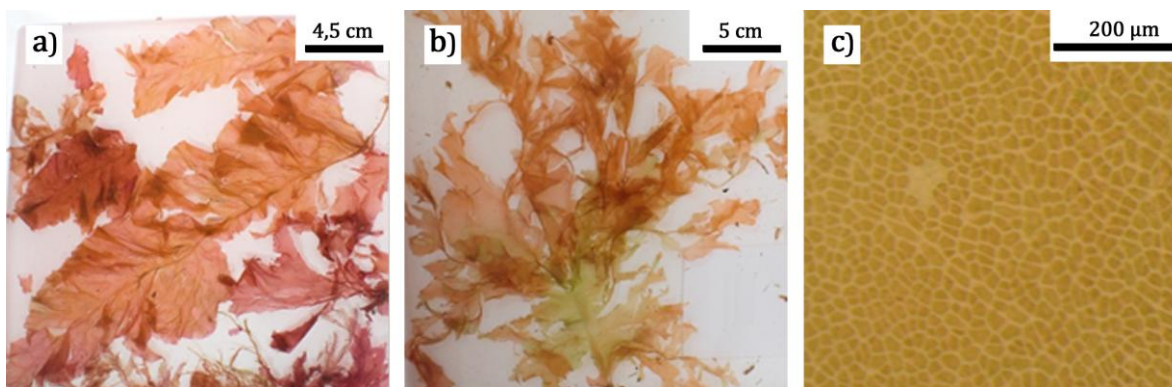


Fig. 5.64 *Schizoseris griffithsia*: a-b) aspecto general, c) ordenamiento celular.

Orden Ceramiales, Familia Delesseriaceae

Heterosiphonia berkeleyi Montagne 1842

Talos color rojo, de hasta 14 cm de alto. Ejes vegetativos simpódicos con 4 a 10 periaxiales, con r  mulas laterales de menor porte, ramificadas a su vez simpodialmente en varios   rdenes; las r  mulas del   ltimo orden parcialmente monosif  nicas, de entre 2 y 15 c  lulas. Localidades: Ushuaia (sitios urbano y no urbano), baliza Davison, pen  sula Mitre, Isla de los Estados. H  bitat: submareal adherida al sustrato y ep  fita (e.g., *Lophurella hookeriana*). Referencia: Boraso y Zaixso (2013).

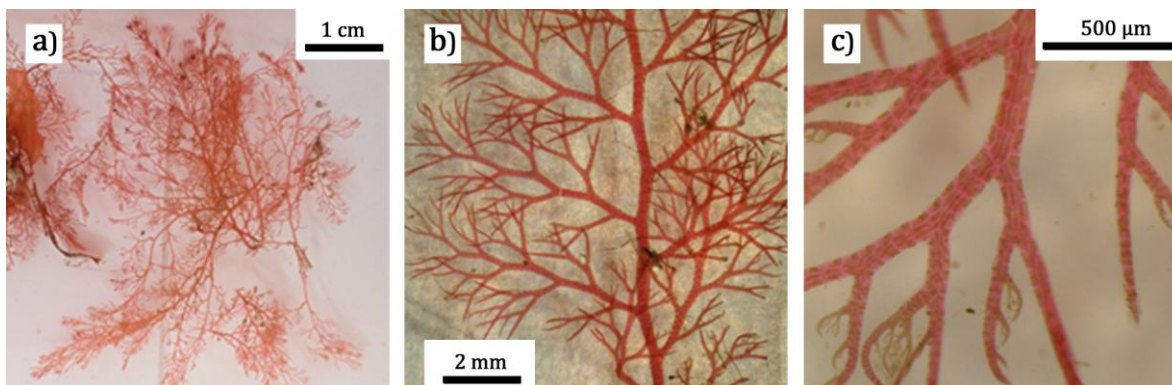


Fig. 5.65 *Heterosiphonia berkeleyi*: a) aspecto general, b-c) detalle ramificaciones.

Orden Ceramiales, Familia Rhodomelaceae

Bostrychia intricata (Bory) Montagne 1852

Talos rojo oscuro a violáceos, decumbentes, en céspedes espesos, muy ramificados lateralmente, con hasta 10- 12 pericentrales, las que dan pericentrales de segundo orden, cada una de las cuales se divide transversalmente dando un filamento de hasta 6 o más células que crecen hacia la base. Adhesión al sustrato por rizoides. Localidad: Ushuaia (sitio urbano y no urbano). Hábitat: intermareal y submareal adherida al sustrato. Referencia: Macaya et al. (2021).

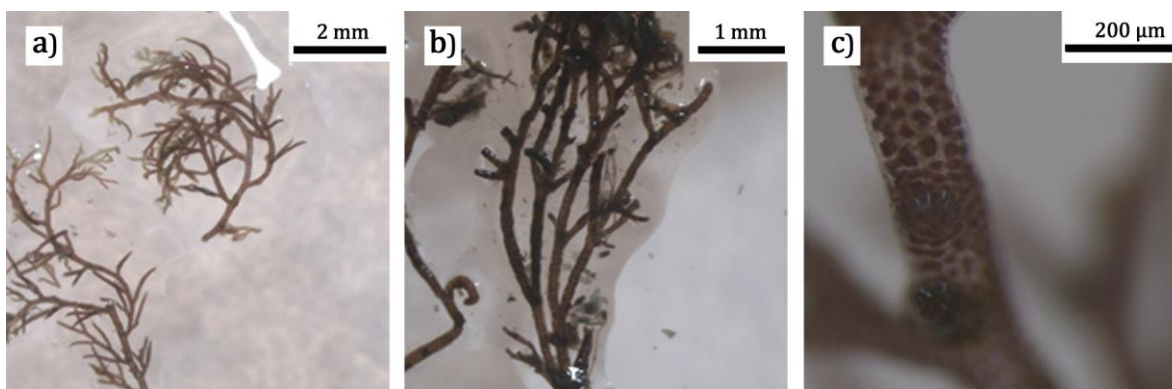


Fig. 5.66 *Bostrychia intricata*: a-b) aspecto general, c) ordenamiento celular.

Orden Ceramiales, Familia Rhodomelaceae

Lophurella hookeriana (J. Agardh) Falkenberg 1901

Talos pardo negruzcos, con ramificación de aspecto subdicotómico, ligeramente lúbricos, que adhieren medianamente al papel. Ramas laterales en varios órdenes, frecuentemente con rámulas laterales, ligeramente curvadas hacia el eje. La estructura polisifónica, con 4 células pericentrales. Las células corticales son isodiamétricas hacia los ápices y alargadas hacia la base. Los tetrasporangios se forman en ramas laterales cortas, engrosadas, sin tricoblastos, terminadas en una célula globosa o hemisférica, la que se divide transversalmente dando varias células achatadas. Tetrasporangios ubicados en espiral, muy voluminosos cuando están maduros y sobresaliendo del talo, dándole a la rama fértil un aspecto en zig-zag. Localidades: Ushuaia (sitios urbano y no urbano), islas Bécasses, baliza Davison, Isla de los Estados. Hábitat: submareal adherida al sustrato. Referencia: Boraso y Zaixso (2013).

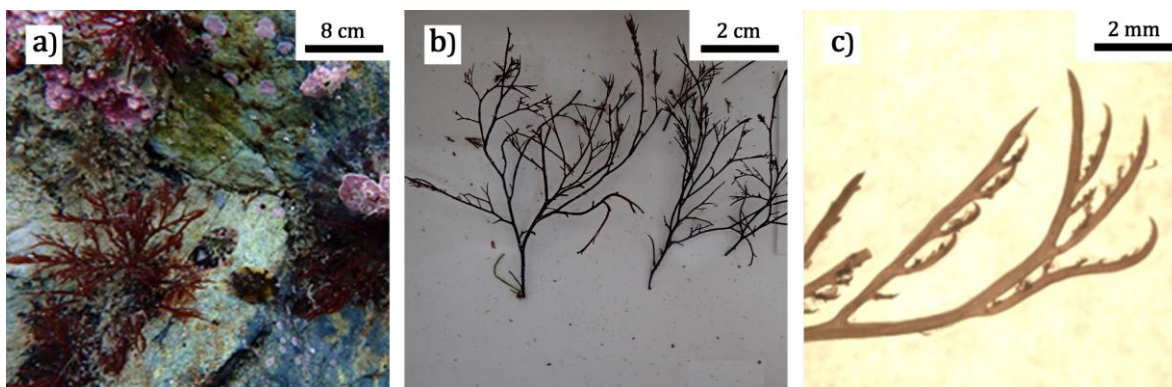


Fig.5.67 *Lophurella hookeriana*: a-b) aspecto general, c) detalle ramificación.

Orden Ceramiales, Familia Rhodomelaceae

Picconiella pectinata (Hooker f. y Harvey) G. DeToni 1936

Talos de aspecto repetidamente plumoso, delicados. Las ramas de crecimiento determinado son de color más oscuro que las más delicadas en crecimiento activo y presentan el eje polisifónico, mayormente no corticado y r  mulas uniseriadas, algo r  gidas, con la c  lula apical redondeada. Las ramas laterales de crecimiento indeterminado llevan r  mulas simples uniseriadas desde el segmento proximal, vecino al eje, esa primera r  mula suele ser m  s larga que las ubicadas m  s distalmente, dando el aspecto que la rama lateral est   ubicada en la axila entre la misma y el eje. Localidades: Ushuaia (sitios urbano y no urbano), islas B  casses, Isla de los Estados. H  bitat: submareal adherida al sustrato, ep  fita sobre otras macroalgas rojas (e.g., *Lophurella hookeriana*) o sobre conchillas. Referencia: Boraso y Zaixso (2013).

