

***Estudios poblacionales sobre el
alga Undaria pinnatifida
(Alariaceae, Phaeophyta) en el
Golfo San Jorge.***

Tesis para optar por el título de
Doctora en Ciencias Biológicas

Lic. María Victoria Alvarez

Directora: Dra. Alicia Lilian Boraso

Abril 2026

Facultad de Ciencias Naturales y

Ciencias de la Salud.

Universidad Nacional de la Patagonia

San Juan Bosco



RESUMEN.....	4
ABSTRACT.....	6
ABREVIATURAS	8
CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN GENERAL.....	9
1.1 Características generales de <i>Undaria pinnatifida</i>	9
1.1.1. Posición taxonómica y ciclo de vida.	9
1.1.2. Morfología del esporofito.	11
1.1.3. Hábitat y estacionalidad.	13
1.2. <i>Undaria pinnatifida</i> como especie invasora.	14
1.2.1. Características de las especies invasoras.....	14
1.2.2. Dispersión global y vectores de introducción.....	16
1.3. Efectos de la introducción de <i>Undaria pinnatifida</i>	18
1.3.1. Posibles efectos sobre la biota.....	18
1.3.2. Antecedentes sobre la introducción de <i>Undaria</i> a nivel mundial.	18
1.3.3. Antecedentes sobre la introducción de <i>Undaria</i> en Argentina.	19
1.3.4. Efectos sobre actividades económicas.....	21
1.4. Aprovechamiento económico de <i>Undaria</i>	21
1.4.1. Alimentación humana.....	22
1.4.2. Caracterizaciones químicas de <i>Undaria</i>	22
1.4.3. Alimentación animal.	24
1.4.4. Otras aplicaciones.....	24
1.5. OBJETIVOS	28
1.6. ÁREA DE ESTUDIO.....	29
1.7. DISEÑO GENERAL DE MUESTREOS	31
1.7.1. Muestreos para obtener datos alométricos.....	32
1.7.2. Muestreo mensual sistemático	32
1.7.3. Muestreo mensual, análisis morfológicos, cultivos ontogenéticos y ensayos reproductivos	32
1.7.4. Muestreos estratificados de biomasa	33
CAPÍTULO 2: ONTOGENIA Y MORFOLOGÍA.....	33
2.1. INTRODUCCIÓN.	33

2.2. MATERIALES Y MÉTODOS	35
2.2.1. Cultivo y obtención de gametofitos y esporofitos	35
2.2.2. Muestreo en campo.	36
2.2.3. Observaciones microscópicas y análisis anatómico del esporofito.	36
2.2.4. Variables morfológicas y evaluación de meristemas.	36
2.2.5. Análisis multivariado.....	39
2.3. RESULTADOS.....	40
2.3.1. Origen y ontogenia del esporofito.....	40
2.3.2. Descripción de las variables morfométricas del esporofito.	57
2.3.3. Análisis de Componentes Principales.	59
2.4. DISCUSIÓN	61
2.5. CONCLUSIONES.	65
CAPÍTULO 3: FENOLOGÍA.	67
3.1. INTRODUCCIÓN.	67
3.2. MATERIALES Y MÉTODOS.	69
3.2.1. Determinación de cohortes fenológicas en la población.	69
3.2.2. Variación de los gradientes ontogenético y meristemático en relación con la estacionalidad y la profundidad.	70
3.2.3. Capacidad germinativa de esporas y cultivos <i>in vitro</i>	71
3.3. RESULTADOS.....	74
3.3.1. Determinación de cohortes fenológicas en la población.	74
3.3.2. Variación de los gradientes ontogenético y meristemático en relación con la estacionalidad y la profundidad.	75
3.3.3. Capacidad germinativa de esporas y cultivo <i>in vitro</i>	79
3.4. DISCUSIÓN	84
3.5. CONCLUSIONES.	87
CAPÍTULO 4: BIOMASA Y PRODUCCIÓN	89
4.1. INTRODUCCIÓN	89
4.2. MATERIALES Y MÉTODOS	91
4.2.1. Estimación estratificada de biomasa en agosto y diciembre 2017-2018.....	92
4.2.2. Estimación mensual de biomasa.....	96

4.2.3. Estimación de producción (método DP–FM)	98
4.3. RESULTADOS	99
4.3.1. Estimación de Biomasa de <i>Undaria pinnatifida</i> para agosto y diciembre.	99
4.3.2. Dinámica mensual de la biomasa y estimación de producción de <i>Undaria pinnatifida</i>	101
4.4. DISCUSIÓN	106
4.5. CONCLUSIONES	109
5. CONCLUSIONES GENERALES	110
6. BIBLIOGRAFÍA	112
ANEXOS	139
Anexo 1: Base de datos morfológica completa de talos (Capítulo 2).	139
Anexo 2. Análisis de Componentes Principales (PCA).	147
2.1. Matriz de correlación entre variables morfológicas.	147
2.2. Autovalores y % de variación explicado.	147
2.3. Matriz de cargas (loadings) de los dos primeros componentes.	148
Anexo 3. Modelos Lineales Generalizados (GLM) y Proporciones por estadio (2016).	149
3.1. GLM — Juveniles.	149
3.2. GLM — Maduros.	149
3.3. GLM — Senescentes.	150
Anexo 4. Datos utilizados en el ANOVA (PC1, PC2 × Estación y Profundidad). 150	
Anexo 5. Análisis de Correspondencias (CA) — Viabilidad de esporas.	158
5.1 Tipo de análisis y datos utilizados.	159
Anexo 6. Modelos alométricos (2014–2015).	160
6.1. Resultados del modelo alométrico para talos Clase I.	160
6.2. Resultados del modelo alométrico para talos Clase II	161
6.3. Resultados del modelo alométrico para talos Clase III.	162
6.4. Figuras de ajuste y diagnóstico de los modelos	163

RESUMEN.

Undaria pinnatifida es una macroalga parda originaria del noroeste de Asia, ampliamente reconocida como especie invasora, cuya presencia en la costa argentina se registra desde la década de 1990. El objetivo de este estudio fue establecer las bases del conocimiento poblacional de la especie en el Golfo San Jorge mediante el análisis integrado de la ontogenia y morfología del esporofito, su fenología anual y la producción de biomasa. En el Capítulo 2 (Ontogenia y morfología) se reconstruyó la secuencia completa de desarrollo del esporofito, desde los estadios post-cigóticos hasta la senescencia. Los cultivos embrionarios permitieron observar la primera lámina uniestratificada, aún sin meristodermo diferenciado ni células glandulares, y adherida temporalmente mediante rizoides basales. En talos juveniles de campo se describieron la formación de los meristemas, la diferenciación de la nervadura y el origen de los criptostomas de pelos. En los talos adultos se constató que la disponibilidad meristemática se correlaciona estrictamente con el estado ontogenético, definiendo el potencial de crecimiento y reproducción. Además, se identificó una plasticidad marcada del grampón, cuya arquitectura se ajusta al tipo de sustrato, constituyendo un rasgo funcional clave para la colonización y estabilidad mecánica de la especie. El análisis multivariado mostró que la variación morfológica responde a un gradiente ontogenético integrado, donde las dimensiones vegetativas y reproductivas progresan de manera coordinada. En el Capítulo 3 (Fenología) se confirmó la presencia de dos cohortes anuales, con picos de máximo reclutamiento en marzo y julio, y una marcada reducción de talos durante el verano, dominada por individuos senescentes. La capacidad germinativa de las esporas estuvo asociada al estado de desarrollo del esporofito parental, siendo más elevada en talos maduros con meristema esporofílico activo. Los cultivos revelaron una fuerte relación negativa entre la densidad de

esporofitos embrionarios y su supervivencia, sugiriendo que la competencia temprana constituye un regulador importante de la mortalidad en el terreno. La integración de los gradientes morfológicos permitió interpretar la dinámica anual como un ciclo estructurado por la disponibilidad meristemática invernal y la maduración primaveral. En el Capítulo 4 (Biomasa y producción) se desarrolló y aplicó una metodología específica para estimar la biomasa estratificada y la producción. Los estratos submareales, especialmente el submareal superior, concentraron las mayores densidades y biomasa por unidad de superficie. La producción mostró un máximo entre julio y noviembre, identificándose este intervalo como la ventana óptima para la cosecha por su mayor rendimiento y mejor calidad morfológica de los talos. La metodología, basada en modelos alométricos y en la dinámica ontogenética de las cohortes, es replicable y constituye una herramienta adecuada para la evaluación y gestión del recurso. En conjunto, la información obtenida sobre la ontogenia, fenología y producción de *Undaria pinnatifida* en el Golfo San Jorge aporta una base sólida para comprender la dinámica poblacional de la especie en ambientes invadidos y para orientar estrategias de manejo y aprovechamiento sostenible en la región.

ABSTRACT.

Undaria pinnatifida is a brown macroalga native to the northwest Pacific and widely recognized as an invasive species, first recorded along the Argentine coast in the 1990s. This study aimed to establish the foundational population-level knowledge of the species in the San Jorge Gulf by integrating analyses of sporophyte ontogeny and morphology, annual phenology, and biomass production. In Chapter 2 (Ontogeny and Morphology), the complete developmental sequence of the sporophyte was reconstructed, from post-zygotic stages to senescence. Embryonic cultures revealed the formation of an initial uniseriate filament and a unistratified embryonic blade lacking differentiated meristoderm and gland cells, attached temporarily by basal rhizoids. In juvenile field-collected sporophytes, the differentiation of meristems, central midrib and hair cryptostomata was characterized. Adult sporophytes showed a clear correlation between meristem availability and ontogenetic stage, determining growth and reproductive potential. A pronounced plasticity of the holdfast was identified, with haptera adapting structurally to different substrate types—a functional trait that enhances anchorage, mechanical stability and colonization success. Multivariate analyses revealed that morphological variability is structured by an integrated ontogenetic gradient in which vegetative and reproductive traits progress in a coordinated manner. In Chapter 3 (Phenology), two annual cohorts were identified, with recruitment peaks in March and July, and a marked reduction of sporophytes during summer, when senescent individuals predominated. Spore germination capacity was strongly associated with the developmental state of the parental sporophyte, being higher in mature individuals with active sporophyll meristems. Laboratory cultures showed a negative relationship between embryonic sporophyte density and survival, indicating strong early-stage competition. The integration of morphological gradients provided a functional interpretation of the annual cycle, structured by high meristematic availability in winter and morphological maturation in spring. In Chapter 4 (Biomass and Production), a specific methodology was developed to estimate stratified biomass and production. Subtidal strata—particularly the upper subtidal zone—exhibited the highest densities and biomass per unit area.

Production peaked between July and November, identifying this period as the optimal harvest window due to the greater biomass and superior structural quality of the sporophytes. The methodological framework, based on allometric models and ontogenetic cohort dynamics, is robust, replicable, and suitable for management and sustainable use assessments. Overall, this thesis provides a comprehensive understanding of the ontogeny, phenology and biomass dynamics of *Undaria pinnatifida* in the San Jorge Gulf, offering a solid basis for interpreting its population behavior in invaded environments and for informing management or sustainable exploitation strategies in the region.

ABREVIATURAS

A: ancho del talo.

a: ancho de la lámina sin pinnas.

AC: análisis de correspondencias.

AP: ancho de la lámina con pinnas.

c: corteza.

CG: células glandulares.

CT: células de transición.

DP: duración promedio de permanencia en el terreno.

DP–FM: método de estimación de producción basado en la duración promedio × factor de multiplicación.

EE: estadio de desarrollo del esporofilo.

FM: factor de multiplicación.

GLM: modelo lineal generalizado.

L: longitud de la lámina (modelos alométricos del Capítulo 4).

LE: longitud del estipe.

LL: longitud de la lámina.

LT: largo total del talo.

m: médula.

ME: meristema del esporofilo.

ML: meristema de la lámina.

Na: ancho de la nervadura en el ápice de la lámina.

Nb: ancho de la nervadura en la base de la lámina.

NP: número de pliegues del esporofilo.

P: peso del talo.

PCA: análisis de componentes principales.

CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN GENERAL.

1.1 Características generales de *Undaria pinnatifida*.

1.1.1. Posición taxonómica y ciclo de vida.

La especie *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar, de ahora en adelante llamada *Undaria*, es una macroalga parda (Ochrophyta, Phaeophyceae) que se encuentra incluida dentro del orden Laminariales y de la familia Alariaceae. El orden Laminariales se caracteriza por presentar gametofitos microscópicos y filamentosos con crecimiento apical y esporofitos macroscópicos y parenquimatosos con crecimiento intercalar, cuyas células poseen varios plastidios discoides dispersos, sin pirenoides y por presentar un ciclo de vida heteromórfico (Guiry y Guiry, 2025). Dentro de este orden, se incluye a las denominadas *Kelp*, algas que forman bosques submarinos, adaptadas al movimiento del agua y a la turbulencia, condiciones en las cuales tiene lugar niveles altos de absorción de nutrientes, fotosíntesis y crecimiento (Tegner y Dayton, 2000).

Según AlgaeBase (Guiry y Guiry, 2025) la familia Alariaceae Setchell y Gardner 1925 contiene al género *Undaria* Suringar 1873, nativo de China, Japón y Corea (Okamura, 1915; Kang, 1966) que cuenta actualmente con dos especies aceptadas taxonómicamente: *U. crenata* Y. P. Lee y J. T. Yoon y *U. pinnatifida* (Harvey) Suringar 1873. De las dos especies aceptadas, solo *U. pinnatifida* se encuentra fuera del rango nativo de distribución.

Desde el momento en que se asienta una espora, hasta que se completa el ciclo de vida de un alga, se suceden etapas de crecimiento vegetativo, maduración reproductiva y liberación de elementos reproductivos, comprendiendo una o más generaciones de organismos microscópicos y macroscópicos, los que se encuentran sujetos a variaciones estacionales y del hábitat. El ciclo de vida de *Undaria* (Figura 1), propio de las Laminariales, es digenético y heteromórfico, alternando entre una fase gametofítica, haploide y microscópica, una fase esporofítica y diploide macroscópica (Yoon et al., 2001). Las zoosporas de *Undaria* tienen forma de pera, carecen de pared celular y son biflageladas (Tamura, 1970; Henry y Cole, 1982; Pérez, 1992). Durante el

asentamiento, la zoospora se vuelve esférica, los flagelos se absorben en la célula y, en algunos casos, se fusionan con el plasmalema cuando la pared celular comienza a desarrollarse (Henry y Cole, 1982).

A partir de la germinación de las esporas biflageladas de *Undaria* se desarrollan los gametofitos. Los gametofitos femeninos poseen células relativamente grandes, con ramificación limitada, mientras que los masculinos tienen células más pequeñas con múltiples ramificaciones (Yendo, 1911). En condiciones favorables de luz y temperatura, 19–25 °C, intensidad de luz de 35–100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y longitud de onda dentro del rango de 460–560 nm (Sato et al., 2020), se desarrollan en los gametofitos femeninos los oogonios, cuya presencia induce la formación de espermacios por parte de los gametofitos masculinos. Estas condiciones representan óptimos experimentales, sin embargo, en ambientes fríos como Patagonia los gametofitos se mantienen en condición vegetativa y activan la reproducción bajo pulsos térmicos estacionales menores.

Pang et al. (2008) indican que las gametas femeninas y masculinas de *Undaria* maduran luego de cinco días de la adhesión del gametofito al sustrato. Los signos de madurez son la erección del ápice del oogonio, el que se observa hinchado mientras que en los gametofitos masculinos se forma una protrusión o papila a través de la que se liberan los espermatozoides. La descarga del huevo ocurre en un par de días y el huevo extruido queda adherido al extremo del oogonio vacío. La descarga de los espermatozoides ocurre unos minutos después de la de los huevos. Luego de la fertilización se forma una pared, la cigota comienza a alargarse y las primeras divisiones mitóticas ocurren unas quince horas después (Dries et al., 2024).

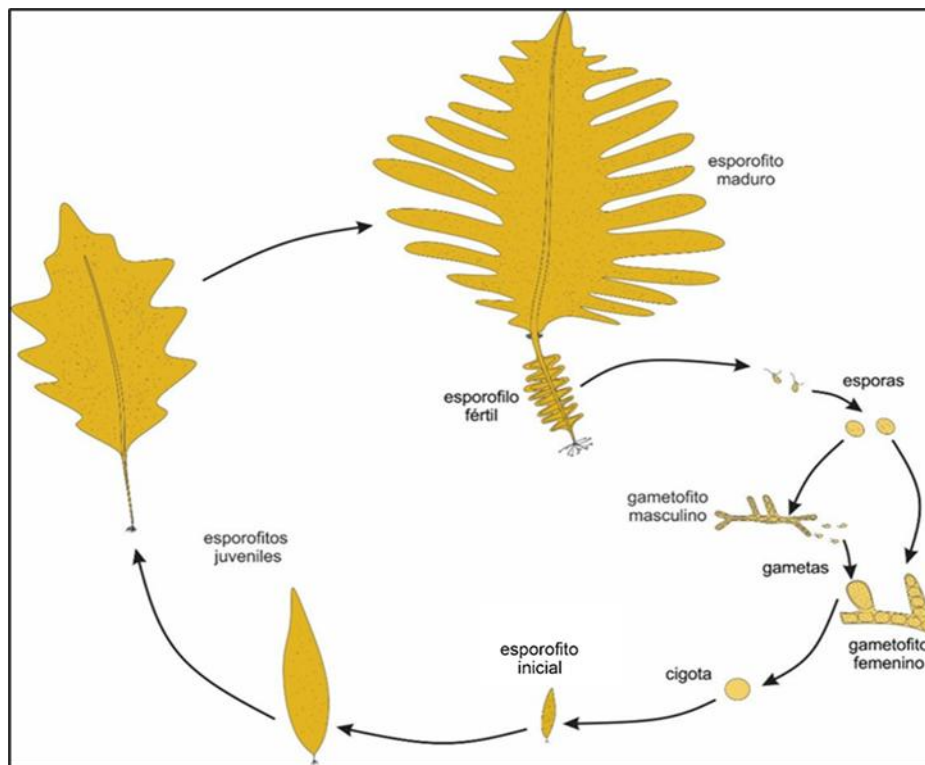


Figura 1: Ciclo de vida de *Undaria pinnatifida*.

1.1.2. Morfología del esporofito.

El esporofito adulto de *Undaria* (Figura 2) está conformado por una lámina con una nervadura central prominente y lóbulos o pinnas laterales alargadas, que se proyectan en el mismo plano; en la base de la lámina se continúa un estipe, sobre cuyos laterales, se desarrollan dos franjas laminares que se pliegan formando la zona del esporofilo fértil, y un grampón ramificado a través del cual se adhiere al sustrato duro (Guiry y Guiry, 2025).

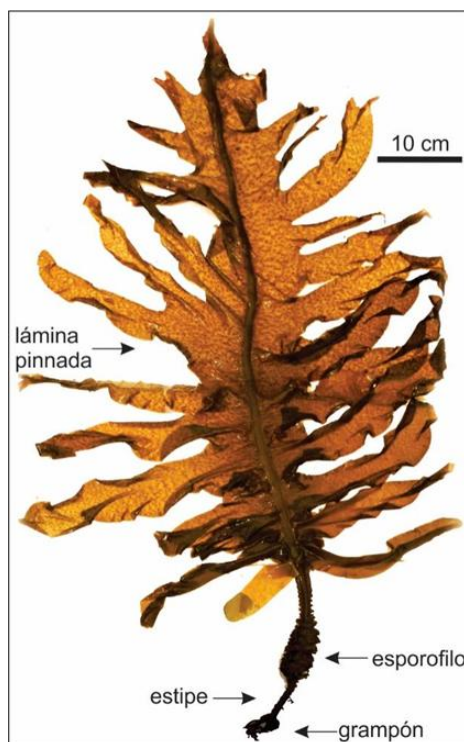


Figura 2: Aspecto general del esporofito de *Undaria pinnatifida*.

Esta morfología básica presenta un grado de variabilidad apreciable (Yendo, 1911; Okamura, 1915; Castric-Fey et al., 1999a; Cecere et al., 2000; Uwai et al., 2006) la cual se cree que posee componentes genéticos o de plasticidad ante la variabilidad ambiental, espacial o estacional. De acuerdo con diferentes autores (Stuart et al., 1999; Shibneva y Skriptsova, 2012), las formas tradicionalmente reconocidas de los esporofitos de *Undaria* son las siguientes:

Undaria pinnatifida forma *distans* Miyabe y Okamura: la cual corresponde a un estipe tan largo como la lámina, con grandes esporofilos limitados a la zona basal del estipe y sin proliferaciones (Figura 3a).

Undaria pinnatifida forma *typica* Yendo: talos de estipe corto con senos comparativamente poco profundos entre pinnas adyacentes, distantes de la nervadura central. La parte superior de la zona esporofílica está formada por grandes pliegues confluentes con la base de la lámina (Figura 3b).

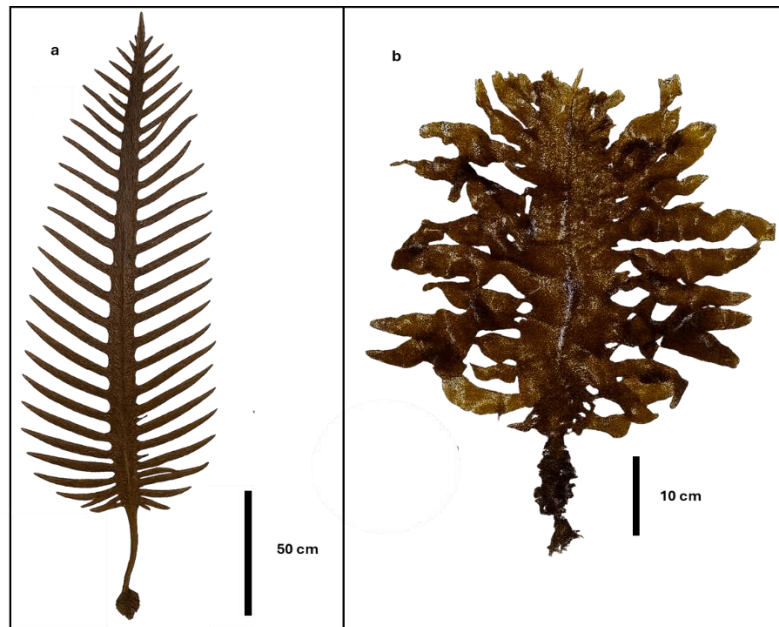


Figura 3: Formas de *Undaria pinnatifida*: a) forma *distans*, modificada de Sato et al. (2020). b) forma *typica*, modificada de Shibneva et al. (2013).

1.1.3. Hábitat y estacionalidad.

Las poblaciones de *Undaria* se desarrollan principalmente en ambientes submareales, sobre sustratos duros o móviles, pero con elementos duros (Valentine y Jhonson, 2003). Los esporofitos pueden crecer sobre una variedad de sustratos naturales como rocas, canto rodado, valvas, también sobre sustratos artificiales, como sogas, boyas, pilotes, botellas y plásticos. Mientras los talos son pequeños pueden también vivir epífitas o epizoicas sobre invertebrados marinos (Cremades-Ugarte et al., 2006). De acuerdo a la Global Invasive Species Database (GISD) (2017), *Undaria* es capaz de colonizar sustratos nuevos o disturbados y artefactos flotantes, desde el nivel de la bajamar hasta unos 15 m de profundidad. Para Golfo Nuevo se ha registrado *Undaria* creciendo hasta los 22 metros de profundidad (Bunicontro et al., 2019).

Las variaciones en los factores ambientales pueden afectar a todas o algunas de las fases del ciclo de vida de un alga, determinando aspectos del desarrollo vegetativo y reproductivo tanto de los estadios iniciales como del talo

adulto. El ciclo de vida puede verse afectado por la temperatura, la disponibilidad de luz y nutrientes, la salinidad, el movimiento del agua y las interacciones bióticas, entre otros factores. Las diferentes poblaciones de la especie muestran una variedad de comportamientos en sus características de estacionalidad reproductiva de acuerdo a las localidades donde se desarrollan, lo que dificulta realizar generalizaciones al respecto (Akiyama y Kurogi, 1982; Hay y Villouta, 1993; Stuart et al., 1999; Casas et al., 2008).

1.2. *Undaria pinnatifida* como especie invasora.

1.2.1. Características de las especies invasoras.

El concepto de especie invasora es aplicado cuando el rango geográfico de distribución de una especie es modificado directa o indirectamente por la actividad humana. Según Richardson et al. (2000), la invasión biológica comprende las siguientes etapas:

- Etapa de arribo.

Implica que el organismo o sus propágulos han sido transportados por humanos a través de una barrera geográfica mayor. El arribo de una especie no necesariamente implica su naturalización (al menos en escala temporal humana) a la biota de una región, de hecho, sólo un pequeño número de las especies que llegan a una zona perduran en ella.

- Etapa de asentamiento o naturalización.

Comienza cuando las barreras bióticas y abióticas para la supervivencia y la reproducción son superadas. Para que el asentamiento se desarrolle deben sucederse varias generaciones de la especie. Aún luego de permanecer en el sitio por varias generaciones, las condiciones de variabilidad ambiental o aquellas que dependan de la actividad humana pueden evitar finalmente la naturalización.

- Etapa de expansión o invasión.

Implica la producción de descendientes en áreas alejadas del punto de arribo. Esta etapa puede comenzar antes de haberse completado la de establecimiento

o naturalización y, puede ser por mecanismos naturales o asistidos por el hombre, ya sea inadvertidamente o con propósitos de su utilización.

- Etapa de persistencia

Una vez completada la fase de expansión la especie, puede mantenerse alrededor del máximo alcanzado o declinar y establecerse en un equilibrio de menor abundancia.

Varias de las características biológicas que se indican como típicas de un alga invasora (crecimiento rápido, reproducción temprana, alta fecundidad, ciclo de vida corto, rápida absorción de nutrientes, amplio nicho ecológico, ciclo de vida bifásico) (Richardson et al., 2000) se encuentran en muchas de las poblaciones estudiadas de *Undaria*, por lo que se pueden considerar propias de la especie.

En adición a estas características generales se pueden mencionar otras características propias de *Undaria* que pueden contribuir a su dispersión (Fletcher y Farrell, 1998; Valentine y Jhonson, 2004; Casas et al., 2008):

- Rápida colonización de sustratos vacíos o recientemente disturbados.
- Colonización por sus propágulos de forma repetitiva, lo que permite la presencia simultánea en el campo de talos de diferentes grados de tamaño y maduración.
- Propensión a colonizar artefactos flotantes.
- Imposibilidad de erradicación, una vez establecido un stock de gametofitos en la naturaleza.
- Formación de poblaciones de talos grandes y que pueden llegar a ser muy densas, convirtiéndose en componentes importantes de las comunidades invadidas.

1.2.2. Dispersión global y vectores de introducción.

La distribución original de *Undaria* es el Pacífico NE (Saito, 1975). Esta especie se ha introducido accidentalmente en diferentes zonas costeras en emprendimientos de cultivo de otras especies. Se considera que el vector más importante de la dispersión accidental es el tráfico marítimo, como gametofitos o pequeños esporofitos presentes en las incrustaciones biológicas (fouling) de los cascos de los buques, o como esporas en la descarga de agua de lastre (Williams y Smith, 2007; Meretta et al., 2012).

Floc'h et al., 1991 consideran que la especie fue introducida inicialmente desde Japón en el Mediterráneo y en las rías gallegas, como contaminante en cultivos de la ostra *Magallana gigas* (= *Crassostrea gigas*). Un caso de introducción intencional de *Undaria* ocurrió en el Atlántico Norte, la misma se hizo considerando que las condiciones de bajas temperaturas de la zona receptora no permitirían completar el ciclo reproductivo, permitiendo el control de la especie, pero esta suposición resultó errada (Pickering et al., 2007).

Por su parte, en el hemisferio Sur existen numerosos reportes de ingreso y dispersión, comenzando por Nueva Zelanda (Hay y Luckens, 1987; Parsons, 1995; Stuart, 2004; Dean y Hurd, 2007; James y Shears, 2012). James et al., (2014) indicaron un aumento de la invasión en zonas subtropicales. La distribución en el Pacífico sur siguió por Tasmania (Sanderson, 1990; Valentine y Johnson, 2003; 2004) y luego por Australia (Campbell y Burrridge, 1998; Primo et al., 2010).

En la costa de Argentina (Figura 4) fue detectada por primera vez en Golfo Nuevo en el año 1992 (Piriz y Casas, 1994; Casas y Piriz, 1996). La introducción se supone que puede haberse producido, al menos inicialmente, por el transporte de esporas o talos microscópicos en el agua de lastre de los barcos mercantes, o como fouling de los pesqueros que arriban a Puerto Madryn (Piriz y Casas, 1994). En 1997 la especie se había expandido 4,6 km al norte y 6,1 km al sur del Golfo Nuevo y en 1999 se encontraba a 12 km al norte y a 22 km al sur (Piriz y Casas, 2001; Casas et al., 2008).

A fines del año 2000, *Undaria* fue registrada en la costa de Bahía Camarones (aproximadamente 300 km al sur de Golfo Nuevo). En Golfo San Jorge la presencia de *Undaria* fue notada en el año 2005 (datos no publicados). A mediados del año 2005, esta macroalga fue registrada por primera vez en las costas de la ría de Puerto Deseado a 600 km al sur del primer punto de ingreso (Martin y Cuevas, 2006) y, desde ese momento, no se han reportado registros de la especie hacia el sur.

Durante los primeros años de la invasión, la especie sólo se dispersó hacia el sur, sugiriendo que la Península Valdés representaba una barrera natural para su dispersión, sin embargo, en el año 2004 fue observada en el Golfo San José (Irigoyen, 2009). Posteriormente se estimó su llegada en el año 2010 al Golfo San Matías (Pereyra et al., 2014) y fue registrada en el año 2011 en las costas Mar del Plata en la provincia de Buenos Aires (Meretta et al., 2012) especulándose, en base a los antecedentes de la especie, que alguna de sus poblaciones podría llegar a Uruguay e incluso al sur de Brasil (Dellatorre et al., 2014).

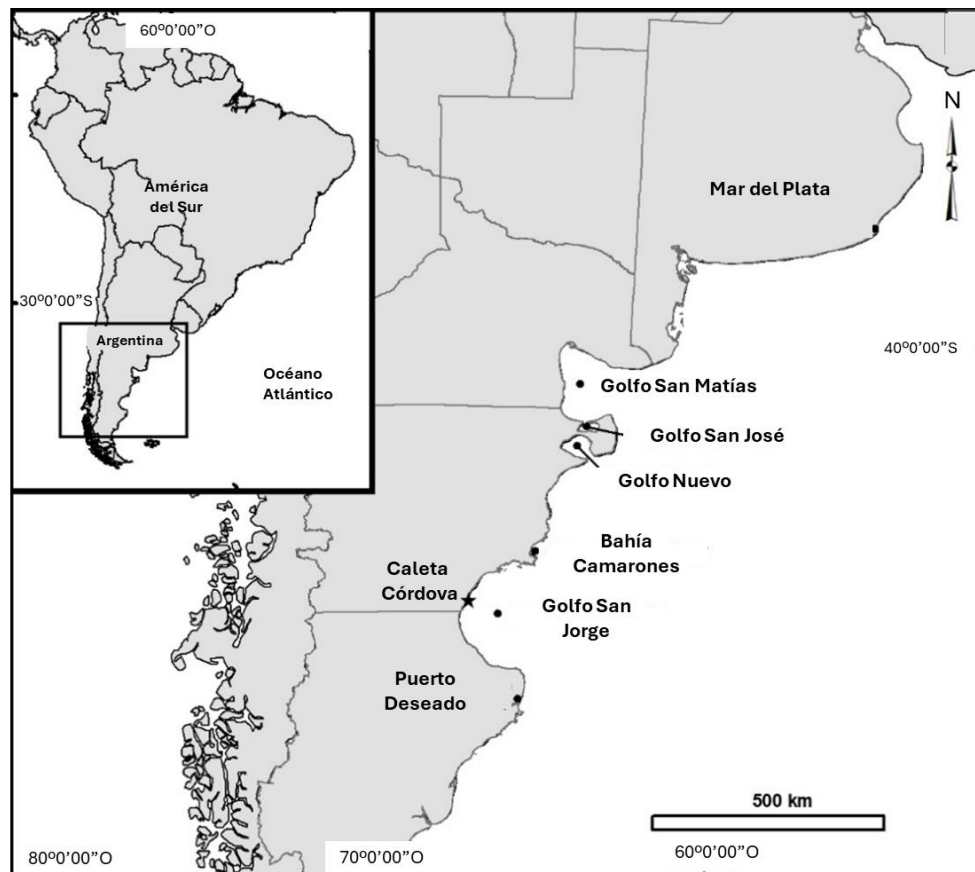


Figura 4: Distribución de *Undaria pinnatifida* en la costa argentina. Se indica con una estrella el sitio de estudio (Caleta Córdova, Chubut).

Las rutas de dispersión reportadas coinciden con los vectores dominantes para organismos sésiles marinos según la teoría de transporte marítimo (Schaffelke et al., 2006).

1.3. Efectos de la introducción de *Undaria pinnatifida*.

1.3.1. Posibles efectos sobre la biota.

La introducción de algas no nativas puede tener efectos diversos sobre la biota autóctona, a continuación, se resumen los mismos sobre diferentes aspectos.

Efectos sobre los ecosistemas o el ambiente: Jiménez (2015) indica que el eventual reemplazo de las comunidades de algas por *Undaria*, puede transformar los procesos de transferencia de energía o materia entre diferentes ambientes costeros, debido a que la falta de flotabilidad de los talos desprendidos de *Undaria* no le permitiría una marcada movilidad de biomasa entre los mismos.

Efectos sobre las comunidades: Una especie que, en su rango geográfico natural, se encuentra controlada por el resto de la comunidad puede mantenerse dentro de cantidades moderadas en las localidades que coloniza y no producir cambios mayores en las comunidades a las que se incorpora, o por el contrario, determinar modificaciones dañinas para el equilibrio de las comunidades biológicas y molestas para la actividad humana (Ribera y Boudouresque, 1995).

1.3.2. Antecedentes sobre la introducción de *Undaria* a nivel mundial.

La capacidad de *Undaria* de desplazar a otras especies o cambiar la composición de las comunidades ha sido analizada en diferentes escenarios, con diferentes conclusiones respecto a la severidad de las consecuencias de la su introducción, incluso entre estudios realizados en zonas cercanas. En algunas regiones, como el mar Mediterráneo, *Undaria* no se llega a considerar invasora

porque no afecta significativamente la riqueza específica y abundancia de las especies nativas (Schaffelke et al., 2006). Boudouresque y Verlaque (2002) excluyen a *Undaria* de la lista de especies invasoras del Mediterráneo. En Venecia se había considerado que *Undaria* competía por espacio con las especies autóctonas, reduciendo la biomasa de las mismas en la época que estaba presente, pero no afectando la composición de las comunidades (Curiel et al., 1998). Battershill et al. (1998) concluyeron que, en Nueva Zelanda, *Undaria* desplazaba a las asociaciones algales dominadas por especies nativas de *Carpophyllum*, mientras que Hay y Villouta (1993) encontraron en cambio, para las mismas áreas que *Undaria* colonizaba espacios desnudos más bien que los ocupados por *Carpophyllum* spp.

Stuart (2004) analiza la información de trabajos previos (entre ellos, Hay y Sanderson (1998); Forrest y Taylor (2002)), acerca de los efectos de *Undaria* sobre la biodiversidad en general de las comunidades en Nueva Zelanda, diferenciando las áreas de alta y baja densidad de algas autóctonas. Mientras que se observó un efecto negativo de *Undaria* en la diversidad de la biota bajo la canopia de *Macrocystis*, no se verificaron diferencias en otros ambientes y, se ha indicado que, en las zonas de baja densidad, puede incurrir incluso un aumento de la diversidad atribuible al aumento de complejidad en el hábitat (Battershill et al., 1998).

Posteriormente, Valentine y Johnson (2005), Valentine et al. (2007) y Schiel y Thompson (2012) no pudieron verificar diferencias significativas entre las comunidades algales de las áreas invadidas, respecto a las no invadidas por *Undaria* para Nueva Zelanda. En las zonas estudiadas, la especie parece no inhibir el reclutamiento de las comunidades nativas de los estratos herbáceos bajo su canopia.

1.3.3. Antecedentes sobre la introducción de *Undaria* en Argentina.

En el Golfo Nuevo (Argentina), Casas et al. (2004) reportan cambios en las comunidades debidas a la presencia de *Undaria*, reflejados en la disminución en riqueza de especies y diversidad de algas nativas. Raffo et al. (2009) evaluaron el impacto de la invasión en áreas dominadas por *Undaria pinnatifida*

y *Macrocystis pyrifera*, respectivamente, y en un área con dominancia compartida, concluyendo que no existía evidencia de competencia interespecífica, ya que la densidad y el tamaño de los individuos de *Macrocystis* no se veían afectados por la presencia de *Undaria*, mientras que la riqueza, abundancia y diversidad resultaron similares en las diferentes situaciones. Raffo et al. (2015) han registrado cambios en las comunidades de pozas de marea, producto de la presencia de *Undaria*, atribuyéndolos mayormente a la competencia por luz.

Por otra parte, Irigoyen et al. (2011a) investigaron el efecto de *Undaria* en la abundancia y diversidad de la macrofauna bentónica en Golfo Nuevo, a través de la comparación de estas en zonas con remoción del alga y otras cubiertas con ella. Encontraron que las parcelas cubiertas por *Undaria* presentaron mayores valores de riqueza y diversidad específica, lo que podría atribuirse a una nueva estructura de hábitat, más complejo, creada por *Undaria*. En otro estudio, Irigoyen et al. (2011b) evalúan el impacto de *Undaria* sobre la abundancia de cuatro especies de peces de arrecife rocoso. Registraron una disminución en la abundancia de peces en arrecifes de bajo relieve, cubiertos por *Undaria*, y concluyeron que la presencia del alga generaba una pérdida transitoria de hábitat para esos peces.

Pereyra et al. (2015) analizaron la relación entre la ascidia *Styela clava* y *Undaria pinnatifida*, encontrando que, en principio, la ascidia podía facilitar el asentamiento del alga. Posteriormente, Arcángel et al. (2022) analizaron cómo variaba esa relación en las estaciones, siendo la primavera la estación donde se encontró mayor densidad de *Undaria pinnatifida* asociada a *S. clava*, e indicaron que la asociación benefició al alga y pareció ser neutral para la ascidia. De la Barra et al. (2023) estudiaron para la Bahía San Antonio (Golfo San Matías) la función ecosistémica de *Undaria* como proveedora de hábitat, encontrando que genera un efecto positivo para la biomasa de la epifauna y nulo sobre la comunidad de peces.

1.3.4. Efectos sobre actividades económicas.

La introducción de algas puede tener efectos socioeconómicos negativos y positivos. Entre los positivos pueden contarse los beneficios económicos de la acuicultura y de las industrias química y biotecnológica con la consiguiente oportunidad de empleo, de especial interés en los países en desarrollo (Davidson et al., 2015; Pickering et al., 2007).

La *Global Invasive Species Database* (consultada en enero de 2017) indica que *Undaria* puede causar problemas a granjas marinas de peces y moluscos por un aumento de la mano de obra necesaria para la limpieza de botes, jaulas de peces, cajas de cultivo y sogas, sumado a la disminución de productividad por la obstrucción del flujo del agua y el sombreo. Galil (2000) menciona que, al intentar el cultivo de *Undaria* en el mar Mediterráneo, la misma se extendía sobre la superficie donde se desarrollaban moluscos bivalvos, obstruyendo la luz e inhibiendo el crecimiento de los mismos.

La presencia de *Undaria* puede también amenazar el desarrollo de sitios para ecoturismo que dependen de la biodiversidad natural y de la estética y limpieza de las costas (Irigoyen et al., 2011a). En zonas turísticas los arribazones de *Undaria* pueden disminuir el atractivo de playas de descanso y la remoción de las algas utilizando topadoras podrían contribuir a la erosión de las mismas (Bunicontro et al. 2019). Estos autores también indican que, en Golfo Nuevo, las actividades de buceo se ven perjudicadas por la presencia en profundidad de talos de gran tamaño de *Undaria*.

1.4. Aprovechamiento económico de *Undaria*.

Las macroalgas marinas se han utilizado para consumo humano y posteriormente con fines industriales (Delaney et al., 2016). El enfoque de las algas marinas como recurso puede realizarse desde un punto de vista sistémico, identificando sus cualidades positivas para el hombre como parte integrante de los ecosistemas (ya sea como elemento autóctono o introducido) o, desde el punto de vista extractivo de la utilización de la biomasa de las poblaciones naturales, o mediante su cultivo.

Undaria pinnatifida es una de las especies más cultivadas en el mundo, con un registro de producción anual de 2810,6 miles de toneladas para el año 2020 (FAO, 2022) y uno de los principales recursos algales de Argentina (Raffo et al., 2022). El aprovechamiento de *Undaria* se ha intentado desde múltiples enfoques, como se describen a continuación.

1.4.1. Alimentación humana.

Constituye el área de aprovechamiento principal en los países asiáticos. Los beneficios del consumo de *Undaria* radican en su alto contenido en fibra, vitamina B y minerales y, en su bajo contenido en grasas. Es utilizada como ingrediente en la gastronomía siendo empleada en una variedad de platos, como sopas, ensaladas, curtidos y con arroz (Bañón Díaz, 2012).

Las láminas de los talos de *Undaria* son conocidas en Japón con el nombre de *wakame*, producto que consiste en hojas color verde oscuro, tiernas y de agradable aroma, muy versátiles en cuanto a su uso. Contiene menos iodo y más magnesio que el *kombu*, popular producto de *Laminaria* y posee la habilidad de ablandar las fibras de los alimentos con los que se cocina (Yamanaka y Akiyama, 1993).

En los informes de FAO (1991, 2015) se describen las pautas básicas de diferentes formas de preparación del wakame aplicados a los cultivos en Japón. Las diferentes preparaciones implican: el blanqueo de las láminas, la preparación de pickles (Sea Mustard), la deshidratación (Suboshi wakame y Haiboshi wakame) y, la deshidratación y corte (Cut wakame). A partir del esporofilo de *Undaria* se prepara el *mekabu*. Este producto se seca primero al sol y luego se humedece con agua, se pica finamente y se seca en horno suave. Se utiliza generalmente en cantidades pequeñas como condimento añadidas a ensaladas o como una cucharada de té añadida al final de la cocción de sopas.

1.4.2. Caracterizaciones químicas de *Undaria*.

En la industria alimentaria los hidrocoloides constituyen los extractos algales de mayor importancia comercial (Bixler y Porse, 2011), siendo las algas pardas productoras de alginatos, utilizados para la obtención de geles, como

espesantes y estabilizantes de productos alimenticios (McHugh, 2003). En *Undaria*, Apoya et al. (2002) y Skriptsova et al. (2004), analizaron el contenido de alginatos en láminas, estipes y esporofilos y relacionaron la concentración de alginatos con factores ambientales. Salomone y Riera (2020) estudiaron la composición proximal de los esporofilos de *Undaria* y Quezada et al. (2021) analizaron el perfil metabólico de la especie, para Golfo San Jorge. La composición nutritiva y elementos traza para los esporofilos de Golfo San José y Golfo Nuevo fue estudiada por Gil et al. (2015).