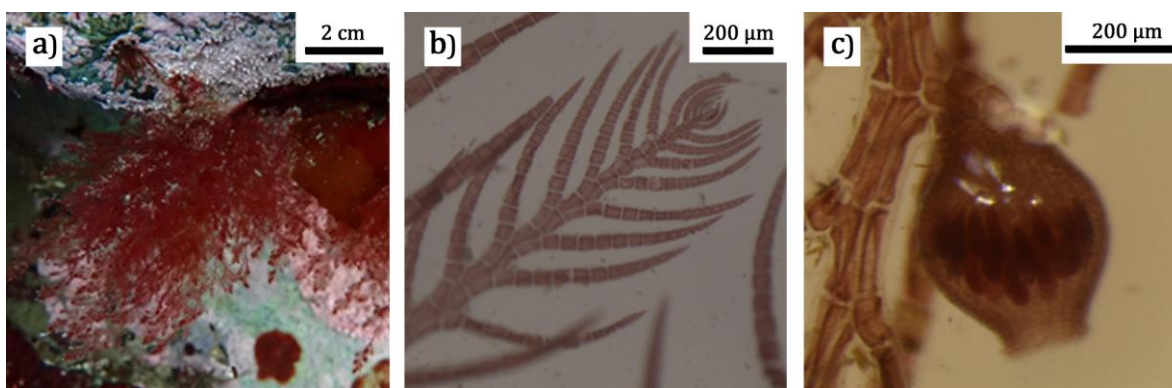


Fig. 5.68 *Picconiella pectinata*: a) aspecto general, b) detalle ramificaci  n, c) cistocarpo.

Orden Ceramiales, Familia Rhodomelaceae

***Polysiphonia anisogona* Hooker f. y Harvey 1845**

Talos color rojo vivo repetidamente ramificados en forma pseudodicotómica. La zona basal algo decumbente con rizoides. Ejes sin corticación, con 10 -14 pericentrales. Ramas de unos 300 μm de diámetro. Células muy largas en la porción inferior del talo, cada segmento mostrando una relación del largo y el ancho de entre 2 y 3. El origen de las ramas es axilar en los tricoblastos caducos. Localidades: Ushuaia (sitios urbano y no urbano), Isla de los Estados. Hábitat: submareal. Referencias: Ricker (1987), Boraso y Zaixso (2013).

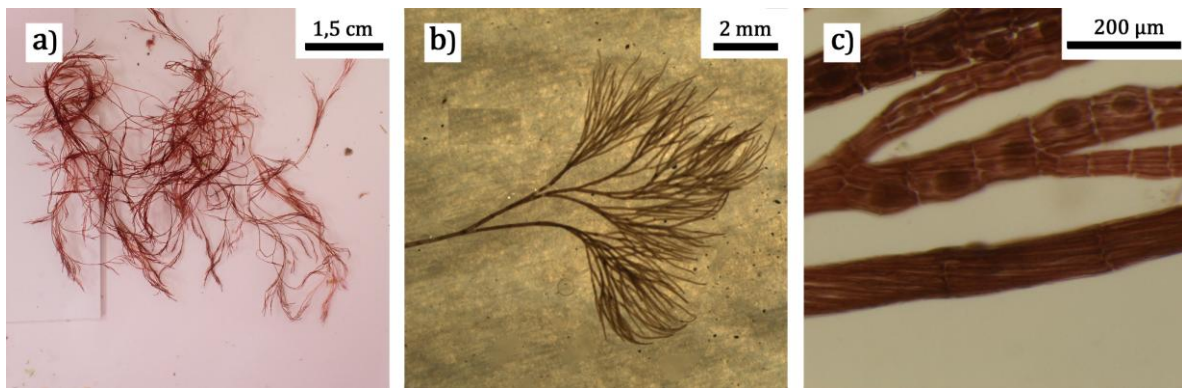


Fig. 5.69 *Polysiphonia anisogona*: a) aspecto general, b-c) detalle ramificación.

CAPÍTULO 6

Conclusiones generales

Este el primer estudio en monitorear estacionalmente mediante buceo científico la dinámica poblacional, la biodiversidad de macroalgas asociadas y los efectos de las presiones urbanas de la ciudad de Ushuaia sobre los bosques subantárticos de *M. pyrifera*. Para esta investigación, se implementaron diferentes estrategias de muestreo que permitieron abordar los objetivos propuestos en esta Tesis. Estos métodos incluyeron la realización de transectas, cuadrantes, corte de esporofitos, y muestreo de variables ambientales. Los métodos alternativos para el monitoreo de la biodiversidad asociada a los bosques utilizados en esta Tesis, tales como la utilización de censos errantes fotográficos en muestreos exploratorios en sitios remotos pueden promoverse no solo como método científico para el estudio de estos ecosistemas sino también para actividades de ciencia ciudadana, lo que a su vez contribuirá a la protección de los bosques y a la educación ambiental en cuanto a la importancia de los mismos. Para este fin, se incluyeron imágenes e información taxonómica de 68 especies de macroalgas identificadas durante el desarrollo de esta Tesis. Algunos de estos registros constituyen la primera observación para la especie en la región o permiten ampliar el material disponible para su estudio. A partir de la riqueza de macroalgas registrada en esta Tesis, se están realizando análisis moleculares que permitirán corroborar las identificaciones realizadas de acuerdo con observaciones morfológicas. Esta información contribuirá de manera significativa al conocimiento biogeográfico de la región.

La presente Tesis permitió demostrar los efectos de las presiones antrópicas de la ciudad de Ushuaia sobre los bosques subantárticos de *Macrocystis pyrifera* en el canal Beagle, Tierra del Fuego. Los resultados obtenidos indican que las descargas urbanas modifican tanto las condiciones físicas del ambiente como la estructura del bosque y su biodiversidad asociada (Fig. 6.1). Los aportes de

material particulado en la zona urbana aumentan la atenuación de la luz dentro del bosque y reducen la calidad del sustrato. La disponibilidad de nutrientes, en cambio, presentó mayor variabilidad estacional que entre sitios. Los aportes de material particulado promueven condiciones de oscurecimiento costero que afectan las estrategias morfológicas y reproductivas de *M. pyrifera*. El Índice de Estructura del Bosque (KSI), propuesto en esta Tesis y publicado en uno de los artículos que de ella resultaron, mostró que el bosque en el sitio expuesto a las presiones urbanas presenta esporofitos con un menor número de láminas pero con mayor superficie total, mostrando una vez más la gran plasticidad fenotípica de *M. pyrifera*. A su vez, las presiones derivadas de la ciudad de Ushuaia afectan la biodiversidad asociada a los bosques. En el sitio urbano, se observó una mayor densidad de potenciales herbívoros (erizos y lapas) y se detectaron cambios en el ensamble de macroalgas asociadas que revelan la presencia de especies formadoras de *turf* con sedimento atrapado y una mayor abundancia de macroalgas verdes oportunistas. La menor densidad de esporofitos adultos de *M. pyrifera* observada en el sitio urbano y la evidencia de que el reclutamiento está siendo fuertemente disminuido indican una potencial fragmentación del bosque que podría limitar la capacidad de *M. pyrifera* de actuar como ingeniera ecosistémica y reducir la persistencia del bosque en este ecosistema costero subantártico. Estos resultados subrayan la importancia de implementar programas de gestión y protección de los bosques de macroalgas, especialmente considerando que los bosques fueron declarados de interés institucional por la Administración de Parques Nacionales de Argentina.

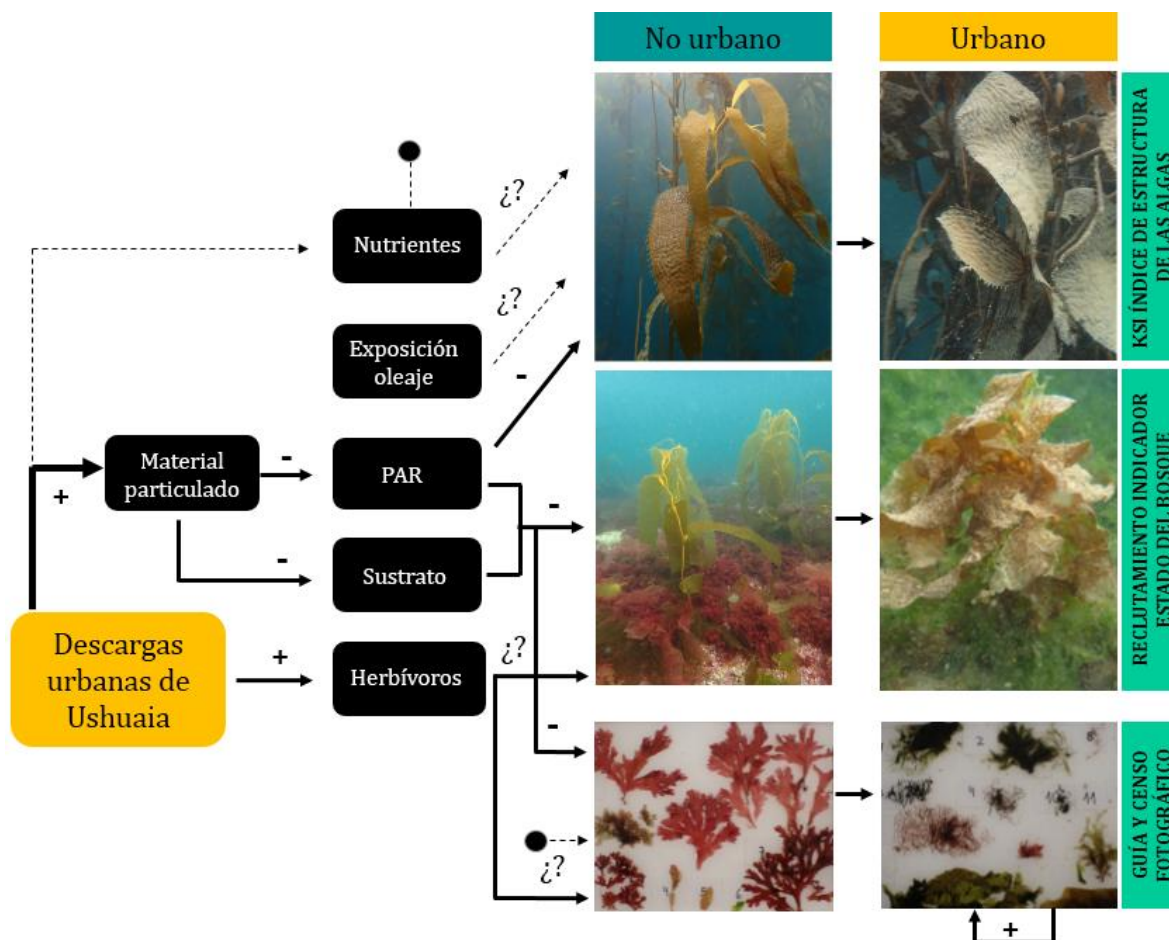


Fig. 6.1 Conclusiones generales: principales resultados y perspectivas a futuro. Las descargas urbanas de la ciudad de Ushuaia modifican el ambiente del bosque, afectan la morfología y el reclutamiento de *Macrocytis pyrifera*, y promueven cambios en la biodiversidad asociada.

A partir de los resultados obtenidos en esta Tesis, han surgido nuevas preguntas de investigación. Futuros trabajos podrían abordar algunos de estos interrogantes, por ejemplo relacionados con el efecto de la exposición al oleaje o los efectos de los diferentes factores estudiados en las etapas tempranas del reclutamiento de *M. pyrifera*. Asimismo, se destaca la necesidad de implementar estrategias de monitoreo de los bosques de macroalgas a escala regional y a largo plazo, por ejemplo a partir del uso de sensores remotos que permitan investigar y comprender mejor las tendencias en la dinámica de los bosques y en los factores que determinan su persistencia.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Airolidi L (2003) The effects of sedimentation on rocky coast assemblages. *Oceanogr Mar Biol* 41:161–236
- Anderson MJ, Gorley RN, Clarke KR (2008) PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods. PRIMER-E Ltd, Plymouth, UK, 214 pp.
- Andrade C, Brey T (2014) Trophic ecology of limpets among rocky intertidal in Bahía Laredo, Strait of Magellan (Chile). *An Inst Patagon* 42:65–70 <https://doi.org/10.4067/S0718-686X2014000200006>
- Andrade C, Ríos C, Gerdes D, Brey T (2016) Trophic structure of shallow-water benthic communities in the sub-Antarctic Strait of Magellan. *Polar Biol* 39:2281–2297 <https://doi.org/10.1007/s00300-016-1895-0>
- Andrew NL, Choat JH (1982) The influence of predation and conspecific adults on the abundance of juvenile *Evechinus chloroticus* (Echinoidea: Echinometridae). *Oecologia* 54:80–87 <https://doi.org/10.1007/BF00541113>
- Asensi AO (1971) La función de las papilas de *Cladothele* Hook et Harv. (Phaeophyta). *Physis* 30:539–542
- Asensi AO (1975) Observations sur la phéophycée australe: *Corycus lanceolatus*. *Skottsbo. Botaniste* 42:153–166
- Asensi AO (1976) Observaciones sobre *Cladothele decaisnei* Hooker et Harvey (Phaeophyta). *Physis* sec.A 35 (90):1–14
- Asensi AO, de Reviers B (2009) Illustrated catalogue of types of species historically assigned to *Lessonia* (Laminariales, Phaeophyceae) preserved at PC, including a taxonomic study of three South American species with a description of *L. searlesiana* sp. nov. and a new lectotypification of *L. flavicans*. *Cryptogamie, Algol* 30:209–249
- Asensi AO, Küpper FC (2012) Seasonal periodicity and reproduction of brown algae (Phaeophyceae) at Puerto Deseado (Patagonia). *Bot Mar* 55:217–228 <https://doi.org/10.1515/bot-2012-0002>
- Balestrini C, Manzella G, Lovrich GA (1998) Simulación de corrientes en el Canal Beagle y Bahía Ushuaia, mediante un modelo bidimensional. *Serv Hidrogr Nav* 98:1–58
- Bagur M, Richardson CA, Gutiérrez JL, Arribas LP, Doldan MS, Palomo MG (2013) Age, growth and mortality in four populations of the boring bivalve *Lithophaga patagonica* from Argentina. *J Sea Res* 81:49–56 <https://doi.org/10.1016/j.seares.2013.04.003>
- Bayley D, Brickle P, Brewin P, Golding N, Pelembe T (2021) Valuation of kelp forest ecosystem services in the Falkland Islands: A case study integrating blue carbon sequestration potential. *One Ecosystem* 6:e62811 <https://doi.org/10.3897/oneeco.6.e62811>

- Beaton EC, Küpper FC, van West P, Brewin PE, Brickle P (2020) The influence of depth and season on the benthic communities of a *Macrocystis pyrifera* forest in the Falkland Islands. *Polar Biol* 43:573-586 <https://doi.org/10.1007/s00300-020-02662-x>
- Bell TW, Cavanaugh KC, Siegel DA (2015) Remote monitoring of giant kelp biomass and physiological condition: An evaluation of the potential for the Hyperspectral Infrared Imager (HypIRI) mission. *Remote Sens Environ* 167:218-228 <https://doi.org/10.1016/j.rse.2015.05.003>
- Bell TW, Allen JG, Cavanaugh KC, Siegel DA (2020) Three decades of variability in California's giant kelp forests from the Landsat satellites. *Remote Sens Environ* 238:110811 <https://doi.org/10.1016/j.rse.2018.06.039>
- Blain CO, Shears NT (2020) Nutrient enrichment offsets the effects of low light on growth of the kelp *Ecklonia radiata*. *Limnol Oceanogr* 65:2220-2235 <https://doi.org/10.1002/lno.11449>
- Blain CO, Hansen SC, Shears NT (2021) Coastal darkening substantially limits the contribution of kelp to coastal carbon cycles. *Glob Chang Biol* 27:5547-5563 <https://doi.org/10.1111/gcb.15837>
- Boraso AL, Piriz ML (1975) Las especies del género *Codium* (Chlorophyta) en el litoral argentino. *Physis sec. A* 69:245-256
- Boraso de Zaixso AL (2003) Adiciones al conocimiento de *Ballia* Harvey (Balliales, Rhodophyta) Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica. 38:139-147
- Boraso de Zaixso AL (2004) Chlorophyta marinas de Argentina. *Historia Natural- Segunda Serie (Bs.As.)* 3:95-119 http://www.fundacionazara.org.ar/Down/HN2_11.pdf
- Boraso de Zaixso AL, Zaixso JM (2007) Algas marinas bentónicas. En. Atlas de Sensibilidad ambiental del mar y de la costa. Demetrio Boltovskoy (Ed.) (PNUD). http://web.archive.org/web/20090614234834/http://atlas.ambiente.gov.ar/tematicas/mt_02/macroalgas.htm
- Boraso de Zaixso AL, Zaixso JM (2013) Elementos para el estudio de las macroalgas de Argentina. 204 p. Versión impresa: ISBN 978-987-1937-13-4. Versión digital: ISBN 978-987-1937-14-1
- Brauner JF (1979) Developmental morphology and taxonomy of *Medeiothamnion flaccidum* (Hooker Harvey) comb. nov. (Ceramiaceae, Rhodophyta) from Southern America. *Phycologia* 18: 338-346
- Bravo G, Livore J, Bigatti G (2021) Monitoring rocky reef biodiversity by underwater geo-referenced photoquadrats. *Underwater Technology* 38:17-24 <https://doi.org/10.3723/ut.38.017>
- Bravo G, Kaminsky J, Bagur M, Alonso CP, Rodríguez M, Frayse C, Lovrich G, Bigatti G (2023) Roving diver survey as a rapid and cost-effective methodology to register species richness in sub-Antarctic kelp forests. *Diversity* 15:354 <https://doi.org/10.3390/d15030354>

- Bujalesky GG (2011) The flood of the Beagle valley (11,000 YR BP), Tierra del Fuego. *Anales Instituto Patagonia* 39:5-21 <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-686X2011000100001>
- Buschmann AH, Vásquez JA, Osorio P, Reyes E, Filún L, Hernández-González MC, Vega A (2004a) The effect of water movement, temperature and salinity on abundance and reproductive patterns of *Macrocystis* spp. (Phaeophyta) at different latitudes in Chile. *Mar Biol* 145:849-862 <https://doi.org/10.1007/s00227-004-1393-8>
- Buschmann AH, García C, Espinoza R, Filún L, Vásquez JA (2004b) Sea urchin (*Loxechinus albus*) and kelp (*Macrocystis pyrifera*) interaction in protected areas in southern Chile. In *Sea Urchin Biology*, Pennsylvania, DEStech Publications, eds. Lawrence J, Guzmán O. pp. 120–130
- Buschmann AH, Moreno C, Vásquez JA, Hernández-González MC (2006) Reproduction strategies of *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyta) in Southern Chile: the importance of population dynamics. *J Appl Phycol* 18:575-582 <https://doi.org/10.1007/s10811-006-9063-5>
- Bruno DO, Riccialdelli L, Acha EM, Fernández DA (2023) Seasonal variation of autochthonous and allochthonous carbon sources for the first levels of the Beagle Channel food web. *J Mar Syst* 239:103859 <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2023.103859>
- Cai J, Ni J, Chen Z, Wu S, Wu R, He C, Wang J, Liu Y, Zhou W, Xu J (2023) Effects of ocean acidification and eutrophication on the growth and photosynthetic performances of a green tide alga *Ulva prolifera*. *Front Mar Sci* 10:1145048 <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1145048>
- Cárdenas CA, Montiel A (2015) The influence of depth and substrate inclination on sessile assemblages in subantarctic rocky reefs (Magellan region). *Polar Biol* 38:1631-1644 <https://doi.org/10.1007/s00300-015-1729-5>
- Castilla JC (1985) Food webs and functional aspects of the kelp, *Macrocystis pyrifera*, community in the Beagle Channel, Chile. In *Antarctic nutrient cycles and food webs*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg pp. 407-414
- Castilla JC, Moreno CA (1982) Sea urchins and *Macrocystis pyrifera*: experimental test of their ecological relations in southern Chile. In *Proceedings of the International Echinoderm Conference*, Tampa Bay, Florida, USA, ed. JM Lawrence pp. 257-263
- Castorani MCN, Reed DC, Miller RJ (2018) Loss of foundation species: disturbance frequency outweighs severity in structuring kelp forest communities. *Ecology* 99:2442-2454 <https://doi.org/10.1002/ecy.2485>
- Cavanaugh KC, Siegel DA, Reed DC, Dennison PE (2011) Environmental controls of giant-kelp biomass in the Santa Barbara Channel, California. *Mar Ecol Prog Ser* 429:1-17 <https://doi.org/10.3354/meps09141>