Para Golfo Nuevo, Casas et al. (2010) analizaron componentes nutricionales y contaminantes tóxicos de los esporofitos. Dellatorre et al. (2021) estudiaron la disponibilidad y calidad de la biomasa para producción de wakame, los parámetros de procesamiento y conservación fueron analizados por Solana (2022), mientras que Arijón et al. (2023) analizaron el contenido de pigmentos y coloración de los esporofilos destinados a la producción de dicho producto.

Balquinta et al. (2022) estudiaron las propiedades de harinas de láminas y nervaduras de *Undaria*.

Nadeeshani et al. (2022) realizaron una revisión de los métodos de extracción, aislamiento y purificación de proteínas de *Undaria*, analizando composición, valor nutricional y aplicaciones nutraceuticas y alimenticias de las mismas.

En los últimos años se ha experimentado la incorporación de algas marinas en diversos alimentos, por ejemplo, Izaola et al. (2020) analizaron clínicamente los parámetros metabólicos en dietas utilizando snacks enriquecidos con wakame. Pereiro López (2023) ha utilizado *Undaria pinnatifida* y *Himanthalia elongata* para enriquecer las propiedades del chocolate con alto contenido en cacao y Kai et al. (2023) utilizaron wakame para mejorar la calidad de los fideos de trigo.

Los extractos obtenidos de esporofilos de *Undaria*, fueron estudiados por Lee et al. (2023), encontrando que los mismos pueden utilizarse como un ingrediente alimentario funcional, con gran propiedad antioxidante.

1.4.3. Alimentación animal.

Los ensilados de algas se realizan descomponiendo la biomasa algal hasta unidades celulares y posteriormente realizando fermentación láctica. A partir de *Undaria* se han producido ensilados de hasta 18 meses de duración, que se han probado en la dieta de la ostra perlífera *Pinctada furcata subesp. martensii*. Estas pruebas mostraron resultados muy positivos, especialmente en combinación con alguna fuente de lípidos (Uchida et al., 2004). Moss (1998), Park et al. (2008) y Hwang et al. (2012) indican la importancia del *Undaria* en la alimentación de abalones en cultivo.

Hwang et al. (2014) señalan que la adición de *Undaria* a la dieta de un tipo de ganado muy apreciado de Corea aumenta y mejora su crecimiento, inmunidad, perfil de ácidos grasos y contribuye a la reducción de los niveles de colesterol. Recientemente, Nordvi et al. (2023) experimentaron adicionar *Undaria* como ingrediente funcional en la dieta del salmón del Atlántico, concluyendo que los fucoidanos del alga actuarían favoreciendo la integridad intestinal y regulación inmunológica de los peces.

1.4.4. Otras aplicaciones.

A nivel de mejora del suelo, Tang et al. (2008) describen el proceso de producción de compost a partir de *Undaria* utilizando una comunidad bacteriana compleja, la cual descompone el alginato. Este compost resultó positivo para la germinación de semillas de la planta herbácea *Brassica rapa* (nabo silvestre).

Por otra parte, Marchiaro et al. (2013) evaluaron la potencialidad como biofertilizante del extracto líquido algal de *Undaria*. Tanto la germinación como el crecimiento de individuos de la especie aromática *Salvia officinalis* mostraron respuestas positivas al tratamiento con macerado del alga en solución ácida. Salcedo et al. (2020) evaluaron el uso de *Undaria* sobre suelo empobrecido en materia orgánica, encontrando que la suplementación con el alga promovió el crecimiento de plantas de tomate. Lobato et al. (2023) analizaron el extracto acuoso de *Undaria* como inductor de respuesta de defensa en plantas de papas, encontrando resultados positivos contra la infección por *Phytophthora infestans*.

En los últimos años, se ha incrementado notablemente el número de trabajos de investigación dirigidos a aspectos que permitan el uso de algas en general, como biomasa para diferentes combustibles ya sea como biodiesel o como etanol (Alexandrov et al., 2015). Bucholc et al. (2014) proponen el uso para biogás de los enormes arribazones de algas en el mar Báltico, producto del alto grado de nutrientes de los mismos, lo cual tendría según estos autores, efectos beneficiosos ambientales a escala local.

Aunque gran parte de estos trabajos están dirigidos al estudio de biocombustibles de microalgas, también se han incrementado los trabajos en macroalgas. Jung et al. (2013), a través de una extensa revisión, concluyeron que las macroalgas tienen potencialidad como materia prima para la producción energética, por los beneficios ambientales, las posibilidades de desarrollo técnico y su disponibilidad por cultivo. Kraan (2013) ubicó a *Undaria* entre las macroalgas más prometedoras como fuente de biomasa para biocombustibles por su posibilidad de cultivo en diferentes ambientes.

Bae et al. (2011) investigaron la producción de bioaceites a partir de pirólisis de *Undaria pinnatifida*. Jung et al. (2013) incluyen a *Undaria* dentro de las algas útiles como materia prima para bio-refinerías, junto a *Laminaria japonica*, *Eucheuma spp.*, *Kappaphycus alvarezii* y *Gracilaria verrucosa*. Lee et al. (2024a) analizaron la composición de carbohidratos de varias algas pardas, incluida *Undaria*, para el uso potencial de la biomasa algal en refinerías.

Undaria ha sido considerada también para la producción de etanol por Yoon et al. (2012); Kim et al. (2013) y Ra et al. (2014).

Existen extensos antecedentes sobre la presencia en algas marinas de sustancias con actividad antibacteriana, antimicótica, anticoagulante, antiinflamatoria, antiviral, entre otras (Mayer et al., 2011).

Harnedy y FitzGerald (2011) revisan la información sobre proteínas, péptidos y aminoácidos como principios activos en algas marinas y D'Orazio et al. (2012) señalan la presencia en algas pardas de numerosos lípidos como principios activos, incluyendo a los ácidos grasos omega-3 poliinsaturados,

polifenoles y fucosterol. Holdt y Kraan (2011) recopilaron información sobre compuestos bioactivos en macroalgas, sus aplicaciones y legislación pertinente.

En particular, para *Undaria*, se ha indicado actividad anticoagulante (Shanmugam y Mody, 2000; Kim et al., 2010; Faggio et al., 2015; Choi et al., 2014), actividad antiinflamatoria (Cho et al., 2007; Khan et al., 2008; Choi y Kim, 2013) y acción antioxidante de extractos (Je et al., 2009; Fung et al., 2013; Rafiquzzaman et al., 2015; Kim et al., 2015; Escobar Daza et al., 2016; Quezada et al., 2023).

Por otra parte, Maeda et al. (2009) y Okada et al. (2011) estudiaron los efectos antiobesidad y antidiabetes de los lípidos obtenidos de *Undaria*, mientras que Lee et al. (2024b) y Zhou et al. (2024) estudiaron cómo los polisacáridos derivados de esta especie podrían usarse en el tratamiento de la diabetes.

Bang et al. (2011) pusieron en evidencia mecanismos anti-osteoporosis de una fracción de extractos en etanol al 80% de *Undaria*.

En cuanto a las aplicaciones de *Undaria* en enfermedades cardiovasculares se pueden mencionar los trabajos de Giraux et al. (1998), Suetsuna y Nakano (2000), Sato et al. (2002), Suetsuna et al. (2004) y Sato et al. (2005).

Actividad antiviral de la especie fue reportada por Cooper et al. (2002), Lee et al., (2004), Hemmingson et al. (2006), Harden et al. (2009), Holdt y Kraan (2011) y por Teas y Irhimeh (2012). Mientras que Yun et al. (2007) indican propiedades antibacteriales de la misma.

Diversos estudios han demostrado que *Undaria* posee una marcada actividad antitumoral y anticancerígena atribuida principalmente a sus polisacáridos (fucoidanos) y carotenoides (fucoxantina). Los fucoidanos inducen apoptosis en células cancerígenas humanas, inhiben la angiogénesis y estimulan la respuesta inmunitaria (Koyanagi et al., 2003; Hu et al., 2004; Wang et al., 2014). Por su parte, la fucoxantina presenta propiedades antioxidantes, antiinflamatorias y antiproliferativas, actuando sobre vías moleculares clave como NF- κ B y la regulación de proteínas proapoptóticas (Urikura et al., 2011;

D'Orazio et al., 2012; Zeng et al., 2022). Además, se ha observado en modelos animales y estudios poblacionales que el consumo de *Undaria* puede reducir el crecimiento tumoral y la incidencia de ciertos tipos de cáncer, como los de mama y colon (Funahashi et al., 2001; Maruyama et al., 2006; Yang et al., 2013; Kim et al., 2014).

Un estudio reciente, analiza los extractos de diferentes elementos del talo de *Undaria*, determinando los compuestos obtenidos para cada una de ellas e indicando las posibles aplicaciones de los mismos, resaltando la posibilidad del uso de los extractos para el tratamiento de enfermedades crónicas (Park et al., 2024).

Las algas pardas y los restos de la elaboración de sus productos comerciales resultan efectivos para la adsorción de metales pesados como cobre, cadmio y, en menor medida, zinc (Stirk y van Staden, 2000). En *Undaria*, la capacidad de sorción del cobre puede ser incrementada hasta en más del 400% mediante la modificación de la biomasa con oxinas específicas (Kim et al. 1996).

La capacidad de adsorción de plomo, de *Undaria* fue analizada por Kim et al. (1995) evidenciándose que la principal fracción responsable era la fracción de ácido algínico.

Cazón et al. (2013) verificaron la eficacia de *Undaria* tratada con calcio para la bioabsorción de Zn (II) y Cd (II), proveniente de la actividad minera y posteriormente, Cazón et al. (2014), caracterizaron a *Undaria* y *Macrocystis* como potenciales biosorbentes de metales, encontrando resultados positivos.

Desde la década de 1960 se han realizado numerosos reportes de la eficacia de polisacáridos de algas marinas en la absorción de materiales, como Estroncio y Cesio radioactivos (Waldron-Edward et al., 1964; Küçükcezzar et al., 1994).

Kawai et al. (2014) estimaron los niveles de acumulación de Cesio radioactivo en algas de los alrededores de la locación de la planta nuclear de Fukushima, incluyendo *Undaria*, verificando niveles detectables 24 meses luego

del accidente nuclear. Sakamoto et al. (2008) analizaron en *Undaria* la biosorción de Uranio y lantánidos detectando diferencia entre los mecanismos de cada caso.

El papel de biofiltro de *Undaria* para controlar los niveles de nutrientes en acuicultura fue comprobado por Skriptsova y Miroshnikova (2011).

Blasetti (2023) estudió la capacidad de sorción de materiales híbridos, entre ellos material obtenido a partir de *Undaria*, en suelos con petróleo crudo, encontrando que la capacidad de sorción de petróleo es similar a la de los sorbentes industriales.

Annamalai y Shin (2023) analizaron un método de preparación de biocarbón a partir de *Undaria* y posteriormente, Hou et al. (2024) obtuvieron carbón de estructura porosa utilizando *Undaria* como precursora, con aplicación para el tratamiento de aguas subterráneas contaminadas con antibióticos.

En Golfo Nuevo, se ha estudiado a la biomasa algal obtenida de arribazones, siendo *Undaria* la especie más abundante en las mismas, como fuente importante para la obtención de compost (Eyras y Sar, 2003).

Teniendo en cuenta los antecedentes expuestos se proponen a continuación los lineamientos para su estudio de la especie en la zona central del Golfo San Jorge.

1.5. OBJETIVOS

Dada la presencia de la especie *Undaria pinnatifida* en el Golfo San Jorge y debido a la posibilidad de que interfiera con los sistemas naturales autóctonos y el interés en su aprovechamiento desde diferentes puntos de vista, se proponen los siguientes objetivos para el presente estudio.

Objetivo General:

Establecer las bases del conocimiento poblacional del alga *Undaria pinnatifida* (Alariaceae, Phaeophyceae) en la zona costera central del Golfo San Jorge (Chubut, Argentina).

Objetivos específicos

Objetivo 1: Analizar las características anatómicas de los gametofitos y las características anatómicas e histológicas de las fracciones vegetativas y reproductivas de los esporofitos de *Undaria pinnatifida*, enfatizando en la ontogenia, morfología y su relevancia funcional en el ciclo de vida del organismo.

Objetivo 2: Determinar variaciones temporales en el grado de madurez reproductiva de los esporofitos, identificando patrones que puedan influir en su ciclo de reproducción.

Objetivo 3: Relacionar los aspectos vegetativos y reproductivos del desarrollo de los esporofitos.

Objetivo 4: Determinar la existencia de variaciones temporales en la abundancia y productividad de esporofitos de *Undaria pinnatifida*.

1.6. ÁREA DE ESTUDIO.

El área de estudio se ubica en la zona costera central del Golfo San Jorge (Figura 5a), donde se ha registrado la presencia de la especie *Undaria pinnatifida*. Como sitio principal, debido a su accesibilidad, se seleccionó la zona contigua al barrio Caleta Córdova (45°44'22" S, 67°22'26.9" O) de Comodoro Rivadavia (Figura 5b), conocida como Playa Tranquila. Esta restinga está compuesta por roca sedimentaria, con piletas de marea y canales (Figura 6).

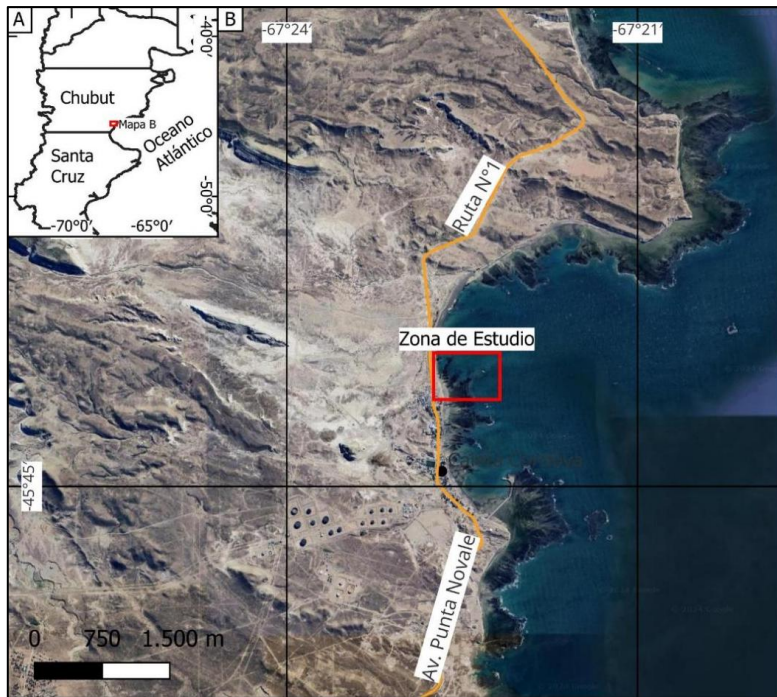


Figura 5: Área de estudio A: ubicación del golfo San Jorge.
B: Ubicación de la zona de estudio.

Las mareas dentro del golfo son semidiurnas y presentan una amplitud promedio de aproximadamente 6 m (Zaixso et al., 2009). En la costa de Caleta Córdova se desarrolla un cordón litoral constituido por grava y arena con restos de conchas marinas, cuya altura alcanza unos 10 m sobre el nivel del mar. Isla et al. (2002) señalan que los sedimentos de este cordón provienen de la erosión de los acantilados del área. Este tramo de costa está conformado por depósitos aluviales y por un pequeño sector donde afloran sedimentitas continentales de la Formación Sarmiento (Kokot, 2015).

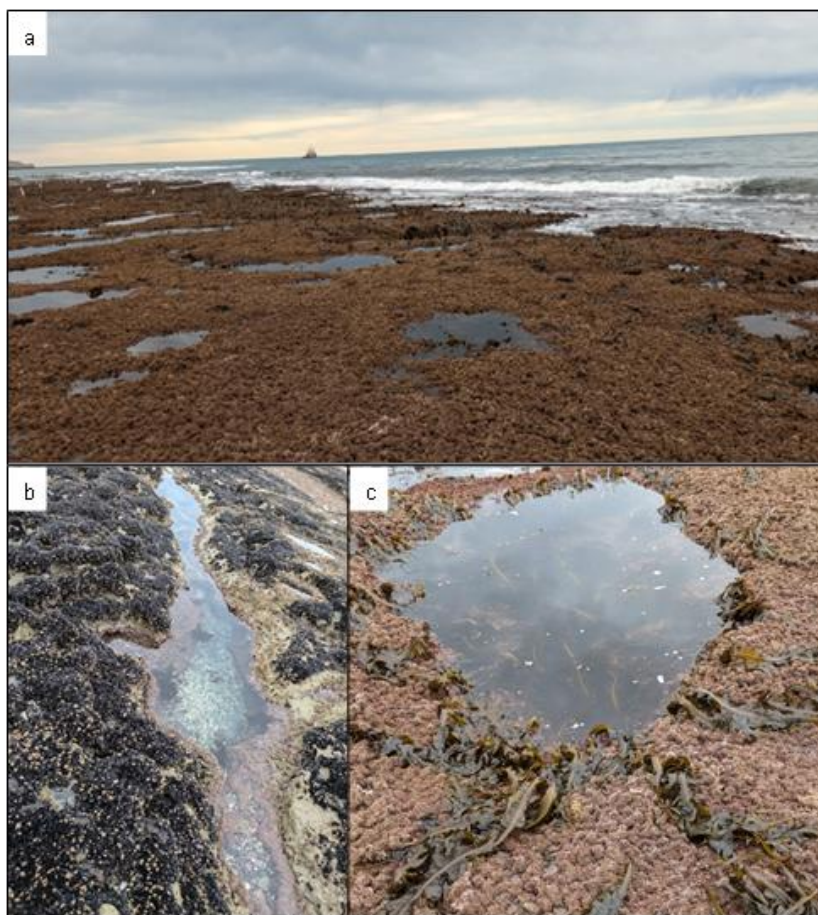


Figura 6: Playa Tranquila. a) Intermareal inferior cubierto de Corallinaceae, con pozas de marea. b) Canal del horizonte intermareal medio. c) Poza de marea con numerosos esporofitos de *Undaria*.

El horizonte intermareal medio y superior de la localidad está cubierto por el mejillín *Perumytilus purpuratus*, mientras que en el intermareal inferior predominan *Corallina officinalis*, bancos de cholga *Aulacomya atra* y mejillones *Mytilus edulis platensis* (Gil y Zaixso, 2008). *Undaria* se distribuye desde los pisos inferiores del intermareal hasta el bosque de *Macrocystis pyrifera* en el submareal (Alvarez y Boraso, 2020). Fuera del límite externo del bosque no se observaron esporofitos de *Undaria*.

1.7. DISEÑO GENERAL DE MUESTREOS.

Entre 2014 y 2018 se realizaron muestreos de *Undaria* en la restinga de Caleta Córdova (Golfo San Jorge) con el fin de caracterizar distintos aspectos de

la ontogenia, la dinámica poblacional, la biomasa y los procesos reproductivos, aquí se presenta una síntesis integradora del diseño general.

1.7.1. Muestreos para obtener datos alométricos

Se realizaron muestreos puntuales entre 2014 y 2015 para registrar ancho, longitud y peso húmedo individual de ejemplares de *Undaria pinnatifida*. Estos datos se emplearon exclusivamente para ajustar las relaciones alométricas ancho–longitud–peso utilizadas para las estimaciones de biomasa en el Capítulo 4.

1.7.2. Muestreo mensual sistemático

Entre marzo y diciembre de 2016 se llevaron a cabo muestreos mensuales cuyos datos se utilizaron para la clasificación ontogenética de esporofitos (juveniles, maduros, senescentes) en el capítulo 2, la aplicación de Modelos Lineales Generalizados para proporciones ontogenéticas (capítulo 3) y las estimaciones de biomasa mensual, a partir de densidad y peso húmedo en el capítulo 4. Este año constituye la serie temporal más completa del estudio.

1.7.3. Muestreo mensual, análisis morfológicos, cultivos ontogenéticos y ensayos reproductivos

En 2017 una tormenta impidió el muestreo de marzo, mientras que la ausencia de octubre se debió a razones logísticas no relacionadas con dicho evento. La serie mensual resultante (abril–noviembre) presenta discontinuidades y por ello no se utilizó para estimar biomasa mensual en el Capítulo 4. Los esporofitos recolectados en 2017 se emplearon en dos conjuntos analíticos diferenciados:

- 1- Aplicaciones al Capítulo 2: Morfología externa e histología del talo, datos morfométricos utilizados junto con los de 2018 y obtención de cultivos in vitro para describir las fases post-cigóticas y completar la ontogenia del esporofito.
- 2- Aplicaciones al Capítulo 3: Ensayos de viabilidad de esporas y estimaciones de supervivencia en cultivo de gametofitos y esporofitos tempranos.

Este año constituye el núcleo experimental para integrar morfología reproductiva, ontogenia temprana, viabilidad y supervivencia.

1.7.4. Muestreos estratificados de biomasa

En agosto y diciembre de 2017 y 2018 se realizaron muestreos específicamente diseñados para cuantificar densidad y biomasa por unidad de superficie ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) en un esquema vertical estratificado: piletas intermareales, submareal superior, zona de transición hacia el bosque de *Macrocystis pyrifera* y zona bajo el bosque de *Macrocystis*. Por otra parte, los datos mensuales de 2018, combinados con los de 2016, permitieron reconstruir la biomasa mensual del Capítulo 4.

CAPÍTULO 2: ONTOGENIA Y MORFOLOGÍA.

2.1. INTRODUCCIÓN.

El análisis ontogénico de los esporofitos de *Undaria* implica el estudio detallado de la formación, crecimiento y diferenciación de los talos, desde la fecundación de las gametas hasta la senescencia. En las Laminariales, la morfogénesis de gametofitos y esporofitos está fuertemente condicionada por variables ambientales como la cantidad y calidad de luz, la temperatura y la disponibilidad de nutrientes (Kain, 1964; Kain, 1979 in Lüning, 1980; Torres et al., 2004).

En condiciones favorables, un gametofito microscópico, masculino o femenino, puede formarse dentro de los siete días posteriores a la adhesión de la espora al sustrato (Bité, 2001). Los gametofitos femeninos se observan como filamentos constituidos por pocas células que originan los oogonios, mientras que los gametofitos masculinos, productores de anteridios, están formados por un número mayor de células pequeñas (Wallentinus, 1999). Cuando se mantienen en cultivo bajo luz continua, los gametofitos pueden crecer de manera vegetativa indefinidamente, originando filamentos simples o ramificados que incluso pueden fragmentarse (Pang y Wu, 1996). En contraste, condiciones desfavorables como temperaturas elevadas o baja iluminación inducen la formación de estructuras de resistencia con paredes gruesas capaces de persistir largos períodos (Saito, 1975; Wallentinus, 1999).

La formación de los oogonios y la liberación de feromonas desencadenan la descarga de espermatozoides desde los anteridios maduros, dando lugar a la fecundación (Marner et al., 1984). En Laminariales se ha observado que el óvulo permanece adherido al gametofito femenino hasta su fertilización y también durante las primeras etapas del desarrollo del esporofito (Bité, 2001).

La posibilidad de mantener en cultivo clones de gametofitos de Laminariales, y de *Undaria* en particular, permite controlar el momento en que se desea inducir la formación de plántulas, lo que subraya la necesidad de conocer las condiciones de supervivencia, crecimiento y regulación reproductiva de estos estadios (Pang y Wu, 1996). El desarrollo inicial del esporofito comprende la transición desde filamentos uniseriados hasta estructuras laminares uniestratificadas, la formación del meristodermo y la definición del meristema intercalar, elementos clave para la posterior expansión del talo. Estas etapas solo pueden observarse con precisión bajo condiciones controladas de cultivo, por esta razón, en este capítulo se complementa la información obtenida en campo con el análisis de talos embrionarios desarrollados en laboratorio.

La morfología de *Undaria* ha sido tradicionalmente analizada mediante medidas morfométricas (Stuart et al., 1999; Choi et al., 2009; Peteiro y Freire, 2011; Park et al., 2012; Shibneva y Skriptsova, 2012) y a través de la clasificación de los esporofitos en categorías de tamaño (Cremades Ugarte et al., 2006). A su vez, Lee y Yoon (1998) describieron la anatomía de los esporofitos mediante cortes y preparados microscópicos, mientras que Casas (2005) realizó un análisis histológico detallado de las estructuras anatómicas de la población de Golfo Nuevo.

Este capítulo aborda el Objetivo Específico 1 de la tesis: Analizar las características anatómicas de los gametofitos y las características anatómicas e histológicas de las fracciones vegetativas y reproductivas de los esporofitos de *Undaria pinnatifida*, enfatizando la ontogenia, la morfología y su relevancia funcional.

Para ello, se describen los gradientes morfológicos y anatómicos que caracterizan la progresión ontogenética del esporofito, se detalla la organización

meristemática responsable del crecimiento y la diferenciación tisular, y se evalúa la variación morfométrica mediante análisis multivariado. La integración de evidencia morfológica, anatómica y cuantitativa permite establecer un marco ontogenético que servirá como base interpretativa para los capítulos posteriores.

2.2. MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio integró información proveniente de cultivos controlados, para describir las etapas post-cigóticas y el desarrollo temprano del esporofito, con el análisis morfológico y anatómico de talos recolectados en campo durante 2017 y 2018, con el fin de caracterizar las fases juveniles, maduras y senescentes del ciclo ontogenético. Esta aproximación combinada permitió vincular la ontogenia microscópica con las transformaciones morfoanatómicas del talo a escala poblacional.

2.2.1. Cultivo y obtención de gametofitos y esporofitos

A partir de esporófilos maduros recolectados en campo durante 2017 se seleccionaron fragmentos de aproximadamente 1 cm², los cuales se colocaron sobre portaobjetos en recipientes de vidrio que contenían 150 ml de agua de mar enriquecida. Se establecieron 60 cultivos independientes, uno por cada fragmento utilizado.

El medio de cultivo consistió en agua de mar suplementada con 1 ml L⁻¹ de una solución stock compuesta por 3 g de nitratos, 0,3 g de fosfatos, 0,7 g de FeCl₃ y 2 g de EDTA. La temperatura se mantuvo entre 10 y 14 °C, bajo irradiancia de 40–80 μmol m⁻² s⁻¹ con luz blanca (tubos fluorescentes de 40 W) y fotoperíodo 12:12 h luz–oscuridad. La elección de estas condiciones se basó en Pang y Wu (1996) y Choi et al. (2005).

La evolución de las esporas se registró cada dos semanas, desde la emisión del tubo germinativo y la aparición de los gametofitos hasta la formación de cigotos y esporofitos tempranos. Una vez establecidos, los gametofitos se mantuvieron por un máximo de 180 días en las mismas condiciones, lo que permitió documentar de manera continua las fases post-cigóticas del desarrollo.

Estos cultivos, utilizados aquí exclusivamente con fines ontogenéticos, fueron posteriormente empleados en el Capítulo 3 para su análisis cuantitativo (viabilidad de esporas, tiempos de aparición y supervivencia embrionaria).

2.2.2. Muestreo en campo.

Se recolectaron 50 talos de *Undaria pinnatifida* por mes entre abril y noviembre de 2017 en el intermareal inferior y el submareal superior de Caleta Córdova. Se seleccionaron individuos de al menos 2 cm de longitud para garantizar la inclusión de estadios juveniles tempranos.

La recolección se realizó durante mareas bajas extraordinarias o mediante buceo autónomo. Los talos fueron retirados cuidadosamente del sustrato para preservar el grampón, se trasladaron en bolsas plásticas negras y se mantuvieron refrigerados hasta su examen en laboratorio.

2.2.3. Observaciones microscópicas y análisis anatómico del esporofito.

El desarrollo de gametofitos y esporofitos en cultivo se registró mediante observaciones directas al microscopio óptico (Zeiss Standard 25), obteniéndose imágenes con una cámara Olympus CX31.

En los esporofitos recolectados en campo se efectuaron cortes manuales longitudinales y transversales de la lámina, estipe, nervadura, esporofilo y grampón. Las secciones, sin tinciones, se observaron con el mismo microscopio Zeiss Standard 25, y las imágenes se registraron con la cámara Olympus CX31. Los ejemplares representativos se depositaron en el Herbario Regional Patagónico (HRP), UNPSJB–Comodoro Rivadavia (HRP 7480–7502).

2.2.4. Variables morfológicas y evaluación de meristemas.

Se analizaron 340 talos recolectados en el campo entre 2017 y 2018, que cubrieron el rango completo de tamaños observados en la población (longitudes desde 2 cm en adelante). Siguiendo criterios en Stuart et al. (1999) y Choi et al. (2009), se midieron en los talos frescos, utilizando regla y calibre, las siguientes variables (Figura 7):

- Longitud de la lámina desde su límite con el estipe (LL)
- Longitud del estipe desde la lámina hasta el grampón (LE)
- Ancho mayor de la lámina con pinnas (AP)
- Ancho menor de la lámina sin pinnas (a)
- Ancho de la nervadura en la base de la lámina (Nb)
- Ancho de la nervadura en el ápice de la lámina (Na)
- Número de pliegues en la región esporofílica: contabilizados como cantidad de dobleces de esporofilo que cubrían el estipe (NP)
- Meristema del esporofilo: calculado como longitud del estipe menos la longitud de la zona con pliegues (ME)
- Meristema de la lámina: calculado como el número de ciliolas (apéndices en forma de dientes) y hojuelas de menos de 1 cm en la base de la lámina, a partir de las cuales se desarrollan los pinnas (ML)
- Estadio de desarrollo del esporofilo (EE)

El estadio de desarrollo del esporofilo (Figura 8) se determinó mediante observación morfo-anatómica directa, siguiendo criterios estandarizados:

Estadio 0: estipe sin alas.

Estadio 1: estipe con alas, sin pliegues.

Estadio 2: esporofilo con pliegues restringidos a la zona basal del estipe.

Estadio 3: esporofilo con pliegues a lo largo de todo el estipe

Estadio 4: esporofilo en retroceso en la zona basal del estipe, usualmente más ancho en la zona próxima a la lámina.

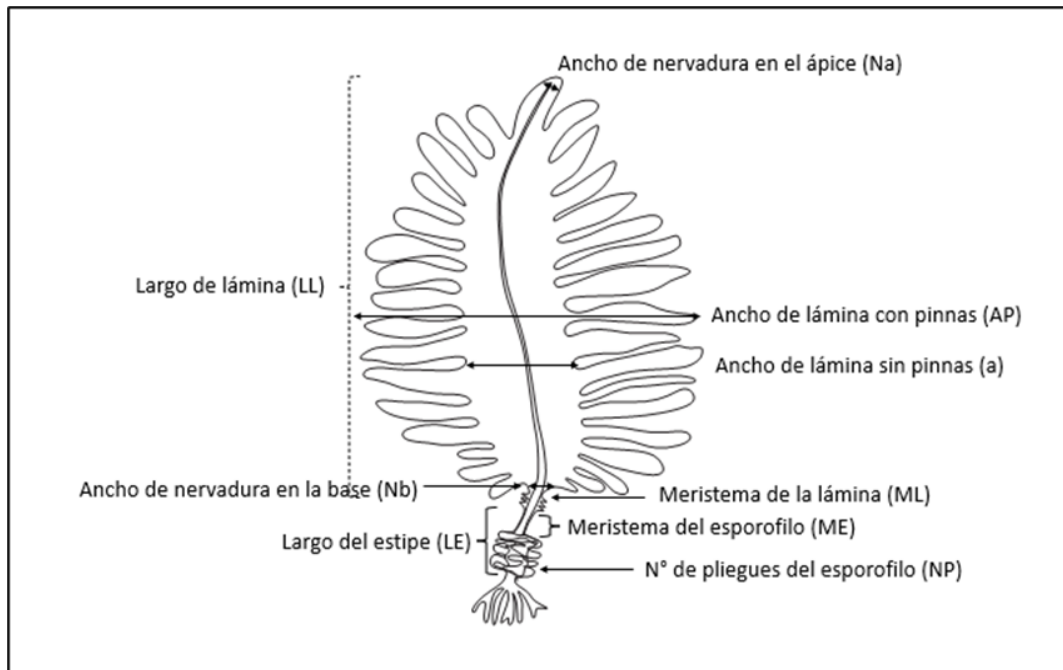


Figura 7: Variables morfológicas medidas en los talos de *Undaria*.

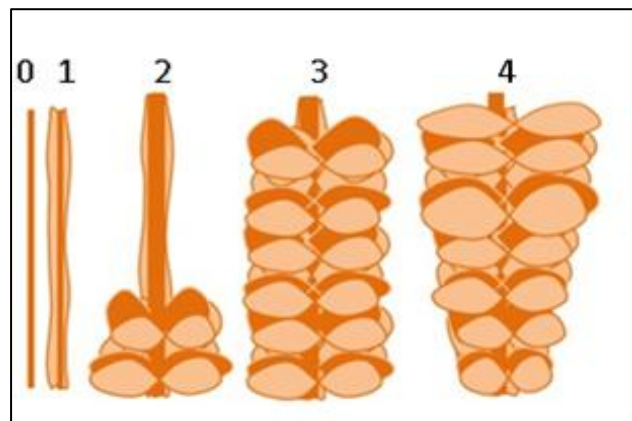


Figura 8: Esquema de los estadios de los esporofilos según el criterio establecido. 0: sin desarrollo de esporofilo. 1: con alas laterales. 2: con pliegues en la base. 3: esporofilo a lo largo de todo el estipe. 4: con esporofilo en retroceso en la zona basal.

Los ejemplares fueron clasificados según su grado de desarrollo morfológico y su actividad meristemática, con el fin de contextualizar el estado

ontogénico de cada talo y complementar la interpretación de las variables morfométricas utilizadas en los análisis posteriores.

2.2.5. Análisis multivariado.

Con el objetivo de identificar los principales gradientes de variación morfológica asociados al desarrollo del esporofito de *Undaria*, se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA). Esta técnica permite evaluar simultáneamente la covariación entre múltiples variables y ordenar los individuos en un espacio de menor dimensión que resume la estructura del conjunto de datos.

Previo al análisis, se aplicaron transformaciones adecuadas a la naturaleza de cada variable. El número de pliegues del esporofilo (NP) y el meristema de la lámina (ML), calculado como el número de ciliolas, al tratarse de variables discretas y positivamente sesgadas, se transformaron mediante raíz cuadrada ($NP_{tr} = \sqrt{NP}$, $ML_{tr} = \sqrt{ML}$). La variable meristema del esporofilo (ME), una proporción acotada entre 0 y 1, se transformó mediante arcoseno raíz cuadrada ($ME_{tr} = \arcsin \sqrt{ME}$), procedimiento habitual para estabilizar varianzas en variables proporcionales. Las variables continuas (LL, LE, AP, a, Nb, Na) se estandarizaron (media = 0; desviación estándar = 1) para evitar efectos de escala y asegurar una contribución comparable a los componentes principales.

El PCA se ejecutó en InfoStat v.2020 (FCA-UNC), utilizando la función de Componentes Principales basada en la matriz de correlación. La inspección de autovalores siguió el criterio de Kaiser ($\lambda > 1$) y la interpretación se basó en las cargas de los componentes y la varianza explicada.

Los gráficos de ordenación fueron exportados desde InfoStat y posteriormente redibujados en Python 3.11 (matplotlib, pandas y numpy) para mejorar la resolución, incorporar los colores por estadio esporofílico (EE).

El estadio de desarrollo del esporofilo (EE) se incorporó como variable suplementaria, no participó en el cálculo de los componentes, pero fue proyectado posteriormente sobre el espacio de ordenación para facilitar la

interpretación ontogenética de los gradientes identificados. Las figuras y biplots se generaron utilizando *matplotlib*.

2.3. RESULTADOS

2.3.1. Origen y ontogenia del esporofito

Para describir la ontogenia completa del esporofito, desde estadios embrionarios observados en cultivo hasta talos senescentes recolectados en campo se consideraron las categorías detalladas a continuación:

Talos en cultivo.

- **Talos embrionarios post-cigóticos:** estructuras filamentosas de hasta 20 células (Figura 9a).
- **Talos embrionarios laminares:** lámina uniestratificada de hasta 2-3 mm de longitud (Figura 9b y 9c).

Talos provenientes de campo.

- **Talos juveniles pre-esporofilicos con lámina entera:** menores de 10 cm (Figura 9d)
- **Talos juveniles pre-esporofilicos con láminas pinnadas:** de hasta aproximadamente 30 cm de longitud (Figura 9e).
- **Talos maduros** (reproductivos o vegetativos): con pinnas, mayores a 30 cm de longitud, con zonas meristemáticas activas o agotadas (Figuras 9f - 9j).
- **Talos senescentes:** de tamaños variables con agotamiento meristemático y deterioro laminar (Figura 9k).

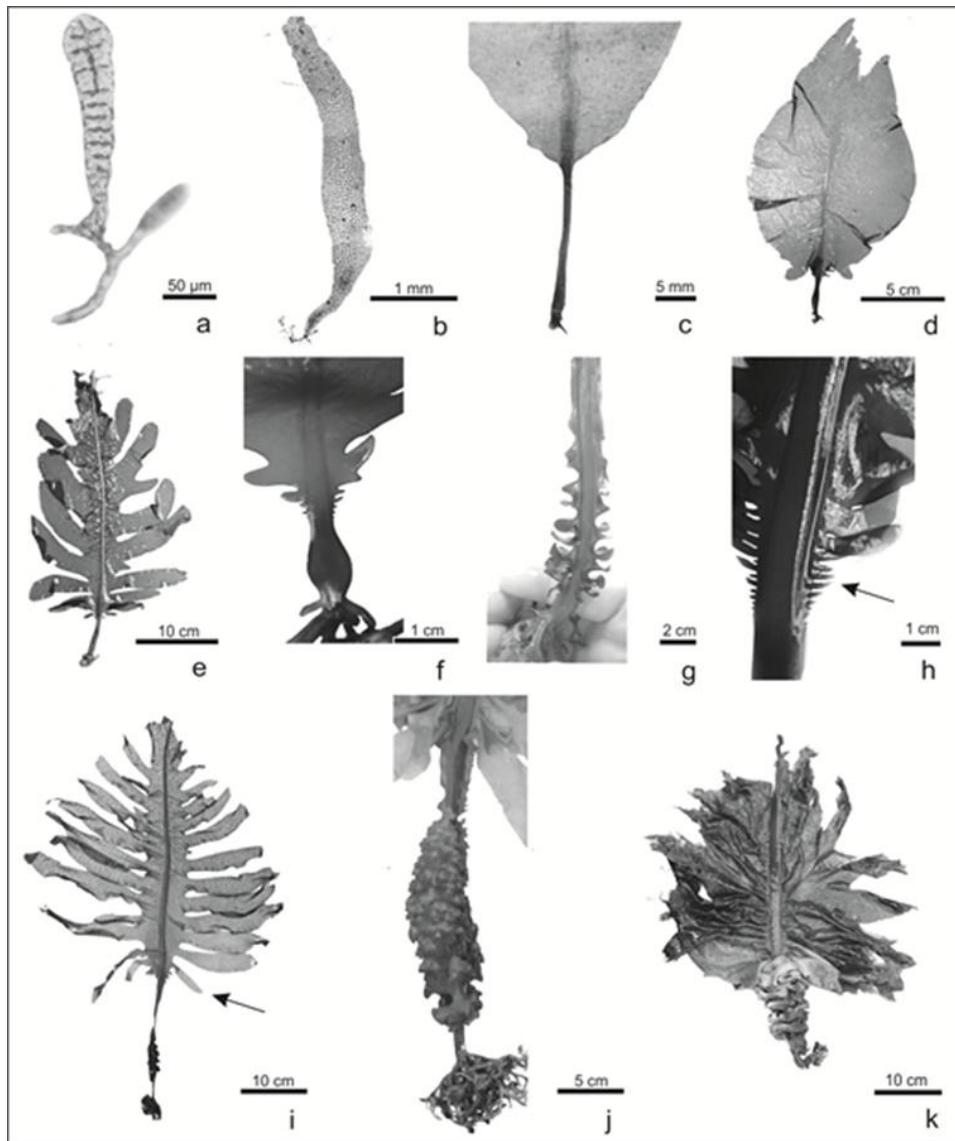


Figura 9: Estadios ontogénicos de *Undaria*. a) Talo embrionario post-cigótico. b) Talo embrionario laminar. c) Estipe del talo embrionario laminar, antes de la formación de las alas laterales. d) Talo pre-esporofítico con lámina entera. e) Talo pre-esporofítico con lámina pinnada. f) Estadio inicial de talo esporofítico, con zona de crecimiento activo entre la lámina y el estipe, mostrando el comienzo del desarrollo de las alas del esporofilo. g) Estipe con pliegues del esporofilo h) Ciliolas desarrollándose en pinnas en la base de la lámina. i) Talo con esporofilo ubicado en la zona basal del estipe y algunas pinnas en desarrollo. j) Esporofilo más desarrollado. k) Talo senil con esporofilo totalmente desarrollado, avanzando sobre la porción basal de la lámina, sin zona de crecimiento activo entre lámina y estipe.

2.3.1.1. Desarrollo en cultivo.

La liberación de esporas se produjo dentro de las primeras 48-72 horas tras la colocación en el medio de cultivo. Las esporas viables emitieron un tubo de germinación dentro de las dos primeras semanas (Figura 10a) y produjeron, posteriormente, las primeras células de los gametofitos (Figuras 10b y 10c). Este proceso marcó el inicio del talo embrionario post-cigótico.

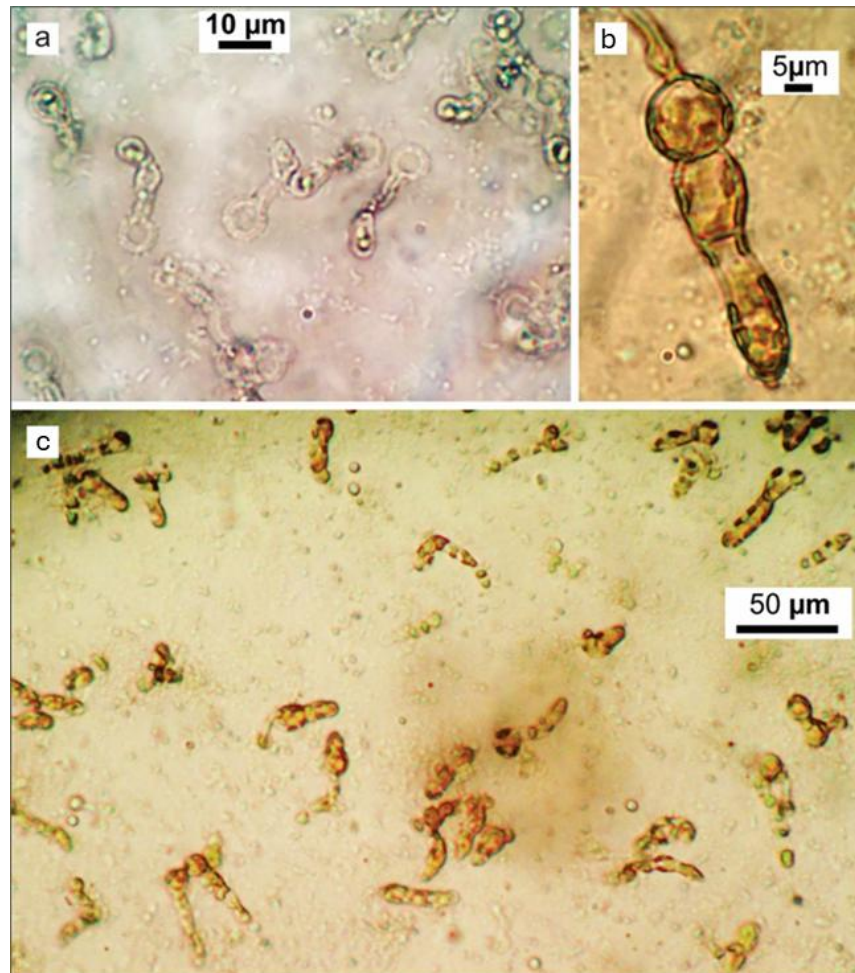


Figura 10: Germinación de esporas. a) Emisión del tubo de germinación. b) Detalle de gametofito incipiente. c) Primeras células de los gametofitos.

Cuando los gametofitos fueron mantenidos bajo condiciones de luz continua, tanto los masculinos como los femeninos se desarrollaron exclusivamente de forma vegetativa, formando filamentos simples o ramificados con células rectangulares a subcuadrangulares, sin evidencia de diferenciación sexual (Figuras 11a–b).

Bajo condiciones de escasez de nutrientes, los gametofitos de ambos sexos originaron estructuras de resistencia, consistentes en glomérulos compactos de células redondeadas y fuertemente pigmentadas (Figura 11c). Estas estructuras permanecieron viables y, una vez transferidas a medio fresco, retomaron el crecimiento mediante la formación rápida de filamentos laterales y la reactivación del crecimiento vegetativo (Figura 11d).

En los cultivos que se encontraban en fase vegetativa y fueron expuestos a un fotoperíodo de 12 h luz: 12 h oscuridad, se observaron los primeros embriones esporofíticos, los cuales consistieron en masas multicelulares de entre 1 y 10 células, correspondientes al estadio post-cigótico temprano del esporofito (Figura 11e).

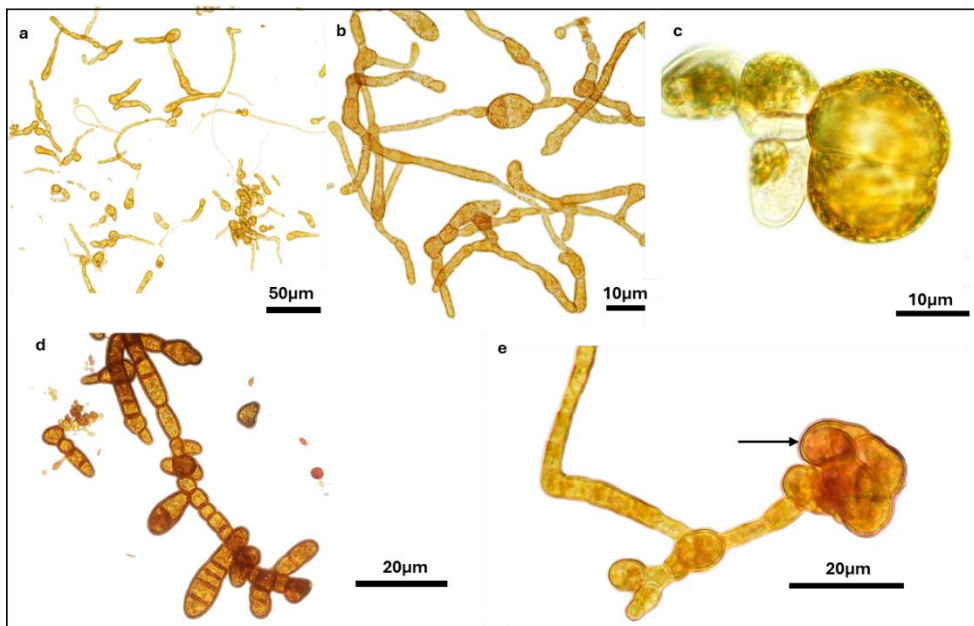


Figura 11: Gametofitos y estructuras reproductivas de *Undaria pinnatifida* en cultivo. a) Gametofito masculino en crecimiento vegetativo bajo luz continua. b) Gametofito femenino en crecimiento vegetativo bajo las mismas condiciones. c) Glomérulo de resistencia. d) Reactivación del crecimiento y formación de filamentos laterales. e) Embrión esporofítico temprano.

2.3.1.2. Talos embrionarios (cultivo).

La primera etapa de desarrollo, correspondiente a los talos embrionarios

post-cigóticos, abarcó desde filamentos constituidos por dos células, hasta talos de 20 células aproximadamente. Los talos fueron inicialmente uniseriados (Figura 12a) y hacia los ejemplares de mayor cantidad de células comenzaron a observarse las primeras divisiones anticlinales de la célula apical, responsables del inicio del ensanchamiento del talo y de la transición hacia una estructura laminar. La segunda etapa correspondió a los talos embrionarios laminares, inicialmente uniestratificados (Figura 12b)., de hasta 2-3 mm de longitud

En los talos de hasta 1 mm de longitud fue frecuente observar la presencia de un solo pelo feofíceo con meristema basal, en el borde de la lámina (Figuras 12b-12d). A medida que la lámina aumentó su tamaño, se observaron más pelos en la superficie o en los bordes, los mismos fueron caducos y dejaron cicatrices en los puntos de su inserción.

En los talos embrionarios laminares las células basales comenzaron a alargarse y conformaron un inicio de estipe cilíndrico, que llevaba lateralmente algunos escasos rizoides filamentosos uniseriados (Figura 12e), a través de los cuales se adherían al sustrato. La lámina se mantuvo uniestratificada y con un borde de células consistentemente más pequeñas y cuadrangulares. Entre la zona basal cilíndrica y la distal aplanada, se observó una región de células pequeñas, que funcionaban como zona meristemática, a través de la cual se incorporaban más células al diminuto estipe. En la zona basal de las láminas más avanzadas comenzó a esbozarse una franja central más oscura con aspecto de letra “y” en su parte apical (Figura 12f).

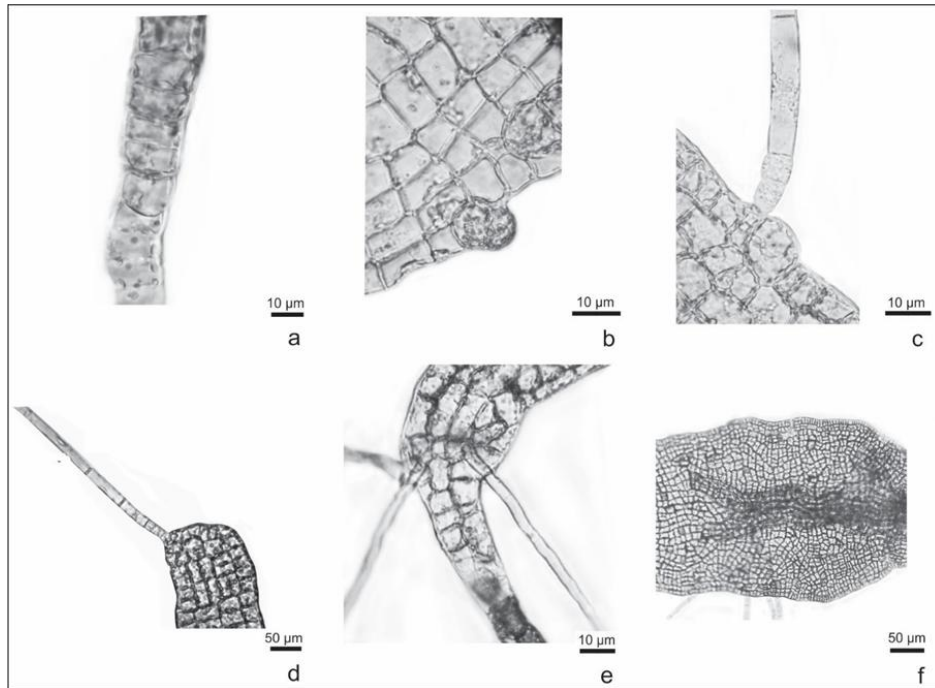


Figura 12: Talos embrionarios. a) Sección de un filamento uniseriado. b) Primordio de pelo en el margen de un talo uniestratificado. c) Pelo feofíceo. d) Pelo subapical. e) Rizoides uniseriados. f) Zona basal de lámina de un talo embrionario, con una franja central con aspecto de “Y”.

2.3.1.3. Talos juveniles pre-esporofílicos.

Cuando se diferenció en el talo una capa superficial de células que se dividían activamente, formando el meristodermo, se pudo considerar que la etapa embrionaria estaba finalizando y comenzaba la etapa juvenil. Los talos juveniles presentaron tamaños variables (menores a 30 cm de longitud) y láminas completas, sin desarrollo de pliegues esporofílicos y con amplias zonas meristemáticas tanto en la lámina como en el estipe (Figura 13a).

Cuando el talo inicial alcanzó unos pocos centímetros comenzó a observarse claramente una franja central de células engrosadas, a partir de la cual, posteriormente, originó la nervadura de la lámina (Figura 13b).

Entre la base de la lámina y el estipe se localizó una zona meristemática primaria, a partir de la cual tuvo posteriormente lugar el alargamiento del estipe y el desarrollo de la nervadura de la lámina. A los lados del pequeño estipe basal comenzaron a formarse distalmente los primordios de las pinnas, en forma de

ciliolas gruesas (Figura 13c), las que crecen, se aplanan y forman las hojuelas para finalmente originar los lóbulos o pinnas de la lámina.

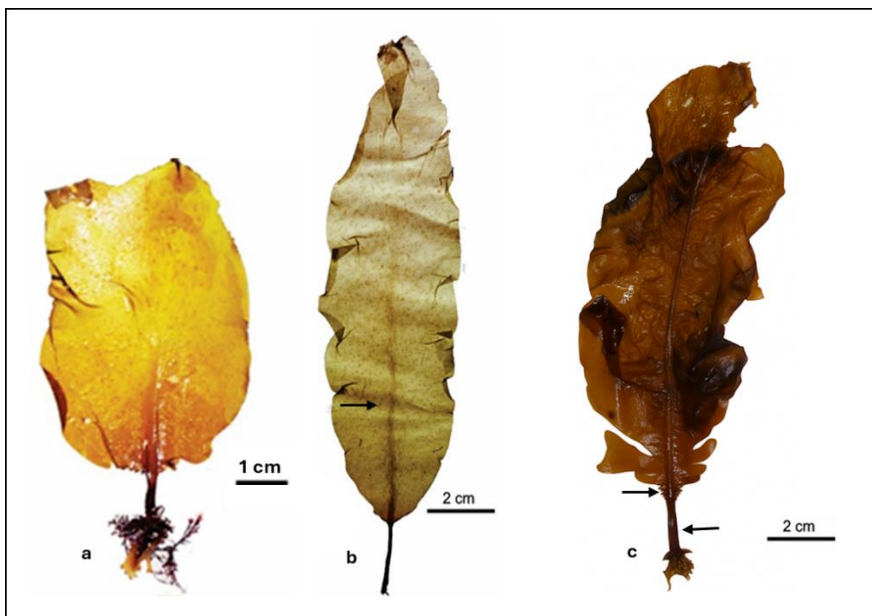


Figura 13: Talos juveniles pre-esporofilicos. a) Aspecto general. b) Nervadura incipiente. c) Esporofito con desarrollo de ciliolas en el estipe.

2.3.1.4. Anatomía de la lámina.

El ápice de las pinnas jóvenes presenta una sola capa de meristodermo (Figura 14a), sin embargo, se produjeron unas pocas capas de células indiferenciadas hacia el interior, cerca del ápice (Figura 14b) observándose también células medulares largas y una corteza delgada de células pigmentadas con algunas células glandulares jóvenes. En el centro de las láminas y, también a lo largo de los senos de las pinnas en crecimiento, las células subepidérmicas produjeron algunos filamentos adicionales que crecieron hacia adentro y alcanzaron la corteza en el lado opuesto (Figura 14c).

En las zonas jóvenes de las láminas se observó, en el meristodermo, la presencia de células glandulares hialinas, además de la zona cortical y la medular (Figura 14d). La médula joven presentó células en trompeta que se diferenciaron de forma temprana (Figuras 14e y 14f) y filamentos anticlinales con diámetros promedios de alrededor de 10 μm , que se dispusieron formando una red que podía ser densa (Figura 14g) o laxa (Figura 14h).

La epidermis en vista superficial presentó una variedad de aspectos dependiendo del desarrollo de los talos, de la distancia respecto al borde en crecimiento de la lámina y de la presencia de estructuras como pelos o células glandulares. Cada célula de la epidermis en zona joven llevaba varios feoplastos parietales (Figura 14i) los cuales, a medida que el talo maduró, llenaron el lumen celular (Figura 14j).

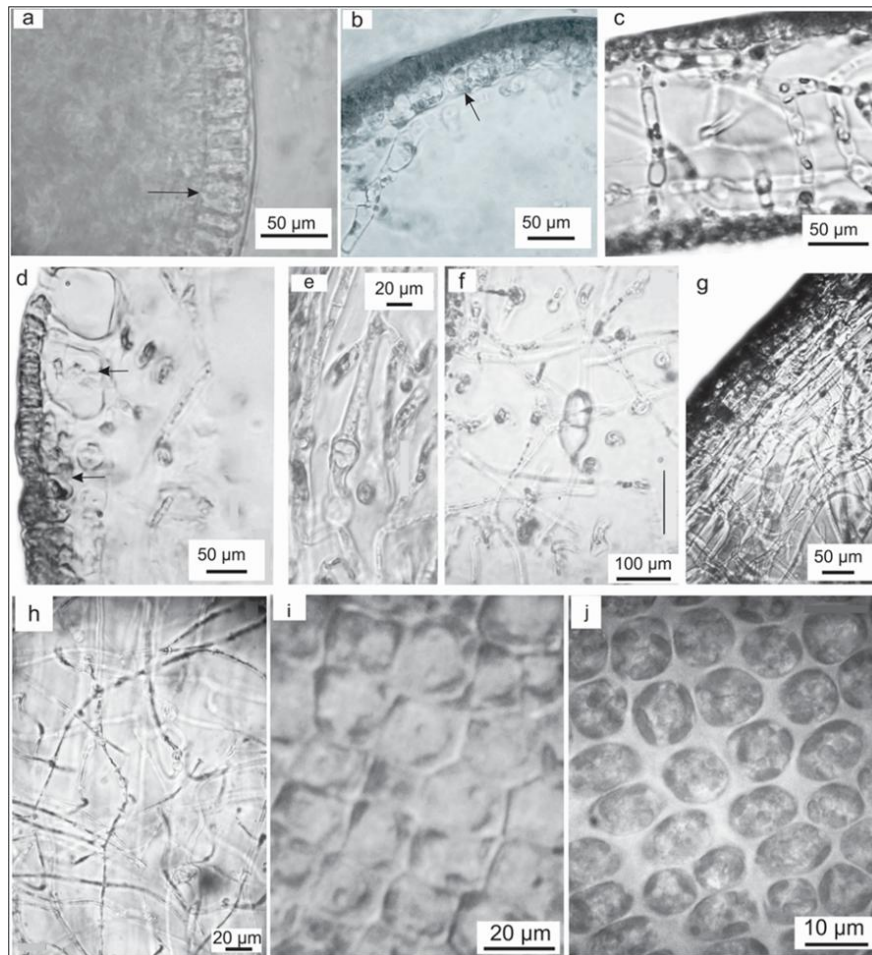


Figura 14: Estructura de la lámina. a) y b) Cortes longitudinales en el margen de un talo monoestratificado muy joven, las flechas indican en ambos capas de células. a) Pequeñas células de meristodermo en el ápice del lóbulo. b) Meristodermo y corteza cerca del ápice. c) Corte transversal de una porción joven de la lámina con filamentos medulares. d) Corte transversal mostrando la continuidad entre la corteza y la médula. e) Formación de células en trompeta en la médula joven. f) Detalle de células en trompeta en la médula. g) y h) Cortes transversales en la fronda completamente desarrollada. g) Médula densa. h) Médula laxa. i) Vista superficial de las células de meristodermo con cloroplastos parietales en lámina joven. j) Vista de la superficie de las células de meristodermo de lámina madura.

2.3.1.5. Células glandulares y formación de criptostomas

En la etapa de talos pre-esporofílicos se puede observar con claridad la transición de las células glandulares hasta la formación de los criptostomas. Las células glandulares se encontraron en mayor cantidad (cerca de 300 células/mm²) en talos juveniles (Figuras 15a), con tamaños menores a los 5 cm de largo, y en los bordes de las láminas en crecimiento. Por lo general, fueron muy visibles debido a su mayor volumen celular y al color bordó-amarillento característico (Figura 15c).

A medida que la lámina se desarrolló, las células glandulares fueron ubicándose más lejos de los bordes meristemáticos y quedando más dispersas. En los talos más antiguos, se encontraron algunas células glandulares en la zona central de la lámina y en la nervadura, pero nunca tan densas como en las zonas de crecimiento joven. La mayoría de las células glandulares aumentaron de volumen y su contenido se volvió hialino (Figura 15b).

Las células glandulares que se encontraban inicialmente en la superficie quedaron inmersas debajo del meristoderma y se convirtieron en células de transición (Figura 15d), que a su vez produjeron los criptostomas de pelos. Al principio de ese proceso se observó la apertura de un poro en el meristodermo inmediatamente sobre dichas células (Figura 15e). Las células de transición desarrollaron posteriormente varias excrecencias hacia el interior del talo (Figuras 15f y 15g) y se dividieron generando pequeñas células lenticulares con bordes engrosados dirigidas hacia la superficie externa. Las células lenticulares se volvieron planas, poligonales con contornos hexagonales (Figuras 15h), y luego se dividieron transversalmente produciendo los primordios de los pelos en el centro de su superficie externa.

Dichos primordios se alargaron y los pelos aparecieron como mechones a través del poro en el meristodermo (Figuras 15i y 15j). Los pelos estaban firmemente anclados y continuaron desarrollándose hasta alcanzar varios milímetros de largo pudiéndose observar a simple vista, como manchas hialinas en los talos adultos.

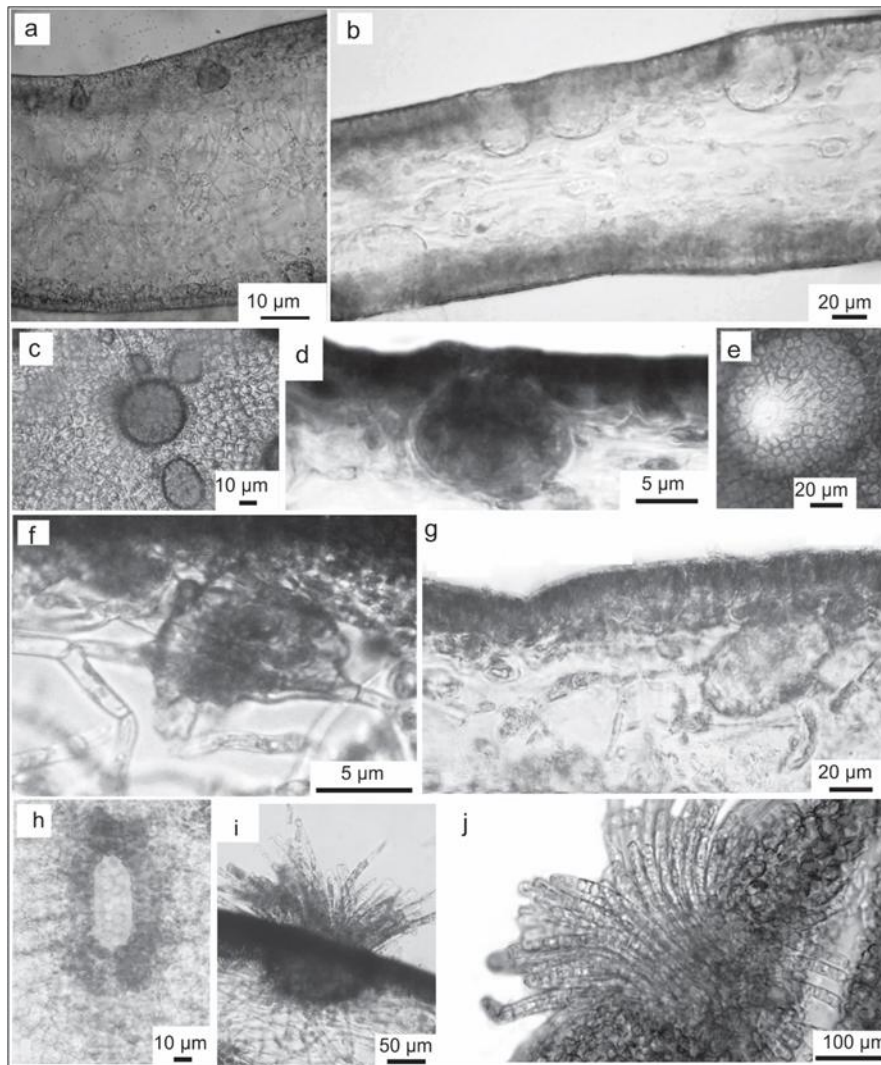


Figura 15: Células glandulares (CG) y criptostomas. a) CG oscuras en superficie de talo joven. b) CG hialina en corte transversal de una lámina joven. c) Vista superficial de CG. d) Célula de transición (CT) en corte transversal. e) Poro en vista superficial. f) Filamentos de las CT creciendo internamente. g) CT en corte transversal. h- j) Formación de cripostomas.

2.3.1.6. Estipe y nervadura

En los talos pre-esporofílicos comienza a definirse el estipe y nervadura característicos del talo adulto. Los cortes observados al microscopio de la nervadura central y el estipe presentaron una estructura similar. Se observaron células globosas en la corteza en la sección transversal de la nervadura central (Figura 16a) con la notable presencia de una estructura en forma de red de filamentos en trompeta en la zona medular (Figura 16b). En corte longitudinal,

estas células se observaron alargadas (Figura 16c). La sección transversal del estipe muy joven presentó una capa externa de células fuertemente pigmentadas, una zona cortical formada por aproximadamente diez filas de células pequeñas (Figura 16d) y una médula filamentosa (Figura 16e).

Al final de la etapa pre-esporofítica, la médula se limitó a una capa celular delgada y plana (Figura 16e), el estipe ya era compacto y las células de la corteza se volvieron algo alargadas longitudinalmente y globosas transversalmente (Figura 16f). En este estudio, los talos de hasta 30 cm de largo permanecieron en la etapa pre-esporofítica.

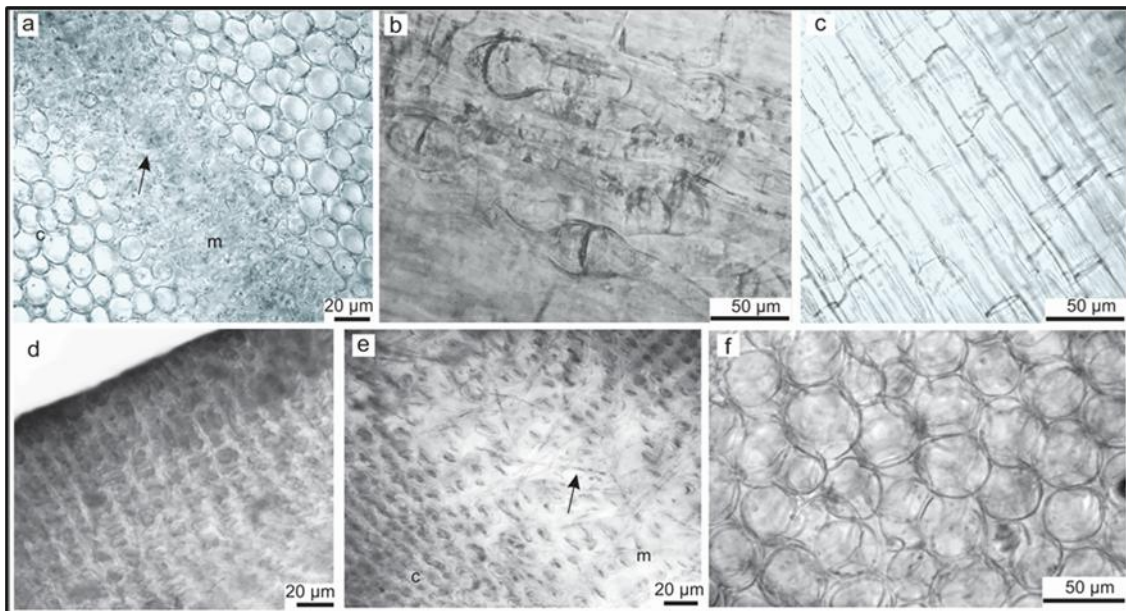


Figura 16: Nervadura central y estipe. a-c) Nervadura central. a) Sección transversal donde se observa médula (m) marcada con flecha y corteza. (c) b) Detalle de filamentos medulares en sección transversal con células en trompeta. c) Sección longitudinal. d-f) Estipe. d) Sección longitudinal de un estipe de talo joven donde se observa la corteza. e) Médula aplanada de un estipe de talo joven en sección longitudinal. f) Sección transversal con corteza en talo más desarrollado.

2.3.1.7. Talos maduros reproductivos o vegetativos.

Los talos con longitudes superiores a 30 cm presentaron en general algún grado de desarrollo de la zona esporofilica, la cual coincidió frecuentemente con la aparición de pinnas en la lámina (Figura 17).

En talos en fase avanzada de desarrollo (Figura 17a) se observaron láminas de gran tamaño que conservaban restos de tejido meristemático tanto en la base de la lámina como en las franjas laterales del estipe. Estos talos mostraron meristemas activos en ambas regiones, asociados al crecimiento de la lámina y a la formación de esporofilos.

En los ejemplares maduros se encontraron esporofitos con meristema de lámina agotado y esporofilo con cierta actividad meristemática residual (Figura 17b) y otros con ambos meristemas agotados (Figura 17c). También se registraron talos con zonas meristemáticas agotadas, sin desarrollo de esporofilos o con esporofilos deteriorados (Figura 17d). Este tipo de talos fue más frecuente en las piletas intermareales o se encontraron desprendidos del sustrato durante el verano, especialmente luego de marejadas

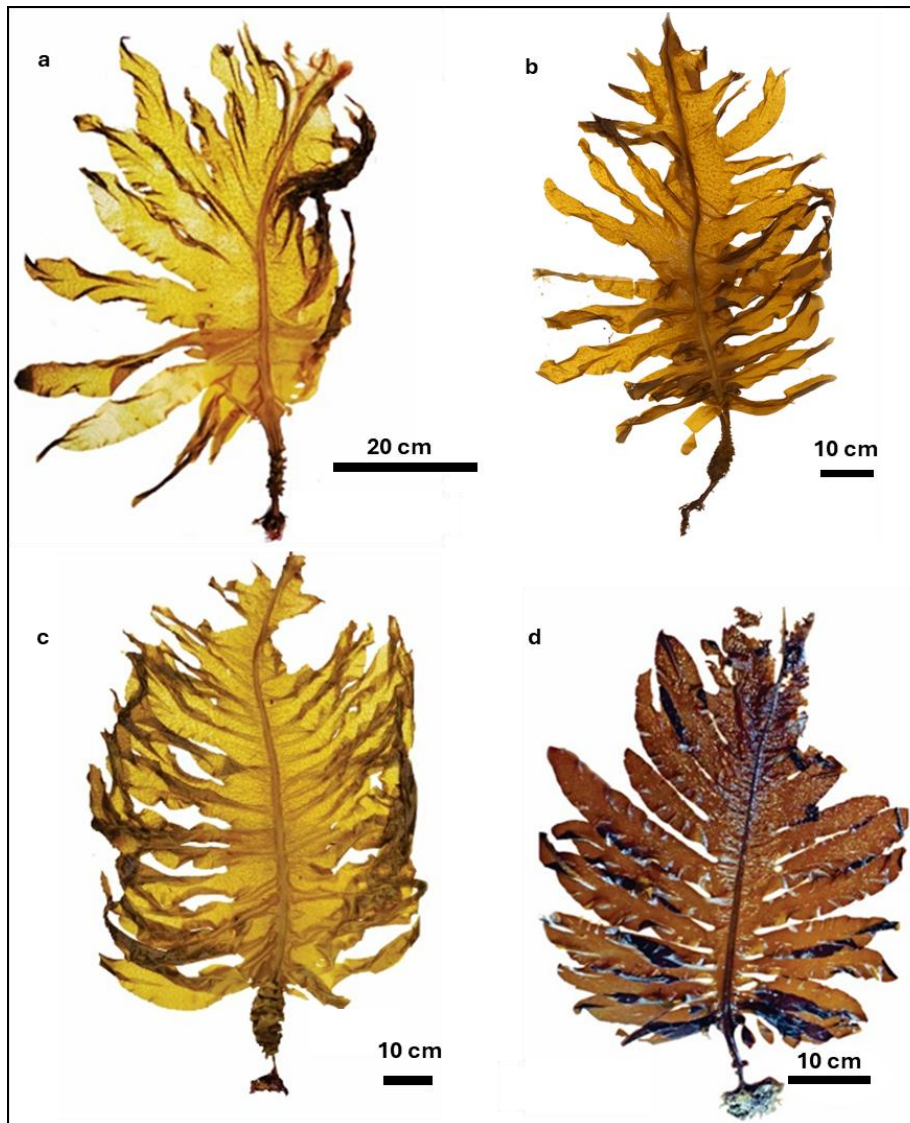


Figura 17: Talos maduros reproductivos o vegetativos. a) Talo con presencia de zona meristemática de lámina y esporofilo. b) Talo con meristema de lámina agotado y meristema de esporofilo residual. c) Talo con meristemas agotados. d) Talo con zonas meristemáticas agotadas con deterioro del esporofilo.

2.3.1.8. Desarrollo del esporofilo.

Durante el desarrollo del esporofilo, la elongación del estipe fue menor que el crecimiento en superficie de las franjas laterales, diferencia que podría originar los pliegues característicos observados en los esporofilos adultos. En la fase inicial (Figura 18a), la porción más joven del esporofilo se observó desplegada; a medida que maduró (Figuras 18b–d), los pliegues se extendieron

a lo largo del estipe hasta cubrirlo completamente. En esta etapa final no se observaron zonas meristemáticas activas (Figura 18d).

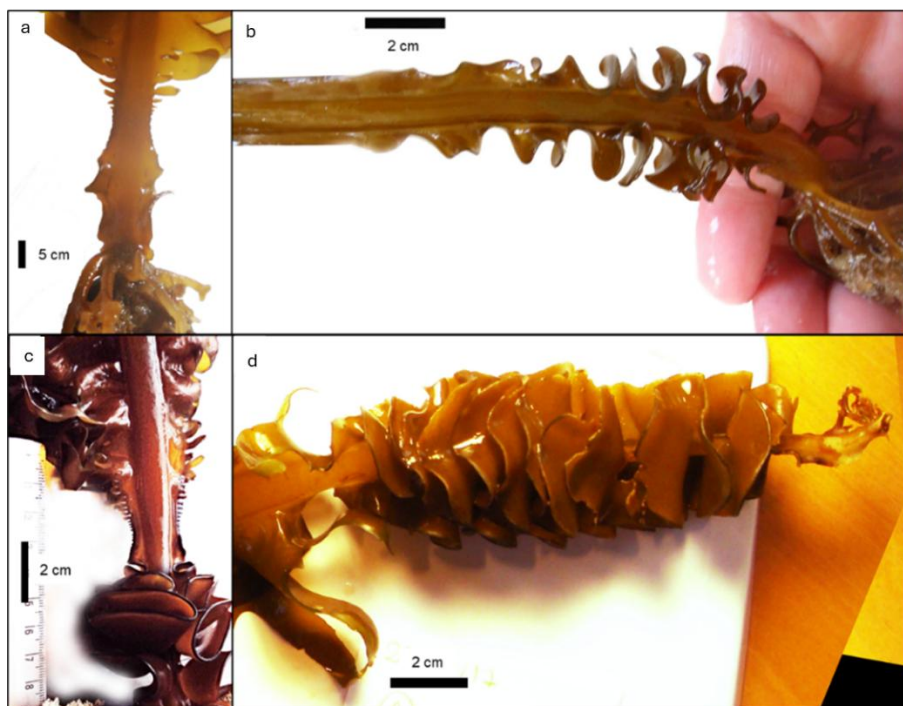


Figura 18: Desarrollo del esporofilo. a) Etapa inicial con alas laterales. b) Aparición de pliegues en la zona basal. c) Pliegues con mayor desarrollo. d) Esporofilo totalmente desarrollado sin zonas meristemáticas.

En la sección transversal de los esporofilos se distinguieron las tres capas típicas del talo: un meristoderma superficial de células pequeñas y densas, una corteza intermedia con células de mayor tamaño y contenido denso, y una médula interna compuesta por células alargadas y de paredes delgadas (Figura 19a).

Los esporangios observados en los esporofilos eran uniloculares, es decir, presentan una sola cavidad interna donde se desarrollan las esporas. Se originan a partir de células superficiales del talo, generalmente en ambas caras del esporofilo, formando grupos compactos denominados soros. En las etapas iniciales (Figura 19b), los esporangios fueron estructuras ovoides o elipsoidales, con paredes delgadas y contenido citoplasmático denso. A medida que maduraron, su pared externa se engrosó ligeramente y se rodearon de una

matriz mucilaginosa, visible como una capa gelatinosa que contribuye a su protección (Figura 19c).

En las etapas finales (Figura 19d), los esporangios mostraron un contenido interno granular, correspondiente a las esporas maduras, y solían disponerse entre las paráfisis, estructuras filamentosas que también presentaron paredes distales gelatinosas. Estas paráfisis ayudan a mantener la humedad y protegen los esporangios hasta el momento de la liberación de las esporas.

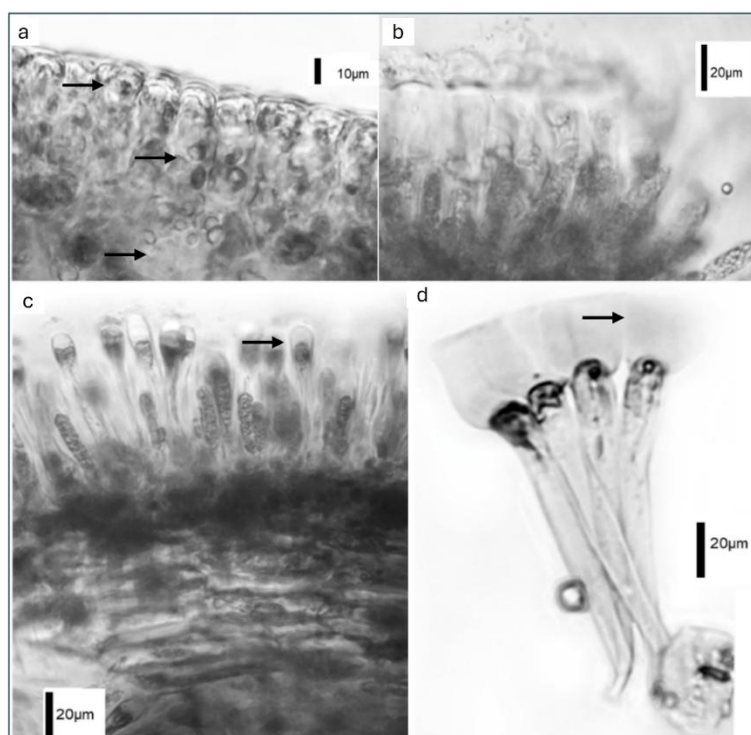


Figura 19: Estructura del esporofilo y etapas sucesivas del desarrollo de los soros.

a) Sección transversal del esporofilo mostrando meristoderma, corteza y médula.

b) Etapas iniciales del desarrollo de los soros, con esporangios uniloculares.

c) Etapa intermedia, paráfisis con paredes distales gelatinosas.

d) Esporangios maduros.

2.3.1.9. Talos senescentes

En los talos senescentes se observó la pérdida de partes distales de las láminas, las que se volvieron más cortas y anchas (Figura 20a). Al acentuarse la senescencia se observó el avance de la maduración reproductiva de los soros sobre las porciones basales de la lámina con el correspondiente agotamiento de

la zona meristemática entre lámina y estipe (Figura 20b y 20c). En algunos talos, que llegan sin desprenderse al final del período de desarrollo de la población, la pérdida de la lámina puede ser total, dejando sólo los esporofilos adheridos por el grampón (Figura 20d).

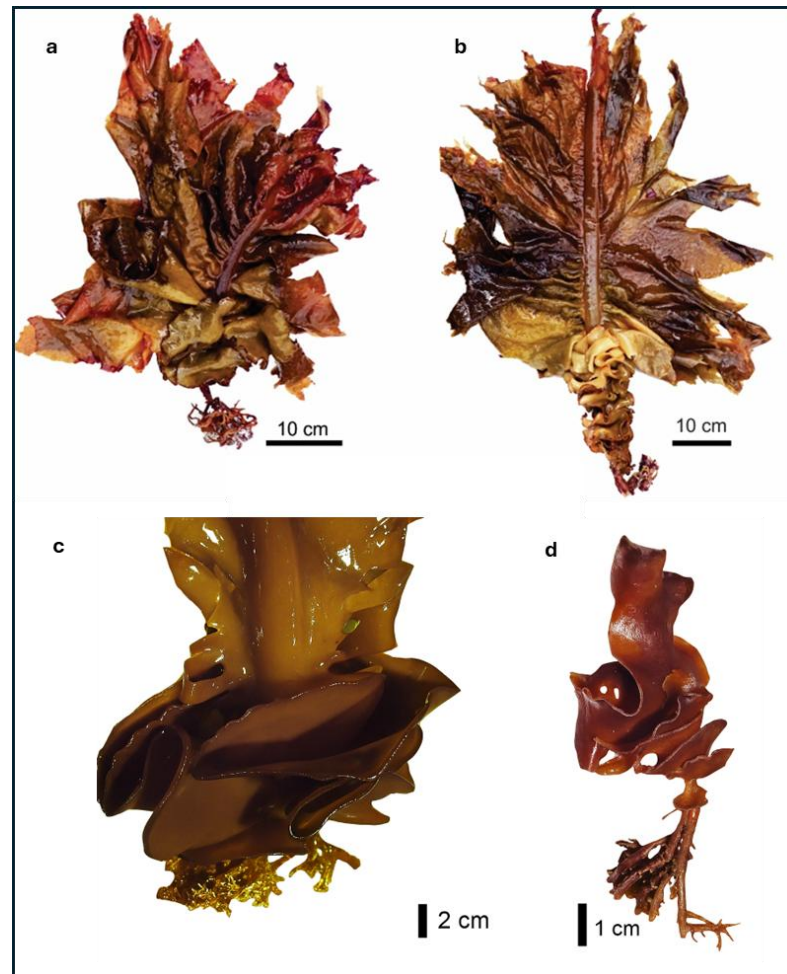


Figura 20: Talos senescentes. a) Esporofito con pérdida de zona distal de la lámina, adoptando forma más ancha. b) Esporofito con esporofilo confluyendo con la lámina, en retroceso en la zona basal. c) Detalle de esporofito confluyendo con la lámina. d) Esporofito con pérdida total de lámina, quedando solo restos de esporofilo.

2.3.1.10. Adhesión en el talo y estructura del grampón.

La estructura del grampón comenzó a evidenciarse en talos de pequeño tamaño, aproximadamente 1 cm, y se desarrolló a partir de ramificaciones dicotómicas o hapterios (Figuras 21a-d). En talos más desarrollados se observó diferenciación morfológica del grampón en función del tipo de sustrato de adhesión. En sustratos duros, como rocas o algas coralinas incrustantes, el

grampón consistió en unas pocas ramas resistentes (Figura 21c). En contraste, en los talos adheridos a sustratos planos se observaron grampones de tamaño medio, y cuando estaban unidos a ramas de *Corallina* los hapterios generalmente consistían en varias ramas pequeñas (Figura 21d).

La zona medular presentó células cilíndricas en sección longitudinal (Figura 21e), con ausencia de filamentos en trompeta, mientras que la zona cortical del grampón se caracterizó por la presencia de células ovoides (Figura 21f). Los puntos de contacto de los hapterios con sustratos fueron apicales (Figura 21g) o abaxiales. En roca dura, las células de la superficie de los hapterios se observaban globosas, hialinas y relativamente indiferenciadas en los puntos de contacto (Figuras 21h). En las zonas cilíndricas de los grampones, que no estaban en contacto con el sustrato, los hapterios se encontraban constituidos principalmente de células alargadas longitudinalmente (Figura 21i) cubiertas por un estrato de células superficiales aplanadas (Figura 21j).

Cuando los esporofitos de *Undaria* se encontraban como epífitos sobre algas finas y cilíndricas, como *Lophurella hookeriana*, los hapterios rodeaban al talo, y se formaba una zona de mayor densidad de células pequeñas en ambas superficies (Figura 21k).

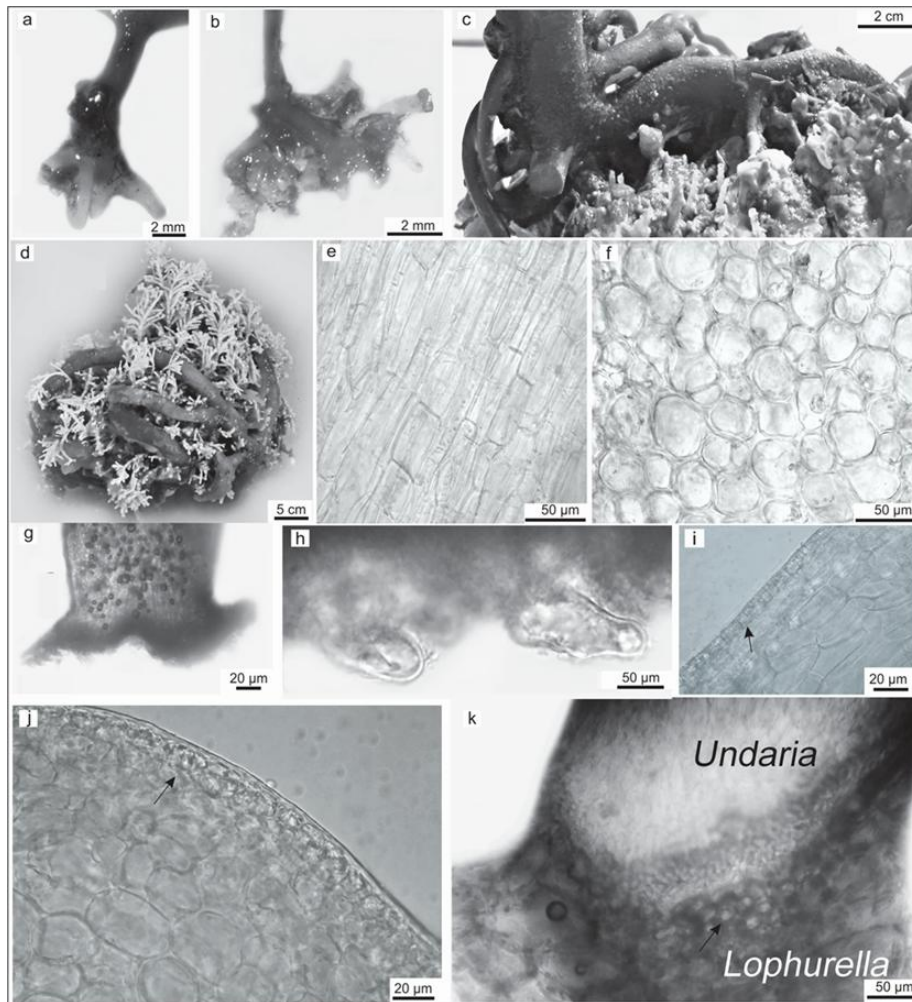


Figura 21: Diferentes morfologías del grampón. a) Grampón joven con dos niveles de dicotomía. b) Grampón joven con varios niveles de dicotomía. c) Grampón adulto con algunas ramas en Corallinaceas incrustantes. d) Grampón adulto con muchas ramas sobre *Corallina officinalis* e) Sección longitudinal del hapterio, células de la zona medular. f) Sección transversal del hapterio, zona cortical g) Ápice del hapterio separado del sustrato duro. h) Superficie entre hapterio y sustrato rocoso. i) Sección longitudinal del hapterio con zona cortical indiferenciada y epidermis muy delgada señalada con la flecha. j) Ápice del hapterio con células indiferenciadas señaladas con la flecha. k) Ápice del hapterio en contacto con *Lophurella hookeriana*.