- Cavanaugh KC, Reed DC, Bell TW, Castorani MCN and Beas-Luna R (2019) Spatial variability in the resistance and resilience of giant kelp in Southern and Baja California to a multiyear heatwave. *Front Mar Sci* 6:413 <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00413>
- Cavanaugh KC, Cavanaugh KC, Pawlak CC, Bell TW, Saccomanno VR (2023) CubeSats show persistence of bull kelp refugia amidst a regional collapse in California. *Remote Sens Environ* 290:113521 <https://doi.org/10.1016/j.rse.2023.113521>
- Celis-Plá PSM, Kappes JL, Figueroa FL, Pereda SV, Villegas K, Altamirano R, Hernández-González MC, Buschmann AH (2021) Solar radiation as an isolated environmental factor in an experimental mesocosm approach for studying photosynthetic acclimation of *Macrocystis pyrifera* (Ochrophyta). *Front Plant Sci* 12:622150 <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.622150>
- Cerda O, Hinojosa IA, Thiel M (2010) Nest-building behavior by the amphipod *Peramphithoe femorata* (Krøyer) on the kelp *Macrocystis pyrifera* (Linnaeus) C. Agardh from northern-central Chile. *The Biological Bulletin* 218:248-258 <https://doi.org/10.1086/BBLv218n3p248>
- Chamberlain YM (1963) The identity of *Monostroma endiviifolium* A. and E. S. Gepp. *Nova Hedwigia*. 6:151-155
- Clarke KR, Gorley RN (2006) PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E Ltd, Plymouth, UK, 192 pp.
- Colombo-Pallotta MF, García-Mendoza E, Ladah LB (2006) Photosynthetic performance, light absorption, and pigment composition of *Macrocystis pyrifera* (Laminariales, Phaeophyceae) blades from different depths. *J Phycol* 42:1225–1234 <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2006.00287.x>
- Connell SD, Russell BD, Turner DJ, Shepherd SA, Kildea T, Miller D, Airolidi L, Cheshire A (2008) Recovering a lost baseline: missing kelp forests from a metropolitan coast. *Mar Ecol Prog Ser* 360:63-72 <https://doi.org/10.3354/meps07526>
- Connell SD, Foster MS, Airolidi L (2014) What are algal turfs? Towards a better description of turfs. *Mar Ecol Prog Ser* 495:299-307 <https://doi.org/10.3354/meps10513>
- Cormaci M, Furnari G, Scammacca B (1992) The benthic Algal flora of Terra Nova Bay (Ross Sea, Antarctica). *Bot Mar* 35:541-552
- Cremades J, Barreiro R, Maneiro I, Saunders GW (2011) A new taxonomic interpretation of the type of *Plocamium cartilagineum* (Plocamiales, Florideophyceae) and its consequences. *Eur J Phycol* 46:125-142
- Dayton PK (1972) Toward an understanding of community resilience and the potential effects of enrichments to the benthos at McMurdo Sound, Antarctica. In *Proceedings of the colloquium on conservation problems in Antarctica* pp. 81-96

- Dayton PK (1985) The structure and regulation of some South American kelp communities. Ecol Monogr 55:447-468 <https://doi.org/10.2307/2937131>
- Dean TA, Jacobsen FR, Thies K, Lagos SL (1988) Differential effects of grazing by white sea urchins on recruitment of brown algae. Mar Ecol Prog Ser 48:99-102 <https://doi.org/10.3354/meps048099>
- Detmer AR, Miller RJ, Reed DC, Bell TW, Stier AC, Moeller HC (2021) Variation in disturbance to a foundation species structures the dynamics of a benthic reef community. Ecology 102:e03304 <https://doi.org/10.1002/ecy.3304>
- Desmond MJ, Pritchard DW, Hepburn CD (2015) Light limitation within southern New Zealand kelp forest communities. PLoS ONE 10:e0123676 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123676>
- Devlinny JS, Volse LA (1978) Effects of sediments on the development of *Macrocystis pyrifera* gametophytes. Mar Biol 48:343-348 <https://doi.org/10.1007/BF00391638>
- Diodato SL (2018) Propuestas de acciones y estrategias para la implementación del plan integral de remediación ambiental de la cuenca hídrica de la ciudad de Ushuaia sector Este. UNTDF. 138 p
- Diodato S, Comoglio L, Camilión C, Amin O (2012) Responses of the resident rocky crab (*Halicarcinus planatus*, Decapoda) to natural stressors and effluent discharges in Ushuaia Bay, Tierra del Fuego, Argentina. J Exp Mar Bio Ecol 436:11-18 <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.08.011>
- Diodato S, González Garraza G, Mansilla R, Moretto A, Escobar J, Méndez-López M, Gómez-Armesto A, Marcovecchio J, Nóvoa-Muñoz JC (2020) Quality changes of fluvial sediments impacted by urban effluents in Ushuaia, Tierra del Fuego, southernmost Patagonia. Environ Earth Sci 79:1-14 <https://doi.org/10.1007/s12665-020-09236-4>
- Diodato S, Comoglio L, Camilion C, Amin O, Marcovecchio J (2021) Integrated Biomarker Response in *Mytilus chilensis* exposed to untreated urban discharges along the coast of Ushuaia Bay (Beagle Channel). Environ Sci Pollut R 28:39892–39906 <https://doi.org/10.1007/s11356-021-13587-1>
- Edgar GJ, Cooper A, Baker SC, Barker W, Barrett NS, Becerro MA, Bates AE, Brock D, Ceccarelli DM, Clausius E, Davey M, Davis TR, Day PB, Green A, Griffiths SR, Hicks J, Hinojosa IA, Jones BK, Kininmonth S, Larkin MF, Lazzari N, Lefcheck JS, Ling SD, Mooney P, Oh E, Pérez-Matus A, Pocklington JB, Riera R, Sanabria-Fernandez JA, Seroussi Y, Shaw I, Shields D, Shields J, Smith M, Soler GA, Stuart-Smith J, Turnbull J, Stuart-Smith RD (2020) Establishing the ecological basis for conservation of shallow marine life using Reef Life Survey. Biological Conservation 252:108855 <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108855>
- Edwards MS (2022) It's the little things: the role of microscopic life stages in maintaining kelp populations. Front Mar Sci 9:871204 <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.871204>

- Eger AM, Vergés A, Choi CG, Christie H, Coleman MA, Fagerli CW, Fujita D, Hasegawa M, Kim JH, Mayer-Pinto M, Reed DC, Steinberg P, Marzinelli EM (2020) Financial and institutional support are important for large-scale kelp forest restoration. *Front Mar Sci* 7:535277 <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.535277>
- Eger AM, Marzinelli EM, Christie H, Fagerli CW, Fujita D, Gonzalez AP, Hong SW, Kim JH, Lee LC, McHugh TA, Nishihara GN, Tatsumi M, Steinberg PD, Vergés A (2022) Global kelp forest restoration: past lessons, present status, and future directions. *Biol Rev* 97:1449-1475 <https://doi.org/10.1111/brev.12850>
- Eger AM, Marzinelli EM, Beas-Luna R, Blain CO, Blamey LK, Byrnes JEK, Carnell PE, Choi CG, Hessing-Lewis M, Kim KY, Kumagai NH, Lorda J, Moore P, Nakamura Y, Pérez-Matus A, Pontier O, Smale D, Steinberg PD, Vergés A (2023) The value of ecosystem services in global marine kelp forests. *Nat Commun* 14:1894 <https://doi.org/10.1038/s41467-023-37385-0>
- Elsmore K, Nickols KJ, Ford T, Cavanaugh KC, Cavanaugh KC, Gaylord B (2022) *Macrocystis pyrifera* forest development shapes the physical environment through current velocity reduction. *Mar Ecol Prog Ser* 694:45-59 <https://doi.org/10.3354/meps14107>
- Escobar J (1997) Presencia de *Microzonia velutina* (Harvey) J. Agardh en las costas del Chubut, Argentina. *Naturalia patagónica, Serie Ciencias Biológicas* 5:117-120
- Farrugia Drakard V, Hollarsmith JA, Stekoll MS (2023) High- latitude kelps and future oceans: A review of multiple stressor impacts in a changing world. *Ecol Evol* 13:e10277 <https://doi.org/10.1002/ece3.10277>
- Féral J-P, Verlaque M, Rosenfeld S, Poulin E, Chenuil A, Saucède T (2021) The marine vegetation of the Kerguelen Islands: history of scientific campaigns, inventory of the flora and first analysis of its biogeographical affinities. *Cryptogamie, Algologie* 42:173-216 <https://doi.org/10.5252/cryptogamie-algologie2021v42a12>
- Filbee-Dexter K, Feehan CJ, Scheibling RE (2016) Large-scale degradation of a kelp ecosystem in an ocean warming hotspot. *Mar Ecol Prog Ser* 543:141-152 <https://doi.org/10.3354/meps11554>
- Filbee-Dexter K, Wernberg T (2018) Rise of turfs: a new battlefield for globally declining kelp forests. *BioScience* 68:64-76 <https://doi.org/10.1093/biosci/bix147>
- Flores-Melo X, Martín J, Kerdel L, Bourrin F, Colloca CB, Menniti C, Dourrieu de Madron X (2020) Particle dynamics in Ushuaia Bay (Tierra del Fuego)-Potential effect on dissolved oxygen depletion. *Water* 12:324 <https://doi.org/10.3390/w12020324>
- Flores-Melo X, Giesecke R, Schloss IR, Latorre MP, Durrieu De Madron X, Bourrin F, Spinelli ML, Menniti C, González HE, Menschel E, Martín J (2024) Seasonal and spatial variability of vertical particle flux along the Beagle Channel (Southern Patagonia). *J Mar Syst* 241:103913 <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2023.103913>