2.3.2. Descripción de las variables morfométricas del esporofito.

Las mediciones realizadas en 340 talos permitieron caracterizar el conjunto de rasgos morfométricos asociados al desarrollo del esporofito. Los valores completos de todas las variables se presentan en el Anexo 1, a

continuación, se sintetizan los patrones generales relevantes para la interpretación ontogenética posterior.

2.3.2.1. Distribución por estadio esporofílico.

La clasificación de los talos en los cinco estadios definidos (EE0–EE4) mostró una representación equilibrada de todas las fases ontogenéticas (Tabla 1), condición necesaria para interpretar adecuadamente la progresión estructural del esporofito en la población analizada.

Tabla 1: Distribución de individuos por estadio esporofílico (n = 340).

EE	Descripción	n
0	Estipe sin alas	74
1	Alas sin pliegues	49
2	Pliegues basales	75
3	Pliegues a lo largo del estipe	91
4	Esporofilo en retroceso	51
Total		340

La mayor frecuencia de talos en EE2 y EE3 indica que los estadios asociados al desarrollo activo del esporofilo están sólidamente representados en el conjunto analizado. La presencia simultánea de talos juveniles (EE0) y senescentes (EE4) garantiza que la muestra abarca todas las fases ontogenéticas, permitiendo reconstruir el gradiente morfológico completo.

2.3.2.2. Estadísticos descriptivos de las variables de tamaño.

Los principales estadísticos descriptivos de longitud total del talo (LT), longitud de la lámina (LL) y longitud del estipe (LE) se sintetizan en la Tabla 2.

Tabla 2. Estadísticos descriptivos de longitud del talo, longitud de lámina y longitud del estipe (n = 340).

Variable	Mínimo	Máximo	Media	Desvío estándar	Mediana
Longitud total del talo (cm)	2,1	150	51,6	32,59	45
Longitud de la lámina (cm)	2	138	43,51	28	28
Longitud del estipe (cm)	0	34	8,09	6,31	6,75

La amplitud de los tamaños observados es consistente con la presencia de talos en distintos estadios. Los valores más bajos de longitud total y de lámina corresponden a talos juveniles (EE0–1), mientras que los máximos se registran en individuos con esporófilos plenamente desarrollados (EE3). Los talos en EE4 presentan longitudes intermedias, lo cual coincide con la reducción laminar documentada durante la senescencia.

Estas estadísticas descriptivas permiten contextualizar el conjunto de datos y constituyen la base para el análisis multivariado posterior.

2.3.3. Análisis de Componentes Principales.

El Análisis de Componentes Principales (Figura 22), realizado sobre nueve variables morfométricas (LL, LE, AP, a, Nb, Na, NP, ME y ML), explicó el 71,3 % de la variación total en los dos primeros componentes.

El PC1 representó el 56 % de la variación y estuvo definido por cargas positivas elevadas de las variables asociadas al tamaño laminar (LL, AP, a), la robustez de la nervadura (Nb y Na), la longitud del estipe (LE) y el número de pliegues del esporofilo (NP), en oposición a cargas negativas moderadas de los meristemas laminar y esporofilico (ML y ME).

El PC2, que explicó el 15,3 % de la variación, se asoció positivamente con la disponibilidad meristemática (ML y ME) y con la longitud del estipe, mientras que las variables estructurales consolidadas (Na, Nb y NP) presentaron contribuciones negativas moderadas. La matriz de correlación entre variables, los autovalores y la matriz de cargas se encuentran disponibles en el Anexo 2.

La proyección de los estadios esporofíticos (EE 0–EE 4) en el espacio PC1–PC2 mostró un ordenamiento gradual: EE 0 y EE 1 se agruparon en valores bajos de PC1 y altos de PC2, EE 2 ocupó posiciones intermedias, y EE 3–EE 4 se ubicaron en el extremo de mayores valores de PC1 y menores valores de PC2 (Figura 23).

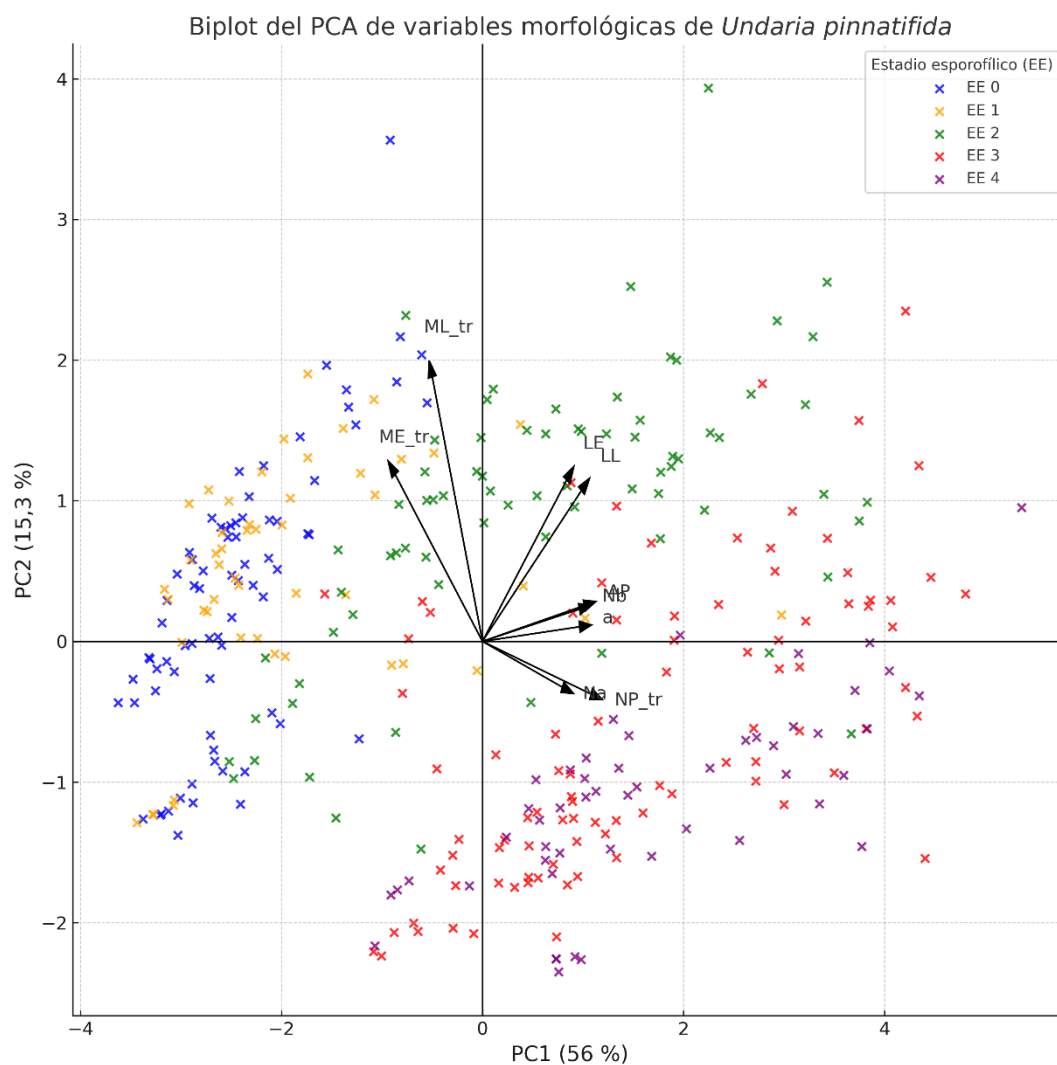


Figura 22: Biplot del PCA mostrando la distribución de talos y la contribución de las variables morfométricas al espacio de ordenación. Las cruces de colores indican el EE (estadio de desarrollo del esporofito) que se introdujo en el análisis como variable suplementaria. ME: Meristema del esporofilo; ML: Meristema de la lámina; LE: Longitud del estipe; LL: Longitud de la lámina; AP: Ancho con pinnas; a: Ancho sin pinnas; NP: Número de pliegues; Nb: Ancho de nervadura en la base; Na: Ancho de nervadura en el ápice de la lámina.

2.4. DISCUSIÓN

Los estudios previos sobre *Undaria pinnatifida* han concentrado su análisis morfológico principalmente en esporofitos adultos (Stuart et al., 1999; Casas, 2005; Cremades-Ugarte et al., 2006; Park et al., 2012). En contraste, la integración de cultivos y muestreos en campo utilizada en este trabajo permitió reconstruir la ontogenia completa del esporofito, desde los estadios post-cigóticos hasta la senescencia. Este enfoque reveló una sucesión continua de cambios morfo-anatómicos.

En *Undaria*, como en otras Laminariales, el desarrollo del talo está regulado por un meristodermo intercalar cuya actividad controla la elongación del estipe y la generación de nuevo tejido laminar (Lee y Yoon, 1998; Castric-Fey, 1999a). En este estudio fue posible documentar la formación temprana de este meristema y la aparición de las ciliolas (primordios de las pinnas), cuyo número y disposición determinan la arquitectura laminar final. La distribución variable de estas estructuras en la población de Caleta Córdova explica gran parte de la heterogeneidad morfológica observada en los talos juveniles y en los adultos tempranos.

Los patrones de recambio distal de la lámina registrados concuerdan con el modelo de erosión–regeneración típico de las algas pardas con crecimiento intercalar (Larkum, 1986; Skriptsova et al., 2004; Dean y Hurd, 2007). La producción continua de tejido basal compensaría la pérdida distal producida por abrasión o epifitismo, manteniendo la funcionalidad fotosintética incluso en talos parcialmente erosionados. Este comportamiento, también descrito para

Laminaria digitata (Pérez, 1971), refuerza la interpretación del crecimiento de *Undaria* como un proceso dinámico en equilibrio entre producción y pérdida de tejido.

Yendo (1909) describió células glandulares más abundantes en talos jóvenes y en los márgenes de pinnas nuevas, originadas por modificación de células epidérmicas (Castric-Fey, 1999a). En este estudio se observó igualmente que estas células se concentran en las zonas de crecimiento activo. El seguimiento anatómico permitió confirmar que las células glandulares originan los criptostomas de pelos en *Undaria* (Alvarez y Boraso, 2020).

La bibliografía indica que la abundancia de pelos puede incrementarse en condiciones de alta irradiancia o limitación de nutrientes (Pang y Lüning, 2004). En poblaciones de Japón y China, los pelos son frecuentes en estadios juveniles e intermedios, mientras que en Nueva Zelanda y Tasmania su densidad es menor, probablemente debido a aguas más turbias y mayor epibiosis (Hay y Villouta, 1993; Sanderson, 1990). En Argentina, Teso et al. (2009) asociaron la presencia de raspadores con un posible rol defensivo de los pelos. En Caleta Córdova no se registraron daños por raspado ni alta densidad de pelos, lo que podría vincularse a menor herbivoría, mayor turbidez, condiciones ambientales más estables o menor irradiancia, reduciendo la necesidad fisiológica de producir estas estructuras.

La anatomía del estipe y la nervadura central observada coincide con lo descrito para otras poblaciones: una médula con células en trompeta, una corteza compacta y una epidermis delgada que aportan flexibilidad y resistencia mecánica (Wu y Meng, 1997; Casas, 2005). Estas características favorecen la supervivencia en ambientes hidrodinámicos moderados (Saito, 1975; Russell et al., 2008) como los del golfo San Jorge.

El esporofilo mostró una transición progresiva desde alas lisas hasta pliegues bien definidos, aumentando significativamente la superficie fértil. En talos senescentes, la expansión de los soros hacia la base permite mantener la producción de esporas aun cuando la lámina distal se ha perdido, lo cual constituye un rasgo típico de especies oportunistas. Asimismo, la morfología del

grampón evidenció una notable plasticidad estructural asociada al tipo de sustrato, un rasgo característico de laminariales con alta capacidad colonizadora (Flukes et al., 2014; Milligan y DeWreede, 2000). En *Undaria*, esta plasticidad se manifestó mediante grampones cortos y robustos en sustratos firmes, como roca o grava compacta, donde la adhesión mecánica y la resistencia al hidrodinamismo son prioritarias. En contraste, sobre sustratos móviles, irregulares o con sedimentos finos, los grampones desarrollaron ramificaciones más largas y delgadas, extendiéndose para incrementar la superficie de contacto y mejorar el anclaje. También se observaron ramificaciones múltiples en situaciones de epifitismo, particularmente sobre *Corallina*, coincidiendo con análisis previos que documentan la capacidad de *Undaria* para colonizar tanto sustratos naturales como artificiales (Hay, 1990; Valentine y Johnson, 2003, 2004). En conjunto, esta versatilidad morfofuncional constituye un componente clave del éxito invasivo de la especie, al permitirle establecerse y persistir en ambientes altamente heterogéneos y sujetos a fluctuaciones hidrodinámicas.

Los estudios poblacionales previos han demostrado que la variabilidad morfológica en *Undaria* responde a una interacción entre factores genéticos (Uwai et al., 2006; Sato et al., 2016; Niwa et al., 2017) y condiciones ambientales locales (Saito, 1972; Castric-Fey et al., 1999a). En la población estudiada, la mayor parte de la variación se explicó por la coexistencia de múltiples estadios ontogenéticos más que por diferencias ambientales marcadas, lo cual concuerda con estudios que distinguen formas juveniles, intermedias y adultas como fuentes principales de heterogeneidad (Stuart et al., 1999; Shibneva y Skriptsova, 2012).

Diversos autores han propuesto variables morfométricas simples para estimar el crecimiento en *Undaria*. Cremades Ugarte et al. (2006) encontraron un crecimiento monotónico que permite definir estadios con el peso del talo. Castric-Fey et al. (1999b) señalaron el ancho de la nervadura como un buen indicador, mientras que Choi et al. (2007) lo consideraron poco útil en juveniles y propusieron el ancho del estipe. Posteriormente, Choi et al. (2009) demostraron que la longitud de la lámina, la longitud del estipe y el ancho de la nervadura

correlacionan positivamente con el peso, siendo rasgos robustos para estimar crecimiento en cultivo.

Los resultados del PCA revelan que la variación morfológica del esporofito de *Undaria* no responde a un conjunto de rasgos independientes, sino a una estructura ontogenética altamente integrada. La combinación de variables que definen el PC1 (crecimiento laminar, robustez de la nervadura basal y apical, elongación del estipe y aumento del número de pliegues del esporofilo) refleja la progresión desde talos juveniles con elevada actividad meristemática hacia talos maduros con estructuras reproductivas plenamente desarrolladas y meristemas agotados.

Este patrón coincide con las descripciones anatómicas previas para la especie y para Laminariales en general, donde la expansión laminar, el engrosamiento de la nervadura y la maduración del esporofilo ocurren de manera secuencial y coordinada (Lüning, 1990).

El PC2 aporta una dimensión complementaria al capturar la transición funcional entre fases de crecimiento activo, caracterizadas por meristemas amplios y estipes en elongación, y fases reproductivas en las que se consolidan las estructuras axiales (estipe y nervadura) y se incrementa el número de pliegues del esporofilo. Este eje no separa etapas ontogenéticas estrictas, sino estados fisiológicos, lo que refleja diferencias en la asignación relativa de recursos entre crecimiento y reproducción.

El ordenamiento de los estadios esporofílicos en el biplot confirma que el desarrollo del esporofilo es el principal eje estructurante de la variación morfológica: los individuos tempranos (EE0–EE1) se asocian a talos pequeños y con meristemas activos, mientras que los estadios avanzados (EE3–EE4) corresponden a talos de gran tamaño, con nervaduras robustas y esporofilos plegados o en retroceso. La coherencia entre las posiciones en el PCA y los estadios anatómicos observados demuestra que la ontogenia del esporofito constituye un gradiente continuo, ordenado y altamente predecible.

En conjunto, estos resultados permiten interpretar la morfología del esporofito como la expresión integrada de dos procesos simultáneos: la adquisición progresiva de estructura vegetativa y reproductiva, y la disminución de la actividad meristemática a medida que avanza la maduración.

Esta comprensión es esencial para la interpretación de la dinámica poblacional desarrollada en el capítulo posterior, donde se evalúa cómo estos gradientes ontogenéticos y fisiológicos se modulan por la estacionalidad y la profundidad.

2.5. CONCLUSIONES.

- El análisis integral de cultivos embrionarios, observaciones microscópicas y estudios morfoanatómicos permitió definir con precisión la ontogenia del esporofito de *Undaria pinnatifida*, desde la cigota hasta la senescencia. Las primeras fases, observadas *in vitro*, mostraron talos uniseriados y láminas embrionarias uniestratificadas, sin meristemas diferenciados ni células glandulares, lo que confirma que la determinación meristemática y la aparición de estructuras glandulares son procesos propios de estadios juveniles avanzados.
- En los talos adultos se verificó que la disponibilidad meristemática está estrictamente asociada al estado ontogenético: los individuos jóvenes mantienen un alto potencial de crecimiento vegetativo y reproductivo, mientras que los senescentes exhiben agotamiento meristemático y pérdida progresiva de integridad laminar. El análisis multivariado demostró que la variación morfológica responde a un gradiente ontogenético integrado, donde la expansión laminar, la robustez axial y el desarrollo del esporofilo avanzan de forma coordinada.
- El estudio confirmó que las células glandulares originan los criptostomas de pelos, estructuras cuya presencia se restringe a zonas de crecimiento activo. Este vínculo morfofuncional aporta evidencia directa sobre el origen anatómico de los criptostomas y sugiere un rol asociado a estados

juveniles y condiciones ambientales específicas, constituyendo un rasgo relevante para comprender la fisiología temprana del esporofito.

- La morfología del grampón reveló una notable plasticidad funcional, ajustándose al tipo de sustrato: hapterios cortos y robustos en sustratos consolidados, y ramificaciones largas, finas o múltiples en sustratos móviles, irregulares o biológicos. Esta versatilidad maximiza la adhesión y favorece la persistencia bajo condiciones hidrodinámicas variables, representando un rasgo adaptativo clave en el éxito colonizador de *Undaria*.
- En conjunto, el capítulo demuestra que la ontogenia del esporofito constituye el eje estructurante de la variación morfológica en la población estudiada. Esta comprensión integrada establece la base necesaria para interpretar la fenología, la calidad del talo y la dinámica poblacional desarrolladas en los capítulos siguientes.

CAPÍTULO 3: FENOLOGÍA.

3.1. INTRODUCCIÓN.

La fenología de las macroalgas describe la secuencia temporal de eventos vegetativos y reproductivos que experimentan los esporofitos a lo largo de su ciclo de vida, en estrecha relación con las condiciones ambientales locales. En especies heteromórficas como *Undaria*, esta secuencia incluye la aparición de nuevos individuos, su crecimiento estructural, la maduración de los esporofilos, la senescencia y la liberación de esporas, así como la capacidad de estas últimas para germinar y desarrollarse. Comprender estas etapas es esencial tanto para interpretar la persistencia de las poblaciones naturales como para evaluar la capacidad invasiva de la especie.

En macroalgas de interés ecológico o económico, los estudios fenológicos han permitido caracterizar los ritmos estacionales y su relación con variables ambientales, especialmente temperatura, fotoperíodo y nutrientes (Soto-Martín, 1991; Brito y Silva, 2005). En especies invasoras, este enfoque adquiere particular relevancia: la sincronización entre crecimiento, maduración y reclutamiento determina el éxito del establecimiento y la expansión (Simberloff, 2013; James et al., 2015). En regiones donde las condiciones difieren de las del área nativa, las poblaciones pueden modificar la duración del ciclo anual, la frecuencia de los eventos reproductivos e incluso la longevidad de los talos.

Este tipo de variabilidad ha sido ampliamente documentado en *Undaria*. En su rango nativo, las poblaciones suelen presentar ciclos anuales bien definidos (Akiyama y Kurogi, 1982), mientras que, en áreas invadidas, como la costa patagónica o ciertas regiones de Nueva Zelanda, el desarrollo y la aparición de esporofitos pueden extenderse durante todo el año o mostrar

patrones menos marcados (Hay y Villouta, 1993; Stuart et al., 1999; Casas et al., 2008). En Patagonia, la mayoría de los estudios se han centrado en describir la abundancia estacional de talos, con menor énfasis en integrar el estado morfológico, la disponibilidad meristemática y la madurez reproductiva.

En el Capítulo 2 se caracterizó la variación morfológica del esporofito mediante análisis multivariado, identificándose dos gradientes: uno asociado al desarrollo ontogenético (PC1) y otro vinculado a la disponibilidad meristemática o estado fisiológico (PC2). Estos gradientes ofrecen un marco funcional que permite interpretar los cambios vegetativos y reproductivos a lo largo del año desde una perspectiva integradora.

En cuanto a la reproducción, Kohtio (2008) señaló las dificultades para evaluar en campo la madurez funcional de los esporangios en *Undaria*, mientras que Lonhart y Bunzel (2009) advirtieron que la liberación de esporas no siempre garantiza viabilidad, destacando la importancia de complementar la observación morfológica con ensayos de germinación. La relación entre el estado anatómico del esporofilo y la calidad real de sus esporas sigue siendo poco conocida, lo que justifica la necesidad de integrar enfoques fenológicos, morfofuncionales y experimentales.

Este capítulo aborda los Objetivos Específicos 2 y 3 de la tesis: determinar las variaciones temporales en el grado de madurez reproductiva de los esporofitos y relacionar los aspectos vegetativos y reproductivos del desarrollo del esporofito.

Para cumplirlos, se integran los gradientes ontogenético y meristemático definidos en el Capítulo 2 con datos estacionales y de profundidad, describiendo la dinámica anual de reclutamiento, crecimiento, maduración y senescencia. Además, se evalúa la viabilidad de esporas en distintas regiones del esporofilo y se analizan cultivos embrionarios *in vitro* —tiempos de formación y supervivencia—, lo que permite vincular la morfología del talo con su desempeño reproductivo y con los mecanismos que regulan la continuidad del ciclo de vida.

3.2. MATERIALES Y MÉTODOS.

En este capítulo se utilizaron tres conjuntos de datos independientes, cada uno asociado a un objetivo analítico distinto.

Para analizar la estructura ontogenética poblacional y las cohortes fenológicas se empleó exclusivamente el muestreo mensual continuo realizado entre marzo y diciembre de 2016, único año con una serie temporal completa y homogénea para este fin.

Para analizar la variación morfológica del esporofito en relación con la estacionalidad y la profundidad se utilizaron las puntuaciones de PC1 y PC2 obtenidas en el Capítulo 2, derivadas de talos recolectados durante 2017 y 2018.

Para evaluar la capacidad germinativa, los tiempos de aparición de gametofitos y esporofitos y la supervivencia temprana, se utilizaron esporofitos reproductivos recolectados durante 2017, a partir de los cuales se establecieron los cultivos descritos en el Capítulo 2. Estos cultivos, originalmente empleados para describir la ontogenia post-cigótica, fueron aquí analizados con un enfoque cuantitativo.

3.2.1. Determinación de cohortes fenológicas en la población.

3.2.1.1. Clasificación de los esporofitos.

Con el fin de analizar la estructura temporal del ciclo del esporofito y evaluar la posible presencia de pulsos de reclutamiento (cohortes fenológicas), se trabajó con los datos de los talos obtenidos en el periodo marzo-diciembre del año 2016. Los individuos fueron clasificados en tres estadios ontogenéticos definidos en el Capítulo 2: juveniles, maduros y senescentes, cuya clasificación se basó en criterios morfo-anatómicos del desarrollo laminar y del esporofilo.

3.2.1.2. Análisis estadístico de la variación mensual de las proporciones.

Para evaluar si la proporción de talos en cada estadio ontogenético varió significativamente entre meses, se ajustaron Modelos Lineales Generalizados (GLM) con distribución binomial y enlace logit, utilizando Python 3.11 (paquetes

statsmodels, *pandas* y *matplotlib*). Este enfoque es apropiado para proporciones derivadas de conteos discretos, ya que incorpora explícitamente el tamaño muestral mensual y modela la probabilidad de pertenecer a cada estadio (Bolker et al., 2009; Zuur et al., 2009).

Para cada estadio se definió una variable binaria a nivel de individuo (1 = individuo del estadio considerado; 0 = restantes estadios), y se incluyó el factor mes como predictor categórico. La significancia del efecto del factor mes se evaluó mediante pruebas de razón de verosimilitud (LRT) comparando cada modelo con su correspondiente modelo nulo. La adecuación del ajuste se verificó mediante el cociente χ^2 de Pearson/g.l.

Las figuras se generaron en Python 3.11 a partir de los valores ajustados del modelo, representando las probabilidades estimadas y sus errores estándar.

3.2.2. Variación de los gradientes ontogenético y meristemático en relación con la estacionalidad y la profundidad.

Para evaluar la influencia de la estacionalidad y la profundidad sobre la variación morfológica del esporofito, se utilizaron como variables respuesta las puntuaciones del PC1 y PC2 obtenidas en el Capítulo 2. El PC1 representa un gradiente ontogenético estructural (incremento de lámina, estipe, anchos de nervadura y número de pliegues del esporofilo), mientras que el PC2 sintetiza un gradiente funcional vinculado a la disponibilidad meristemática y estado fisiológico del talo.

Cada individuo fue asignado a una categoría de estación del año (verano, otoño, invierno o primavera) y a una categoría de profundidad:

Profundidad 1: piletas del mesolitoral inferior.

Profundidad 2: piletas y zanjones del submareal superior.

Profundidad 3: zona previa al bosque de *Macrocystis pyrifera*.

Profundidad 4: zona bajo el bosque de *Macrocystis pyrifera*.

Para analizar los efectos de Estación y Profundidad se ajustaron dos modelos lineales aditivos independientes:

$$PC1 \sim \text{Estación} + \text{Profundidad}$$

$$PC2 \sim \text{Estación} + \text{Profundidad}$$

El análisis se realizó mediante ANOVA Tipo II, apropiado para modelos aditivos en diseños no ortogonales, en los que las combinaciones entre factores no están igualmente representadas y la significancia no debe depender del orden de ingreso de los términos en el modelo.

Previo a la interpretación del ANOVA, se verificaron los supuestos del modelo lineal mediante el análisis de los residuos: normalidad (Shapiro–Wilk y gráficos QQ-plot), homogeneidad de varianzas (prueba de Levene) e inspección de valores atípicos. Debido a que PC1 y PC2 provienen de un PCA basado en variables estandarizadas, no fueron necesarias transformaciones adicionales. Se asumió independencia ya que cada talo constituyó una unidad muestral.

Para el factor Estación, se realizaron comparaciones múltiples mediante el test de Tukey HSD ($\alpha = 0,05$) cuando el ANOVA indicó efectos significativos. El factor Profundidad no fue sometido a este test por representar un gradiente ambiental estructurado. Las representaciones gráficas incluyen los valores medios $\pm$ error estándar por nivel de cada factor.

Las puntuaciones de PC1 y PC2 representan gradientes morfofuncionales del esporofito y no deben interpretarse como indicadores de estructura poblacional.

3.2.3. Capacidad germinativa de esporas y cultivos in vitro.

Durante los meses en los que se registraron talos reproductivos en el terreno (abril, mayo, julio, agosto, septiembre, noviembre y diciembre de 2017), se seleccionaron entre cinco y diez esporofitos maduros por fecha, todos ellos con esporofilos completamente desarrollados. En cada individuo se registraron las siguientes variables morfológicas:

ME: meristema del esporofilo.

ML: meristema de la lámina.

LE: longitud del estipe.

NP: número de pliegues del esporofilo.

EE: estadio de desarrollo esporofílico (EE2, EE3 o EE4).

3.2.3.1. Obtención de esporas y determinación de la viabilidad.

A partir de cada esporofilo se sembraron cuatro cubreobjetos con fragmentos de aproximadamente 1 cm²: dos provenientes de la región proximal (cercana al grampón) y dos de la región distal (próxima a la lámina). Las esporas liberadas se cultivaron en agua de mar enriquecida con recambios semanales, siguiendo las condiciones establecidas para los cultivos embrionarios descritas en el Capítulo 2.

Se consideraron viables aquellas esporas que, luego de asentarse, emitieron un tubo germinativo y desarrollaron al menos dos células gametofíticas. La viabilidad se expresó como el porcentaje de esporas viables sobre el total de esporas presentes en cada cubreobjeto. Dado el número reducido de réplicas por fecha, las diferencias entre zonas proximales y distales se describieron de manera cualitativa, sin realizarse contrastes estadísticos.

3.2.3.2. Análisis de la relación entre viabilidad y características morfológicas del esporofilo.

La relación entre la viabilidad de esporas y las variables morfológicas del esporofito se evaluó mediante un Análisis de Correspondencias (AC). El análisis se realizó con Canoco 4.5 (Ter Braak y Šmilauer, 2002), empleando un modelo unimodal de gradiente indirecto (opción *Correspondence Analysis*).

Se utilizaron como variables activas: VI (viabilidad de esporas), NP (número de pliegues), EE (estadio esporofílico), ME (meristema del esporofilo), ML (meristema de la lámina) y LE (longitud del estipe).

Los datos no fueron transformados, y se utilizó escalamiento simétrico (biplot scaling=2). Se analizaron 58 esporofilos, sin eliminación de casos.

El AC permitió obtener los autovalores de los ejes y la proporción de variación explicada por cada componente, así como el biplot que representa simultáneamente las relaciones entre las variables morfológicas y los valores de viabilidad.

3.2.3.3. Cultivo de gametofitos y esporofitos.

Las esporas viables originaron cultivos en dos tipos de sustrato: cubreobjetos de vidrio (cubetas de 50 ml) y grava esterilizada (cubetas de 200 ml), mantenidos bajo recambio semanal de medio y siguiendo las condiciones metodológicas detalladas en el Capítulo 2.

Los tiempos de formación de gametofitos y esporofitos se registraron mediante observaciones microscópicas quincenales. Para cada serie mensual se determinó el momento en que se observó por primera vez la aparición del estadio correspondiente en cualquiera de los cubreobjetos o unidades de grava. Estos tiempos representan valores promedio por serie, dado que el diseño experimental no contempla réplicas independientes para esta variable.

En cada mes, todos los cubreobjetos o unidades de grava de una misma serie constituyeron una única unidad experimental, ya que comparten el mismo inóculo y las mismas condiciones de cultivo; por lo tanto, los tiempos de aparición no poseen medidas de dispersión asociadas.

La supervivencia de los esporofitos se evaluó mediante un seguimiento descriptivo de cada serie mensual. En cada observación quincenal se registró la presencia o ausencia de esporofitos vivos, considerando como criterio de supervivencia la persistencia del talo embrionario con coloración normal y estructuras íntegras. La supervivencia se expresó como el número total de días durante los cuales los esporofitos permanecieron vivos desde la siembra inicial.

Para evaluar la densidad de esporofitos producidos, se definió la variable “esporofitos por mm²” como el número de esporofitos presentes en un área estandarizada dentro de cada unidad experimental. En cada cubreobjeto o

unidad de grava se seleccionaron tres campos de observación centrales (evitando bordes y aglomeraciones) y se contó manualmente el número de individuos a 40X. El valor de densidad se calculó como el promedio de los tres campos, expresado en esporofitos·mm⁻².

Las longitudes se midieron con microscopio óptico (cubreobjetos) o lupa binocular (grava). Debido a las características del diseño —series temporales, tamaños muestrales reducidos y variabilidad entre cultivos—, los resultados se presentan exclusivamente de manera descriptiva, sin comparaciones estadísticas entre meses.

3.3. RESULTADOS.

3.3.1. Determinación de cohortes fenológicas en la población.

Durante el año 2016 se analizaron 488 esporofitos, cuyas proporciones de juveniles, maduros y senescentes mostraron una marcada variación temporal (Figura 23).

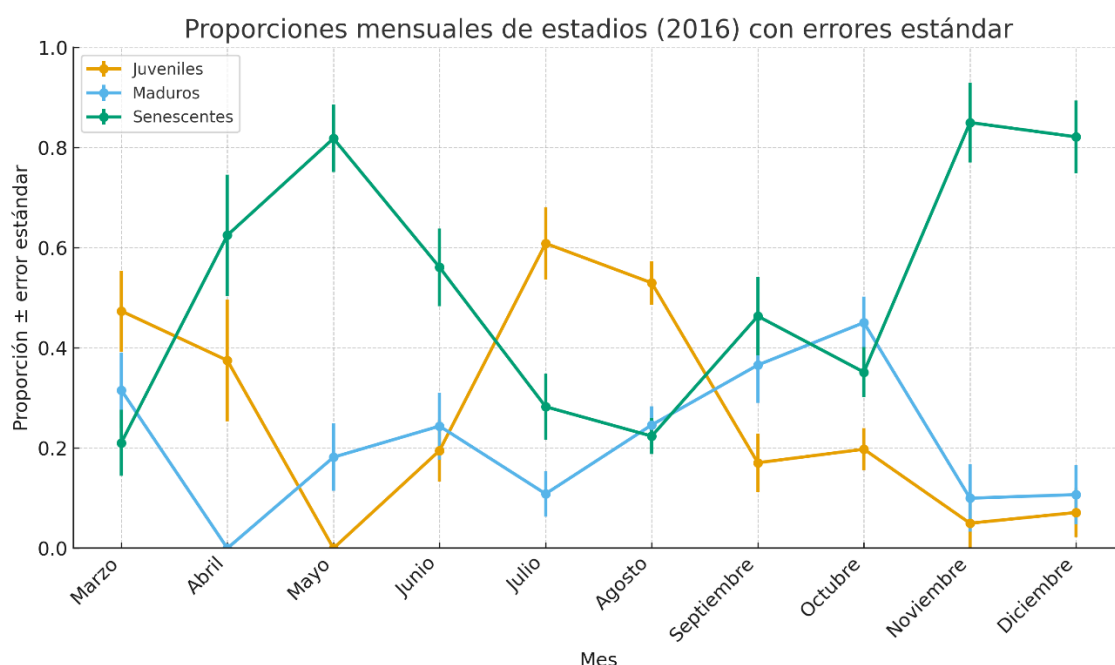


Figura 23: Variación de las proporciones de estadios de los talos durante el periodo marzo-diciembre del año 2016.

El análisis mediante GLM binomial indicó un efecto significativo del mes sobre la probabilidad de pertenecer a cada estadio ontogenético: Juveniles: χ^2_9

= 104,6; $p < 0,001$; Maduros: $\chi^2_9 = 42,9$; $p < 0,001$; Senescentes: $\chi^2_9 = 99,1$; $p < 0,001$. Los cocientes χ^2 de Pearson/g.l. oscilaron entre 0,95 y 1,02, lo que indica ausencia de sobre-dispersión y una adecuada especificación de los modelos. Las salidas completas de los GLM para juveniles, maduros y senescentes se presentan en el Anexo 3.

Desde una perspectiva fenológica, los juveniles representaron cerca del 47% de los talos en marzo y 37,5% en abril, disminuyendo abruptamente en mayo (0%). En los meses fríos se registró un segundo pulso de reclutamiento, con máximos en julio (61%) y agosto (53%). Los talos maduros predominaron en primavera, especialmente en octubre (45%), y los senescentes dominaron tanto al inicio del invierno (mayo: 81,8%) como al final del ciclo anual (noviembre–diciembre: $\geq 82\%$).

Estos cambios estructurados, estadísticamente significativos, permiten identificar dos cohortes fenológicas principales: un reclutamiento temprano (otoñal) y un reclutamiento invernal, seguido por una fase de maduración primaveral y una senescencia marcada hacia el final del ciclo.

3.3.2. Variación de los gradientes ontogenético y meristemático en relación con la estacionalidad y la profundidad.

El ANOVA indicó diferencias significativas entre estaciones y entre profundidades tanto para PC1 como para PC2 (Tablas 3 y 4).

Tabla 3: ANOVA Tipo II PC1 Estación Profundidad

Fuente	gl	Suma de Cuadrados	F	p-valor
Estación	3	222.589	20.402	3.68×10^{-12} ***
Profundidad	3	137.914	12.641	7.61×10^{-8} ***
Error	333	1211.038	—	—

Tabla 4: ANOVA Tipo II PC2 Estación Profundidad

Fuente	gl	Suma de Cuadrados	F	p-valor
Estación	3	29.993	9.436	5.32×10^{-6} ***
Profundidad	3	43.918	13.817	1.63×10^{-8} ***
Error	333	352.834	—	—

3.3.2.1. Efectos de la Estación.

Para el PC1 las medias más altas se registraron en primavera, seguidas por verano, mientras que otoño e invierno mostraron valores significativamente menores (Figura 24). Las comparaciones de Tukey confirmaron que primavera difirió significativamente de otoño e invierno, mientras que verano ocupó una posición intermedia (Tabla 5).

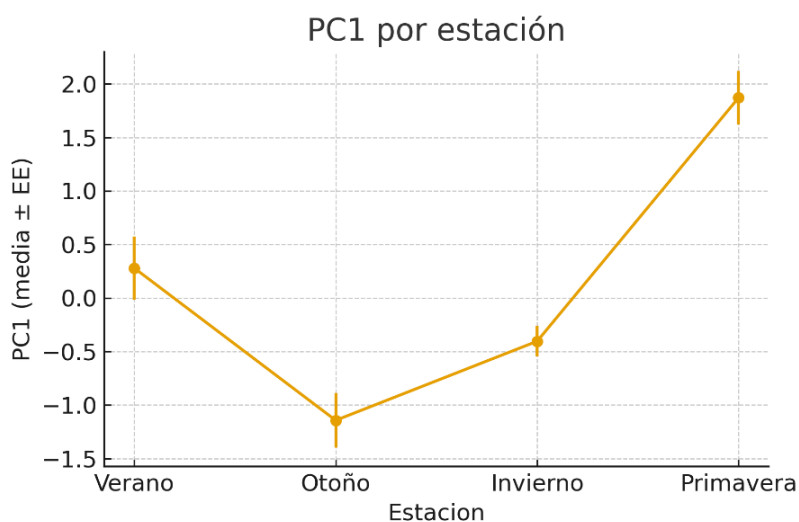


Figura 24: Variación de los valores medios de PC1 en función de las estaciones.

Tabla 5: Test de Tukey HSD para PC1 según Estación. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Estación	Media $\pm$ EE	Grupo
Primavera	1.82 ± 0.24	c
Verano	0.45 ± 0.45	b

Estación	Media $\pm$ EE	Grupo
Invierno	-0.36 $\pm$ 0.14	ab
Otoño	-1.06 $\pm$ 0.32	a

El PC2 también varió significativamente entre estaciones. Los valores más elevados correspondieron a invierno, seguidos de primavera, mientras que otoño y verano exhibieron valores significativamente menores (Figura 25). La prueba de Tukey indicó diferencias significativas entre invierno y verano, y entre invierno y otoño, mientras que primavera ocupó una posición intermedia con solapamiento parcial (Tabla 6).

En conjunto, ambos componentes mostraron una marcada estructuración estacional, aunque con diferencias en la ubicación de los máximos: PC1 alcanza su pico en primavera, mientras que PC2 lo hace en invierno.

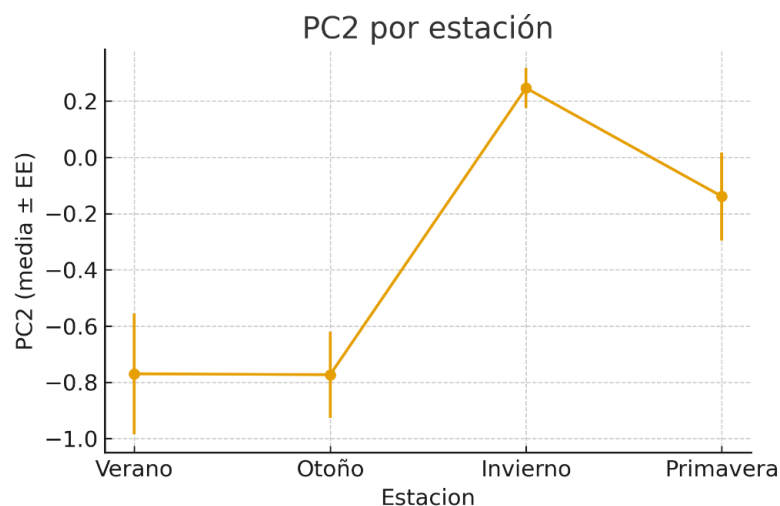


Figura 25: Variación de los valores medios de PC2 en función de las estaciones.

Tabla 6: Test de Tukey HSD para PC2 según Estación. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Estación	Media $\pm$ EE	Grupo
Invierno	0.91	a
Primavera	0.35	ab
Otoño	-0.47	b
Verano	-1.12	c

Los valores proyectados de PC1 y PC2 empleados en el ANOVA por estación y profundidad se encuentran detallados en el Anexo 4.

3.3.2.2. Efectos de la Profundidad.

La profundidad influyó significativamente sobre PC1 y PC2, aunque en ambos casos el patrón fue no lineal.

En el caso del PC1, los valores más bajos se registraron en Profundidad 2, a partir de ese punto, PC1 aumentó marcadamente hacia Profundidad 3 y alcanzó los valores más altos en Profundidad 4 (bajo el bosque de *Macrocystis*). El patrón corresponde a un mínimo intermedio (Prof2) seguido de un incremento hacia sectores más profundos (Figura 26).

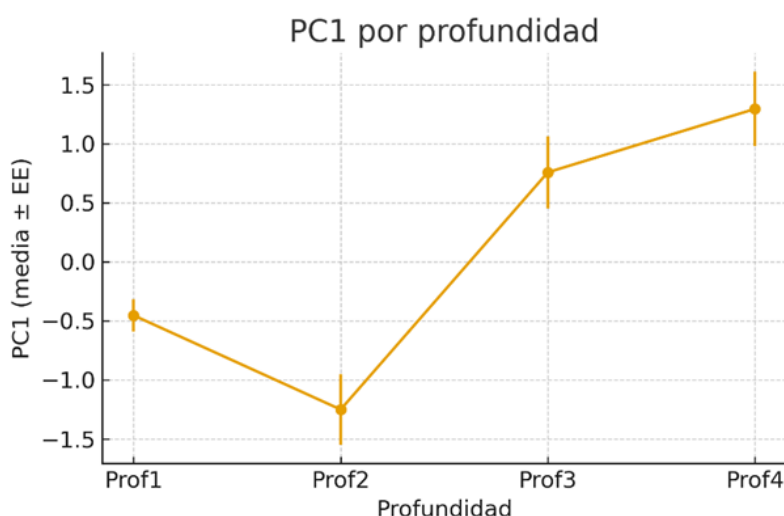


Figura 26: Variación de los valores medios de PC1 en función de la profundidad.

La respuesta de PC2 tampoco fue lineal. Los valores más bajos se observaron en Profundidades 1 y 2, mientras que Profundidad 3 presentó el máximo. En Profundidad 4, los valores disminuyeron nuevamente hasta niveles intermedios (Figura 27). El patrón consiste en un pico marcado en Profundidad 3 y valores menores en los niveles más someros y profundos.

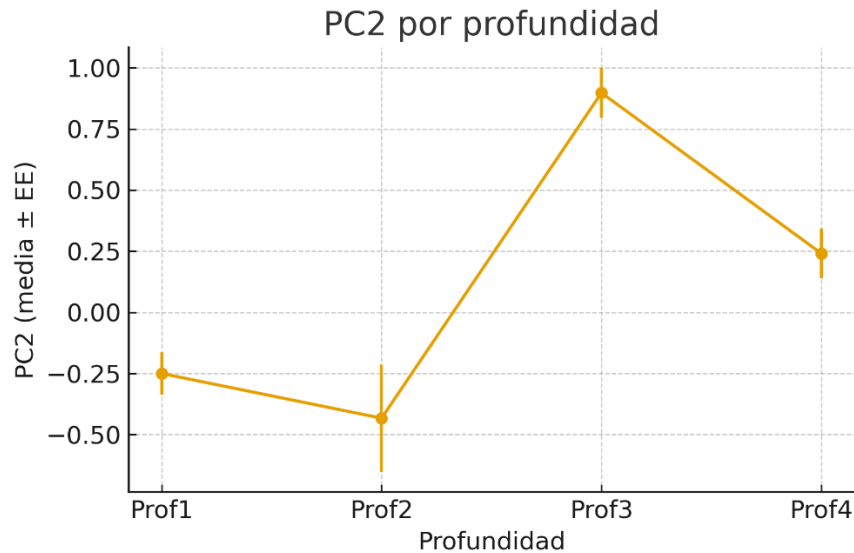


Figura 27: Variación de los valores medios de PC2 en función de la profundidad.

Es importante destacar que PC1 y PC2 representan gradientes morfofuncionales derivados del PCA del Capítulo 2 y no constituyen métricas poblacionales. Por lo tanto, los patrones observados reflejan variación ontogénica y meristemática, no cambios demográficos.

3.3.3. Capacidad germinativa de esporas y cultivo *in vitro*.

3.3.3.1. Viabilidad de esporas.

Los patrones de viabilidad mostraron una marcada variación entre meses y entre zonas del esporofilo (Figura 28). En abril–mayo, la viabilidad se registró exclusivamente en la porción distal. En julio se observó la mayor heterogeneidad, con presencia de viabilidad proximal, distal o en ambas zonas. En agosto la viabilidad volvió a concentrarse en la zona distal, mientras que en septiembre y noviembre se detectó en ambas regiones, con predominio proximal en noviembre.

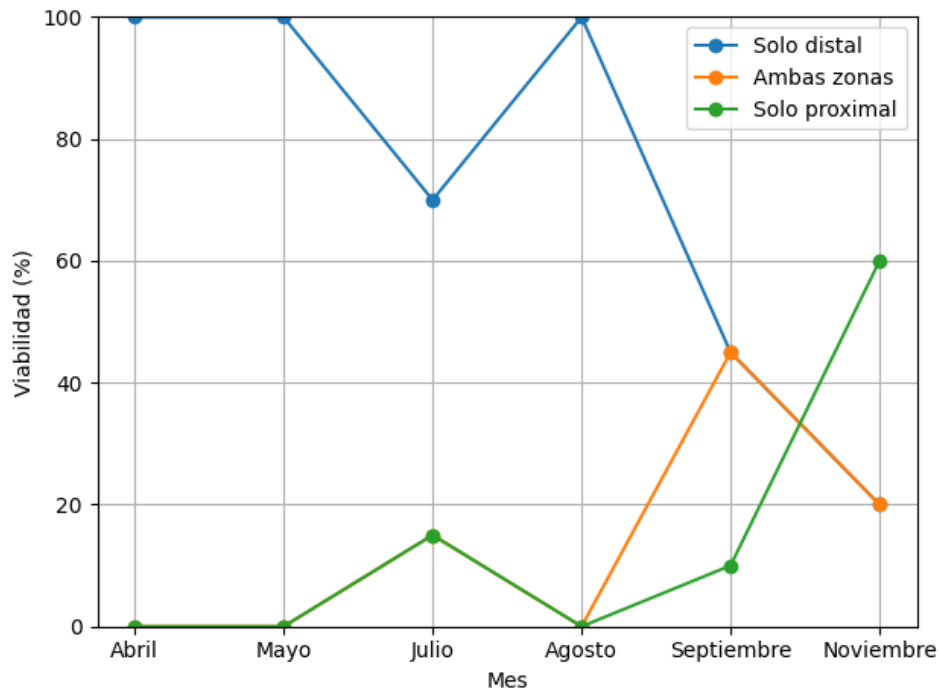


Figura 28: Producción de esporas viables a partir de diferentes zonas del esporofilo (% dentro de cultivos que produjeron esporas viables).

3.3.3.2. Relación entre viabilidad de esporas y características morfológicas de los esporofilos.

El Análisis de Correspondencias (Figura 29) reveló un gradiente estructurado asociado al desarrollo esporofílico y a la actividad meristemática. El Eje 1 (81,5 %) separó las variables vinculadas al desarrollo reproductivo (NP, LE, EE) y la viabilidad (VI), ubicadas hacia el extremo negativo, de las variables meristemáticas (ME, ML), localizadas hacia el extremo positivo.

El Eje 2 (10,4 %) representó un gradiente secundario que opuso la viabilidad y el meristema esporofílico (valores positivos) a los rasgos estructurales del esporofilo (valores negativos).

La distribución de individuos mostró que los esporofitos con mayor desarrollo reproductivo se agruparon en la región asociada a VI, mientras que aquellos con mayor disponibilidad meristemática se ubicaron en el sector opuesto del Eje 1.

Este patrón indica que la mayor viabilidad no se asocia a esporofitos muy tempranos ni senescentes, sino a individuos con desarrollo reproductivo intermedio–avanzado y aún activos fisiológicamente.

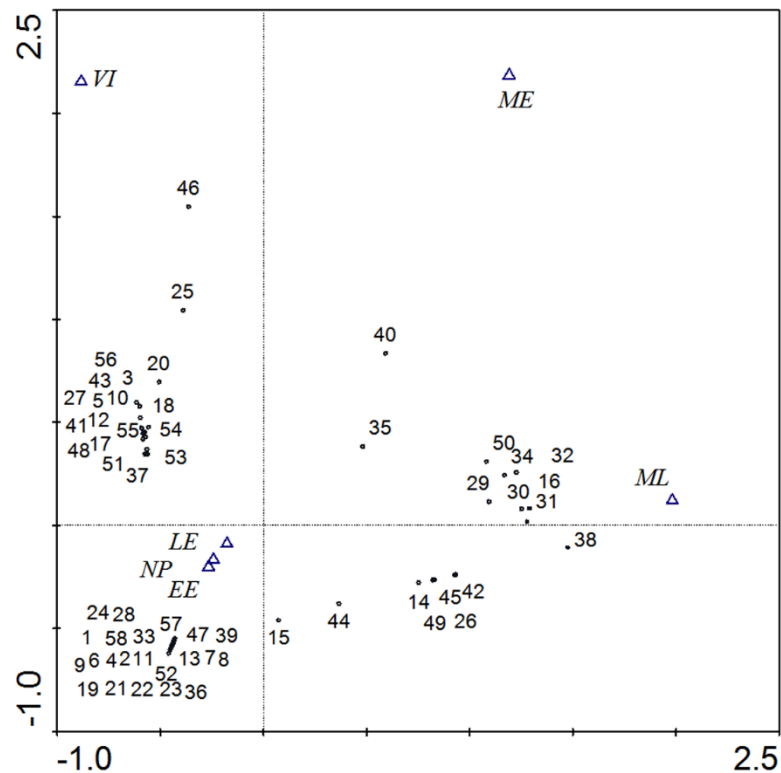


Figura 29: Análisis de Correspondencias entre la viabilidad de esporas y las variables morfológicas del esporofilo. El Eje 1 separa los rasgos estructurales del esporofilo (NP, LE, EE) y la viabilidad (extremo negativo) de las variables meristemáticas ME y ML (extremo positivo). El Eje 2 refleja un gradiente secundario entre VI–ME (valores positivos) y los rasgos estructurales (valores negativos).

El Análisis de Correspondencias aplicado a la viabilidad de esporas y características de los esporofilos se presenta íntegramente en el Anexo 5.

3.3.3.3. Desarrollo de gametofitos y esporofitos *in vitro*.

Los gametofitos aparecieron entre los 15 y 45 días posteriores a la siembra (Figura 30). Las series iniciadas en invierno y primavera mostraron los

tiempos más cortos. La formación de esporofitos fue más variable: se registró a los 15 días en julio, mientras que la serie de abril requirió hasta 90 días. En agosto y noviembre no se detectaron esporofitos dentro del período de observación.

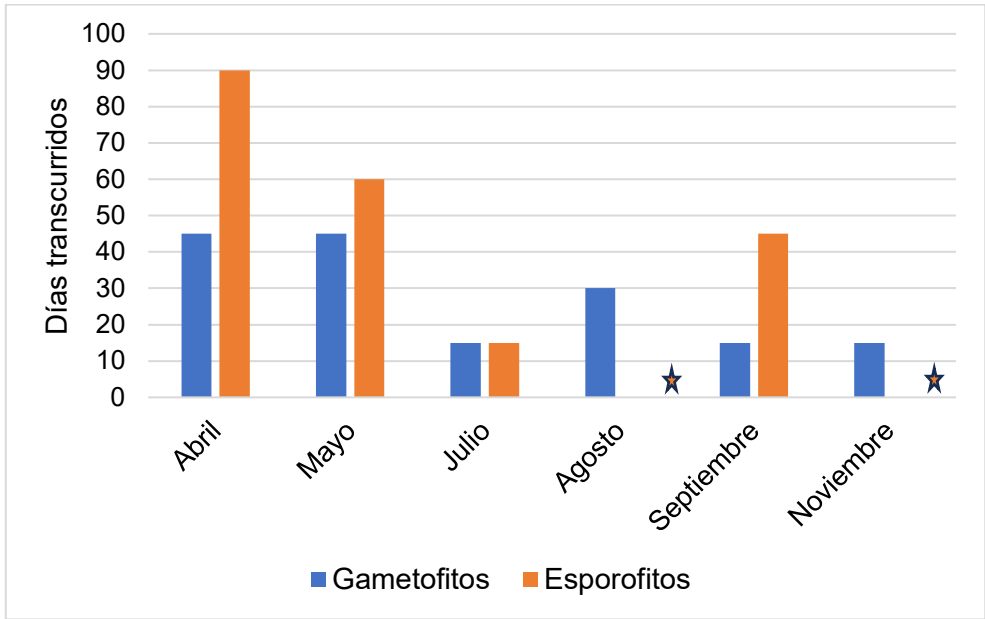


Figura 30: Tiempos promedio transcurridos hasta la formación de gametofitos y esporofitos en la serie de meses analizados, con una estrella se indica la ausencia de formación esporofitos.

La supervivencia embrionaria alcanzó 180 días en varias series (abril, mayo, julio), mientras que agosto y noviembre mostraron reducciones a 90 días, y septiembre alcanzó 120 días (Tabla 7). Después de los 100 días se observaron signos de deterioro, como despigmentación apical y aumento de rizoides (Figura 31).

Tabla 7: Tiempo de supervivencia (días) de los cultivos mensuales de esporofitos.

Meses	Tiempo de supervivencia
Abril	180
Mayo	180

Julio	180
Agosto	90
Septiembre	120
Noviembre	90

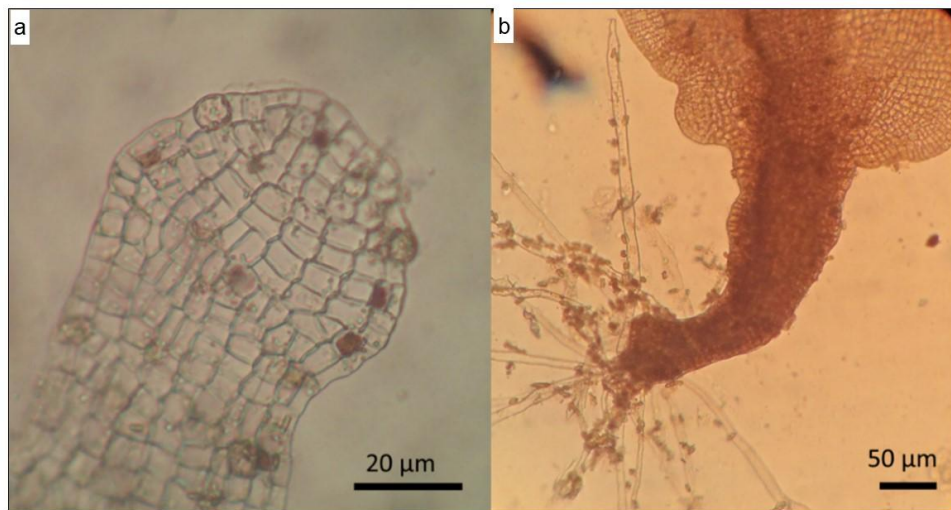


Figura 31: Esporofitos en cultivo. a) despigmentación de células apicales b) formación de rizoides.

En cultivos sobre cubreobjetos, los esporofitos alcanzaron un máximo de 0,30 mm durante los primeros 30 días, sin incrementos posteriores. En grava, la relación entre densidad y tamaño máximo fue cualitativa: los tamaños mayores se observaron en densidades bajas, disminuyendo marcadamente a densidades intermedias y altas (Figura 32). Dado el carácter exploratorio del diseño, estos patrones se describen de manera cualitativa.

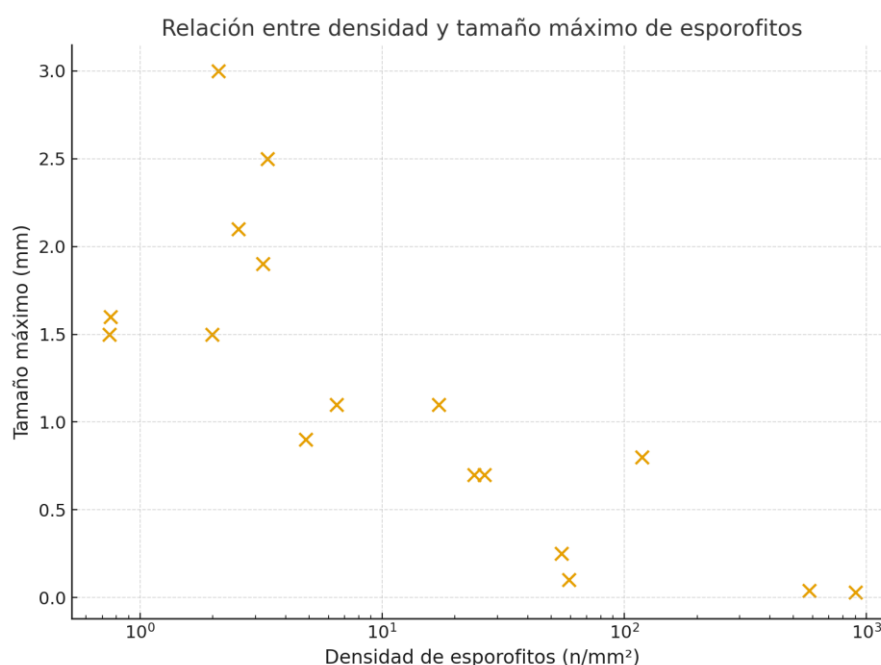


Figura 32: Relación entre la densidad de esporofitos embrionarios (n/mm^2) y el tamaño máximo alcanzado (mm) en cultivos sobre grava.

3.4. DISCUSIÓN

La fenología de *Undaria pinnatifida* en Caleta Córdova mostró un patrón marcadamente estacional, caracterizado por una fuerte reducción de talos durante el verano, con individuos restringidos a sectores más profundos y mayormente en estado senescente. Este comportamiento coincide con el de poblaciones anuales del hemisferio norte, donde los esporofitos disminuyen drásticamente en los meses cálidos debido al estrés térmico o a la limitada disponibilidad de nutrientes (Watanabe et al., 2014). En la costa patagónica argentina se han registrado patrones semejantes, con máximos invernales y senescencia estival (Piriz y Casas, 2001; Martín y Bastida, 2008), lo que confirma la consistencia de este ciclo en ambientes frío-templados invadidos.

En otras regiones, el régimen térmico determina variaciones importantes en el ciclo anual: en Nueva Zelanda la presencia de talos durante todo el año es común (Hay y Villouta, 1993), mientras que en Tasmania o Monterrey los ciclos son parcialmente continuos (Schaffelke et al., 2005; Kohtio, 2008). En el sur de Japón, por el contrario, las altas temperaturas estivales pueden ocasionar la desaparición completa de los talos (Akiyama y Kurogi, 1982). El rango térmico

del golfo San Jorge (7–9 °C en invierno; 12–15 °C en verano; Allega et al., 2021) ubica a Caleta Córdova dentro del dominio frío-templado donde *Undaria* mantiene un ciclo anual bien definido, comparable al de Galicia y California, donde también se reportan dos pulsos anuales de reclutamiento (Cremades Ugarte et al., 2006; Thornber et al., 2004).

En este estudio se identificaron dos cohortes: una otoñal y otra primaveral. La cohorte otoñal estuvo dominada por talos juveniles que disminuyeron abruptamente antes de alcanzar la madurez esporofítica. La interpretación conjunta de los datos fenológicos y de los gradientes morfológicos PC1–PC2 sugiere que muchos de estos reclutas no completan el desarrollo reproductivo antes del desprendimiento, reduciendo así su aporte al siguiente ciclo. En contraste, la cohorte invierno- primavera mostró mayor persistencia y un progreso claro hacia estadios esporofíticos avanzados, reflejado en los valores altos de PC1 registrados en primavera. Ello indica que las condiciones de fines de invierno e inicios de primavera favorecen tanto la supervivencia como la maduración reproductiva, tal como se documenta en otros sistemas invadidos (Schiel y Thompson, 2012).

Los gradientes PC1 y PC2 proporcionaron un marco ontogenético para interpretar esta dinámica. PC1 sintetizó el desarrollo estructural integrado (lámina, estipe, nervadura, esporofilo) y se incrementó en primavera. PC2, indicador de disponibilidad meristemática, alcanzó valores altos en invierno. El desacople entre ambos ejes confirma que la ontogenia del esporofito no es lineal: el crecimiento estructural y la actividad meristemática no avanzan simultáneamente, sino que adquieren relevancia diferencial a lo largo del año. La profundidad también moduló estos gradientes: los sectores someros albergaron talos menos desarrollados y con menor actividad meristemática, mientras que los sectores profundos y la interfase con *Macrocystis* presentaron individuos más robustos, patrón coherente con la sensibilidad de *Undaria* a gradientes verticales abruptos (Dean y Hurd, 2007).

La viabilidad de las esporas mostró un patrón espacial y temporal coherente con la anatomía del esporofilo. En abril–mayo la viabilidad se registró

exclusivamente en la región distal, siguiendo la secuencia clásica de maduración de los esporofilos laminariales (Pang y Lüning, 2004). En julio se observó máxima heterogeneidad, con viabilidad proximal, distal o simultánea, reflejando un estado avanzado y heterogéneo de maduración funcional. En los meses tardíos (septiembre–noviembre) el predominio de viabilidad proximal indica desgaste del tejido distal y persistencia residual de actividad fértil en la base, fenómeno registrado también en poblaciones de Tasmania y Corea (Schaffelke et al., 2005; Choi et al., 2005).

El análisis de correspondencias aportó evidencia adicional sobre la relación entre morfología y viabilidad. En el Eje 1, las variables estructurales del esporofilo (NP, LE, EE) y la viabilidad (VI) se ubicaron hacia el extremo negativo, mientras que los meristemas (ME, ML) se alinearon hacia el extremo positivo. Esta configuración indica que la mayor viabilidad no se relacionó con talos tempranos ni con talos meristemáticamente activos, pero estructuralmente incompletos, sino con individuos que habían alcanzado un desarrollo reproductivo intermedio-avanzado, aun fisiológicamente activos. El Eje 2 reforzó esta interpretación al mostrar un gradiente secundario entre VI–ME (valores positivos) y los rasgos estructurales (valores negativos), reflejando sutiles diferencias en cómo se distribuyen las fases de maduración entre individuos.

Este patrón concuerda con un mecanismo fisiológico de *trade-off* entre crecimiento y reproducción: a medida que el talo avanza ontogenéticamente, la actividad meristemática disminuye y los recursos se redirigen hacia la producción de esporas de mayor calidad, tal como proponen Kain (1979) y Lüning (1990) para otras laminariales. Esta interpretación vincula la ontogenia del esporofito con la competencia fisiológica de sus esporas y con su aporte efectivo al ciclo haploide.

Los cultivos embrionarios mostraron una elevada supervivencia bajo condiciones controladas, aunque con signos de deterioro en fases tardías (despigmentación apical, aumento de rizoides). La relación negativa entre densidad y tamaño máximo sobre grava coincide con estudios que documentan competencia temprana en laminariales (Reed, 1990; Choi et al., 2005), lo que

sugiere que la densodependencia es un regulador importante durante las fases iniciales del ciclo.

En conjunto, los resultados indican que la dinámica poblacional de *Undaria* en Caleta Córdova se organiza alrededor de un ciclo anual bien definido, con dos cohortes sucesivas y un pulso productivo centrado en invierno–primavera. La integración de evidencia fenológica, morfofuncional y experimental proporciona un marco robusto para interpretar la ecología de la especie y constituye una herramienta útil para futuras evaluaciones poblacionales y estrategias de manejo basadas en la estacionalidad y en la dinámica ontogenética del proceso invasivo.

3.5. CONCLUSIONES.

- La fenología de *Undaria pinnatifida* en Caleta Córdova evidenció dos cohortes anuales bien definidas, con pulsos en otoño e invierno. La drástica reducción de talos en verano y el predominio de individuos senescentes confirman un ciclo anual regulado por la estacionalidad térmica y la disponibilidad de nutrientes, compatible con poblaciones de regiones frío-templadas.
- La viabilidad de las esporas estuvo fuertemente asociada al estado morfoanatómico del esporofito parental. Los individuos con desarrollo esporofílico intermedio–avanzado produjeron esporas más viables, mientras que los esporofitos con mayor disponibilidad meristemática característicos de estadios más tempranos. Este patrón refleja un trade-off entre crecimiento y reproducción, donde la inversión en estructuras reproductivas se acompaña de una reducción en la actividad meristemática. La transición desde la viabilidad distal al inicio de la temporada hacia una viabilidad predominantemente proximal en fases tardías coincide con la secuencia espacial de maduración y posterior desgaste del esporofilo.
- Los cultivos embrionarios mostraron altas tasas de supervivencia bajo condiciones controladas, pero con señales de deterioro en fases tardías.

La relación negativa entre densidad y tamaño máximo alcanzado indica que la competencia temprana constituye un regulador crítico del establecimiento y podría explicar parte de la mortalidad observada en campo, especialmente durante el invierno.

- La integración de los gradientes PC1 (ontogenético) y PC2 (meristemático) permitió interpretar la dinámica anual del esporofito desde una perspectiva funcional. El invierno concentró talos con alta disponibilidad meristemática, mientras que la primavera reunió talos estructuralmente desarrollados y reproductivamente maduros. Esta transición explica la secuencia temporal de reclutamiento, crecimiento, maduración y senescencia característica del ciclo anual en la región.

CAPÍTULO 4: BIOMASA Y PRODUCCIÓN

4.1. INTRODUCCIÓN

La cuantificación de biomasa en comunidades bentónicas es fundamental para evaluar la dinámica poblacional, estimar la producción primaria y determinar el potencial de aprovechamiento de los recursos algales. En macroalgas marinas, la biomasa integra procesos ecológicos de crecimiento, mortalidad, reemplazo y exportación de materia orgánica, constituyendo un descriptor clave tanto para estudios de funcionamiento ecosistémico como para aplicaciones productivas (Seoane Camba, 1967; Mann, 1973; Dayton, 1985). Asimismo, la alta productividad de las macroalgas contribuye significativamente a los servicios ecosistémicos costeros, incluyendo la provisión de hábitat, la regulación biogeoquímica y el secuestro de carbono, tal como han documentado evaluaciones globales recientes (Liquete et al., 2013).

En términos funcionales, las Laminariales presentan elevados niveles de producción primaria y generan estructuras tridimensionales que sostienen redes tróficas costeras, incrementan la complejidad del hábitat y regulan el flujo de carbono y nutrientes (Duggins et al., 1989; Krumhansl y Scheibling, 2012). La magnitud y estacionalidad de la biomasa adquieren especial relevancia en especies oportunistas e invasoras como *Undaria*, capaces de producir pulsos intensos de detritos con efectos demostrados sobre la sedimentación, la estructura de comunidades locales y la disponibilidad de recursos para herbívoros y detritívoros (Curiel et al., 2002; Lozada et al., 2022).

Desde un enfoque aplicado, la biomasa macroalgal es una fuente estratégica de compuestos bioactivos de alto valor comercial utilizados en las industrias alimentaria, nutracéutica, cosmecéutica y biotecnológica. Las laminariales aportan polisacáridos (alginatos, fucoidanos), pigmentos, antioxidantes y proteínas funcionales (Bourgougnon et al., 2011; Holdt y Kraan, 2011; Eppink et al., 2017; Wells et al., 2017). Sin embargo, la productividad y calidad del recurso dependen de la estacionalidad del crecimiento, la estructura etaria y la fenología reproductiva, que determinan la proporción de tejidos jóvenes, la carga epifítica y la integridad estructural del talo (Peteiro y Freire,

2013). Por ello, la determinación de ventanas óptimas de cosecha requiere integrar biomasa, ontogenia y estructura de cohortes.

Cabe señalar que muchas de las propiedades bioquímicas asociadas a *Undaria*, incluyendo la concentración de polisacáridos, pigmentos, metabolitos secundarios y otros compuestos funcionales, dependen estrechamente del estado ontogenético del talo. La proporción relativa de tejidos jóvenes, zonas fértiles y áreas erosionadas afecta de manera directa la calidad y el rendimiento bioquímico. Esta relación entre estructura del talo y funcionalidad se desarrolla en profundidad en el Capítulo 2, donde se caracterizan los gradientes morfológicos y meristemáticos que condicionan el perfil químico y fisiológico de los esporofitos.

Los patrones ontogenéticos caracterizados en el Capítulo 2 y la dinámica fenológica documentada en el Capítulo 3 constituyen el marco funcional necesario para interpretar la variación temporal y vertical de la biomasa. La distribución de tamaños, la disponibilidad meristemática y la sucesión de cohortes determinan los valores de biomasa y el potencial productivo estacional de la especie.

En Caleta Córdova, se evidenció la presencia de dos cohortes fenológicas con marcada variación estacional en tamaño y en estadios ontogenéticos, elementos que determinan el pulso de biomasa disponible y su calidad para uso alimentario. Asimismo, la distribución vertical mostró aportes diferenciales según la profundidad, patrón coherente con lo registrado en otras regiones invadidas (Hay y Villouta, 1993; Irigoyen, 2010; Solana, 2022).

Este capítulo aborda el Objetivo Específico 4 de la tesis: Determinar la existencia de variaciones temporales en la abundancia y productividad de esporofitos de *Undaria pinnatifida*.

Con este fin, se cuantifica la densidad y biomasa en un esquema estratificado de profundidad, se ajustan modelos alométricos para estimar peso fresco individual y se calcula la producción estacional mediante un enfoque de recambio (DP–FM). La integración de esta información permite caracterizar los

patrones temporales de abundancia y productividad, identificar los períodos de mayor rendimiento del recurso y evaluar su significado ecológico y aplicado.

4.2. MATERIALES Y MÉTODOS

El presente capítulo integra dos escalas de análisis complementarias, diseñadas para cuantificar la biomasa y estimar la producción estacional de *Undaria pinnatifida*.

1. Estimación estratificada de biomasa.

Basada en la determinación de la densidad de talos y del peso promedio, a partir de los cuales se calculó la biomasa por unidad de superficie. Los datos fueron obtenidos en los meses de agosto y diciembre de 2017 y 2018, abarcando cuatro estratos de la distribución vertical de la especie.

Estos meses fueron seleccionados porque representan dos fases contrastantes del ciclo anual: agosto, correspondiente al período de mayor presencia de talos en desarrollo, y diciembre, asociado a la fase estival de declive poblacional. Esta selección permitió caracterizar la distribución vertical de la biomasa bajo condiciones biológicas diferentes.

2. Estimación mensual de biomasa y producción estacional.

Basada en las series mensuales completas disponibles para los años 2016 y 2018 en los estratos superiores de la distribución. A partir de estos registros se reconstruyó la variación mensual de la biomasa mediante la integración de tres componentes poblacionales: densidad estimada de talos, proporción de clases de tamaño y peso promedio individual.

Esta aproximación permitió caracterizar la dinámica temporal de la biomasa y estimar la producción estacional de la población.

En conjunto, ambas aproximaciones permiten integrar la estructura vertical y la dinámica temporal de la población. En todos los casos, la biomasa se expresó como peso fresco ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$), unidad adecuada para estimar el rendimiento potencial de *Undaria* para consumo humano.

4.2.1. Estimación estratificada de biomasa en agosto y diciembre 2017-2018.

4.2.1.1. Delimitación del área de estudio y caracterización de los estratos.

Se delimitó un tramo paralelo a la línea de costa de 0,83 km de longitud en Caleta Córdova, abarcando desde el límite superior hasta el límite inferior de la distribución de *Undaria*. La selección del tramo se basó en tres criterios: presencia continua de la especie a lo largo del gradiente vertical, homogeneidad relativa del sustrato y la exposición al oleaje y accesibilidad operativa para el muestreo intermareal y submareal.

En el intermareal se definió un polígono de muestreo mediante la georreferenciación de puntos con GPS durante bajamares de sicigia, abarcando desde el nivel de las bajamares medias hasta el límite de las bajamares extraordinarias. Dentro de este polígono se incluyeron todas las piletas de marea que contenían esporofitos de *Undaria*.

A partir de este polígono intermareal se proyectaron perpendicularmente hacia el submareal las áreas correspondientes a los estratos donde se verificó la presencia de *Undaria*, empleando niveles batimétricos de cartas náuticas corroborados in situ. Se distinguieron cuatro estratos (Figura 33):

- Piletas intermareales: zona entre bajamares medias y extraordinarias, incluyendo piletas con retención de agua durante la bajar.
- Submareal superior: franja comprendida entre sectores expuestos solo durante bajamares de sicigia y aproximadamente 1 m de profundidad (0,2–1 m respecto al nivel de reducción), donde *Undaria* forma una banda angosta sobre sustrato rocoso somero.
- Zona previa al bosque de *Macrocystis pyrifera*: submareal medio (1–3,5 m), con parches de *Undaria* intercalados con otras macroalgas.
- Bajo el bosque de *Macrocystis pyrifera*: submareal inferior (3,5–5 m), donde *Undaria* se desarrolla asociada a la matriz del bosque.



Figura 33: Delimitación de los estratos utilizados para las estimaciones de biomasa. Se incluye el intermareal medio, donde no se registró la presencia de *Undaria*.

Estas superficies se consideraron constantes para las comparaciones entre 2017 y 2018, dado que no se registraron cambios geomorfológicos relevantes entre campañas.

4.2.1.2. Determinación de las superficies de los estratos

Las áreas de cada estrato se estimaron a partir de imágenes satelitales de Google Maps en condiciones de pleamar y bajamar, combinadas con puntos de control georreferenciados en terreno. Las superficies correspondientes a las piletas de marea se delimitaron mediante digitalización y medición de polígonos en un sistema de análisis de imágenes (Adobe Photoshop®, herramienta de medición de áreas).

En el caso de las piletas intermareales, las áreas digitalizadas se verificaron mediante medición directa de 39 piletas seleccionadas aleatoriamente, registrando longitud máxima y anchos espaciados a lo largo de su eje principal.

La superficie total del área estudiada fue de 50.902,13 m² (5,09 ha), distribuida de la siguiente manera:

Piletas de marea: 11.319,69 m².

Submareal superior: 5.618,71 m².

Zona previa al bosque de *Macrocystis*: 13.617,06 m².

Bajo el bosque de *Macrocystis*: 20.346,67 m².

4.2.1.3. Obtención de los datos de densidad.

En el estrato de piletas intermareales, el número de talos se obtuvo extrapolando la densidad registrada en 39 piletas muestreadas *in situ* al total de superficie ocupada por piletas dentro del polígono delimitado. En cada pileta se contabilizó el número total de esporofitos de *Undaria* y se estimó la densidad como número de talos por metro cuadrado de superficie efectiva de pileta.

En la franja del submareal superior, la densidad se determinó mediante conteos directos realizados durante bajamares extraordinarias, utilizando unidades muestrales de 1 m². Debido a restricciones operativas asociadas a la ventana de marea y a la rugosidad del sustrato, se relevaron entre 3 y 5 unidades muestrales por campaña.

En los estratos previo al bosque de *Macrocystis pyrifera* y bajo el bosque, los muestreos se efectuaron mediante buceo autónomo, empleando unidades muestrales de 10 m² delimitadas en el fondo. El número de unidades relevadas varió según las condiciones de buceo y el tiempo operativo disponible, registrándose entre 2 y 4 unidades por campaña. En cada unidad se contabilizó el número total de talos presentes. Las densidades se expresaron como talos por metro cuadrado.

Para cada estrato y cada mes muestreado (agosto y diciembre de 2017 y 2018), se calculó una densidad promedio ($\pm$ DE) a partir de las unidades disponibles en cada campaña.

4.2.1.4. Determinación del peso de los talos.

Con el fin de estimar el peso fresco de los esporofitos a partir de variables morfométricas fácilmente medibles en el terreno, se desarrollaron modelos alométricos basados en un conjunto de datos obtenido durante 2014–2015, previo al inicio del monitoreo poblacional anual.

Durante este período se realizaron muestreos dirigidos que abarcaron el rango completo de tamaños y estados ontogenéticos presentes en la población

local, obteniéndose un total de 519 talos completos. Cada talo fue seleccionado con el objetivo de representar la variabilidad morfológica de *Undaria pinnatifida* en el área de estudio.

En cada talo se registraron las siguientes variables:

- largo total de la lámina (L),
- ancho máximo de la lámina (A),
- peso fresco (P), determinado mediante balanza electrónica (precisión 0,1 g) luego de un escurrimiento estandarizado.

Los datos se analizaron mediante regresión lineal múltiple, ajustando el modelo general:

$$P = \beta_0 + \beta_1 L + \beta_2 A$$

Los ajustes se realizaron por mínimos cuadrados ordinarios utilizando el software InfoStat (versión académica). Se construyeron modelos independientes para cada tipo morfológico definido ontogenéticamente (Tipo I: juveniles; Tipo II: maduros; Tipo III: senescentes).

Para cada modelo se evaluaron la significancia de los coeficientes (t-test, $\alpha = 0,05$), la significancia global del modelo (ANOVA), el coeficiente de determinación (R^2 y R^2 ajustado), la normalidad de los residuos (test de Shapiro–Wilk) y la homocedasticidad (test de Breusch–Pagan). Los resultados completos de los modelos, incluyendo coeficientes, ANOVA y análisis de residuos, se presentan en el Anexo 6.

Los tres modelos presentaron coeficientes significativos y valores de ajuste adecuados para su uso predictivo. Las ecuaciones obtenidas fueron:

Tipo I (juveniles):

$$P = -0,59526 + 0,245556 \cdot L + 0,136869 \cdot A$$

Tipo II (maduros):

$$P = 0,708109 + 0,20723 \cdot L + 1,145653 \cdot A$$

Tipo III (senescentes):

$$P = 71,00322 + 2,719312 \cdot L + 0,086068 \cdot A$$

Estas ecuaciones constituyen las funciones alométricas utilizadas para estimar el peso fresco de los talos muestreados durante las campañas 2016–2018.

El peso fresco individual estimado mediante estos modelos fue posteriormente utilizado para calcular valores promedio de peso por estrato, los cuales se integraron con las densidades registradas para estimar la biomasa por unidad de superficie.

4.2.1.5. Cálculo de biomasa por unidad de superficie y biomasa total.

La biomasa por unidad de superficie se calculó como:

$$\text{Biomasa (g} \cdot \text{m}^{-2}) = \text{Densidad (talos} \cdot \text{m}^{-2}) \times \text{Peso fresco promedio (g)}$$

donde la densidad corresponde al valor medio estimado para cada estrato y campaña, y el peso fresco individual fue estimado mediante modelos alométricos y posteriormente promediado para cada estrato.

La biomasa total por estrato se obtuvo multiplicando la biomasa por unidad de superficie por el área correspondiente a cada estrato.

Los valores de densidad y de peso fresco individual se expresaron como media $\pm$ desvío estándar, mientras que la biomasa se presenta como un valor estimado derivado de ambas variables.

4.2.2. Estimación mensual de biomasa.

Se desarrolló un procedimiento para estimar la biomasa mensual de *Undaria* a partir de los registros correspondientes a los años 2016 y 2018 en los estratos superiores previamente definidos.

La estimación de biomasa se realizó mediante un enfoque indirecto que integra la densidad total de talos, la estructura de tamaños poblacional

(expresada como proporción de clases) y el peso individual, este último estimado a partir de modelos alométricos (Sección 4.2.1.4).

Las proporciones de clases de tamaño se obtuvieron a partir de la frecuencia relativa mensual de talos registrada en las unidades de muestreo mensuales correspondientes a los estratos superiores.

Los tipos ontogenéticos utilizados en el ajuste de los modelos alométricos no coinciden con las clases de tamaño empleadas en el análisis poblacional, las cuales fueron definidas exclusivamente en función del peso fresco individual como: Clase 1 (≤ 10 g), Clase 2 (10–100 g) y Clase 3 (> 100 g). Ambas clasificaciones deben considerarse independientes y complementarias.

Dado el carácter estructurado de la población, la biomasa fue calculada de manera desagregada por clases de tamaño y posteriormente integrada. Para cada mes, la biomasa por unidad de superficie se estimó como:

$$\text{Biomasa total (g}\cdot\text{m}^{-2}) = \sum (D_i \times W_i)$$

donde D_i representa la densidad de talos de la clase de tamaño i ($\text{talos}\cdot\text{m}^{-2}$), obtenida a partir de la densidad total mensual ponderada por la proporción de dicha clase, y W_i corresponde al peso fresco promedio (g) estimado para esa clase mediante modelos alométricos.

La densidad total mensual fue distribuida entre las distintas clases de tamaño en función de las proporciones observadas, permitiendo así estimar la densidad específica por clase. Los valores de peso fresco promedio por clase fueron obtenidos a partir de las relaciones alométricas previamente ajustadas.

Finalmente, la biomasa total mensual se calculó como la suma de los aportes de biomasa de todas las clases de tamaño consideradas, incorporando explícitamente la estructura de tamaños de la población.

4.2.3. Estimación de producción (método DP–FM)

La producción se estimó mediante un enfoque basado en la duración promedio de permanencia en cada clase de tamaño (DP) y su tasa de recambio, expresada mediante el factor de multiplicación (FM). Este procedimiento es conceptualmente equivalente a los métodos clásicos que combinan biomasa en pie y tasa de reemplazo, ampliamente utilizados para estimar producción en macroalgas anuales (Pessarrodona et al., 2022).

La estimación se aplicó exclusivamente a la segunda cohorte anual, cuya existencia y período de desarrollo fueron establecidos en el Capítulo 3. Dentro de esta cohorte se seleccionó un intervalo temporal representativo para el cálculo de la producción, definido como el período en que la estructura de tamaños y la biomasa presentan variaciones relativamente acotadas, permitiendo asumir condiciones de estabilidad operativa para la estimación.

Con este criterio, la producción se estimó para la ventana agosto–octubre, correspondiente al tramo del ciclo anual en el que la segunda cohorte alcanza su mayor desarrollo estructural.

Las duraciones promedio de permanencia (DP) consideradas fueron de aproximadamente 1, 2 y 3 meses para las clases 1, 2 y 3, respectivamente. Estos valores se definieron como aproximaciones operativas basadas en antecedentes sobre la ontogenia de *Undaria pinnatifida* en sistemas templado-fríos (Kain, 1979; Lüning, 1990; Castric-Fey et al., 1999).

El factor de multiplicación (FM), que representa el número de veces que la biomasa de cada clase puede renovarse dentro de la ventana productiva considerada, se estimó a partir de la relación entre la duración del período de análisis (T) y la duración promedio de permanencia en cada clase (DP), según la expresión:

$$FM = \frac{T}{DP}$$

Considerando una ventana productiva de 3 meses, los valores de FM resultantes fueron 3, 1,5 y 1 para las clases 1, 2 y 3, respectivamente. Estos

valores reflejan un mayor recambio de biomasa en las clases de menor tamaño y una mayor persistencia en los talos de mayor desarrollo. La producción se estimó para cada clase de tamaño mediante la expresión:

$$P = B \times FM$$

donde P es la producción y B la biomasa promedio.

La producción total se obtuvo como la suma de los aportes de todas las clases de tamaño, integrando la estructura poblacional con la dinámica de recambio durante el período considerado.

4.3. RESULTADOS

4.3.1. Estimación de Biomasa de *Undaria pinnatifida* para agosto y diciembre.

4.3.1.1. Densidad (talos·m⁻²), peso y biomاسas por estrato.

Las densidades se expresan como valores estandarizados a 1 m² para todos los estratos. En agosto, las mayores densidades medias se registraron en la franja del submareal superior (4,7 talos·m⁻²), mientras que las piletas intermareales presentaron los valores más bajos. En diciembre, la densidad disminuyó marcadamente en todos los estratos (Tabla 8).

Tabla 8: Densidades promedio de *Undaria* (talos·m⁻²) en los estratos de muestreo (± DE).

Estrato	Agosto	Diciembre
Piletas intermareales	0,25 ± 0,07	0,00 ± 0,00
Submareal superior	4,7 ± 1,50	0,15 ± 0,04
Previo al bosque de <i>Macrocystis</i>	2,45 ± 0,80	0,2 ± 0,06
Bajo el bosque de <i>Macrocystis</i>	2,3 ± 0,70	0,2 ± 0,06

Los pesos promedio de los talos mostraron variación vertical y estacional (Tabla 9). En diciembre se registraron los valores máximos en los estratos submareales. En las piletas intermareales no se registraron talos durante este mes, por lo que no se obtuvo un valor de peso promedio para ese estrato.