- Fox J, Weisberg S (2019) An {R} Companion to Applied Regression, Third Edition. Thousand Oaks CA: Sage. <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>
- Fraisl D, Hager G, Bedessem B, Gold M, Hsing P-Y, Danielsen F, Hitchcock CB, Hulbert JM, Piera J, Spiers H, Thiel M, Haklay M (2022) Citizen science in environmental and ecological sciences. Nat Rev Methods Primers 2:64 <https://doi.org/10.1038/s43586-022-00144-4>
- Fredericq S, Hommersand MH, Leister GL (1992) Morphology and systematics of *Acanthococcus antacticus* (Cystocloniaceae, Rhodophyta). Phycol 31:101-118
- Friedlander AM, Ballesteros E, Bell TW, Caselle JE, Campagna C, Goodell W, Hüne M, Muñoz A, Salinas-de-León P, Sala E, Dayton PK (2020) Kelp forests at the end of the earth: 45 years later. PLoS ONE 15:e0229259 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0229259>
- Gao G, Clare AS, Rose C, Caldwell GS (2017) Eutrophication and warming-driven green tides (*Ulva rigida*) are predicted to increase under future climate change scenarios. Mar Pollut Bull 114:439-447 <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.10.003>
- Garreaud RD (2009) The Andes climate and weather. Adv Geosci 22:3-11 <https://doi.org/10.5194/adgeo-22-3-2009>
- Ghelardi RJ (1971) Species structure of the holdfast community. In: North WJ (ed) The biology of giant kelp beds (*Macrocystis*) in California. Nova Hedwigia 32:381-420
- Giesecke R, Martín J, Piñones A, Höfer J, Garcés-Vargas J, Flores-Melo X, Alarcón E, Dourrieu de Madron X, Bourrin F, González HE (2021) General hydrography of the Beagle Channel, a subantarctic interoceanic passage at the southern tip of South America. Front Mar Sci 8:621822 <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.621822>
- Gil DG, Boraso AL, Lopretto EC, Zaixso HE (2021) Depth-related plasticity in the diet composition of *Pseudechinus magellanicus* (Echinoidea, Temnopleuridae) in nearshore environments off central Patagonia, Argentina. Aquat Ecol 55:589–606 <https://doi.org/10.1007/s10452-021-09847-4>
- Gil MN, Torres AI, Amin O, Esteves JL (2011) Assessment of recent sediment influence in an urban polluted subantarctic coastal ecosystem. Beagle Channel (Southern Argentina). Mar Pollut Bull 62:201-207 <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2010.10.004>
- Gómez I, Huovinen P (2011) Morpho-functional patterns and zonation of South Chilean seaweeds: the importance of photosynthetic and bio-optical traits. Mar Ecol Prog Ser 422:77-91 <https://doi.org/10.3354/meps08937>
- Graham MH, Vásquez JA, Buschmann AH (2007) Global ecology of the giant kelp *Macrocystis*: from ecotypes to ecosystems. Oceanography and Marine Biology 45:39–88 <https://doi.org/10.1201/9781420050943>

- Granitto M, Diodato S, Rodríguez P (2021) Water quality index including periphyton chlorophyll-a in forested urban watersheds from Tierra del Fuego (Argentina). *Ecol Indic* 126:107614 <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107614>
- Guiry MD, Guiry GM. AlgaeBase. World-Wide Electronic Publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org> (último acceso el 31 de enero de 2024)
- Hamilton SL, Gleason MG, Godoy N, Eddy N, Grorud-Colvert K (2022) Ecosystem-based management for kelp forests ecosystems. *Mar Policy* 136:104919 <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2021.104919>
- Häussermann V, Molinet C, Díaz Gómez M, Försterra G, Henríquez J, Espinoza Cea K, Matamala Ascencio T, Hüne M, Cárdenas CA, Glon H, Barahona Toledo N, Subiabre Mena D (2022) Recent massive invasions of the circumboreal sea anemone *Metridium senile* in North and South Patagonia. *Biol Invasions* 24:3665–3674 <https://doi.org/10.1007/s10530-022-02878-4>
- Harris S, Samaniego RAS, Raya Rey A (2016) Insights into diet and foraging behavior of imperial shags (*Phalacrocorax atriceps*) breeding at Staten and Becasses Islands, Tierra del Fuego, Argentina. *Wilson J Ornithol* 128:811–820 <https://doi.org/10.1676/15-141.1>
- Henríquez LA, Buschmann AH, Maldonado MA, Graham MH, Hernández-González MC, Pereda SV, Bobadilla MI (2011) Grazing on giant kelp microscopic phases and the recruitment success of annual populations of *Macrocystis pyrifera* (Laminariales, Phaeophyta) in Southern Chile. *J Phycol* 47:252–258 <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2010.00955.x>
- Hommersand MH, Moe RL, Amsler CD, Fredericq S (2009) Notes on the systematics and biogeographical relationships of Antarctic and sub-Antarctic Rhodophyta with descriptions of four new genera and five new species. *Botanica marina* 52:509–534
- Honeyman C, Carlson P, Jainese C, Parsons- Field A, Eisaguirre J, Davis K, Giraldo-Ospina A, Spiecker B, Caselle JE (2023) Correspondence among multiple methods provides confidence when measuring marine protected area effects for species and assemblages. *Journal of Applied Ecology* 60:2699–2712 <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14515>
- Hoshino M, Croce ME, Hanyuda T, Kogame K (2020) Species delimitation of *Planosiphon gracilis* morphospecies (Scytosiphonaceae, Phaeophyceae) from Japan and the description of *Pl. nakamurae* sp. nov. *Phycologia* 59:116–126 <https://doi.org/10.1080/00318884.2019.1709144>
- Hothorn T, Bretz F, Westfall P (2008) Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal* 50:346–363 <https://doi.org/10.1002/bimj.200810425>
- Hughey JR, Maggs CA, Mineur F, Jarvis C, Miller KA, Shabaka SH, Gabrielson PW (2019) Genetic analysis of the Linnaean *Ulva lactuca* (Ulvales, Chlorophyta) holotype and related type specimens reveals name misapplications, unexpected origins, and new synonymies. *J Phycol* 55:503–508 <https://doi.org/10.1111/jpy.12860>

- Huovinen P, Ramírez J, Palacios M, Gómez I (2020) Satellite-derived mapping of kelp distribution and water optics in the glacier impacted Yendegaia Fjord (Beagle Channel, Southern Chilean Patagonia). *Sci Total Environ* 703:135531 <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135531>
- Hylmö D (1919) Zur Kenntnis der subantarktischen und antarktischen Meeresalgen. III. Chlorophyceen. En O. Nordenskjöld Wissenschaftliche Ergebnisse der schwedischen Südpolar Expedition 1901-1903. 4: 2 (16), 20 p 33
- Iachetti CM, Lovrich G, Alder VA (2021) Temporal variability of the physical and chemical environment, chlorophyll and diatom biomass in the euphotic zone of the Beagle Channel (Argentina): evidence of nutrient limitation. *Progr Oceanogr* 195:102576 <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2021.102576>
- INDEC (2022) Argentina National Census. Available online: <https://www.indec.gob.ar/> (accessed on 23 February 2023)
- Instituto Fueguino de Turismo (2022) Anuario Estadístico de Turismo Provincial. Available online: <https://infuetur.gob.ar/> (accessed on 23 February 2023)
- Isla F, Bujalesky G, Coronato A (1999) Procesos estuarinos en el canal Beagle, Tierra del Fuego. *Rev. Asoc. Geol. Argent.* 54:307–318
- Jackson GA (1977) Nutrients and production of giant kelp, *Macrocystis pyrifera*, off southern California. *Limnol Oceanogr* 22:979-995 <https://doi.org/10.4319/lo.1977.22.6.0979>
- Joly AB, Cordeiro M, Yamagushi N (1964) La estructura y reproducción de *Acanthococcus antarcticus* Hooker et Harvey. *Boletín del Instituto de Biología Marina de Mar del Plata* 5 10
- Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1994) Organisms as ecosystem engineers. *OIKOS* 69:373–386 <https://doi.org/10.2307/3545850>
- Jones CG, Gutiérrez JL (2007) On the purpose, meaning, and usage of the physical ecosystem engineering concept. In: Cuddington K, Byers JE, Wilson WG, Hastings A (eds) *Ecosystem Engineers: Plants to Protists*. Academic Press, New York, pp. 3-24 [https://doi.org/10.1016/S1875-306X\(07\)80003-7](https://doi.org/10.1016/S1875-306X(07)80003-7)
- Jones CG, Gutiérrez JL, Byers JE, Crooks JA, Lambrinos JG, Talley TS (2010) A framework for understanding physical ecosystem engineering by organisms. *Oikos* 119:1862-1869 <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18782.x>
- Kennelly SJ (1987) Inhibition of kelp recruitment by turfing algae and consequences for an Australian kelp community. *J Exp Mar Biol Ecol* 112:49-60 [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(87\)80014-X](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(87)80014-X)
- Kenner MC (1992) Population dynamics of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* in a Central California kelp forest: recruitment, mortality, growth, and diet. *Mar Biol* 112:107-118 <https://doi.org/10.1007/BF00349734>