Tabla 9. Peso promedio de los talos (g) en los diferentes estratos ($\pm$ DE).

Estrato	Agosto	Diciembre
Piletas intermareales	1,27 $\pm$ 0,052	—
Submareal superior	76,3 $\pm$ 3,76	151,83 $\pm$ 7,09
Previo al bosque de <i>Macrocystis</i>	107,8 $\pm$ 5,32	168,4 $\pm$ 7,96
Bajo el bosque de <i>Macrocystis</i>	56,43 $\pm$ 2,9	136,9 $\pm$ 6,78

De acuerdo con el procedimiento descrito en la Sección 4.2.1.5 se estimó la biomasa por unidad de superficie (Tabla 10). En agosto, el valor más alto correspondió al submareal superior (358,61 g·m⁻²). En las piletas intermareales, la biomasa estimada presentó valores mínimos debido a la combinación de baja densidad y peso individual reducido.

Tabla 10. Biomasa estimada de *Undaria* (g·m⁻²) por estrato.

Estrato	Agosto	Diciembre
Piletas intermareales	0,32	0
Submareal superior	358,61	22,78
Previo al bosque de <i>Macrocystis</i>	264,11	33,68
Bajo el bosque de <i>Macrocystis</i>	129,79	27,38

4.3.1.2. Estimación de biomasa total por estrato.

La biomasa total se calculó integrando la biomasa por unidad de superficie con el área correspondiente a cada estrato. La Figura 34 muestra la distribución de biomasa total estimada para los meses de agosto y diciembre. La biomasa se concentró principalmente en los estratos submareales.

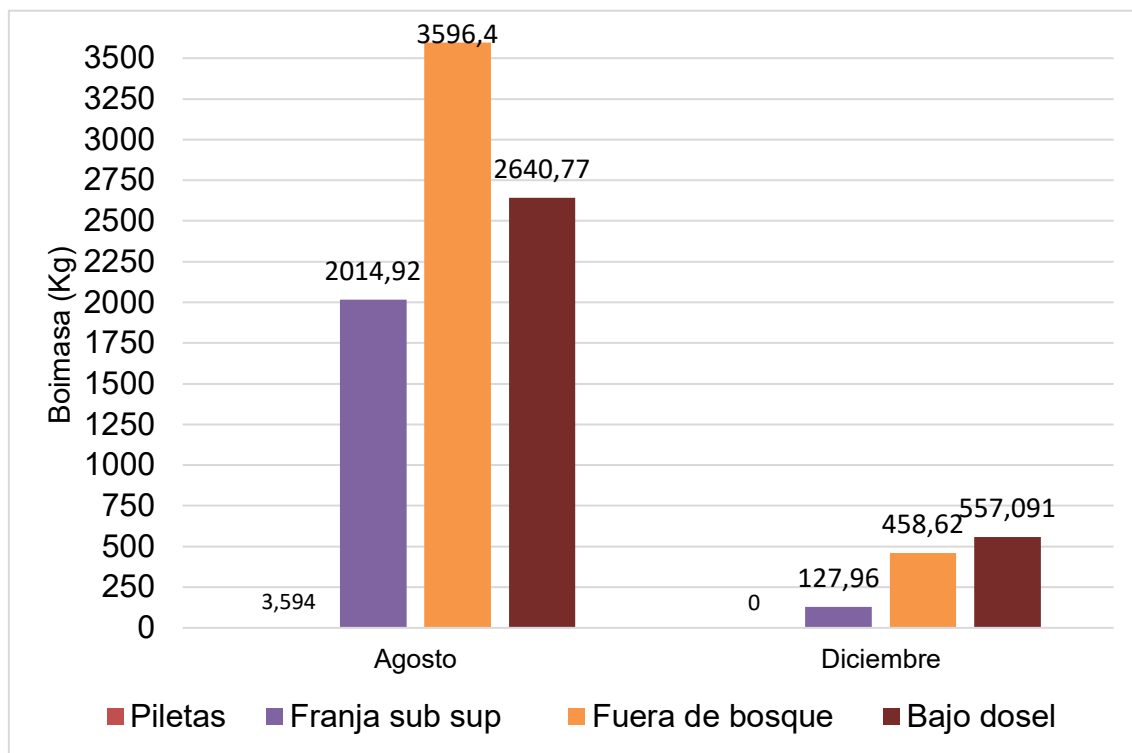


Figura 34: Biomasa total estimada por estrato (kg) para los meses de agosto y diciembre.

En agosto, la biomasa total estimada fue de 8.255,68 kg, mientras que en diciembre se redujo a 1.143,67 kg. Estas estimaciones corresponden exclusivamente al área de estudio. Para comparaciones entre sitios, la métrica más adecuada es la biomasa por unidad de superficie ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$).

4.3.2. Dinámica mensual de la biomasa y estimación de producción de *Undaria pinnatifida*.

4.3.2.1 Variación mensual de la proporción de clases de tamaño

La estructura de tamaños de la población mostró una marcada variación estacional (Tabla 11). Durante los meses iniciales del ciclo anual predominó la

Clase 1 (≤ 10 g). A partir del otoño se registró un incremento progresivo de la Clase 2 (10–100 g), mientras que durante el invierno y la primavera la población estuvo dominada por la Clase 3 (> 100 g). Estos patrones son consistentes con la dinámica ontogenética descrita en el Capítulo 3.

Tabla 11: Proporción mensual de talos por clase de tamaño de *Undaria* en los estratos superiores.

Mes	Clase 1 (≤ 10 g)	Clase 2 (10–100 g)	Clase 3 (> 100 g)
Marzo	0,66	0,16	0,18
Abril	0,49	0,45	0,06
Mayo	0,29	0,45	0,26
Junio	0,32	0,61	0,07
Julio	0,23	0,40	0,37
Agosto	0,24	0,34	0,42
Septiembre	0,05	0,36	0,59
Octubre	0,04	0,40	0,56
Noviembre	0,03	0,26	0,71
Diciembre	0,02	0,10	0,88

Los valores corresponden a proporciones relativas mensuales ($\Sigma = 1$)

Estos cambios en la estructura de tamaños se reflejan posteriormente en la variación de la biomasa mensual.

4.3.2.2. Variaciones mensuales de la densidad y el peso promedio de los talos en las tres clases de tamaño

La densidad presentó una variación estacional definida, con valores máximos registrados durante otoño e invierno y un máximo en agosto (Tabla 12). La variabilidad entre meses fue mayor en las clases de tamaño intermedio y grande, evidenciando diferencias en la estructura poblacional a lo largo del ciclo anual.

Tabla 12: Variación mensual de la densidad (talos·m⁻²) por clase de tamaño de *Undaria*. Valores promedio $\pm$ DE interanual (n = 2 años).

	Densidad promedio (talos·m ⁻²) $\pm$ DE		
	Clase 1	Clase 2	Clase 3
Marzo	0,13 $\pm$ 0,12	0,05 $\pm$ 0,03	0,03 $\pm$ 0,008
Abril	1,05 $\pm$ 0,03	0,96 $\pm$ 0,08	0,12 $\pm$ 0,05
Mayo	0,41 $\pm$ 0,08	0,63 $\pm$ 0,21	0,35 $\pm$ 0,14
Junio	0,23 $\pm$ 0,12	0,42 $\pm$ 0,14	0,04 $\pm$ 0,03

Julio	0,04 ± 0,04	0,08 ± 0,01	0,07 ± 0,02
Agosto	0,50 ± 0,07	0,73 ± 0,22	0,90 ± 0,16
Septiembre	0,06 ± 0,05	0,51 ± 0,19	0,81 ± 0,11
Octubre	0,02 ± 0,006	0,28 ± 0,04	0,38 ± 0,06
Noviembre	0,01 ± 0,009	0,11 ± 0,05	0,31 ± 0,15
Diciembre	0,005 ± 0,003	0,02 ± 0,01	0,17 ± 0,05

El peso promedio individual mostró patrones diferenciados entre clases de tamaño (Tabla 13). La Clase 1 presentó valores máximos hacia diciembre, mientras que la Clase 2 alcanzó sus mayores valores entre septiembre y diciembre. En la Clase 3, los valores máximos se registraron entre julio y noviembre. La variabilidad del peso fue mayor en la Clase 3, evidenciando una mayor dispersión en los tamaños de los talos de mayor desarrollo.

Tabla 13: Variación mensual del peso promedio (g) por clase de tamaño de *Undaria pinnatifida*. Valores promedio ± DE interanual (n = 2 años).

	Peso promedio (g) ± DE		
	Clase 1	Clase 2	Clase 3
Marzo	3,24 ± 1,8	30,76 ± 7,92	169,99 ± 39,75
Abril	3,01 ± 2,75	34,88 ± 21,12	128,68 ± 26,10
Mayo	4,02 ± 2,59	34,58 ± 25,79	158,98 ± 39,78
Junio	4,08 ± 3,06	38,58 ± 20,32	135,78 ± 31,84
Julio	3,81 ± 1,42	33,84 ± 21,40	200,37 ± 78,44
Agosto	3,94 ± 2,69	30,79 ± 18,02	200,30 ± 54,13
Septiembre	2,89 ± 2,09	53,95 ± 6,43	277,38 ± 58,18
Octubre	2,56 ± 2,24	51,94 ± 26,94	252,41 ± 154,05
Noviembre	8,75 ± 0,35	79,45 ± 12,63	264,03 ± 183,49
Diciembre	9,25 ± 0,45	42,28 ± 4,87	194,22 ± 47,22

4.3.2.3. Estimación de biomasa mensual.

La biomasa mensual se estimó integrando los valores de densidad y peso promedio correspondientes a cada clase de tamaño, de acuerdo con el procedimiento descrito en la Sección 4.2.2 (Figura 35).

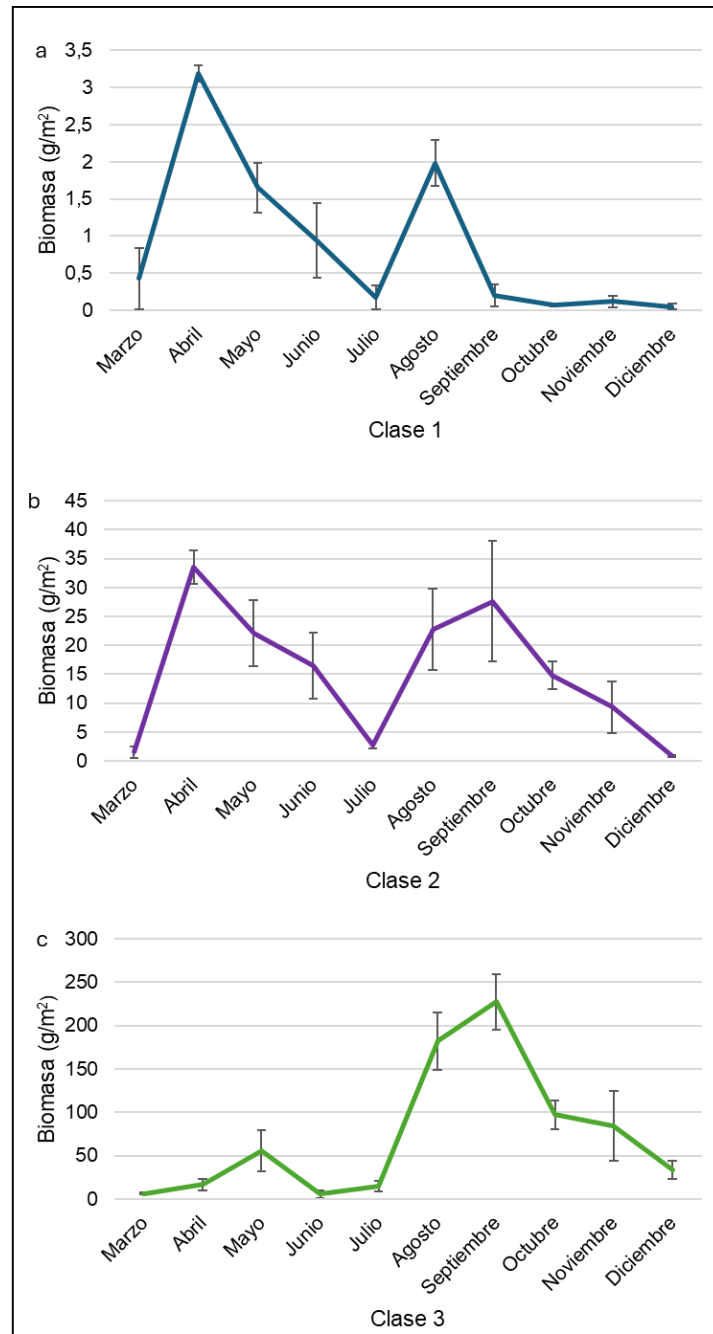


Figura 35: Variación mensual de la biomasa ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$) por clase de tamaño de *Undaria*.
Clase 1 ($\leq 10 \text{ g}$), Clase 2 ($10\text{--}100 \text{ g}$) y Clase 3 ($> 100 \text{ g}$).

La biomasa mensual estuvo dominada por la Clase 3, que concentró los

mayores valores durante el período invierno–primavera. Este patrón refleja el crecimiento y acumulación de biomasa de los individuos a lo largo del ciclo anual, en concordancia con la transición desde estadios tempranos hacia talos de mayor tamaño. Durante la primera mitad del año, la biomasa presentó valores bajos y estuvo dominada por individuos de menor tamaño, asociados a fases de reclutamiento. El incremento sostenido de la biomasa a partir del invierno responde tanto al aumento en la densidad como al incremento del peso individual, evidenciando la importancia relativa de los talos de mayor tamaño en la contribución a la biomasa total.

4.3.2.4. Estimación de producción de la segunda cohorte anual.

La producción se estimó combinando la biomasa promedio por clase de tamaño correspondiente a la ventana agosto–octubre con los factores DP–FM definidos en la Sección 4.2.3. La Clase 3 presentó el mayor aporte a la producción total (Tabla 14).

Tabla 14: Producción estimada para la ventana agosto–octubre de la segunda cohorte anual en los estratos de piletas intermareales y submareal superior. DP: duración promedio (meses). FM: factor de multiplicación.

Clase	Biomasa promedio (g·m ⁻²)	DP	FM	Producción (g·m ⁻²)
1	0,7708	1	3	2,31
2	20,579	2	1,5	30,86
3	164,089	3	1	164,08

Suma producción de las 3 clases	197,26 g·m⁻² 1,97 t·ha⁻¹
--	---

La producción estimada para la cohorte analizada fue de 197,27 g·m⁻², equivalente a 1,97 t·ha⁻¹. La mayor contribución correspondió a la clase 3 (164,09 g·m⁻²), seguida por la clase 2 (30,87 g·m⁻²), mientras que la clase 1 presentó un aporte reducido (2,31 g·m⁻²). Aunque las clases de menor tamaño exhibieron mayores tasas de recambio, su contribución a la producción total fue menor debido a su baja biomasa promedio. La corrección por biomasa inicial no fue incorporada, dado que su contribución fue inferior al 2 % del valor total estimado.

4.4. DISCUSIÓN

La cuantificación de la biomasa y la producción de *Undaria pinnatifida* en Caleta Córdova permite integrar la dinámica ontogenética y fenológica previamente descrita con el aporte real de materia orgánica al sistema. Más allá de su condición de especie invasora y formadora de hábitats, el interés central de este capítulo es determinar cuánto produce la población, cómo se distribuye esa producción en el espacio y en el tiempo, y en qué medida puede ser aprovechada como recurso.

La biomasa total máxima registrada en este estudio alcanzó aproximadamente 255 g·m⁻², valor dentro del rango documentado para poblaciones patagónicas. La mayor parte de esta biomasa correspondió a talos de gran tamaño (Clase 3), cuya biomasa máxima alcanzó aproximadamente 227 g·m⁻², evidenciando que los individuos adultos constituyen la principal fracción de la biomasa disponible. Estos valores se asemejan estrechamente a los informados para la Ría Deseado, donde Martín y Bastida (2008) reportaron biomazas cercanas a 254 g·m⁻² en primavera. Esta coincidencia indica que el rendimiento observado en Caleta Córdova es coherente con ambientes patagónicos de características físico-oceanográficas similares y que la población local exhibe un desempeño fisiológico comparable al de la región.

En contraste, estos valores se ubican en el extremo inferior de los registrados en otras regiones invadidas. En Nueva Zelanda se han documentado biomásas superiores a $10 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$ (Hay y Villouta, 1993), y en Golfo Nuevo se han informado valores que alcanzan hasta $5600 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ (Irigoyen, 2010; Solana, 2022). Estas diferencias no reflejan limitaciones intrínsecas del desempeño fisiológico de *Undaria* en Caleta Córdova, sino la influencia determinante de la configuración geomorfológica local, caracterizada por un submareal superior angosto, una fuerte discontinuidad del sustrato rocoso y la dominancia estructural de *Macrocystis pyrifera*, que reduce el espacio disponible para el desarrollo masivo de *Undaria*. La marcada asimetría vertical evidenciada en los datos, con alta concentración de biomasa en el submareal superior y aportes marginales en el intermareal, refuerza esta interpretación. La mayoría de los estudios previos carece de esta resolución estratificada, por lo que el aporte de este trabajo resulta especialmente relevante para comprender cómo el mosaico físico de cada localidad condiciona la magnitud absoluta de la biomasa disponible.

El patrón estacional observado coincide con el control térmico global documentado para *Undaria*, caracterizado por un crecimiento máximo bajo temperaturas intermedias ($8\text{--}14 \text{ }^{\circ}\text{C}$) y un deterioro acelerado en condiciones cálidas. En Caleta Córdova, la mayor biomasa se registró a fines del invierno y en la primavera temprana, período asociado al ascenso y consolidación de la segunda cohorte. Este pulso productivo está conformado por talos estructuralmente íntegros, con mínima erosión laminar y elevada estabilidad mecánica, lo que explica tanto su mejor desempeño ecológico como su mayor aptitud para usos alimentarios. La consistencia de este patrón con lo documentado en Europa (Curiel et al., 2002; Cremades Ugarte, 2006), Oceanía (Hay y Villouta, 1993) y la Patagonia argentina (Martín y Bastida, 2008; Irigoyen, 2010; Solana, 2022; Arcángel et al., 2023) confirma que la temperatura constituye el principal impulsor de la dinámica poblacional de la especie.

La existencia de dos cohortes anuales bien definidas, demostrada en el Capítulo 3, condiciona directamente la magnitud y la calidad de la biomasa disponible. La cohorte temprana (marzo–junio) aporta valores reducidos y

presenta una alta proporción de talos senescentes, mientras que la cohorte tardía (invierno–primavera) reúne individuos estructuralmente desarrollados y fisiológicamente robustos, responsables del pico de biomasa y del mayor potencial productivo. La estimación de la producción estacional mostró que, entre agosto y octubre —ventana seleccionada por su estabilidad morfoestructural—, los talos de gran tamaño (Clase 3) aportan más del 80 % de la producción total, lo que coincide con lo observado en otras Laminariales anuales donde los individuos grandes sostienen la mayor parte del rendimiento efectivo.

Para los cálculos de producción con propósitos alimentarios resulta relevante no solo la magnitud de la biomasa sino también las características cualitativas del talo, como la presencia de pelos (Álvarez y Boraso, 2020) o la rugosidad y coloración de las láminas asociadas al estado ontogenético (Arijón et al., 2023). Estas propiedades, estrechamente vinculadas a la ontogenia del esporofito, determinan la calidad del recurso y su aptitud culinaria. Integrando la información de biomasa, producción y atributos cualitativos, este trabajo identifica como período óptimo de cosecha el intervalo invierno–primavera (julio–noviembre), cuando los talos presentan mayor integridad estructural, menor carga epifítica, mejor textura y coloración, y un perfil bioquímico más adecuado para consumo. Esta recomendación coincide con la sugerida para Golfo Nuevo por Dellatorre et al. (2021a) y Solana (2022), lo que refuerza su validez regional.

La concentración del aporte en los estratos superiores y la influencia decisiva de la geomorfología local indican que la biomasa total es fuertemente dependiente del contexto ambiental y no debe extrapolarse a otras localidades sin un análisis equivalente de la estructura del paisaje submarino. En cambio, la biomasa por unidad de superficie ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) emerge como un parámetro robusto para comparaciones regionales y para evaluar el potencial de aprovechamiento sustentable del recurso.

En conjunto, el análisis integrado de biomasa, producción y estructura de cohortes muestra que *Undaria pinnatifida* en Caleta Córdova presenta una dinámica fuertemente estacional, con un pulso productivo concentrado en invierno–primavera. La combinación de aproximaciones espaciales y fenológicas

desarrollada en este estudio constituye una herramienta sólida y replicable para la evaluación poblacional y para la planificación de esquemas de manejo y cosecha sustentable.

4.5. CONCLUSIONES

- La biomasa de *Undaria* mostró una fuerte estructuración vertical, con una contribución dominante de los estratos submareales —especialmente del submareal superior— donde se registraron las mayores densidades y la mayor biomasa por unidad de superficie. Las piletas intermareales aportaron de manera marginal. La estacionalidad fue marcada, con un pulso máximo de biomasa durante invierno–primavera, asociado al ascenso de la cohorte tardía.
- La magnitud de la biomasa registrada en Caleta Córdova se ubicó dentro del rango documentado para ambientes patagónicos comparables, coincidiendo notablemente con los valores observados en la ría Deseado y siendo ampliamente inferior a los registrados en Golfo Nuevo. Esto indica que el rendimiento local responde a características geomorfológicas y oceanográficas propias del sitio, más que a limitaciones fisiológicas de la población.
- La producción estacional estimada mediante el método de recambio (DP–FM) mostró que la ventana óptima de cosecha para usos alimentarios se concentra entre julio y noviembre. En este período, los talos presentan su máxima integridad estructural, mayor estabilidad morfofuncional y mejor calidad comercial. La cosecha estival se desaconseja debido al predominio de talos fragmentados y senescentes.
- La metodología integrada empleada, estratificación vertical, modelos alométricos y análisis fenológico, constituye una herramienta robusta y replicable para evaluar biomasa y producción en poblaciones naturales de *Undaria*. Su aplicación en otros sitios permitiría comparar la productividad regional y analizar la respuesta poblacional frente a variabilidad ambiental

interanual, fortaleciendo su utilidad para el manejo sustentable del recurso.

5. CONCLUSIONES GENERALES.

- La integración de enfoques morfoanatómicos, ontogenéticos, fenológicos y productivos permitió construir una visión completa y coherente del ciclo anual de *Undaria* pinnatifida en Caleta Córdova. La ontogenia del esporofito —documentada desde estadios embrionarios hasta la senescencia— se reveló como el eje estructurante de la variación morfológica y funcional, determinando la capacidad de crecimiento, la maduración reproductiva y la calidad del talo en cada etapa.
- Los análisis morfológicos y el PCA demostraron que la variabilidad observada en la población no constituye un conjunto de rasgos independientes, sino un gradiente ontogenético altamente integrado donde convergen expansión laminar, desarrollo axial y maduración del esporofilo. Este hallazgo permitió interpretar de manera robusta los patrones poblacionales y productivos posteriores.
- La fenología y la estructura temporal de cohortes mostraron que la población presenta dos pulsos principales: uno temprano, de baja estabilidad y escaso aporte a la biomasa total, y una cohorte tardía

(invierno–primavera) caracterizada por individuos estructuralmente íntegros, crecimiento sostenido y mayor desarrollo reproductivo. Esta cohorte constituye el componente ecológico y productivo dominante del sistema.

- La integración de los resultados de biomasa reveló una marcada asimetría vertical, con una contribución dominante del submareal superior y aportes marginales en el intermareal. Las biomásas registradas, aunque inferiores a las de sitios como Golfo Nuevo, son comparables a otras localidades patagónicas como Ría Deseado, y están fuertemente condicionadas por la configuración geomorfológica local.
- El análisis de producción mediante el método DP–FM mostró que la ventana óptima de aprovechamiento de *Undaria* para fines alimentarios se concentra entre julio y noviembre, período en el cual la biomasa, la estabilidad estructural y la calidad morfológica son máximas. Este intervalo coincide con la literatura regional y con indicadores morfológicos clave como rugosidad, coloración y presencia de pelos, variables que influyen en la calidad del recurso.
- Los resultados obtenidos demuestran que las decisiones de manejo no pueden basarse únicamente en densidad o abundancia, sino que deben integrar ontogenia, estructura de cohortes, estabilidad morfológica y calidad funcional del talo. La metodología desarrollada —incluyendo análisis morfoanatómicos, modelos alométricos, estratificación vertical y reconstrucciones fenológicas— constituye una herramienta robusta, replicable y aplicable a futuras evaluaciones poblacionales en el golfo San Jorge y otras regiones invadidas.
- En conjunto, esta tesis aporta la primera caracterización integral de la ontogenia, dinámica poblacional y productividad de *Undaria* en Caleta Córdova, estableciendo bases científicas sólidas para su comprensión ecológica y para el desarrollo de estrategias de manejo y aprovechamiento sustentable.

6. BIBLIOGRAFÍA.

- Akiyama, K. y Kurogi, M. (1982). Cultivation of *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar, the decrease in crops from natural plants following crops increase from cultivation. *The Bulletin of Tohoku Regional Fisheries Research Laboratory*, 44, 91-100.
- Alexandrov, S., Iliev, I., Gacheva, G., Kroumov, A., Pilarski, P. y Petkov, G. (2015). Could algae be a real source of fuel? *Genetics and Plant Physiology*, 5(2): 105-122.
- Allega, L., Pisoni, J. P., Cozzolino, E., Maenza, R. A., y Piccolo, M. C. (2021). The variability of sea surface temperature in the Patagonian Shelf Argentina, from 35 years of satellite information. *International Journal of Remote Sensing*, 42(16), 6090-6106.
- Alvarez, M. V. y Boraso, A. L. (2020). Development morphology of *Undaria pinnatifida* sporophytes (Phaeophyceae, Alariaceae) in Caleta Cordova (Chubut, Argentina). *Marine y Fishery Sciences (MAFIS)*, 33(1), 77-94.
- Annamalai, S. y Shin, W. S. (2023). In-situ pyrolysis of *Undaria pinnatifida* as a green carbo-catalyst for degradation of organic contaminants: Role of inherent N and P in the degradation pathway. *Chemical Engineering Journal*, 465, 142813.
- Apoya, M., Ogawa, H. y Nanba, N. (2002). Alginate Content of Farmed *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar from the Three Bays of Iwate, Japan during Harvest Period. *Botanica Marina*, 45, 445–452.
- Arcángel, A. E., Rodríguez, E. A., de la Barra, P., Pereyra, P. J. y Narvarte, M. (2022). Seasonal changes in facilitation between an ascidian and a kelp in Patagonia. *Marine Ecology Progress Series*, 693, 95-106.
- Arcángel, A. E., Rodríguez, E. A., Saad, J. F., de la Barra, P., Narvarte, M. A., Storero, L. P. y Pereyra, P. J. (2023). Same species, different population dynamics: Spatio-temporal differences of *Undaria pinnatifida* (Ochrophyta,

- Phaeophyceae) in the intertidal of North Patagonia, Argentina. *Journal of Phycology*, 59 (6): 1310–1322.
- Arijón, M., Raffo, M. P., Sánchez, N. y Dellatorre, F. G. (2023). Photosynthetic pigments and color of wild *Undaria pinnatifida* for wakame production (Chubut, Patagonia Argentina). *Algal Research*, 69, 102918
- Bae, Y. J., Ryu, C., Jeon, J. K., Park, J., Suh, D. J., Suh, Y. W., Chang, D. y Park, Y. K. (2011). The characteristics of bio-oil produced from the pyrolysis of three marine macroalgae. *Bioresource technology*, 102(3), 3512-3520.
- Balquinta, M.L., Dellatorre, F.G., Andrés, S.C. y Lorenzo, G. (2022). Effect of pH and Seaweed (*Undaria pinnatifida*) Meal Level on Rheological and Antioxidant Properties of Model Aqueous Systems. *Algal Research*, 62, 102629.
- Bang, M. H., Kim, H. H., Lee, D. Y., Han, M. W., Baek, Y. S., Chung, D. K. y Baek, N. I. (2011). Anti-osteoporotic activities of fucosterol from sea mustard (*Undaria pinnatifida*). *Food Science and Biotechnology*, 20(2), 343.
- Bañón Díaz, R. (2012). Introducción al estudio de las especies exóticas marinas en Galicia. *Revista galega dos Recursos Mariños* (Monog), 3: 1-67.
- Battershill, C., Miller, K. y Cole, R. (1998). The understory of marine invasions. *Seafood New Zealand*, 6(2), 31-33.
- Bité, J. S. (2001). *The ecology and demography of the introduced macroalga Undaria pinnatifida (Harvey) Suringar in Port Phillip Bay, Victoria, Australia* (Doctoral dissertation, Victoria University of Technology). <https://vuir.vu.edu.au/17923/>
- Bixler, H. J. y Porse, H. (2011). A decade of change in the seaweed hydrocolloids industry. *Journal of Applied Phycology*, 23(3), 321-335.
- Blasetti, H. B. (2023). Comparación de la capacidad de sorción de petróleo y la superficie específica de materiales híbridos arcilla-alga (*Undaria pinnatifida*). *Libro de Resúmenes XXIII CAFQI*.

- Brito, L. y Silva, S. (2005). Fenología y ciclo de vida del alga *Gracilariopsis tenuifrons* (Gracilariaceae) en Sucre, Venezuela. *Revista de Biología Tropical*, 53 (Suppl. 1), 67-73.
- Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. H., y White, J. S. S. (2009). Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in ecology y evolution*, 24(3), 127-135.
- Boudouresque, C. F. y Verlaque, M. (2002). Biological pollution in the Mediterranean Sea: Invasive versus introduced macrophytes. *Marine Pollution Bulletin*, 44: 32-38.
- Bourgougnon, N., Bedoux, G., Sangiardi, A. y Stiger-Pouvreau, V. (2011). Las algas: potencial nutritivo y aplicaciones cosméticas. *Las algas como recurso. Valorización. Aplicaciones industriales y tendencias. Centro Tecnológico del Mar-Fundación CETMAR (ed.)*, 81-94.
- Bucholc, K., Szymczak-Żyła, M., Lubecki, L., Zamojska, A., Hapter, P., Tjernström, E. y Kowalewski, G. (2014). Nutrient content in macrophyta collected from southern Baltic Sea beaches in relation to eutrophication and biogas production. *Science of the Total Environment*, 473-474, 298-307.
- Bunicontro, M. P., Marcomini, S. C. y Casas, G. N. (2019). Environmental impacts of an Alien Kelp species (*Undaria pinnatifida*, Laminariales) along the Patagonian coasts. *Impacts of Invasive Species on Coastal Environments: Coasts in Crisis*, 373-396.
- Campbell, S. J. y Burrridge, T. R. (1998). Occurrence of *Undaria pinnatifida* (Phaeophyta, Laminariales) in Port Phillip Bay, Victoria, Australia. *Marine and Freshwater Research*, 49: 379-381.
- Casas, G. N. (2005). Biology and ecology of *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) in Golfo Nuevo (Chubut, Argentina) (Doctoral dissertation, Ph. D. Thesis. Universidad Nacional del Sur, Argentina).
- Casas, G., Gil, M. N., Commendatore, M. G., Torres, A. I., Marinho, C. y Sturla, J. (2010). Evaluación de la composición químico-nutricional y del nivel de metales

pesados e hidrocarburos en *Undaria pinnatifida* de los golfos San José y Nuevo, Chubut. *Dirección General de Promoción Científica y Técnica de la Provincia de Chubut, Puerto Madryn, Argentina*.

Casas, G. N. y Piriz, M. L. (1996). Surveys of *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Phaeophyta) in Golfo Nuevo, Argentina. *Hydrobiología*, 326/327, 213-215.

Casas, G. N., Piriz, M. L. y Parodi, E. R. (2008). Population features of the invasive kelp *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae: laminariales) in Nuevo Gulf (Patagonia, Argentina). *Journal of the Marine biological Association of the United Kingdom*, 88(1), 21-28.

Casas, G., Scrosati, R. y Piriz, M. L. (2004). The invasive kelp *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) reduces native seaweed diversity in Nuevo Gulf (Patagonia, Argentina). *Biological Invasions Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 6, 411–416.

Castric-Fey, A., Beaupoil, C., Bouchain, J., Pradier, E. y L'Hardy-Halos, M.T. (1999a). The Introduced Alga *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Alariaceae) in the Rocky Shore Ecosystem of the St. Malo Area: Morphology and Growth of the Sporophyte. *Botanica Marina*, 42, 71-82.

Castric-Fey, A., Beaupoil C., Bouchain, J., Pradier, E. y L'Hardy-Halos, M.T. (1999b). The Introduced Alga *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Alariaceae) in the Rocky Shore Ecosystem of the St Malo Area: growth rate and longevity of the sporophyte. *Botanica Marina*, 42, 83-96.

Cazón, J. P., Viera, M., Donati, E. y Guibal, E. (2013). Zinc and cadmium removal by biosorption on *Undaria pinnatifida* in batch and continuous processes. *Journal of Environmental Management*, 129, 423-434.

Cazón, J. P., Viera, M., Sala, S. y Donati, E. (2014). Biochemical characterization of *Macrocystis pyrifera* and *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae) in relation to their potentiality as biosorbents. *Phycologia*, 53(1), 100-108.

Cecere, R., Petrocelli, A. y Saracino, O. D. (2000). *Undaria pinnatifida* (Fucophyceae, Laminariales) spread in the central Mediterranean: its occurrence

- in the Mar Piccolo of Taranto (Ionian Sea, southern Italy). *Cryptogamie, Algologie*, 21, 305–309.
- Cho, J.Y., Kang, J.-Y., Khan, M. N. A., Park, N.H., Kim, S.K. y Hong, Y.K. (2007). Anti-inflammatory activities of *Undaria pinnatifida* and *Laminaria japonica* (Phaeophyta). *Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 10(3): 127-132.
- Choi, Ch. G., Oh, S.J. y Kang, I. J. (2009). Growth and Morphological Characteristics of *Undaria pinnatifida* in the Cultivation Ground at Busan, Korea. *Journal of the Faculty of Agriculture*. Kyushu University, 54 (1): 47–51
- Choi, H.G., Kim, Y.S., Lee, S.J. y Nam, K.W. (2007). Growth and reproductive patterns of *Undaria pinnatifida* sporophytes in a cultivation farm in Busan, Korea. *Journal of Applied Phycology*, 19(2), 131-138.
- Choi, H.G., Kim, Y.S., Lee S.J., Park, E.J. y Nam, K.W. (2005). Effects of daylength, irradiance and settlement density on the growth and reproduction of *Undaria pinnatifida* gametophytes. *Journal of Applied Phycology*, 17, 423-430.
- Choi, J. H., Sapkota, K., Kim, M. K., Kim, S. y Kim, S. J. (2014). Undariase, a direct-acting fibrin (ogen)olytic enzyme from *Undaria pinnatifida*, inhibits thrombosis in vivo and exhibits in vitro thrombolytic properties. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 173, 1985-2004.
- Choi, M. W. y Kim, J. I. (2013). Anti-inflammatory effect of ethyl acetate fraction isolated from *Undaria pinnatifida* on lipopolysaccharides-stimulated RAW 264.7 cells. *Korean Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46(4), 384-392.
- Cooper, R., Dragar, C., Elliot, K., Fitton, J. H.; Godwin, J. y Thompson, K. (2002). GFS, a preparation of Tasmanian *Undaria pinnatifida*, is associated with healing and inhibition of reactivation of Herpes. *BMC Complementary and Alternative Medicine*, 2(1): 11.
- Cremades-Ugarte, J., Freire-Gago, Ó. y Peteiro-García, C. (2006). Biología, distribución e integración del alga alóctona *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Phaeophyta) en las comunidades bentónicas de las costas de Galicia (NW de la Península Ibérica). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 63(2), 169-187.

- Curiel, D., Bellemo, G., Marzocchi, M., Scattolin, M. y Parisi, G. (1998). Distribution of introduced Japanese macroalgae *Undaria pinnatifida*, *Sargassum muticum* (Phaeophyta), and *Antithamnion pectinatum* (Rhodophyta) in the Lagoon of Venice. *Hydrobiologia*, 385, 17-22.
- Curiel, D., Guidetti, P., Bellemo, G., Scattolin, M. y Marzocchi, M. (2002). The introduced alga *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Alariaceae) in the lagoon of Venice. *Hydrobiologia*, 477, 209-219.
- Davidson, A. D., Campbell, M. L., Hewitt, C. L. y Schaffelke, B. (2015). Assessing the impacts of nonindigenous marine macroalgae: an update of current knowledge. *Botánica Marina*, 58(2), 55-79.
- Dayton, P. K. (1985). Ecology of kelp communities. *Annual review of ecology and systematics*, 215-245.
- De la Barra, P., Pereyra, P. J., Gastaldi, M., Saad, J. F., Rodríguez, E. A., Narvarte, M. A. y Calcagno, J. A. (2023). Intertidal populations of *Ulva spp.* and *Undaria pinnatifida* are good habitat providers for invertebrates but not for fish. *Marine Biology*, 170(8), 91.
- Dean, P. L. R. y Hurd, C. L. (2007). Seasonal growth, erosion rates and nitrogen ecophysiology of *Undaria pinnatifida* (Heterokontophyta) in Southern New Zealand. *Journal of Phycology*, 43, 1138–1148.
- Delaney, A., Frangoudes, K. y Li, S. A. (2016). Society and seaweed: understanding the past and present. *Seaweed in health and disease prevention* (pp. 7-40). Academic Press.
- Dellatorre, F. G., Amoroso, R., Saravia, J. y Orensanz, J. M. (2014). Expansion and potential range of the invasive kelp *Undaria pinnatifida* in the Southwest Atlantic. *Aquatic Invasions*, 9(4), 467-478.
- Dellatorre, F.G., Solana, V.P., Arijón, M., Latour E., Ponce A. y Stortz, C. (2021a). Libro de Resúmenes-XXXVIII Jornadas Argentinas de Botánica. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica, 56.(Suplemento) pág.46

- Dellatorre, F. G., Solana, V. P., Ixtaina, V., Marguet, E. R., Vallejo, M., Ponce, N. M. A. y Stortz, C. (2021b, May). Wild *Undaria pinnatifida* from Golfo Nuevo (Patagonia, Argentina) as biomass feedstock for wakame, fucoidan and phenolic extract production. In *The 7th Conference of the International Society For Applied Phycology*, (Vol. 14).
- Dries, E., Meyers, Y., Liesner, D., Gonzaga, FM, Becker, JF, Zakka, EE, Beeckman, T., Coelho, S.M., De Clerck, O. y Bogaert, KA (2024). Control materno mediado por la pared celular del patrón apical-basal del alga *Undaria pinnatifida*. *New Phytologist*, 243 (5), 1887-1898.
- D’Orazio, N., Gemello, E., Gammone, M. A., de Girolamo, M., Ficoneri, C. y Riccioni, G. (2012). Fucoxantin: A Treasure from the Sea. *Marine Drugs*, 10, 604-616.
- Duggins, D. O., Simenstad, C. A. y Estes, J. A. (1989). Magnification of secondary production by kelp detritus in coastal marine ecosystems. *Science*, 245(4914), 170-173.
- Eppink, M. H., Olivieri, G., Reith, H., van den Berg, C., Barbosa, M. J. y Wijffels, R. H. (2017). From current algae products to future biorefinery practices: a review. *Biorefineries*, 99-123.
- Escobar Daza, M. D., Quezada, D. P., Braidot, E. A., Flores, M. L. y Córdoba, O. L. (2016). Estudio ficoquímico y actividad biológica in vitro de *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar (Alariaceae) colectada en el norte y centro del Golfo San Jorge. *Naturalia patagónica*, 14,118-119.
- Eyras, M. C. y Sar, E. A. (2003). Arribazones estivales en Puerto Madryn, Argentina, como materiales para la obtención de compost. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 38(1-2).
- Faggio, C., Morabito, M., Minicante, S. A., Piano, G. L., Pagano, M. y Genovese, G. (2015). Potential use of polysaccharides from the brown alga *Undaria pinnatifida* as anticoagulants. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 58(5), 798-804.
- FAO. (1991). Workshop on the cultivation and processing of *Undaria*. Pusan, Republic of Korea. 24–29 April.

- FAO. (2015) Cultured Aquatic Species Information Programme. *Undaria pinnatifida* ((Harvey) Suringar, 1873).
- FAO (2022). El estado mundial de la pesca y la acuicultura 2022. Hacia la transformación azul. Roma, FAO.
- Fletcher, R. L., y Farrell, P. (1998). Introduced brown algae in the North East Atlantic, with particular respect to *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 52(3), 259-275.
- Floc'h, J. Y., Pajot, R. y Wallentinus, I. (1991). The Japanese brown alga *Undaria pinnatifida* on the coast of France and its possible establishment in European waters. *ICES Journal of Marine Science*, 47(3), 379-390.
- Flukes, E. B., Johnson, C. R., y Wright, J. T. (2014). Thinning of kelp canopy modifies understory assemblages: the importance of canopy density. *Marine Ecology Progress Series*, 514, 57-70.
- Forrest, B.M. y Taylor, M. D. (2002). Assessing invasion impact: survey design considerations and implications for management of an invasive marine plant *Biological Invasions* 4, 375–386.
- Funahashi, H., Imai, T., Mase, T., Sekiya, M. Yokoi, K., Hayashi, H., Shibata, A., Hayashi, T., Nishikawa, M., Suda, N., Hibi, Y., Mizuno, Y., Tsukamura, K., Hayakawa, A. y Tanuma, S. (2001). Seaweed Prevents Breast Cancer? *Japan Journal Cancer Resource*, 92, 483–487.
- Fung, A., Hamid, N. y Lu, J. (2013). Fucoxanthin content and antioxidant properties of *Undaria pinnatifida*. *Food Chemistry*, 136 (2), 1055–1062.
- Galil, B. S. (2000). A sea under siege-alien species in the Mediterranean. *Biological Invasions*, 2: 177–186.
- Gil, D. G. y Zaixso, H. E. (2008). Feeding ecology of the subantarctic sea star *Anasterias minuta* within tide pools in Patagonia, Argentina. *Revista de Biología Tropical*, 56(3): 311-328.

- Gil, M. N., Torres, A. I., Commendatore, M. G., Marinho, C., Arias, A., Giarratano, E. y Casas, G. N. (2015). Nutritive and xenobiotic compounds in the alien algae *Undaria pinnatifida* from Argentine Patagonia. *Archives of environmental contamination and toxicology*, 68: 553-565.
- Giroux, J. L., Matou, S., Bros, A., Tapon-Bretonnière, J., Letourneur, D. y Fischer, A. M. (1998). Modulation of human endothelial cell proliferation and migration by fucoidan and heparin. *European journal of cell biology*, 77(4), 352-359.
- Global Invasive Species Database (2017) Species profile: *Undaria pinnatifida*. Downloaded from <http://www.iucngisd.org/gisd/speciesname/Undaria+pinnatifida> on 23-01-2017.
- Guiry, M.D. y Guiry, G.M. (2025). AlgaeBase. World-wide electronic publication. Nat.Univ. of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>
- Harden, E. A., R., Falshaw, S. M., Carnachan, E. R. Kern y Prichard, M. N. (2009). Virucidal Activity of Polysaccharide Extracts from Four Algal Species against Herpes simplex Virus. *Antiviral Research* 83(3): 282-289.
- Harnedy, P. y FitzGerald, R. J. (2011). Bioactive proteins, peptides, and amino acids from macroalgae. *Journal of Phycology* 47, 218-232.
- Hay, C. H. (1990). The dispersal of sporophytes of *Undaria pinnatifida* by coastal shipping in New Zealand, and implications for further dispersal of *Undaria* in France. *British Phycological Journal*, 25: 301-313.
- Hay, C. H. y Luckens, P. A. (1987). The Asian kelp *Undaria pinnatifida* (Phaeophyta; Laminariales) found in a New Zealand harbour. *New Zealand Journal of Botany* 25, 329-332.
- Hay, C. H. y Sanderson, J. C. (1998). Dispersal of the Asian kelp *Undaria* in Australasia. In Islands in the Pacific Century. *Pacific Science Inter-Congress*, 13-19 July.
- Hay, C. H. y Villouta, E. (1993). Seasonality of the adventive Asian kelp *Undaria pinnatifida* in New Zealand. *Botánica Marina* 36, 461-471.

- Hemmingson, J. A., Falshaw, R. Furneaux, R. H. y Thompson K. (2006). Structure and antiviral activity of the galactofucan sulfates extracted from *Undaria pinnatifida* (Phaeophyta). *Journal of Applied Phycology* 18, 185–193.
- Henry, E. C. y K. M. Cole. (1982). Ultrastructure of swarmers in the Laminariales (Phaeophyta). *Journal of Phycology*, 18, 550-569.
- Holdt, S. L. y Kraan, S. (2011). Bioactive compounds in seaweed: functional food applications and legislation. *Journal of Applied Phycology*, 23, 543-597.
- Hou, S., Hu, H., Fu, Q., Xiao, T., Xie, J. Q., Chan, S. H., He, M., Miao, B. y Zhang, L. (2024). *Undaria pinnatifida* (wakame)-derived Fe, N co-doped graphene-like hierarchical porous carbon as highly efficient catalyst for activation of peroxymonosulfate (PMS) toward degradation of tetracycline (TC). *Separation and Purification Technology*, 333, 125980.
- Hu, X., Jiang, X., Hwang, H., Liu, S. G. y Guan, H. (2004). Antitumour activities of alginate-derived oligosaccharides and their sulphated substitution derivatives. *European Journal of Phycology*, 39(1), 67-71.
- Hwang, E. K., Gun Gong, Y. y Ch. S. Park. (2012). Cultivation of a hybrid of free-living gametophytes between *Undariopsis peterseniana* and *Undaria pinnatifida*: morphological aspects and cultivation period. *Journal of Applied Phycology* 24, 401–408.
- Hwang, J. A., Islam, M. M., Ahmed, S. T., Mun, H. S., Kim, G. M., Kim, Y. J. y Yang, C. J. (2014). Sea mustard (*Undaria pinnatifida*) improves growth, immunity, fatty acid profile and reduces cholesterol in Hanwoo steers. *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences* 27(8), 1114–1123.
- Irigoyen, A. J. (2010). Efecto del alga invasora *Undaria pinnatifida* sobre la comunidad de peces de arrecife en los golfos Norpatagónicos. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue.
- Irigoyen, A. J. (2009). *Undaria pinnatifida* en el Golfo Nuevo, Argentina. *Reporte Técnico*). Chubut, Argentina: Dirección de pesca de la Provincia del Chubut y Ministerio de Ambiente y Control del Desarrollo Sustentable.

- Irigoyen, A. J., Trobbiani, G., Sgarlatta, M. P. y Raffo, M. P. (2011a). Effects of the alien algae *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) on the diversity and abundance of benthic macrofauna in Golfo Nuevo (Patagonia, Argentina): potential implications for local food webs. *Biological Invasions*, 13, 1521–1532.
- Irigoyen, A. J., Eyra, C. y Parma, A. M. (2011b). Alien algae *Undaria pinnatifida* causes habitat loss for rocky reef fishes in north Patagonia. *Biological Invasions* 13, 17–24.
- Isla, F. I., Iantanos, N. y Estrada, E. (2002). Playas reflectivas y disipativas macromareales del Golfo San Jorge, Chubut. *Revista de la Asociación Argentina de Sedimentología*, 9(2), 155-164.
- Izaola, O., Primo, D.; Bargués, R. D., Martín Diana, A. B., Villaluenga, C. M., Miranda, J. y Luis, R. D. (2020). Effects of a snack enriched with carob and *Undaria pinnatifida* (wakame) on metabolic parameters in a double blind, randomized clinical trial in obese patients. *Nutrición Hospitalaria*, 34, 465-473.
- James, K. y Shears, N. (2012). Spatial distribution and seasonal variation in *Undaria pinnatifida* populations around the Coromandel Peninsula. *Waikato Regional Council Technical Report*, 2013/15, 40 pp.
- James, K. I., Middleton, C. y Shears, N. T. (2014). Discovery of *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar, 1873 in northern New Zealand indicates increased invasion threat in subtropical regions. *BioInvasions Records* 3(1), 21-24.
- James, K., Kibele, J. y Shears, N. T. (2015). Using satellite-derived sea surface temperature to predict the potential global range and phenology of the invasive kelp *Undaria pinnatifida*. *Biological invasions*, 17, 3393-3408.
- Je, J., Park, Y., Kim, P. J., Park, E. K. Yoon, J. S., Kim, H. D., Kim, K. R. y Ahn, C. B. (2009). Antioxidant activity of enzymatic extracts from the brown seaweed *Undaria pinnatifida* by electron spin resonance spectroscopy. *LWT - Food Science and Technology*, 42, 874–878.
- Jiménez, R. S. (2015). The ecology of the invasive kelp *Undaria pinnatifida*: functioning at an ecosystem level. Doctoral dissertation, University of Otago. New

Zealand. <https://ourarchive.otago.ac.nz/esploro/outputs/doctoral/The-ecology-of-the-invasive-kelp/9926480145101891>

- Jung, K. A., Lim, S. R. Kim, Y. y Moon Park J. (2013). Potentials of macroalgae as feedstocks for biorefinery. *Bioresource Technology* 135, 182–190.
- Kai, Y., Liu, Y., Li, H. y Yang, H. (2023). Wakame replacement alters the metabolic profile of wheat noodles after in vitro digestion. *Food Research International*, 164: 112394.
- Kain, J. (1964). Aspects of the biology of *Laminaria hyperborea* III. Survival and growth of gametophytes. *Journal of Marine Biology Association UKAA*, 415- 433.
- Kain, J.M. (1979). A view of the genus *Laminaria*. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 17, 101-161.
- Kang, J. W. (1966). On the geographical distribution of marine algae in Korea. *Bulletin of Pusan Fishery College*, 7, 1-136.
- Kawai, H., Kitamura, A. Mimura, M. Mimura, T. Tomoya, M. Tahara, T. Aida, D. Sato, K. y Sasaki, H. (2014). Radioactive cesium accumulation in seaweeds by the Fukushima 1 Nuclear Power Plant accident—two years' monitoring at Iwaki and its vicinity. *Journal of Plant Research*, 127(1), 23–42.
- Khan, M. N. A., Lee, M. C., Kang, J. Y., Park, N. G., Fujii, H. y Hong, Y. K. (2008). Effects of the brown seaweed *Undaria pinnatifida* on erythematous inflammation assessed using digital photo analysis. *Phytotherapy Research: An International Journal Devoted to Pharmacological and Toxicological Evaluation of Natural Product Derivatives*, 22(5), 634-639.
- Kim, H., Ra, Ch. H. y Kim, S. K. (2013). Ethanol production from seaweed (*Undaria pinnatifida*) using yeast acclimated to specific sugars. *Biotechnology and Bioprocess Engineering*, 18(3), 533-537.
- Kim, M. J., Kim, D. S. Yoon, H. S., Lee, W. J., Lee, N. H. y Hyun, C. G. (2014). Melanogenesis inhibitory activity of Korean *Undaria pinnatifida* in mouse B16 melanoma cells. *Interdisciplinary Toxicology*, 7(2), 89-92.

- Kim, Y. H., Park, J. Y. Yoo, Y. J., Ryoo, B. I. y Lee. W. W. (1996). Removal of copper using marine brown alga, *Undaria pinnatifida*, modified with oxime. *Biotechnology Techniques*, 10(12), 923-928.
- Kim, Y. H. Yoo, Y. J. y H. Y. Lee. (1995). Characteristics of lead adsorption by *Undaria pinnatifida*. *Biotechnology Letters*, 17(3), 345-350.
- Kim, Y. S., Kim, E. K., Hwang, J. W., Han, Y. K., Kim, S. E., Jeong, J. H., Jeon, B. T. y Park, P. J. (2015). Radical scavenging activities of *Undaria pinnatifida* extracts fermented with *Cordyceps militaris* mycelia. *Journal of microbiology and biotechnology*, 25(6), 820-827.
- Kim, W. J., Koo, Y. K., Jung, M. K., Moon, H. R., Kim, S. M., Synytsya, A. yun-Choi, H. S., Kim, Y. S. Park, J. K. y Park, Y. I. (2010). Anticoagulating activities of low-molecular weight fuco-oligosaccharides prepared by enzymatic digestion of fucoidan from the sporophyll of Korean *Undaria pinnatifida*. *Archives of Pharmacal Research*, 33, 125-131.
- Kokot, R. R. (2015). Erosión Costera. En Zaixso, H. y A. Boraso (Eds). 2015. La Zona Costera Patagónica Argentina. Vol. II. *Comunidades biológicas y Geología*, 4, 167-230.
- Kohtio, D. (2008). Population biology of *Undaria pinnatifida* in central California Population. (Master's Theses 3565). San Jose State University.
- Koyanagi, S., Tanigawa, N., Nakagawa, H., Soeda, S. y Shimeno, H. (2003). Oversulfation of fucoidan enhances its anti-angiogenic and antitumor activities. *Biochemical Pharmacology* 65(2), 173-179.
- Kraan, S. (2013). Mass-cultivation of carbohydrate rich macroalgae, a possible solution for sustainable biofuel production. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 18, 27-46.
- Krumhansl, K. A. y Scheibling, R. E. (2012). Production and fate of kelp detritus. *Marine Ecology Progress Series* 467, 281–302.

- Küçükcezzar, R., Topcuoğlu, S. y Güven, K. C. (1994). Retention of ^{137}Cs by algal polysaccharides. *Journal of Radioanalytical and Nuclear Chemistry*, 187(5), 393-398.
- Kumura, T. yasui, H. y Mizuta, H. (2006). Nutrient requirement for zoospore formation in two alariaceous plants *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar and *Alaria crassifolia* Kjellman (Phaeophyceae: Laminariales). *Fisheries Science*, 72, 860-869.
- Larkum, A. W. D. (1986). A study of growth and primary production in *Ecklonia radiata* (C. Ag.) J. Agardh (Laminariales) at a sheltered site in Port Jackson, New South Wales. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 96(2), 177-190.
- Lee, Y. P. y Yoon, J. T. (1998). Taxonomy and morphology of *Undaria* (Alariaceae, Phaeophyta) in Korea. *Algae*, 13(4), 427-446.
- Lee, J. B., Hayashi, K., Hashimoto, M., Nakano, T. y Hayashi, T. (2004). Novel antiviral fucoidan from sporophyll of *Undaria pinnatifida* (Mekabu). *Chemical and Pharmaceutical Bulletin*, 52(9), 1091-1094.
- Lee, J. H., Kim, J. H., Kim, S. M., Kim, J. Y., Kim, J. H., Eom, S. J., Kang, M.C., Kyung-MO, C. y Song, K. M. (2023). The antioxidant activity of *Undaria pinnatifida* sporophyll extract obtained using ultrasonication: A focus on crude polysaccharide extraction using ethanol precipitation. *Antioxidants*, 12(11), 1904.
- Lee, J., Shin, H., Lee, K. H., Lee, H., Lee, G., Jang, S... y Park, C. (2024a). Component analysis and utilization strategy of brown macroalgae as promising feedstock for sugar platform-based marine biorefinery. *Biotechnology and Bioprocess Engineering*, 29(2), 377-386.
- Lee, S. M., Park, S. Y. y Kim, J. Y. (2024b). Comparative evaluation of the antihyperglycemic effects of three extracts of sea mustard (*Undaria pinnatifida*): In vitro and in vivo studies. *Food Research International*, 114623.
- Liquete, C., Piroddi, C., Drakou, E. G., Gurney, L., Katsanevakis, S., Charef, A. y Egoh, B. (2013). Current status and future prospects for the assessment of

- marine and coastal ecosystem services: a systematic review. *PloS one*, 8(7), e67737.
- Lobato, M. C., Olivieri, F. P., Machinandiarena, M. F., Becherucci, M. E. y Feldman, M. L. (2023). *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar aqueous extract activates potato defense responses against *Phytophthora infestans*. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 127, 102081.
- Lonhart, S. I. y Bunzel, R. (2009). Final Report to NOAA Community-Based Restoration Program: Monterey Bay *Undaria* Removal Projects. Monterey Bay National Marine Sanctuary.
- Lozada, M., Zabala, M. S., García, P. E., Diéguez, M. C., Bigatti, G., Fermani, P., Urnien, F. y Dionisi, H. M. (2022). Microbial assemblages associated with the invasive kelp *Undaria pinnatifida* in Patagonian coastal waters: Structure and alginolytic potential. *Science of The Total Environment*, 830, 154629.
- Lüning, K. (1980). Critical levels of light and temperature regulating the gametogenesis of three *Laminaria* species (Phaeophyceae). *Journal of Phycology*, 16, 1-15.
- Maeda, H., Hosokawa, M., Sashima, T., Murakami-Funayama, K. y Miyashita, K. (2009). Anti-obesity and anti-diabetic effects of fucoxanthin on diet-induced obesity conditions in a murine model. *Molecular Medicine Reports*, 2, 897-902.
- Mann, K. H. (1973). Seaweeds: Their Productivity and Strategy for Growth: The role of large marine algae in coastal productivity is far more important than has been suspected. *Science*, 182(4116), 975-981.
- Marchiaro, A. B., Pentreath, V., Maldonado, F. y Berastegui, A. M. (2013). Biofertilizantes, estudios preliminares para el potencial uso de *Undaria*. VII CAIQ 2013 y 2das JASP AAIQ, Asociación Argentina de Ingenieros Químicos - CSPQ.
- Marner, F. J., Müller, B. y Jaenicke, L. (1984). Lamoxirene structural proof of the spermatozoid releasing and attracting pheromone of Laminariales *Zeitschrift für Naturforschung*, 39, 89-691.

- Martin, J. P. y Cuevas, J. M. (2006). First record of *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Phaeophyta) in Southern Patagonia, Argentina. *Biological Invasions*, 8, 1399–1402.
- Martin, J. P. y Bastida, R. (2008). El alga invasora *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar en la Ría Deseado (Patagonia austral, Argentina): ciclo del esporofito y factores ambientales determinantes de su distribución. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 43(2), 335-344.
- Maruyama, H., Tamauchi, H., Iizuka, M., y Nakano, T. (2006). The role of NK cells in antitumor activity of dietary fucoidan from *Undaria pinnatifida* sporophylls (Mekabu). *Planta médica*, 72(15), 1415-1417.
- Mayer, A. M., Rodríguez, A. D., Berlinck, R. G. y Fusetani, N. (2011). Marine pharmacology in 2007–8: Marine compounds with antibacterial, anticoagulant, antifungal, anti-inflammatory, antimalarial, antiprotozoal, antituberculosis, and antiviral activities; affecting the immune and nervous system, and other miscellaneous mechanisms of action. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology y Pharmacology*, 153(2), 191-222.
- McHugh, D. J. (2003). A Guide to the Seaweed Industry; FAO Fisheries Technical Paper 441; Food and Agriculture Organization of the United Nations: Rome, Italy. Available online: FAO.
- Meretta, P. E., Matula, C. V. y Casas, G. (2012). Occurrence of the alien kelp *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Phaeophyceae) in Mar del Plata, Argentina. *Bioinvasions Records*, 1(1), 59–63.
- Milligan, K. L., y DeWreede, R. E. (2000). Variations in holdfast attachment mechanics with developmental stage, substratum-type, season, and wave-exposure for the intertidal kelp species *Hedophyllum sessile* (C. Agardh) Setchell. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 254(2), 189-209.
- Moss, G. A. (1998). Effect of temperature on the breeding cycle and spawning success of the New Zealand abalone, *Haliotis australis*. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 32(1), 139-146.

- Nadeeshani, H., Hassouna, A. y Lu, J. (2022). Proteins extracted from seaweed *Undaria pinnatifida* and their potential uses as foods and nutraceuticals. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 62(22), 6187-6203.
- Niwa, K., Kobiyama, A., Fuseya, R. y Sakamoto, T. (2017). Morphological and genetic differentiation of cultivated *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Phaeophyta). *Journal of Applied Phycology*, 29, 1473–82.
- Nordvi, M. F., Løvmo, S. D., Bringslid, I. H., Whatmore, P., Sundh, H., Reitan, K. I., Aachmann, F. L. y Olsen, R. E. (2023). Fucoidan from *Undaria pinnatifida* mitigates intestinal inflammation in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture*, 575, 739777.
- Okada, T., Mizuno, Y., Sibayama, S., Hosokawa, M. y Miyashita, K. (2011). Antiobesity effects of *Undaria* lipid capsules prepared with scallop phospholipids. *Journal of Food Science*, 76(1), H2–H6.
- Okamura, K. (1915). *Undaria* and its species. *Botanical Magazine*. Tokyo, 29, 269-281.
- Pang, S. y Lüning, K. (2004). Photoperiodic long-day control of sporophyll and hair formation in the brown alga *Undaria pinnatifida*. *Journal of Applied Phycology*, 16, 83–92.
- Pang, S. y Wu, Ch. (1996). Study on gametophyte vegetative growth of *Undaria pinnatifida* and its applications. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 14(3): 205-210.
- Pang, S. J., Shan, T. F. y Zhang, Z. H. (2008). Responses of vegetative gametophytes of *Undaria pinnatifida* to high irradiance in the process of gametogenesis. *Phycological Research*, 56, 280–287.
- Park, J. S., Han, J. M., Park, S. W., Kim, J. W., Choi, M. S., Lee, S. M., Hag, M., Zhang, W. y Chun, B. S. (2024). Subcritical Water Extraction of *Undaria pinnatifida*: Comparative Study of the Chemical Properties and Biological Activities across Different Parts. *Marine Drugs*, 22(8).

- Park, K. J., Kim, B. Y., Park, S. K., Lee, J. H., Kim, Y. S., Choi, H. G. y Nam, K. W. (2012). Morphological and biochemical differences in three *Undaria pinnatifida* populations in Korea. *Algae*, 27(3): 189-196.
- Park, C. S., Park, K. Y., Bak, J. M. y Hwang, E. K. (2008). The occurrence of pinhole disease in relation to developmental stage in cultivated *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar (Phaeophyta) in Korea. *Journal of Applied Phycology*, 20, 485–490.
- Parsons, M. J. (1995). Status of the introduced brown seaweed *Undaria* in New Zealand. Department of Conservation.
- Pessarrodona, A., Filbee-Dexter, K., Krumhansl, K. A., Pedersen, M. F., Moore, P.J., y Wernberg, T. (2022). A global dataset of seaweed net primary productivity. *Scientific Data*, 9(1), 484.
- Pereiro López, G. (2023). Ficolate, el chocolate enriquecido con recursos marinos como alternativa alimentaria y nutricional. *Agroalimentaria Journal*, 29(56), 155-161.
- Pereyra, P. J., Arias, M., González, R. y Narvarte, M. (2014). Moving forward: the Japanese kelp *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar, 1873 expands in northern Patagonia, Argentina. *Bioinvasions Records*, 3, 65–70.
- Pereyra, P. J., Narvarte, M. A., Tatián, M. y González, R. A. C. (2015). The simultaneous introduction of the tunicate *Styela clava* (Herdman, 1881) and the macroalga *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar, 1873, in northern Patagonia.
- Pérez, R. (1971). Ecologie, croissance et regeneration, teneurs an acide alginique de *Laminaria digitata* sur les cotes francaises de la Manche. *Revue des Travaux de l'Institut des Peches Maritimes*, 35(3), 287-346.
- Pérez, R. (1992). La culture de l'algue *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar. *La Culture des Algues Marines dans le Monde*, 425-462.
- Peteiro, C. y Freire, Ó. (2011). Effect of water motion on the cultivation of the commercial seaweed *Undaria pinnatifida* in a coastal bay of Galicia, Northwest Spain. *Aquaculture*, 314 (1): 269-276.

- Peteiro, C., y Freire, Ó. (2013). Epiphytism on blades of the edible kelps *Undaria pinnatifida* and *Saccharina latissima* farmed under different abiotic conditions. *Journal of the World Aquaculture Society*, 44(5), 706-715.
- Pickering, T. D., Skelton, P. y Sulu, R. J. (2007). Intentional introductions of commercially harvested alien seaweeds. *Botánica Marina*, 50, 338–350.
- Piriz, M. L. y Casas, G. (1994). Occurrence of *Undaria pinnatifida* in Golfo Nuevo, Argentina. *Applied Phycology Forum*, 10(3), 4.
- Piriz, M. L. y Casas, G. (2001). Introducción de especies y su impacto en la biodiversidad. El caso *Undaria pinnatifida* (Phaeophyta, Laminariales). Sustentabilidad de la Biodiversidad. Un problema actual. *Bases científico-técnicas, teorizaciones y proyecciones*, 679-692.
- Primo, C., Hewitt, C. L. y Campbell, M. L. (2010). Reproductive phenology of the introduced kelp *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) in Port Phillip Bay (Victoria, Australia). *Biological Invasions*, 12, 3081–3092.
- Quezada, D. P., Flores, M. L. y Córdoba, O. L. (2021). Perfil metabólico y actividad biológica de *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar (Alariaceae) colectada en invierno en el Golfo San Jorge, Argentina.
- Quezada, D. P., Flores, M. L. y Córdoba, O. L. (2023). Seasonal Chemical Screening and Biological Activity of *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar (Alariaceae, Laminariales, Phaeophyta), collected at Golfo San Jorge (Patagonia Argentina). *Journal of Applied Phycology*, 35(5), 2413-2429.
- Ra, C. H., Kang, C. H., Jeong, G. T. y Kim, S. K. (2014). Bioethanol production from the waste product of salted *Undaria pinnatifida* using laboratory and pilot development unit (PDU) scale fermenters. *Biotechnology and bioprocess engineering*, 19(6), 984-988.
- Raffo, M. P., Eyra, M. C. y Iribarne, O. O. (2009). The invasion of *Undaria pinnatifida* to a *Macrocystis pyrifera* kelp in Patagonia (Argentina, south-west

- Atlantic). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 89(8), 1571–1580.
- Raffo, M. P., Faleschini, M., Casas, G. y Schwindt, E. (2015). Efecto de sombreado del alga exótica *Undaria pinnatifida* sobre la comunidad de macroalgas en pozas de marea (Patagonia, Argentina). Abstract. *IX Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar*, Ushuaia, 287.
- Raffo, M. P., Dellatorre, F. y Ciancia, M. (2022). Seaweed resources of Argentina (SW Atlantic): production, bio-ecological, applied research and challenges for sustainable development. *Applied Phycology*, 3(1), 383-421.
- Rafiquzzaman, S. M., Kim, E. Y., Lee, J. M., Mohibbullah, M., Alam, M. B., Moon, I. S., Kim, J.M. y Kong, I. S. (2015). Anti-Alzheimers and anti-inflammatory activities of a glycoprotein purified from the edible brown alga *Undaria pinnatifida*. *Food Research International*, 77, 118-124.
- Reed, D. C. (1990). The effects of variable settlement and early competition on patterns of kelp recruitment. *Ecology*, 71(2), 776-787.
- Ribera, M. A. y Boudouresque, C. F. (1995). Introduced marine plants, with special reference to macroalgae: mechanisms and impact. *Progress in phycological research*, 11, 187-268.
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D. y West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and distributions*, 6(2), 93-107.
- Russell, L. K., Hepburn, C. D., Hurd, C. L. y Stuart, M. D. (2008). The expanding range of *Undaria pinnatifida* in southern New Zealand: distribution, dispersal mechanisms and the invasion of wave-exposed environments. *Biological Invasions*, 10, 103–115.
- Saito, Y. (1972). On the effects of environmental factors on morphological characteristics of *Undaria pinnatifida* and the breeding of hybrids in the genus *Undaria*. In: Abbot I.A. y Kurogi, M. (eds.) *Contributions to the systematics of benthic marine algae of the North Pacific*, 117-134.

- Saito, Y. (1975). *Undaria*. In: Tokida J, Hirose H, editors. *Advance of Phycology in Japan*. Junk, The Hague, p. 304–320.
- Sakamoto, N., Kano, N. y Imaizumi, H. (2008). Biosorption of uranium and rare earth elements using biomass of algae. *Bioinorganic Chemistry and Applications*, 2008, 706240.
- Salcedo, M. F., Colman, S. L., Mansilla, A. Y., Martínez, M. A., Fiol, D. F., Álvarez, V. A. y Casalongué, C. A. (2020). Amelioration of tomato plants cultivated in organic-matter impoverished soil by supplementation with *Undaria pinnatifida*. *Algal Research*, 46, 101785.
- Salomone, V. N. y Riera, M. (2020). Proximal Composition of *Undaria pinnatifida* from San Jorge Gulf (Patagonia, Argentina). *Biological trace element research*, 196(1), 252-261.
- Sanderson, J. (1990). A preliminary survey of the distribution of the introduced macroalga *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar on the east coast of Tasmania, Australia. *Botánica Marina*, 33, 153-157.
- Sato, M., Oba, T. yamaguchi, T., Nakano, T., Kahara, T., Funayama, K., Kobayashi, A. y Nakano, T. (2002). Antihypertensive Effects of Hydrolysates of Wakame (*Undaria pinnatifida*) and Their Angiotensin-I-Converting Enzyme Inhibitory Activity. *Annals of Nutrition and Metabolism*, 46, 259–267.
- Sato, M., Oba, T., Hosokawa, T. yamaguchi, T., Nakano, T., Saito, T., Muramoto, K., Kahara, T., Funayama, K., Kobayashi, A. y Nakano, T. (2005). Production of Blood Pressure Lowering Peptides from Brown Alga (*Undaria pinnatifida*). *Journal of Ocean University of China (Oceanic and Coastal Sea Research)*, 4(3), 209-213.
- Sato, Y., Hirano, T., Niwa, K., Suzuki, T., Fukunishi, N., Abe, T. y Kawano, S. (2016). Phenotypic differentiation in the morphology and nutrient uptake kinetics among *Undaria pinnatifida* cultivated at six sites in Japan. *Journal of Applied Phycology*, 28, 3447-3458.

- Sato, Y., Endo, H., Oikawa, H., Kanematsu, K., Naka, H., Mogamiya, M., Kawano, S., y Kazama, Y. (2020). Sexual Difference in the Optimum Environmental Conditions for Growth and Maturation of the Brown Alga *Undaria pinnatifida* in the Gametophyte Stage. *Genes (Basel)*, 16;11(8):944.
- Schaffelke, B., Campbell, M. L. y Hewitt, CH. L. (2005). Reproductive phenology of the introduced kelp *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) in Tasmania, Australia. *Phycologia*, 44, 84-94.
- Schaffelke, B., Smith, J. E. y Hewitt, C. L. (2006). Introduced macroalgae - A growing concern. *Journal of Applied Phycology*, 18, 529–541.
- Schiel, D. R. y Thompson, G. A. (2012). Demography and population biology of the invasive kelp *Undaria pinnatifida* on shallow reefs in southern New Zealand. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 434, 25–33.
- Seoane Camba, J. (1967). Las praderas de algas y fanerógamas marinas: Evaluación de la biomasa, producción y explotabilidad. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Sección biológica*, 65(3-4), 309-315.
- Setchell, W. A. y Gardner, N. L. (1925). The marine algae of the Pacific coast of North America. Part III. Melanophyceae. *University of California Publications in Botany*, 8, 383–898.
- Shanmugam, M. y Mody, K. H. (2000). Heparinoid-active sulphated polysaccharides from marine algae as potential blood anticoagulant agents. *Current Science*, 79, 1672-1683.
- Shibneva, S. Y. y Skriptsova, A. V. (2012). Morphological variability of *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae: Laminariales) in Peter the Great Bay (Sea of Japan). *Russian Journal of Marine Biology*, 38, 381-39.
- Shibneva, S. Y., Skriptsova, A. V., Shan, T. F. y Pang, S. J. (2013). The different morphs of *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) in Peter the Great Bay (Sea of Japan) are phenotypic variants: direct evidence. *Journal of Applied Phycology*, 25, 1909-1916.

- Simberloff, D. (2013). *Invasive species: what everyone needs to know*. Oxford University Press.
- Skriptsova, A., Khomenko, V. y Isakov, V. (2004). Seasonal changes in growth rate, morphology and alginate content in *Undaria pinnatifida* at the northern limit in the Sea of Japan (Russia). *Journal of Applied Phycology*, 16, 17-21.
- Skriptsova, A. V. y Miroshnikova, N. V. (2011). Laboratory experiment to determine the potential of two macroalgae from the Russian Far-East as biofilters for integrated multi-trophic aquaculture (IMTA). *Bioresource Technology*, 102(3), 3149-3154.
- Solana, V. P. (2022). Caracterización fisicoquímica y nutricional del alga invasora *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) y estudio de parámetros de procesamiento y almacenamiento para su utilización en la producción de wakame. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata.
- Soto-Martín, J. (1991). Aportación al estudio sobre la fenología reproductora de las algas pardas y verdes del litoral del Sureste de España. *Acta Botánica Malacitana*, 16(2): 317-323.
- Stirk, W. A. y van Staden, J. (2000). Removal of heavy metals from solution using dried brown seaweed material. *Botanica Marina*, 43, 467-473.
- Stuart, M. D. (2004). Review of research on *Undaria pinnatifida* in New Zealand and its potential impacts on the eastern coast of the South Island. *DOC Science Internal Series*, 166. Department of Conservation, Wellington, New Zealand.
- Stuart, M. D., Hurd, C. L. y Brown, M. T. (1999). Effects of seasonal growth rate on morphological variation of *Undaria pinnatifida* (Alariaceae, Phaeophyceae). *Hydrobiologia*, 398, 191–199.
- Suetsuna, K. y Nakano, T. (2000). Identification of an antihypertensive peptide from peptic digest of wakame (*Undaria pinnatifida*). *The Journal of Nutritional Biochemistry*, 11(9), 450-454.

- Suetsuna, K., Maekawa, K. y Chen, J. R. (2004). Antihypertensive effects of *Undaria pinnatifida* (wakame) peptide on blood pressure in spontaneously hypertensive rats. *The Journal of Nutritional Biochemistry*, 15(5), 267-272.
- Tamura, T. (1970). Propagation of *Undaria pinnatifida*. *Marine aquaculture. Washington DC National Technical Information Service, National Science Foundation (English translation of Japanese 2nd edn, 1966)*, 1-14.
- Tang, J., Xiao, Y., Oshima, A., Kawai, H. y Nagata, S. (2008). Disposal of seaweed wakame (*Undaria pinnatifida*) in composting process by marine bacterium *Halomonas* sp. AW4. *International Journal of Biotechnology*, 10(1), 73-85.
- Teas, J. y Irhimeh, M. R. (2012). Dietary algae and HIV/AIDS: proof of concept clinical data. *Journal of Applied Phycology*, 24, 575–582.
- Tegner, M. J. y Dayton, P. K. (2000). Ecosystem effects of fishing in kelp forest communities. *ICES Journal of Marine Science*, 57(3), 579-589.
- Ter Braak, C. J. y Smilauer, P. (2002). *CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5)*. www.canoco.com.
- Teso, S. V., Bigatti, G., Casas, G. N., Piriz, M. L. y Penchaszadeh, P. E. (2009). Do native grazers from Patagonia, Argentina consume the invasive kelp *Undaria pinnatifida*? *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 11(1), 7–14.
- Thornber, C. S., Kinlan, B. P., Graham, M. H. y Stachowicz, J. J. (2004). Population ecology of the invasive kelp *Undaria pinnatifida* in California: environmental and biological controls on demography. *Marine Ecology Progress Series*, 268, 69-80.
- Torres, A. I., Gil, M. N. y Esteves, J. L. (2004). Nutrient uptake rates by the alien alga *Undaria pinnatifida* (Phaeophyta) (Nuevo Gulf, Patagonia, Argentina) when exposed to diluted sewage effluent. *Hydrobiologia*, 520, 1- 6.
- Toth, R. (1976). A mechanism of propagule release from unilocular reproductive structures in brown algae. *Protoplasma*, 89, 263– 78.

- Uchida, M., Numaguchi, K. y Murata, M. (2004). Mass preparation of marine silage from *Undaria pinnatifida* and its dietary effect for young pearl oysters. *Fisheries Science*, 70, 456-462.
- Urikura, I., Sugawara, T. y Hirata, T. (2011). Protective effect of fucoxanthin against UVB-induced skin photoaging in hairless mice. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 75(4), 757-760.
- Uwai, S. Y., Nelson, W., Neill, K., Wang, W. D., Aguilar-Rosas, L. E., Boo, S. M., Kitayama, T. y Kawa, H. (2006). Genetic diversity in *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Phaeophyceae) deduced from mitochondria genes origins and succession of introduced populations. *Phycologia*, 45, 687-695.
- Valentine, J. P. y Johnson, C. R. (2003). Establishment of the introduced kelp *Undaria pinnatifida* in Tasmania depends on disturbance to native algal assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 295(1), 63-90.
- Valentine, J. P. y Johnson, C. R. (2004). Establishment of the introduced kelp *Undaria pinnatifida* following dieback of the native macroalga *Phyllospora comosa* in Tasmania, Australia. *Marine and Freshwater Research*, 55(3), 223-230.
- Valentine, J. P. y Johnson, C. R. (2005). Persistence of the exotic kelp *Undaria pinnatifida* does not depend on sea urchin grazing. *Marine Ecology Progress Series*, 285, 43-55.
- Valentine, J. P., Magierowski, R. H. y Johnson, C. R. (2007). Mechanisms of invasion: establishment, spread and persistence of introduced seaweed populations. *Botánica Marina*, 50, 351-360.
- Waldron-Edward, D., Paul, T. M. y Skoryna, S. C. (1964). Studies on the inhibition of intestinal absorption of radioactive strontium: III. The effect of administration of sodium alginate in food and in drinking water. *Canadian Medical Association Journal*, 91(19), 1006-1010.

- Wallentinus, I. (1999). *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar. In Gollasch, S., Minchin, D., Rosenthal, H., Voight, M. (ed.). Case histories on introduced species: their general biology, distribution, range expansion and impact. Department of Fishery Biology, Institute for Marine Science, University of Kiel, Germany.
- Wang, S. K., Li, Y., White, W. L. y Lu, J. (2014). Extracts from New Zealand *Undaria pinnatifida* containing fucoxanthin as potential functional biomaterials against cancer in vitro. *Journal of Functional Biomaterials*, 5(2), 29-42.
- Watanabe, Y., Nishihara, G. N., Tokunaga, S. y Terada, R. (2014). The effect of irradiance and temperature responses and the phenology of a native alga, *Undaria pinnatifida* (Laminariales), at the southern limit of its natural distribution in Japan. *Journal of Applied Phycology*, 26, 2405-2415.
- Wells, M. L., Potin, P., Craigie, J. S., Raven, J. A., Merchant, S. S., Helliwell, K. E., Smith, A. G.; Camire, M. E. y Brawley, S. H. (2017). Algae as nutritional and functional food sources: revisiting our understanding. *Journal of applied phycology*, 29(2), 949-982.
- Williams, S. L. y Smith, J. E. (2007). A global review of the distribution, taxonomy and impact of introduced seaweeds. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics Volume 38*, 327-359.
- Wu, C. Y. y Meng, J. X. (1997). Translocation of assimilates in *Undaria* and its cultivation in China. *Hydrobiologia*, 352, 287-293.
- Yamanaka, R. y Akiyama, K. (1993). Cultivation and utilization of *Undaria pinnatifida* (wakame) as food. *Journal of Applied Phycology*, 5, 249-253.
- Yang, L., Wang, P., Wang, H., Li, Q., Teng, H., Liu, Z. yang, W., Hou, L. y Zou, X. (2013). Fucoidan derived from *Undaria pinnatifida* induces apoptosis in human hepatocellular carcinoma SMMC-7721 cells via the ROS-mediated mitochondrial pathway. *Marine drugs*, 11(6), 1961-1976.
- Yendo, K. (1909). On the Mucilage Glands of *Undaria*. *Annals of Botany*, 23 (92): 613-621.

- Yendo, K. (1911). The development of *Costaria*, *Undaria*, and *Laminaria*. *Annals of Botany*, 25(99), 691-715.
- Yoon, H. S., Lee, J. Y., Boo, S. M. y Bhattacharya, D. (2001). Phylogeny of Alariaceae, Laminariaceae, and Lessoniaceae (Phaeophyceae) based on plastid-encoded RuBisCo spacer and nuclear-encoded ITS sequence comparisons. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 21(2), 231-243.
- Yoon, M., Choi, J.I., Lee, J.W. y Park, D.H. (2012). Improvement of saccharification process for bioethanol production from *Undaria* sp. by gamma irradiation. *Radiation Physics and Chemistry*, 81(8), 999–1002.
- Yun, S. M., Jang, J. H. y Lee, J. S. (2007). Isolation and identification of an antibacterial substance from sea mustard, *Undaria pinnatifida*, for *Streptococcus mutans*. *Journal of the Korean Society of Food Science and Nutrition*, 36(2), 149-154.
- Zaixso, H. E., Stoyanoff, P. y Gil, D. G. (2009). Detrimental effects of the isopod, *Edotia doellojuradoi*, on gill morphology and host condition of the mussel, *Mytilus edulis platensis*. *Marine Biology*, 156, 2369-2378.
- Zeng, J., Luan, F., Hu, J., Liu, Y., Zhang, X., Qin, T. y Zeng, N. (2022). Recent research advances in polysaccharides from *Undaria pinnatifida*: Isolation, structures, bioactivities, and applications. *International Journal of Biological Macromolecules*, 206, 325-354.
- Zhou, Q. L., Wang, Z., Chen, W. T., Liu, X. F., Cheong, K. L., Zou, Y. X. y Li, R. (2024). The structural characteristics, biological activities and mechanisms of bioactive brown seaweed polysaccharides: A review. *Journal of Functional Foods*, 119, 106303.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., y Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R* (Vol. 574, p. 574). New York: springer.

ANEXOS.

Anexo 1: Base de datos morfológica completa de talos (Capítulo 2).

Se presenta la tabla íntegra con los valores registrados para todas las variables morfológicas cuantificadas en los esporofitos de *Undaria pinnatifida* incluidos en el análisis multivariado. La tabla mantiene exactamente el orden y la nomenclatura utilizada en el capítulo de Materiales y Métodos.

Tabla A1.1.: Valores de todas las variables morfológicas medidas en los talos de *Undaria pinnatifida*.