- Kirk JTO (2011) Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge <https://doi.org/10.1017/CBO9781139168212>
- Korkmaz S, Goksuluk D, Zararsiz G (2014) MVN: An R Package for Assessing Multivariate Normality. The R Journal. 6:151-162
- Krause-Jensen D, Duarte CM (2016) Substantial role of macroalgae in marine carbon sequestration. Nat Geosci 9:737-742 <https://doi.org/10.1038/ngeo2790>
- Krumhansl KA, Lee JM, Scheibling RE (2011) Grazing damage and encrustation by an invasive bryozoan reduce the ability of kelps to withstand breakage by waves. J Exp Mar Bio Ecol 407:12-18 <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.06.033>
- Krumhansl KA, Scheibling RE (2012) Production and fate of kelp detritus. Mar Ecol Progr Ser 467:281-302 <https://doi.org/10.3354/meps09940>
- Krumhansl KA, Okamoto DK, Rassweiler A, Novak M, Bolton JJ, Cavanaugh KC, Connell SD et al. (2016) Global patterns of kelp forest change over the past half-century. Proc Natl Acad Sci USA 113:13785- 13790 <https://doi.org/10.1073/pnas.1606102113>
- Kühnemann O (1969) Vegetación marina de la ría de Puerto Deseado. Opera Lilloana 17:1-169 132
- Kühnemann O (1970) Algunas consideraciones sobre los bosques de *Macrocystis pyrifera*. Physis 29:273-296
- Kühnemann O (1976) Observaciones ecológicas sobre la vegetación marina y terrestre de la Isla de los Estados (Tierra del Fuego, Argentina). Ecosur 3(6):121-248
- Küpper FC, Peters AF, Kytinou E, Asensi AO, Vieira C, Macaya EC, De Clerck O (2019) *Dictyota falklandica* sp. nov. (Dictyotales, Phaeophyceae) from the Falkland Islands and southernmost South America. Phycologia 58:640–647 <https://doi.org/10.1080/00318884.2019.1648990>
- Layton C, Cameron MJ, Shelamoff V, Fernández PA, Britton D, Hurd CL, Wright JT, Johnson CR (2019a) Chemical microenvironments within macroalgal assemblages: implications for the inhibition of kelp recruitment by turf algae. Limnol Oceanogr 64:1600-1613 <https://doi.org/10.1002/lno.11138>
- Layton C, Shelamoff V, Cameron MJ, Tatsumi M, Wright JT, Johnson CR (2019b) Resilience and stability of kelp forests: The importance of patch dynamics and environment-engineer feedbacks. PLoS ONE 14:e0210220 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0210220>
- Layton C, Coleman MA, Marzinelli EM, Steinberg PD, Swearer SE, Vergés A, Wernberg T, Johnson CR (2020a) Kelp forest restoration in Australia. Front Mar Sci 7:74 <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00074>

- Layton C, Cameron MJ, Tatsumi M, Shelamoff V, Wright JT, Johnson CR (2020b) Habitat fragmentation causes collapse of kelp recruitment. *Mar Ecol Prog Ser* 648:111-123 <https://doi.org/10.3354/meps13422>
- Lawrence JM (1975) On the relationship between marine plants and sea urchins. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 13:213-286
- Lazo ML (1982) Novedades en Rhodophyta argentinas. *Bol Soc Arg Bot* 21(1-4):65-80
- Lê S, Josse J, Husson F (2008) FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software* 25:1-18 <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>
- Leal PP, Roleda MY, Fernández PA, Nitschke U, Hurd CL (2021) Reproductive phenology and morphology of *Macrocystis pyrifera* (Laminariales, Ochrophyta) from southern New Zealand in relation to wave exposure. *J Phycol* 57:1619-1635 <https://doi.org/10.1111/jpy.13190>
- Lin S-M., Fredericq S, Hommersand MH (2012) Molecular phylogeny and developmental studies of *Apoglossum* and *Paraglossum* (Delesseriaceae, Rhodophyta) with a description of *Apoglosseae* trib. nov. *European J Phycol* 47:366-383 <https://doi.org/10.1080/09670262.2012.719164>
- Ling SD, Scheibling RE, Rassweiler A, Johnson CR, Shears N, Connell SD, Salomon AK, Norderhaug KM, Pérez-Matus A, Hernández JC, Clemente S, Blamey LK, Hereu B, Ballesteros E, Sala E, Garrabou J, Cebrian E, Zabala M, Fujita D, Johnson LE (2015) Global regime shift dynamics of catastrophic sea urchin overgrazing *Philosophical Transactions Royal Society B* 370:20130269 <http://doi.org/10.1098/rstb.2013.0269>
- Liuzzi MG, López Gappa J, Piriz ML (2011) Latitudinal gradients in macroalgal biodiversity in the Southwest Atlantic between 36 and 55°S. *Hydrobiologia* 673:205–214 <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0780-7>
- Littler MM, Littler DS (1980) The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional form model. *Am Nat* 116:25-44
- Macaya E, González Garraza GC, Navarro NP, Ramírez ME, Albornoz W, Bagur M, Basualdo JP, Bessega F, Cáceres Ccaccya D, Jeldres R, Kaminsky J, López E, Marcangeli M, Matula C, Monachesi R, Novoa L, Perez Alania M, Reyes Gómez V, Poblet CT, Bentivoglio E, Salas J, Silva MR (2021) Guía fotográfica: Macroalgas marinas de Ushuaia. Editora Cultural Tierra del Fuego pp. 88
- Mansilla A, Ávila M, Ramírez ME, Rodríguez JP, Rosenfeld S, Ojeda J, Marambio J (2013) Macroalgas marinas bentónicas del submareal somero de la ecorregión subantártica de Magallanes, Chile. *Anales Instituto Patagonia (Chile)* 41:51-64
- Mansilla A, Gérard K, Boo GH, Ramírez ME, Ojeda J, Rosenfeld S, Murcia S, Marambio J., Gonzalez-Wevar C, Calderon MS, Boo SM, Faugeton S (2020) Populations of a new morphotype of corrugate *Lessonia* Bory in the Beagle Channel, sub-Antarctic Magellanic

ecoregion: a possible case of on-going speciation. *Cryptogamie, Algologie* 41:105-119
<https://doi.org/10.5252/cryptogamie-algologie2020v41a11>

- Marambio J, Rosenfeld S, Rodríguez JP, Méndez F, Contador T, Mackenzie R, Goffinet B, Rozzi R, Mansilla A (2020) Siete nuevos registros de macroalgas para el archipiélago Diego Ramírez (56°31'S): El valor del nuevo parque marino como sumidero de carbono y conservación de la biodiversidad subantártica. *Anales Instituto Patagonia (Chile)* vol.48 no.3 Punta Arenas dic. 2020 <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-686X2020000300099>
- Martin J, Alonso G, Dragani W, Meyerjürgens J, Giesecke R, Cucco A, Fenco H (2023) General circulation and tidal wave propagation along the Beagle Channel. *J Mar Syst* 103889
- Mendoza ML (1969a) Estudio sistemático y ecológico de las Ceramiales (Algae-Rhodophyta) de Puerto Deseado. *Provincia de Santa Cruz. Darwiniana* 15:287-362
- Mendoza ML (1969b) Las Delesseriaceae (Rhodophyta) de Puerto Deseado, Provincia de Santa Cruz, Argentina. I. Estudio sistemático y ecológico de los géneros *Schizoseris* Kylin, *Cladodonta* Skottsberg e *Hymenena* Greville. *Physis* 28:419-441
- Mendoza ML (1969c) Las Delesseriaceae (Rhodophyta) de Puerto Deseado, Provincia de Santa Cruz, Argentina. II. Estudio sistemático del género *Myriogramme* Kylin. *Physis* 29:245-260
- Mendoza ML (1974) El estado sexual masculino de *Delesseria fuegiensis* Skottsberg y la presencia de los géneros *Delesseria* Lam. y *Schizoseris* Kylin (Rhodophyta) en Tierra del Fuego e Isla de los Estados. *Physis* 33:483-504
- Mendoza ML (1999) State of knowledge of the Corallinales (Rhodophyta) of Tierra del Fuego and the Antarctic Peninsula. *Scientia Marina* 63:139-144
<https://doi.org/10.3989/scimar.1999.63s1139>
- Mendoza ML (2003) Generalidades de las Corallinales (Rhodophyta) Subantárticas. *Memorias del Curso Internacional de Posgrado y Especialización de Macroalgas Marinas en Ambientes Subantárticos*. (Ediciones Univ. de Magallanes)
- Mendoza ML, Boraso A, Zaixso HE, Nizovoy A, Ramos L (2005) Composición estacional de la asociación de algas del estrato herbáceo-mucinal en un bosque de *Macrocystis pyrifera* de Isla Despard (Canal Beagle, Argentina). *XI Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar*. Viña del Mar, Chile. Resúmenes: 168
- Miller RJ, Lafferty KD, Lamy T, Kui L, Rassweiler A, Reed DC (2018) Giant kelp, *Macrocystis pyrifera*, increases faunal diversity through physical engineering. *Proc R Soc B* 285:20172571
<https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2571>
- Mora-Soto A, Palacios M, Macaya E, Gómez I, Huovinen P, Pérez-Matus A, Young M, Golding N, Toro M, Yaqub M, Macias-Fauria M (2020) A high-resolution global map of giant kelp (*Macrocystis pyrifera*) forests and intertidal green algae (Ulvophyceae) with Sentinel-2 imagery. *Remote Sens* 12:694 <https://doi.org/10.3390/rs12040694>

- Mora- Soto A, Capsey A, Friedlander AM, Palacios M, Brewin PE, Golding N, Dayton P et al. (2021) One of the least disturbed marine coastal ecosystems on Earth: Spatial and temporal persistence of Darwin's sub- Antarctic giant kelp forests. *J Biogeogr* 48:2562-2577 <https://doi.org/10.1111/jbi.14221>
- Mora- Soto A, Aguirre C, Iriarte JL, Palacios M, Macaya EC, Macias- Fauria M (2022) A song of wind and ice: increased frequency of marine cold- spells in Southwestern Patagonia and their possible effects on giant kelp forests. *J Geophys Res* 127:e2021JC017801 <https://doi.org/10.1029/2021JC017801>
- Muth AF, Henríquez- Tejo EA, Buschmann AH (2017) Influence of sedimentation in the absence of macrograzers on recruitment of an annual population of *Macrocystis pyrifera* in Metri Bay, Chile. *Austral Ecol* 42:783-789 <https://doi.org/10.1111/aec.12496>
- Mystikou A, Asensi AO, DeClerck O, Müller DG, Peters AF, Tsiamis K, Fletcher KI, Westermeier R, Brickle R, van West P, Küpper FC (2016) New records and observations of macroalgae and associated pathogens from the Falkland Islands, Patagonia and Tierra del Fuego. *Bot Mar* 59:105-121 <https://doi.org/10.1515/bot-2015-0071>
- Nardelli AE, Visch W, Wright JT, Hurd CL (2023) Concise review of genus *Lessonia* Bory. *J Appl Phycol* 35:1485–1498 <https://doi.org/10.1007/s10811-023-02968-3>
- Nelson WA, Broom JES (2010) The identity of *Porphyra columbina* (Bangiales, Rhodophyta) originally described from the New Zealand subantarctic islands *Australian Systematic Botany* 23:16–26
- Newcombe EM, Cárdenas CA, Geange SW (2012) Green sea urchins structure invertebrate and macroalgal communities in the Magellan Strait, southern Chile. *Aquat Biol* 15: 135-144 <https://doi.org/10.3354/ab00410>
- Ojeda FP, Santelices B (1984) Invertebrate communities in holdfasts of the kelp *Macrocystis pyrifera* from southern Chile. *Mar Ecol Progr Ser* 16:65-73 <http://www.jstor.org/stable/24816070>
- Ojeda J, Marambio J, Rosenfeld S, Contador T, Rozzi R, Mansilla A (2019) Seasonal changes of macroalgae assemblages on the rocky shores of the Cape Horn Biosphere Reserve, Sub-Antarctic Channels, Chile. *Aquat Bot* 157:33-41 <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2019.06.001>
- Palacios M (2018) Macroalgas submareales de los canales interiores del Parque Nacional Bernardo O'Higgins (~49°- 51° S), región de Magallanes, Chile. *Anales Instituto Patagonia (Chile)* vol.46 no.3 Punta Arenas <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-686X2018000300041>
- Palacios M, Osman D, Ramírez J, Huovinen P, Gómez I (2021) Photobiology of the giant kelp *Macrocystis pyrifera* in the land-terminating glacier fjord Yendegaia (Tierra del Fuego): A look into the future? *Sci Total Environ* 751:141810 <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141810>

- Papenfuss GF (1964) Catalogue and bibliography of antarctic and subantarctic benthic marine algae. Antarctic Res Ser American Geophys Union 1:1-76
- Penchaszadeh PE, Bigatti G, Miloslavich P (2004) Feeding of *Pseudechinus magellanicus* (Philippi, 1857) (Echinoidea: Temnopleuridae) in the SW Atlantic Coast (Argentina). Ophelia 58:91-99 <https://doi.org/10.1080/00785326.2004.10410216>
- Perold V, Schoombie S, Ryan PG (2020) Decadal changes in plastic litter regurgitated by albatrosses and giant petrels at sub-Antarctic Marion Island. Mar Pollut Bull 159:111471 <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2020.111471>
- Pessarrodona A, Foggo A, Smale DA (2019) Can ecosystem functioning be maintained despite climate- driven shifts in species composition? Insights from novel marine forests. J Ecol 107:91-104 <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13053>
- Pessarrodona A, Filbee- Dexter K, Alcoverro T, Boada J, Feehan CJ, Fredriksen S, Grace SP, Nakamura Y, Narvaez CA, Norderhaug KM, Wernberg T (2021) Homogenization and miniaturization of habitat structure in temperate marine forests. Glob Chang Biol 27:5262-5275 <https://doi.org/10.1111/gcb.15759>
- Pessarrodona A, Franco- Santos RM, Wright LS, Vanderklift MA, Howard J, Pidgeon E, Wernberg T, Filbee- Dexter K (2023) Carbon sequestration and climate change mitigation using macroalgae: a state of knowledge review. Biol Rev <https://doi.org/10.1111/brv.12990>
- Pujals (1963) Catálogo de Rhodophyta citadas para la Argentina. Rev Mus Arg Ciencias Nat Ser Bot 3(1) pp. 139
- Pujals C (1970) *Medeiothamnion* nuevo género de Ceramiaceae. Rev Mus Arg Ciencias Nat Ser Bot 3 (10): 287-299
- Quartino ML, Zaixso HE, Boraso de Zaixso AL (2005) Biological and environmental characterization of marine macroalgal assemblages in Potter Cove, South Shetland Islands, Antarctica. Bot Mar 48:187-197 <https://doi.org/10.1515/BOT.2005.029>
- R Core Team (2022) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Rabassa J, Coronato A, Bujalesky G, Salemme M, Roig C, Meglioli A, Heusser C, Gordillo S, Roig F, Borromei A, Quattrocchio M (2000) Quaternary of Tierra del Fuego, Southernmost South America: an updated review. Quat Int 68:217-240 [https://doi.org/10.1016/S1040-6182\(00\)00046-X](https://doi.org/10.1016/S1040-6182(00)00046-X)
- Ramírez ME (2010) Benthic marine flora from southern South America and Antarctica. Anales Instituto Patagonia 38:57-71 <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-686X2010000100003>
- Ramírez ME, Peters AF (1993) The South American species of *Desmarestia* (Phaeophyceae). Canadian Journal of Botany 70: 2430-2445

- Randell Z, Kenner M, Tomoleoni J (2022) Kelp-forest dynamics controlled by substrate complexity. *Ecology* 119: e2103483119 <https://doi.org/10.1073/pnas.2103483119>
- Rasband WS (2018) ImageJ. U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, <https://imagej.nih.gov/ij/>
- Rassweiler A, Dubel AK, Hernan G, Kushner DJ, Caselle JE, Sprague JL, Kui L, Lamy T, Lester SE, Miller RJ (2020) Roving divers surveying fish in fixed areas capture similar patterns in biogeography but different estimates of density when compared with belt transects. *Front Mar Sci* 7:272 <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00272>
- Reed DC, Laur DR, Ebeling AW (1988) Variation in algal dispersal and recruitment: the importance of episodic events. *Ecol Monogr* 58:321-335 <https://doi.org/10.2307/1942543>
- Reeves SE, Kriegisch N, Johnson CR, Ling SD (2018) Reduced resistance to sediment-trapping turfs with decline of native kelp and establishment of an exotic kelp. *Oecologia* 188:1239-1251 <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4275-3>
- Riccialdelli L, Newsome SD, Fogel ML, Fernández DA (2017) Trophic interactions and food web structure of a subantarctic marine food web in the Beagle Channel: Bahía Lapataia, Argentina. *Polar Biol* 40:807–821 <https://doi.org/10.1007/s00300-016-2007-x>
- Ricker RW (1987) Taxonomy and biogeography of Macquarie Island Seaweeds. British Museum (Nat..Hist.) London, 344p., 126 figs
- Roberts CJ, Vergés A, Poore AGB (2023) A new resource for monitoring reef ecosystems: The background of recreational diver photographs contains valuable habitat data. *J Appl Ecol*, 60:2688-2698 <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14518>
- Rosciano NG, Svagelj WS, Raya Rey A (2013) Efectos de la actividad antrópica sobre las colonias del Cormorán Imperial y Cormorán de las Rocas en el Canal Beagle, Tierra del Fuego. *Revista de biología marina y oceanografía* 48:165-176 <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-19572013000100014>
- Rosenfeld S, Marambio J, Ojeda J, Rodríguez JP, González-Wevar C, Gerard K, Contador T, Pizarro G, Mansilla A (2018) Trophic ecology of two co-existing Sub-Antarctic limpets of the genus *Nacella*: spatio-temporal variation in food availability and diet composition of *Nacella magellanica* and *N. deaurata*. *ZooKeys* 738:1–25 <https://doi.org/10.3897/zookeys.738.21175>
- Sala E, Graham MH (2002) Community-wide distribution of predator-prey interaction strength in kelp forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99:3678–3683 <https://doi.org/10.1073/pnas.052028499>
- Sammarco PW (1982) Effects of grazing by *Diadema antillarum* Philippi (Echinodermata: Echinoidea) on algal diversity and community structure. *J Exp Mar Biol Ecol* 65:83–105 [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(82\)90177-0](https://doi.org/10.1016/0022-0981(82)90177-0)

- San Martín CN, Ponce JF, Montes A, Balocchi LD, Gorza C, Coronato A (2021) Proglacial landform assemblage in a rapidly retreating cirque glacier due to temperature increase since 1970, Fuegian Andes, Argentina. *Geomorphology* 390:107861 <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2021.107861>
- Santelices B, Ojeda FP (1984a) Population dynamics of coastal forests of *Macrocystis pyrifera* in Puerto Toro, Isla Navarino, Southern Chile. *Mar Ecol Prog Ser* 14:175-183
- Santelices B, Ojeda FP (1984b) Effects of canopy removal on the understory algal community structure of coastal forests of *Macrocystis pyrifera* from southern South America. *Mar Ecol Prog Ser* 14:165-173
- Saunders GW, Lehmkuhl KV (2005) Molecular divergence and morphological diversity among four cryptic species of *Plocamium* (Plocamiales, Florideophyceae) in northern Europe, European J Phycol 40:293-312 <https://doi.org/10.1080/09670260500192935>
- Schiavini A, Yorio P (1995) Distribution and abundance of seabird colonies in the Argentine sector of the Beagle Channel, Tierra del Fuego. *Mar Ornithol* 23:39-46
- Schiavini ACM, Crespo EA, Szapkievich V (2004) Status of the population of South American sea lion (*Otaria flavescens* Shaw, 1800) in southern Argentina. *Mamm Biol* 69:108–118 <https://doi.org/10.1078/1616-5047-00125>
- Schiel DR, Foster MS (2015) The biology and ecology of giant kelp forests. Univ California Press
- Schloss IR, Ferreyra GA, Mercuri G, Kowalke J (1999) Particle flux in an Antarctic shallow coastal environment: a sediment trap study. *Sci Mar* 63:99-111 <https://doi.org/10.3989/scimar.1999.63s199>
- Schmitt E, Sluka R, Sullivan-Sealey K (2002) Evaluating the use of roving diver and transect surveys to assess the coral reef fish assemblage off southeastern Hispaniola. *Coral Reefs* 21:216–223 <https://doi.org/10.1007/s00338-002-0216-y>
- Skottsberg C (1923) Marine Algae. 2. Rhodophyceae. En Botan. Ergebn. der Schwed. Expedition nach Patagonien und dem Feuerlande 1907-1909. IX. K. Svenska. Vetenskapakad. Handlingar. Stockholm. 63 (8), 70 p., 29 figs.
- Skottsberg C (1941) Communities of Marine Algae in Subantarctic and Antarctic waters. K. Svenska Vetenskapakad. Handlingar. ser. 3, 19 (4), 92 p., 7 figs., 3 pls.
- Smale DA (2020) Impacts of ocean warming on kelp forest ecosystems. *New Phytologist* 225:1447-1454 <https://doi.org/10.1111/nph.16107>
- Smith SDA, Simpson RD (1998) Recovery of benthic communities at Macquarie Island (sub-Antarctic) following a small oil spill. *Mar Biol* 131:567–581 <https://doi.org/10.1007/s002270050349>

- Smith JG, Malone D, Carr MH (2024) Consequences of kelp forest ecosystem shifts and predictors of persistence through multiple stressors *Proceedings Royal Society B* 291:20232749 <http://doi.org/10.1098/rspb.2023.2749>
- Steneck RS, Watling L (1982) Feeding capabilities and limitation of herbivorous molluscs: a functional group approach. *Mar Biol* 68:299-319 <https://doi.org/10.1007/BF00409596>
- Steneck RS, Graham MH, Bourque BJ, Corbett D, Erlandson JM, Estes JA, Tegner MJ (2002) Kelp forest ecosystems: biodiversity, stability, resilience and future. *Environ Conserv* 29:436-459 <https://doi.org/10.1017/S0376892902000322>
- Strain EM, Thomson RJ, Micheli F, Mancuso FP, Airoidi L (2014) Identifying the interacting roles of stressors in driving the global loss of canopy- forming to mat- forming algae in marine ecosystems. *Glob Chang Biol* 20:3300-3312 <https://doi.org/10.1111/gcb.12619>
- Sutherland JE, Lindstrom SC, Nelson WA, Brodie J, Lynch MD, Hwang MS, Choi H-G, Miyata M, Kikuchi N, Oliveira MC, Farr T, Neefus C, Mols-Mortensen A, Milstein D, Müller KM (2011) A new look at an ancient order: generic revision of the Bangiales (Rhodophyta). *J Phycol* 47:1131-1151 <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2011.01052.x>
- Taylor WM (1939) Algae collected by the "Hassler", "Albatross" and "Schmitt" expeditions. II. Algae from Uruguay, Argentina, The Falklands and the Strait of Magellan. *Mich. Acad. Sci. Arts Letters* 24 (1):127-164
- Teagle H, Hawkins SJ, Moore PJ, Smale DA (2017) The role of kelp species as biogenic habitat formers in coastal marine ecosystems. *J Exp Mar Bio Ecol* 492:81-98 <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2017.01.017>
- Tegner MJ, Dayton PK, Edwards PB, Riser KL, Chadwick DB, Dean TA, Deysher L (1995) Effects of a large sewage spill on a kelp forest community: Catastrophe or disturbance? *Marine Environmental Research* 40:181-224
- Thomas MLH (1986) A physically derived exposure index for marine shorelines. *Ophelia* 25:1-13 <https://doi.org/10.1080/00785326.1986.10429719>
- Thoral F, Pinkerton MH, Tait LW, Schiel DR (2023) Spectral light quality on the seabed matters for macroalgal community composition at the extremities of light limitation. *Limnol Oceanogr* 68:902-916 <https://doi.org/10.1002/lno.12318>
- Tonicelli GA, Croce ME, Díaz- Tapia P, Fredericq S, Freshwater DW, Gauna MC, Parodi ER, Verbruggen H, Hommersand MH (2021) *Meridionella* gen. nov., a new genus of Cystocloniaceae (Gigartinales, Rhodophyta) from the Southern Hemisphere, including *M. obtusangula* comb. nov. and *M. antarctica* sp. nov. *J Phycology* 57:797-816 <https://doi.org/10.1111/jpy.13127>

- Torres AI, Gil MN, Amin OA, Esteves JL (2009) Environmental characterization of a eutrophicated semi-enclosed system: nutrient budget (Encerrada Bay, Tierra del Fuego Island, Patagonia, Argentina). *Water Air Soil Pollut* 204:259-270 <https://doi.org/10.1007/s11270-009-0042-8>
- Valdivia N, Garrido I, Gómez I, Huovinen P, Pardo LM (2023) Diverse stability responses of a sub-Antarctic invertebrate understorey community to experimental giant kelp removal. *Mar Ecol Prog Ser* 716:63-75 <https://doi.org/10.3354/meps14369>
- Varela DA, Hernández LA, Fernández PA, Leal P, Hernández-González MC, Figueroa FL, Buschmann AH (2018) Photosynthesis and nitrogen uptake of the giant kelp *Macrocystis pyrifera* (Ochrophyta) grown close to salmon farms. *Mar Environ Res* 135:93-102 <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2018.02.002>
- van Tussenbroek BI (1989a) Morphological variations of *Macrocystis pyrifera* in the Falkland Islands in relation to environment and season. *Mar Biol* 102: 545-556 <https://doi.org/10.1007/BF00438357>
- van Tussenbroek BI (1989b) Seasonal growth and composition of fronds of *Macrocystis pyrifera* in the Falkland Islands. *Mar Biol* 100:419-430 <https://doi.org/10.1007/BF00391158>
- Vásquez JA, Castilla JC, Santelices B (1984) Distributional patterns and diets of four species of sea urchins in giant kelp forest (*Macrocystis pyrifera*) of Puerto Toro, Navarino Island, Chile. *Mar Ecol Prog Ser* 19:55-63 <https://doi.org/10.3354/meps019055>
- Veenhof RJ, Champion C, Dworjany SA, Wernberg T, Minne AJP, Layton C, Bolton JJ, Reed DC, Coleman MA (2022) Kelp gametophytes in changing oceans. *Oceanogr Mar Biol* 60:335-372 <https://doi.org/10.1201/9781003288602-7>
- Veenhof RJ, Coleman MA, Champion C, Dworjany SA (2023) Urchin grazing of kelp gametophytes in warming oceans. *J Phycol* 1-18 <https://doi.org/10.1111/jpy.13364>
- Venables WN, Ripley BD (2002) *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0
- Wartenberg R (2012) *On the Underwater Visual Census of Western Indian Ocean Coral Reef Fishes*. Ph.D. Thesis, Rhodes University, Grahamstown, South Africa
- Wernberg T, Thomsen MS (2005) The effect of wave exposure on the morphology of *Ecklonia radiata*. *Aquat Bot* 83:61–70 <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2005.05.007>
- Wernberg T, Smale DA, Tuya F, Thomsen MS, Langlois TJ, De Bettignies T, Bennett S, Rousseaux CS (2013) An extreme climatic event alters marine ecosystem structure in a global biodiversity hotspot. *Nature Clim Change* 3:78-82 <https://doi.org/10.1038/nclimate1627>
- Wernberg T, Krumhansl K, Filbee-Dexter K, Pedersen MF (2019) Status and trends for the world's kelp forests. In: Sheppard C (ed) *World seas: an environmental evaluation*. Academic Press, London, pp. 57-78 <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-805052-1.00003-6>

- Wichmann CS, Hinojosa IA, Thiel M (2012) Floating kelps in Patagonian Fjords: an important vehicle for rafting invertebrates and its relevance for biogeography. *Mar Biol* 159:2035-2049 <https://doi.org/10.1007/s00227-012-1990-x>
- Wiencke C, Clayton MN (1998) The life history of *Porphyra endiviifolium* from the South Shetland Islands, Antarctica. *Polar Biol* 19:257-263 <https://doi.org/10.1007/s003000050243>
- Wiencke C, Clayton MN (2002) Antarctic seaweeds. In: J.W. Wägele. Synopses of the antarctic benthos. vol. 9. 237 p. A.R.G. Gantner Verlag KG Ruggell/Lichtenstein
- Yang ECh, Peters AF, Kawai H, Stern R, Hanyuda T, Barbara I, Müller DG, Strittmatter M, Prud'Homme van Reine WF, Küpper FC (2014) Ligulate *Desmarestia* (Desmarestiales, Phaeophyceae) revisited: *D. japonica* sp. nov. and *D. dudresnayi* differ from *D. ligulata*. *J Phycol* 50:149-166 <https://doi.org/10.1111/jpy.12148>
- Zaixso HE, Boraso AL, Pastor de Ward CT, Lizarralde ZI, Dadón J, Galván DE (2015) El bentos costero patagónico. In: Zaixso HE, Boraso A (eds) La zona costera patagónica Argentina. EDUPA, Comodoro Rivadavia
- Zuur A, Ieno EN, Walker N, Saveliev AA, Smith GM (2009) Mixed effects models and extensions in Ecology with R. Springer Science & Business Media, New York <https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6>