Talo	LL	LE	AP	a	Nb	Na	NP	ME	ML	EE
1	70	20	60	15	15	10	22	0,05	0	3
2	60	30	80	16	16	8	24	0,05	0	3
3	42	18	70	16	8	3	16	0	0	4
4	76	14	90	12,5	16	8	13	0,05	0	4
5	65	15	110	17	18	5	10	0,2	1	3
6	46	14	70	12,5	17	10	10	0,4	1	2
7	76	14	55	14	19	10	12	0	0	3
8	82	13	80	20	14	7	20	0	0	3
9	78	22	80	14	15	6	22	0,2	0	3
10	70	30	55	10	10	3	7	0,4	1	2
11	90	20	80	12,5	12	6	15	0,1	0	3
12	60	21	70	16,5	18	7	13	0,1	0	4
13	50	11	42	16	8	4	4	0,7	1	1
14	81	19	90	20	12	3	15	0,1	0	3
15	91	9	70	17	13	5	9	0,2	0	3
16	53	17	55	10	8	3	4	0,7	4	2
17	82	18	80	16	15	8	14	0,3	2	2
18	90	30	80	25	14	4	25	0,05	0	4
19	102	8	90	20	13	6	19	0,2	0	4
20	62	18	80	11	8	3	19	0,6	3	2
21	108	12	80	12,5	13	2	17	0,1	0	3
22	58	12	60	12,5	14	8	16	0,2	0	4
23	42	8	45	10	11	8	10	0,5	0	4
24	44	16	40	18	16	13	11	0,05	0	4
25	33	17	25	7	4	3	4	0,8	0	1
26	62	18	65	25	15	5	20	0	0	4
27	65	20	70	15	9	4	20	0,5	0	1
28	57	13	40	12,5	25	15	10	0,4	0	2
29	38	12	30	10	8	7	2	0,85	0	2
30	67	23	70	12	17	8	11	0,5	0	2

31	79	11	90	16,5	14	7	14	0	0	4
32	52	8	55	25	15	10	4	0	0	4
33	19	6	30	10	4	3	2	0	0	4
34	59	16	100	25	10	4	3	0,75	0	3
35	35	10	35	25	8	3	2	0,5	0	4
36	33	12	30	25	17	13	10	0	0	4
37	66	14	60	20	9	5	5	0,7	6	2
38	90	24	55	16	20	15	7	0,7	1	3
39	5,2	1	4	4	1	0	0	1	4	0
40	12	1,5	11	8	2	0	0	1	6	1
41	12	2	7	7	2	0	0	1	2	0
42	12	5	5	5	2	0	0	1	6	0
43	12	2	10	10	3	0	0	1	5	0
44	22,5	2	10	5	3	0	0	1	14	1
45	14	4,5	9	2	2,5	0	0	1	7	0
46	24	5	11	8	2	1	0	1	0	0
47	14	8	20	4	5	2	0	1	8	1
48	24	3	35	10	2	2	1	0,7	10	1
49	22	3,5	15	5	3	2	0	1	6	1
50	27	3	20	5	4	1	0	1	2	1
51	25	5	5	5	4	1	0	1	8	0
52	23	5	3	3	4	2	0	1	11	0
53	30	10	4	4	4	3	1	0,8	0	0
54	55	9	40	10	3	1	0	1	3	1
55	49	9	60	8	4	2	0	1	11	1
56	35	6	60	10	4	2	0	1	9	1
57	74	4	70	10	4	2	2	0	0	3
58	50	30	50	10	4	2	0	1	0	1
59	40	10	30	8	10	5	0	1	8	1
60	62	5	55	7	9	4	2	0	1	3
61	90	8	55	12	18	5	3	0,5	6	2
62	95	12	60	10	19	7	7	0,2	0	3
63	90	10	80	13	24	12	3	0,4	5	2
64	72	10	82	14	16	6	2	0,2	1	3
65	14	4	9	9	6	1	0	1	5	0
66	12	3	5	5	2	0	3	0,7	4	0
67	6	1,2	3,6	3,6	1	0	0	1	0	0
68	10	1,8	4	4	1	0	0	1	0	0
69	18	2,3	4,5	4,5	2	0	0	1	0	0
70	19	2,5	11	5	3	3	0	1	4	1
71	31	3	16	9	5	2	0	1	4	1
72	37	6	25	9	8	3	2	0,9	12	2
73	49	15	50	14	10	5	12	0	0	3
74	33	3,5	28	4	8	3	0	1	11	1
75	80	12	55	25	23	10	3	0,1	6	2

76	38	6	30	20	18	4	5	0	0	4
77	60	16	66	13	12	6	8	0	1	3
78	74	5	60	12	19	4	3	0	3	3
79	73	13	66	13	10	4	6	0,5	0	4
80	41	3	30	10	4	2	2	0	16	3
81	46	9	40	12	8	3	5	0,7	10	2
82	37	6,5	28	8	6	3	6	0,7	8	2
83	24	6	21	6,5	7	3	1	0	10	1
84	69	6	70	6	13	5	6	0	0	3
85	8	0,5	3,5	3,5	2	0	1	0,9	2	0
86	19,8	10,7	15	4,5	10	5	9	0	0	3
87	9,2	3,8	9,3	2,5	3	2	5	0	0	3
88	23	6	12	4,5	10	3	3	0	0	3
89	11	6	26	4	6	5	6	0	0	3
90	34	6	24	10,3	13	3	3	0	0	4
91	16	2,7	14,3	4,5	5	2	3	0	0	3
92	10,6	4	10	4	9	3	3	0	0	3
93	12,8	4,4	13,6	1,4	10	3	3	0	0	3
94	8	1,5	8,3	2	10	3	2	0	0	3
95	31	1,8	78	8,3	9	3	5	0	0	3
96	24,5	3,3	54,3	9,3	7	2	4	0	0	3
97	25,4	4	67	8,3	12	4	4	0	0	3
98	39,4	5,5	78,2	10	12	2	5	0	0	3
99	33,8	7	61,3	10,7	9	3	5	0,43	0	3
100	32,1	7,8	53	10	10	3	6	0,15	0	3
101	25,2	3,5	69,8	4,5	10	3	4	0	0	3
102	16	3,2	59,2	5	10	8	4	0	0	3
103	30,1	5,5	57,3	5,2	11	3	6	0	0	3
104	50	5	91	9	10	2	8	0	0	3
105	21	2,6	21	8,1	5	1	4	0	1	2
106	5,3	0,6	3,2	3,2	1	0	0	1	0	1
107	13	1,5	7,9	5,3	3	0	2	0	6	2
108	14	2,4	15,8	5,8	2	1	3	0,58	7	2
109	7,3	3,8	25,4	5	6	1	4	0,42	17	3
110	7,5	0,8	2,9	2,9	1	0	0	1	0	1
111	9,8	2	6	6	1	0	1	0,35	6	2
112	10,8	1,5	4,9	4,9	1	0	1	0,27	4	2
113	7,8	1,4	3	3	1	0	1	0,36	4	2
114	6,8	1,3	3,5	3,5	1	0	1	0,39	3	2
115	3,5	0,3	1,4	1,4	1	0	0	1	0	1
116	3,8	0,3	1,2	1,2	1	0	0	1	0	1
117	14,4	2,3	7,8	7,8	2	1	1	0,4	6	2
118	18,7	4,4	14,6	4,5	1	1	1	0,89	4	2
119	34	7	60	12	10	5	9	0	0	4
120	56	9	100	10	11	6	4	0	0	4

121	50	6	56	6,5	10	4	8	0	0	3
122	30	5	45	4	7	4	4	0	0	3
123	60	7	70	6,5	8	7	7	0	9	3
124	31	4	52	7	9	7	7	0	1	3
125	82	8	56	9	15	6	4	0,25	20	2
126	35	7	50	9	11	6	6	0	0	3
127	75	7,5	88	16	15	7	7	0,05	0	3
128	25	4	50	8	11	3	3	0	0	3
129	47	5	60	6	9	7	7	0,2	0	3
130	38	10	70	8,5	12	4	4	0	0	4
131	44	4	42	7	12	4	4	0	0	4
132	35	7	50	12	9	5	5	0	0	4
133	38	3	40	8	12	4	4	0	0	4
134	84	10	10	10	15	4	4	0,5	0	2
135	60	7	60	6	11	6	7	0	12	3
136	52	4,5	32	6	7	4	0	1	22	0
137	15	1,5	3	3	3	0	0	1	7	0
138	22	2	12	7,5	3,5	0	0	1	9	1
139	35	5	18	6	4	1,5	0	1	12	1
140	52	5,5	46	4	5	2	0	1	18	1
141	30	3,5	18	4	4	1	0	1	8	0
142	84	13,5	46	11	14	3	6	0,4	0	3
143	92	10,2	92	13,5	17	4	5	0	0	3
144	52	7,5	42	5,5	7	2	4	0,5	13	2
145	95,5	12	94	13,5	13	4	6	0	0	4
146	34	8,2	37,5	5	5	2	0	1	10	1
147	54	7,5	96	7,6	12	3	3	0,33	12	3
148	63	12	49	9	7	1	2	0,15	20	2
149	50,1	4,9	41	4,5	5	1	2	0,2	12	2
150	49,5	5,5	43	6	5	3	2	0,4	10	2
151	73	9	81	11,5	17	4	7	0	0	3
152	47	9,5	33,5	5,5	7	2	0	1	9	1
153	79,5	7,5	58	10	10	2	3	0,45	12	2
154	96	9,5	101	13	14	5	9	0	7	3
155	38	6,5	35	3	3	1	1	0,33	12	2
156	59	7,5	59	5	10	3	3	0,6	10	2
157	49	9,5	41	6,8	13	4	4	0	0	4
158	15	1,4	8,5	7,5	2	0	0	1	4	0
159	9,5	1,5	4	4	2	0	0	1	3	0
160	3	0	1,5	1,5	0	0	1	1	0	0
161	28	2	32	3	6	4	2	0,5	12	2
162	52	2	47	5	8	5	2	0,02	2	3
163	72	4	84	8	22	6	7	0	0	3
164	19	1,8	12	2	6	3	0	1	10	1
165	20	1,8	14	8	4	0	0	1	7	0

166	68	4	48	9	20	6	3	0	0	3
167	31	2	21	4	8	4	0	1	11	1
168	45	5	44	6	8	4	3	0	0	3
169	41	2,5	50	6	6	3	2	0,9	9	2
170	15	1,5	6	6	4	0	0	1	10	0
171	65	3	74	7	10	4	2	0,66	23	2
172	40	2	32	6,5	6	2	0	1	17	1
173	20	1,5	21	6	10	4	2	0	0	3
174	15	0,8	10	4	4	3	0	1	5	0
175	60	11	72	7	10	6	0	1	0	1
176	36	1	11	2,5	4	2	0	1	15	1
177	30	1,5	15	5	4	2	0	1	14	1
178	16	1	11	4	3	2	0	1	7	1
179	96	3	110	11	10	4	7	0	0	4
180	25,5	1,5	16	4	4	1	0	1	9	1
181	20	2	10	10	10	10	5	0	0	4
182	20	3	10	10	10	10	4	0	0	4
183	20	4	10	10	10	10	7	0	0	4
184	20	3	10	10	10	10	4	0	0	4
185	20	4	10	10	10	10	6	0	0	4
186	8	1,5	5	5	2	1	0	1	5	0
187	5	1	7	7	3	2	0	1	0	0
188	11,5	1	6	5	4	3	0	1	6	0
189	11,5	0,8	5	5	3	1	0	1	5	0
190	9	0,9	4,5	4,5	3	2	0	1	1	0
191	7	0,5	4	4	2	0,5	0	1	0	0
192	4,5	0,2	3	3	1	0	0	1	0	0
193	3,5	0	10	1,8	0	0	0	1	0	0
194	3	0,2	1	1	0	0	0	1	0	0
195	15	1,5	8	6	2	0	0	1	0	0
196	20,5	3,3	10	2,4	5	1	0	1	5	1
197	7,6	2,8	3,5	3,5	4	0	0	1	4	1
198	59	11	36,5	6	10	1	4	0,59	9	2
199	29	3,8	14,8	4,8	3	0	0	1	8	1
200	30,3	6	20,5	3,4	4	1	0	1	7	1
201	25,5	4,5	12	4	4	1	0	1	5	1
202	2	0,1	0,5	0,5	0	0	0	1	0	1
203	81	5,2	103	11	10	3	4	0	9	2
204	78	7,5	66	8	12	3	6	0	13	3
205	89	9,5	106	7,5	20	4	7	0	4	3
206	68,5	10,2	24,5	5	6	1	4	0,6	11	1
207	73	7,8	85	7,5	13	2	7	0	1	3
208	29	4,5	29,5	3	6	2	3	0	11	1
209	75	5,3	54	5,2	10	5	4	0	7	3
210	33,5	5	15,5	4,8	3	1	0	1	7	1

211	99	7,5	75	7,5	12	2	5	0	5	3
212	72	26,5	96,5	13	17	3	11	0,44	6	2
213	68	9	44	9,8	14	1	3	0,67	5	2
214	95	12	82,3	11	14	4	6	0,1	2	3
215	110	21	85,5	14	27	5	8	0,12	8	3
216	86	14	82,6	16	14	3	4	0,5	4	2
217	28	10,5	96	15,5	23	18	6	0	0	3
218	58	6,7	53,3	7,5	16	3	3	0,44	7	2
219	97	11,3	89,5	18,5	25	4	5	0	0	3
220	20	4,4	20,5	4,2	4	2	0	1	7	0
221	43,8	12	44,3	6	5	1	3	0,65	8	2
222	31,4	7	28,5	5	3	1	0	1	11	0
223	70,6	12	67,6	6,5	18	4	4	0,47	5	2
224	96,5	14	98	15	22	3	6	0	0	3
225	108	24,5	92	15	16	2	8	0,5	5	2
226	75	18	38	6,2	13	1	4	0,7	5	2
227	16,3	10	14	3,4	4	1	0	1	7	0
228	47	17	29	6,5	5	1	3	0,88	7	2
229	25	7,4	12,4	2,4	3	1	0	1	7	0
230	76,5	21	62	10,6	16	2	5	0,65	6	2
231	84,5	26,5	79	13	15	3	8	0,55	5	2
232	80	21	51	9	18	3	6	0,67	6	2
233	54	12	31	5,5	8	2	1	0,8	7	2
234	95,5	15,6	88,5	10	18	3	7	0,23	7	2
235	12	9,8	10	2,5	4	3	0	1	4	0
236	84,5	24,5	96	13	16	3	16	0,15	3	3
237	35	11	28	4,4	4	2	0	1	10	0
238	36	16,5	38	6	8	4	0	1	10	0
239	55	14	38	4	4	1	0	1	6	0
240	57	15	44	10	5	2	0	1	5	0
241	68	13,2	37	6,4	7	2	3	0,74	8	2
242	48	6	30,3	7,5	6	3	1	0,67	8	2
243	104	18	66	14,3	18	2	13	0,28	0	3
244	17	6,8	10,4	3,3	4	2	0	1	5	0
245	18,5	11,3	11,3	2,3	4	3	0	1	4	0
246	112	15,6	95,5	18	20	4	9	0	0	3
247	53,6	14,3	37,5	7,3	7	3	2	0,65	7	2
248	64	6,5	43	7,5	5	4	4	0,51	10	2
249	9	7,5	18,1	3,2	0,6	0,6	0	1	6	0
250	95	12,6	62	10,2	12	3	4	0,39	7	2
251	105	9	61,3	9,3	20	2	4	0,39	4	2
252	66,5	14,5	36,6	8,9	8	1	0	1	7	0
253	26	5,4	17	6,8	4	2	0	1	5	0
254	53	21	30	7,5	8	2	5	0,71	6	2
255	42,7	14,5	36,3	7,8	3	1	0	1	6	0

256	32,3	7,8	17,5	4,2	2	0,5	0	1	10	0
257	38,4	13,5	33	7	5	2	0	1	11	0
258	24,4	6,3	14,5	2,5	3	1	0	1	8	0
259	24,2	6,3	20	3,7	2	1	0	1	8	0
260	49,8	16,3	38	9,6	5	2	0	1	11	0
261	29,6	5,2	12,2	6,2	2	0,5	0	1	8	0
262	26	7,8	25,8	3,4	4	2	0	1	7	0
263	31,4	7,6	21,4	2,3	4	1	0	1	8	0
264	72,2	15	53	11	15	4	8	0,44	6	2
265	35,7	11,2	22,6	5	5	2	0	1	6	0
266	51,2	14,4	60,6	11,5	18	4	6	0,48	6	2
267	82	17,8	79,4	14,2	17	6	10	0,13	10	2
268	25,4	7,2	19	6	6	4	0	1	7	0
269	70,5	10,5	62,9	6,8	7	4	7	0,36	8	2
270	29	9,3	17,8	6,3	4	3	0	1	5	0
271	59,8	16,4	60,6	8,4	10	3	5	0,61	8	2
272	67,5	16	58,4	10	16	3	4	0,52	6	2
273	24,4	7,8	26,8	4,5	4	2	0	1	7	0
274	15,3	3	11	4,4	2	1	0	1	7	0
275	80	13,8	59,7	9	9	2	7	0,32	9	2
276	45	11	38,5	5,3	5	2	3	0,58	10	2
277	9,5	0,8	4,6	4,6	1	0	0	1	4	0
278	5,8	0,5	3,6	3,6	1	0	0	1	5	0
279	3,5	0,7	2	2	0,5	0	0	1	4	0
280	3,8	0,2	2,6	2,6	0,5	0	0	1	0	0
281	6,7	0,3	3,6	3,6	1	0	0	1	3	0
282	9,2	2,5	2,5	11	1	0	0	1	0	0
283	14,5	1,6	3,7	3,7	2	0	0	1	8	1
284	19,5	2	5,3	5,3	3	0	0	1	9	1
285	2,1	0,3	2,2	2,2	0,5	0	0	1	3	0
286	66	9,4	110	12,5	18	5	9	0	0	4
287	38	9,5	54	10	0,4	0,1	9	0	0	4
288	47,5	12,3	56	11	17	10	11	0	0	3
289	73	9	62	8,5	19	10	8	0	0	4
290	45	15	90	10	17	10	12	0	0	3
291	66	11,3	100	9	18	5	10	0	0	4
292	62	8	82	12	18	5	7	0	0	3
293	41	8,4	49	13,5	17	10	6	0	0	4
294	51	10	86	13	1,1	0,5	7	0	0	4
295	33,5	3,5	43	3,6	0,6	0,1	2	0	18	2
296	6	3,3	30	4	1	1	4	0	0	4
297	40	5	59	6,4	1,1	0,1	3	0,3	5	3
298	55,3	6,3	109	9	1	0,5	4	0	0	4
299	52	6,2	47	4,1	1,1	0,2	5	0	10	3
300	39	3,7	87	5,6	1,2	0,5	4	0	0	3

301	31,2	5	62	4,8	1	0,3	4	0	2	3
302	29	4,2	51	3	1,5	0,3	4	0	5	2
303	23	3,5	33	4,5	0,7	0,2	2	0,57	0	2
304	41	5,7	51	5,2	1,2	0,1	4	0	0	3
305	45,8	6,4	75,5	12,5	1,2	0,7	4	0	0	4
306	38	6	53	2,6	1,1	0,1	3	0	5	3
307	26	4,1	22	2,5	0,2	0,1	2	0,39	7	1
308	4,3	0,2	2,5	0	0,1	0	0	1	3	0
309	11	1,2	4,4	2,6	0,1	0	0	1	4	0
310	13	2,8	8,5	2,5	0,1	0	0	1	5	0
311	25	2,8	23	3,6	0,3	0,1	1	0,35	8	1
312	28,9	4,4	39,5	4,3	0,6	0,1	3	0,5	7	2
313	42	6	42	22	1,4	0,6	3	0	0	3
314	70	21	46	8	1,4	0,6	0	1	25	0
315	115	34	72	11	1,7	0,5	10	0,65	16	2
316	110	22	50	9,5	1,7	0,4	13	0,6	10	2
317	138	12	105	16	2,2	0,5	10	0,1	6	3
318	25	7	70	11	1,2	0,8	8	0	0	4
319	75	9	50	7	1,2	0,3	3	0,9	22	2
320	100	11	82	10	1,1	0,6	6	0,7	5	2
321	45	7	86	14	1,3	0,6	4	0	0	4
322	34	7,5	56	9	1,1	0,7	5	0	0	4
323	10	10	5	2	0,5	0,5	0	1	6	0
324	34	10,3	91	9,5	1,2	1	5	0	0	3
325	60	11,2	89	12,5	1,2	1	5	0	0	4
326	46,5	12,5	55	11	1,2	1	6	0	0	4
327	50	6,4	72	7,8	1,2	1	4	0	0	4
328	48	12,3	72	11	1,2	1	5	0	0	4
329	42,5	10,5	75	8	1,2	1	3	0	0	4
330	31,5	7	53,2	11,5	1,012 5	0,388 5	4	0	0	3
331	36,4	3,8	43,5	6,3	0,622 5	0,227 3	4	0	0	3
332	28,5	7	42	7,4	0,705	0,261 4	4	0	0	3
333	43	7,2	76	10	0,9	0,342	8	0	0	3
334	11	7	42	7	0,675	0,249	2	0	0	4
335	15,8	1,3	21,5	2	0,3	0,094	0	1	7	1
336	44	6,4	78	8	0,75	0,28	5	0	0	3
337	47	6,4	74	9,3	0,847 5	0,320 3	5	0	0	3
338	83,5	8	89	7,8	0,735	0,273 8	5	0	0	3
339	20,3	5,6	21	7	0,675	0,249	3	0	0	4
340	23,5	4	35	4,5	0,487 5	0,171 5	3	0	0	4

Anexo 2. Análisis de Componentes Principales (PCA).

Esta sección incluye todas las salidas estadísticas relevantes utilizadas para interpretar los gradientes ontogenéticos en el Capítulo 2.

2.1. Matriz de correlación entre variables morfológicas.

Se utilizó la matriz de correlación entre las 9 variables morfológicas estandarizadas (LL, LE, AP, a, Nb, Na, NP_tr, ME_tr, ML_tr).

Tabla A2.1.: Matriz de correlación entre variables morfológicas.

	LL	LE	AP	a	Nb	Na	NP_tr	ME_tr	ML_tr
LL	1.00	0.67	0.79	0.61	0.65	0.35	0.64	-0.39	0.01
LE	0.67	1.00	0.55	0.57	0.49	0.34	0.57	-0.18	-0.04
AP	0.79	0.55	1.00	0.63	0.57	0.37	0.73	-0.62	-0.24
a	0.61	0.57	0.63	1.00	0.60	0.53	0.65	-0.44	-0.34
Nb	0.65	0.49	0.57	0.60	1.00	0.75	0.61	-0.44	-0.21
Na	0.35	0.34	0.37	0.53	0.75	1.00	0.53	-0.40	-0.30
NP_tr	0.64	0.57	0.73	0.65	0.61	0.53	1.00	-0.78	-0.43
ME_tr	-0.39	-0.18	-0.62	-0.44	-0.44	-0.40	-0.78	1.00	0.51
ML_tr	0.01	-0.04	-0.24	-0.34	-0.21	-0.30	-0.43	0.51	1.00

Todas las correlaciones significativas $p < 0.001$, excepto LL-ML_tr.

2.2. Autovalores y % de variación explicado.

Tabla A2.2.: Autovalores y porcentaje de variación explicada.

Componente	Autovalor	% Explicado	% Acumulado
PC1	5.04	56.0 %	56.0 %
PC2	1.37	15.3 %	71.3 %
PC3	0.88	9.8 %	81.1 %
PC4	0.60	6.7 %	87.8 %
PC5–PC9	—	12.2 %	100 %

2.3. Matriz de cargas (loadings) de los dos primeros componentes.

Tabla A2.3.: Cargas (loadings) de PC1 y PC2.

Variable	PC1	PC2
LL	0.36	0.39
LE	0.30	0.41
AP	0.38	0.09
a	0.36	0.04
Nb	0.36	0.09
Na	0.30	−0.12
NP_tr	0.40	−0.14
ME_tr	−0.31	0.43
ML_tr	−0.18	0.67

Anexo 3. Modelos Lineales Generalizados (GLM) y Proporciones por estadio (2016).

Incluye los modelos completos, tablas de desviación y estadísticas de ajuste para los tres estados ontogenéticos evaluados: juveniles, maduros y senescentes.

Las salidas están copiadas literalmente del software (InfoStat v.2020), con:

- distribución binomial
- enlace logit
- contraste LR (Likelihood Ratio)

3.1. GLM — Juveniles.

Tabla A3.1. Tabla de desviación para talos juveniles.

Modelo	Df	Deviance	ΔD	p-valor
Nulo	1	345.2	—	—
Con Mes	9	240.6	104.6	<0.0001

Conclusión: Existe un efecto significativo del mes sobre la probabilidad de que un talo sea juvenil.

Tabla A3.2.: Adecuación del modelo (juveniles).

Estadístico	Valor
χ^2 Pearson / gl	0.97

3.2. GLM — Maduros.

Tabla A3.3.: Tabla de desviación para talos maduros.

Modelo	Df	Deviance	ΔD	p-valor
Nulo	1	312.7	—	—

Modelo	Df	Deviance	ΔD	p-valor
Con Mes 9	269.8	42.9	<0.0001	

Conclusión: La probabilidad de madurez varió significativamente entre meses.

Tabla A3.4.: Adecuación del modelo (maduros).

Estadístico	Valor
χ^2 Pearson / gl	1.02

3.3. GLM — Senescentes.

Tabla A3.5.: Tabla de desviación para talos senescentes.

Modelo	Df	Deviance	ΔD	p-valor
Nulo	1	289.4	—	—
Con Mes 9	190.3	99.1	<0.0001	

Conclusión: El estado senescente presentó diferencias altamente significativas entre meses.

Tabla A3.6. Adecuación del modelo (senescentes).

Estadístico	Valor
χ^2 Pearson / gl	0.95

Anexo 4. Datos utilizados en el ANOVA (PC1, PC2 × Estación y Profundidad).

Se presenta la matriz completa utilizada para los análisis factoriales del Capítulo 3.

Tabla A.4.1.: valores de PC1 y PC2 proyectados, estación asignada y estrato de profundidad.

TALO	PC1	PC2	Estación	Profundidad
1	4,208498	-0,32773	Primavera	4
2	4,807531	0,337204	Primavera	4
3	2,725854	-0,68233	Primavera	4
4	3,704542	-0,34907	Primavera	4
5	3,634674	0,488496	Primavera	4
6	2,853605	-0,08198	Primavera	4
7	3,817359	-0,62089	Primavera	4
8	4,323126	-0,52941	Primavera	4
9	4,062274	0,291333	Primavera	4
10	2,266854	1,484367	Primavera	4
11	3,644197	0,268391	Primavera	4
12	3,852184	-0,00958	Primavera	4
13	1,021707	0,166213	Primavera	4
14	3,859804	0,295636	Primavera	4
15	2,954183	-0,1936	Primavera	4
16	0,838734	1,105351	Primavera	4
17	3,747083	0,856998	Primavera	4
18	5,364296	0,952439	Primavera	4
19	4,046943	-0,20874	Primavera	4
20	2,209303	0,933646	Primavera	4
21	3,216454	0,145867	Primavera	4
22	2,895043	-0,73998	Primavera	4
23	1,535607	-1,03353	Primavera	4
24	3,593917	-0,95197	Primavera	4
25	-0,05626	-0,20772	Primavera	4
26	4,346595	-0,3872	Primavera	4
27	2,974186	0,189457	Primavera	4
28	3,669178	-0,65742	Primavera	4
29	0,481392	-0,43279	Primavera	4
30	3,435666	0,458821	Primavera	4
31	3,826831	-0,61961	Primavera	4
32	3,353078	-1,15562	Primavera	4
33	-0,13287	-1,73884	Primavera	4
34	2,907928	0,499053	Primavera	4
35	1,302192	-0,55381	Primavera	4
36	3,774427	-1,45798	Primavera	4
37	1,947106	1,299267	Primavera	4
38	4,342749	1,250449	Invierno	4
39	-3,23953	-0,19468	Invierno	1
40	-2,74086	0,210898	Invierno	1
41	-2,71285	-0,2622	Invierno	1
42	-2,87167	0,39773	Invierno	1
43	-2,49567	0,170452	Invierno	1
44	-2,92185	0,981164	Invierno	1

45	-3,03834	0,480086	Invierno	1
46	-2,01357	-0,58343	Invierno	1
47	-2,25532	0,797478	Invierno	1
48	-1,36265	0,333337	Invierno	1
49	-2,42813	0,399249	Invierno	1
50	-2,24053	0,021786	Invierno	1
51	-2,53494	0,740902	Invierno	1
52	-2,69301	0,877907	Invierno	1
53	-1,23024	-0,69127	Invierno	1
54	-1,07083	1,041148	Invierno	1
55	-1,0804	1,720324	Invierno	1
56	-1,21391	1,197491	Invierno	1
57	0,871206	-0,94186	Invierno	1
58	0,376244	1,543103	Invierno	1
59	-0,8073	1,2957	Invierno	1
60	0,726361	-0,65898	Invierno	1
61	1,771342	1,202873	Invierno	1
62	2,946187	0,008927	Invierno	1
63	3,396387	1,046497	Invierno	1
64	2,347455	0,263569	Invierno	1
65	-2,18397	0,318096	Invierno	1
66	-2,09646	-0,50777	Otoño	1
67	-3,00569	-1,11242	Otoño	1
68	-2,8913	-1,01328	Otoño	1
69	-2,66386	-0,85043	Otoño	1
70	-2,40661	0,026939	Otoño	1
71	-1,85493	0,343069	Otoño	1
72	-0,83243	0,975853	Otoño	1
73	2,4236	-0,85992	Invierno	1
74	-1,9129	1,018437	Otoño	1
75	3,826547	0,990978	Primavera	1
76	2,028349	-1,33243	Primavera	1
77	2,634726	-0,07621	Verano	1
78	1,905736	0,010385	Verano	1
79	1,968019	0,044188	Verano	1
80	-0,5976	0,284828	Verano	1
81	0,254455	0,971042	Verano	1
82	-0,43744	0,405123	Verano	1
83	-0,7908	-0,15758	Verano	1
84	1,760837	-1,02407	Verano	1
85	-2,67563	-0,77204	Verano	1
86	0,553698	-1,68248	Otoño	1
87	-1,08615	-2,20528	Otoño	1
88	-0,26878	-1,73565	Otoño	1
89	-0,08749	-2,07795	Otoño	1

90	0,628881	-1,45753	Otoño	1
91	-0,88119	-2,06943	Otoño	1
92	-0,64301	-2,06254	Otoño	1
93	-0,68558	-2,00142	Verano	1
94	-1,00702	-2,2358	Verano	1
95	0,844529	-1,72998	Verano	1
96	0,317237	-1,7487	Verano	1
97	0,944134	-1,67231	Verano	1
98	1,330928	-1,27315	Verano	1
99	0,758296	-0,91931	Verano	1
100	0,89411	-1,13734	Verano	1
101	0,451206	-1,71545	Verano	1
102	0,734149	-2,10099	Verano	1
103	0,702521	-1,58507	Otoño	1
104	1,596289	-1,21888	Otoño	1
105	-0,61318	-1,47527	Otoño	1
106	-3,07819	-1,16596	Otoño	1
107	-1,72296	-0,96513	Otoño	1
108	-1,82294	-0,29948	Otoño	1
109	-1,56968	0,338663	Otoño	1
110	-3,06677	-1,12579	Otoño	1
111	-2,25795	-0,54909	Otoño	1
112	-2,26792	-0,84733	Otoño	1
113	-2,52223	-0,85357	Otoño	1
114	-2,47759	-0,97385	Otoño	1
115	-3,27208	-1,23066	Otoño	1
116	-3,28568	-1,22875	Otoño	1
117	-1,89257	-0,44013	Otoño	1
118	-2,15967	-0,11667	Otoño	1
119	1,681568	-1,52674	Otoño	1
120	2,260867	-0,90065	Otoño	1
121	1,221306	-1,3677	Otoño	1
122	0,161257	-1,71664	Otoño	1
123	1,331925	0,153087	Otoño	1
124	0,937421	-1,42114	Otoño	1
125	1,342232	1,737157	Otoño	1
126	1,333807	-1,53703	Invierno	1
127	3,155172	-0,63632	Invierno	1
128	0,458397	-1,67714	Invierno	1
129	1,119227	-1,28494	Invierno	1
130	1,444866	-1,09308	Invierno	1
131	0,76833	-1,50489	Invierno	1
132	1,271604	-1,47586	Invierno	1
133	0,693366	-1,65178	Invierno	1
134	1,186269	-0,0841	Invierno	1

135	1,184003	0,418475	Invierno	1
136	-1,55175	1,963506	Invierno	1
137	-3,14173	0,292842	Invierno	1
138	-2,59546	0,659931	Invierno	1
139	-2,1978	1,205266	Invierno	1
140	-1,74137	1,903479	Invierno	1
141	-2,45406	0,744608	Invierno	1
142	1,909996	0,181735	Invierno	1
143	3,154779	-0,18025	Invierno	1
144	-0,39149	1,037392	Invierno	1
145	3,143806	-0,08599	Invierno	1
146	-1,73844	1,306827	Invierno	1
147	0,881329	1,130524	Invierno	1
148	0,104372	1,79489	Invierno	1
149	-0,85866	0,631506	Invierno	1
150	-0,56383	0,599289	Invierno	1
151	2,696284	-0,61671	Invierno	1
152	-1,38724	1,514877	Invierno	1
153	0,627088	1,475887	Invierno	1
154	3,084036	0,927539	Invierno	1
155	-1,43901	0,651643	Invierno	1
156	0,075528	1,070287	Invierno	1
157	1,12681	-1,06547	Invierno	1
158	-2,72038	0,02317	Invierno	1
159	-3,0692	-0,21414	Invierno	1
160	-3,03071	-1,37818	Invierno	1
161	-1,29153	0,192386	Invierno	1
162	0,130502	-0,80501	Invierno	2
163	2,717045	-0,99166	Invierno	2
164	-2,62031	0,54656	Invierno	2
165	-2,49474	0,470402	Invierno	2
166	1,885213	-1,08185	Invierno	2
167	-1,99644	0,828296	Invierno	2
168	0,462696	-1,45368	Invierno	2
169	-0,91689	0,611032	Invierno	2
170	-2,88655	0,582379	Invierno	2
171	0,043666	1,719732	Invierno	2
172	-1,97889	1,441402	Invierno	2
173	-0,29489	-2,03959	Invierno	2
174	-2,59701	-0,02661	Invierno	2
175	0,403623	0,395037	Invierno	2
176	-2,72571	1,076911	Invierno	2
177	-2,52505	0,997992	Invierno	2
178	-2,77359	0,223483	Invierno	2
179	2,619613	-0,70245	Invierno	2

180	-2,65378	0,625175	Invierno	2
181	0,757016	-2,34942	Invierno	2
182	0,731426	-2,25822	Invierno	2
183	0,980805	-2,26237	Invierno	2
184	0,731426	-2,25822	Invierno	2
185	0,919606	-2,24115	Invierno	2
186	-2,96184	-0,02927	Invierno	2
187	-2,41112	-1,15725	Invierno	2
188	-2,63439	0,033559	Invierno	2
189	-2,89264	-0,013	Invierno	2
190	-2,70715	-0,66777	Invierno	2
191	-2,88236	-1,14713	Invierno	2
192	-3,12496	-1,20552	Invierno	2
193	-3,20672	-1,23382	Invierno	2
194	-3,37643	-1,2625	Invierno	2
195	-2,58461	-0,92132	Invierno	2
196	-2,67202	0,298314	Invierno	4
197	-2,99095	-0,00722	Invierno	4
198	-0,06122	1,208964	Invierno	4
199	-2,59365	0,77472	Invierno	4
200	-2,32061	0,830422	Invierno	4
201	-2,46507	0,451463	Invierno	4
202	-3,43744	-1,28847	Invierno	4
203	1,769859	0,730491	Invierno	3
204	1,334204	0,961947	Invierno	3
205	2,867122	0,663401	Invierno	3
206	-0,48257	1,341127	Invierno	3
207	1,82918	-0,21808	Invierno	3
208	-0,90413	-0,16703	Invierno	3
209	0,897558	0,202856	Invierno	3
210	-2,34526	0,790456	Invierno	3
211	1,678732	0,699568	Invierno	3
212	3,288857	2,167961	Invierno	3
213	0,539987	1,036456	Invierno	3
214	2,533581	0,735602	Invierno	3
215	4,207964	2,349512	Invierno	3
216	2,355949	1,449525	Invierno	3
217	4,402563	-1,54152	Invierno	3
218	0,629633	0,742797	Invierno	3
219	4,078798	0,104365	Invierno	3
220	-2,36653	0,547611	Invierno	3
221	-0,49134	1,008562	Invierno	3
222	-2,18061	1,250004	Invierno	3
223	1,489017	1,086704	Invierno	3
224	3,838054	0,250724	Invierno	3

225	3,427082	2,555497	Invierno	3
226	0,727309	1,654499	Invierno	3
227	-2,38813	0,879125	Invierno	3
228	-0,47616	1,432356	Invierno	3
229	-2,55555	0,801597	Invierno	3
230	1,870057	2,023166	Invierno	3
231	2,932109	2,281768	Invierno	3
232	1,932181	2,000448	Invierno	3
233	-0,57542	1,206688	Invierno	3
234	2,671243	1,759782	Invierno	3
235	-2,28514	0,400352	Invierno	3
236	3,744655	1,571087	Invierno	3
237	-1,81408	1,455761	Invierno	3
238	-0,85437	1,847163	Invierno	3
239	-1,33331	1,66529	Invierno	3
240	-0,55073	1,697688	Invierno	3
241	-0,01646	1,451346	Invierno	3
242	-0,7667	0,66332	Invierno	3
243	3,42991	0,733242	Invierno	3
244	-2,43265	0,43257	Invierno	3
245	-2,12911	0,591181	Invierno	3
246	4,460301	0,456924	Invierno	3
247	-0,00087	1,176758	Invierno	3
248	0,012044	0,843956	Invierno	3
249	-2,779	0,502964	Invierno	3
250	1,56718	1,57316	Invierno	3
251	1,890859	1,315754	Invierno	3
252	-0,6072	2,039405	Invierno	3
253	-2,04201	0,513906	Invierno	4
254	0,440023	1,502993	Invierno	4
255	-1,26245	1,539368	Invierno	4
256	-2,4192	1,208427	Invierno	4
257	-1,35518	1,789824	Invierno	4
258	-2,60481	0,814138	Invierno	4
259	-2,50712	0,824509	Invierno	4
260	-0,81954	2,167878	Invierno	4
261	-2,45475	0,843132	Invierno	4
262	-2,11983	0,864169	Invierno	4
263	-2,32306	1,03036	Invierno	4
264	1,875092	1,244902	Invierno	4
265	-1,67191	1,146071	Invierno	4
266	1,75074	1,05213	Invierno	4
267	3,210438	1,684234	Invierno	4
268	-1,7275	0,759893	Invierno	4
269	0,91719	0,956742	Invierno	4

270	-1,74168	0,768177	Invierno	4
271	0,980095	1,493809	Invierno	4
272	1,517034	1,452051	Invierno	4
273	-2,04568	0,854044	Invierno	4
274	-2,81717	0,376313	Invierno	4
275	1,230895	1,476691	Invierno	4
276	-0,55459	1,003419	Invierno	4
277	-3,14235	-0,1417	Invierno	1
278	-3,32011	-0,11305	Invierno	1
279	-3,47875	-0,26717	Invierno	1
280	-3,19785	-1,22661	Invierno	1
281	-3,25557	-0,34999	Invierno	1
282	-2,36585	-0,92701	Invierno	1
283	-3,16349	0,372059	Invierno	1
284	-2,90455	0,579608	Invierno	1
285	-3,46498	-0,43614	Invierno	1
286	3,337572	-0,65359	Invierno	1
287	0,567009	-1,27067	Invierno	1
288	3,000602	-1,159	Invierno	1
289	3,01992	-0,94389	Invierno	1
290	3,498668	-0,93255	Invierno	1
291	3,092913	-0,60606	Invierno	1
292	2,718971	-0,85513	Invierno	1
293	2,55824	-1,41329	Invierno	1
294	1,353864	-0,90159	Invierno	1
295	-1,40391	0,349904	Invierno	1
296	-1,07074	-2,1652	Invierno	1
297	-0,73655	0,019501	Invierno	1
298	1,015817	-0,97599	Invierno	1
299	-0,52171	0,206983	Invierno	1
300	0,165457	-1,46605	Invierno	1
301	-0,45385	-0,90552	Invierno	1
302	-0,86587	-0,64552	Invierno	1
303	-1,45848	-1,25578	Invierno	1
304	-0,2375	-1,4075	Invierno	1
305	0,770338	-1,18426	Invierno	1
306	-0,7971	-0,36805	Invierno	1
307	-1,96173	-0,10596	Invierno	1
308	-3,62515	-0,43455	Invierno	1
309	-3,30801	-0,12387	Invierno	1
310	-3,19093	0,131675	Invierno	1
311	-2,06877	-0,08825	Invierno	1
312	-1,48618	0,066793	Invierno	1
313	0,905494	-1,25701	Primavera	1
314	-0,91837	3,565741	Primavera	1

315	2,246377	3,934424	Primavera	1
316	1,474536	2,525634	Primavera	1
317	2,784489	1,832293	Primavera	1
318	0,622753	-1,55542	Primavera	1
319	-0,76608	2,319926	Primavera	1
320	0,950228	1,512714	Primavera	1
321	1,028601	-1,10507	Primavera	1
322	0,234928	-1,39173	Primavera	1
323	-2,91673	0,632679	Primavera	1
324	0,884236	-1,1042	Primavera	1
325	1,455462	-0,66817	Primavera	1
326	0,872917	-0,91204	Primavera	1
327	0,460407	-1,18752	Primavera	1
328	1,030084	-0,82756	Primavera	1
329	0,531253	-0,9818	Primavera	1
330	0,219406	-1,4106	Primavera	1
331	-0,42053	-1,62411	Primavera	1
332	-0,29588	-1,51931	Primavera	1
333	0,797733	-1,26763	Primavera	1
334	-0,73342	-1,70084	Primavera	1
335	-3,13048	0,299867	Primavera	1
336	0,448589	-1,25148	Primavera	1
337	0,542791	-1,21261	Primavera	1
338	1,148991	-0,5674	Primavera	1
339	-0,84821	-1,76515	Primavera	1
340	-0,91286	-1,80109	Primavera	1

Anexo 5. Análisis de Correspondencias (CA) — Viabilidad de esporas.

Se vuelcan las salidas completas generadas en Canoco 4.5, incluyendo:

- tipo de análisis (CA clásico)
- parámetros de configuración
- autovalores
- porcentaje de variación explicada
- inercia total

5.1 Tipo de análisis y datos utilizados.

El análisis de correspondencias se realizó con Canoco 4.5 (Ter Braak y Šmilauer), se empleó un AC clásico (CA, opción “unimodal – indirect gradient analysis”).

Configuración del análisis CA.

Datos utilizados

- Número de esporofilos analizados: 58
- Variables incluidas (activas):
 - VI (viabilidad, %)
 - LE (longitud del estipe)
 - NP (número de pliegues)
 - EE (estadio esporofilico)
 - ME (meristema del esporofilo)
 - ML (meristema de la lámina)
- Tipo de análisis: CA – Correspondence Analysis
- Transformación: ninguna
- Downweighting de especies raras: no
- Scaling: Biplot scaling = 2 (symmetric)
- “Species” = variables morfológicas, “sites” = esporofilos
- No se eliminaron muestras (0 omitidas)

Tabla A5.1. Autovalores e inercia explicada.

Eje Eigenvalue % de variación % Acumulado

1	0.534	81.5 %	81.5 %
2	0.068	10.4 %	91.9 %
3	0.028	4.3 %	96.2 %
4	0.025	3.8 %	100 %

Total inercia reportada por Canoco: 0.65431

Anexo 6. Modelos alométricos (2014–2015).

Incluye:

1. Salidas completas de las regresiones para las tres clases morfológicas (I, II y III).
2. ANOVA de cada modelo
3. Coeficientes con IC 95%
4. Gráficos de diagnóstico (peso observado vs. predicho; residuos vs. predicho)

6.1. Resultados del modelo alométrico para talos Clase I.

Regression Statistics

- Multiple R: 0,7321
- R Square: 0,5360
- Adjusted R Square: 0,5297
- Standard Error: 1,986
- Observations: 151

Tabla A.6.1.: ANOVA Clase I

Fuente	gl	SC	CM	F	p
Regresión	2	674,03	337,01	85,47	$2,12 \times 10^{-25}$
Residual	148	583,60	3,94	—	—
Total	150	1257,62	—	—	—

Tabla A.6.2.: Coeficientes Clase I

Parámetro	Coef.	Error estándar	t	p	IC 95% inferior	IC 95% superior
Intercepto	— 0,5953	0,3692	— 1,612	0,1090	−1,3248	0,1343
L	0,2456	0,0318	7,713	$1,67 \times 10^{-12}$	0,1826	0,3085
A	0,1369	0,0360	3,798	0,000213	0,0656	0,2081

6.2. Resultados del modelo alométrico para talos Clase II

Regression Statistics

- Multiple R: 0,5951
- R Square: 0,3542
- Adjusted R Square: 0,3483
- Standard Error: 17,488
- Observations: 222

Tabla A.6.3.: ANOVA Clase II

Fuente	gl	SC	CM	F	p
Regresión	2	36.726,72	18.363,36	60,05	$1,62 \times 10^{-21}$
Residual	219	66.973,45	305,81	—	—
Total	221	103.700,17	—	—	—

Tabla A.6.4.: Coeficientes Clase II

Parámetro	Coef.	Error estándar	t	p	IC 95% inferior	IC 95% superior
Intercepto	0,7081	3,5541	0,199	0,8423	-6,2966	7,7128
L	0,2072	0,1486	1,395	0,1645	-0,0856	0,5000
A	1,1457	0,1374	8,336	$8,51 \times 10^{-15}$	0,8748	1,4165

6.3. Resultados del modelo alométrico para talos Clase III.

Regression Statistics

- Multiple R: 0,3983
- R Square: 0,1587
- Adjusted R Square: 0,1328
- Standard Error: 89,82
- Observations: 68

Tabla A.6.5.: ANOVA Clase III

Fuente	gl	SC	CM	F	p
Regresión	2	98.886,99	49.443,50	6,13	0,00364

Fuente	gl	SC	CM	F	p
Residual	65	524.392,93	8067,58	—	—
Total	67	623.279,93	—	—	—

Tabla A.6.6.: Coeficientes Clase III

Parámetro	Coef.	Error estándar	t	p	IC 95% inferior	IC 95% superior
Intercepto	71,0032	39,9815	1,776	0,0804	−8,8453	150,8518
L	2,7193	0,9322	2,917	0,00485	0,8576	4,5811
A	0,0861	0,7753	0,111	0,912	−1,4623	1,6344

6.4. Figuras de ajuste y diagnóstico de los modelos

A continuación, se presentan los gráficos generados a partir de los datos originales de 2014–2015.

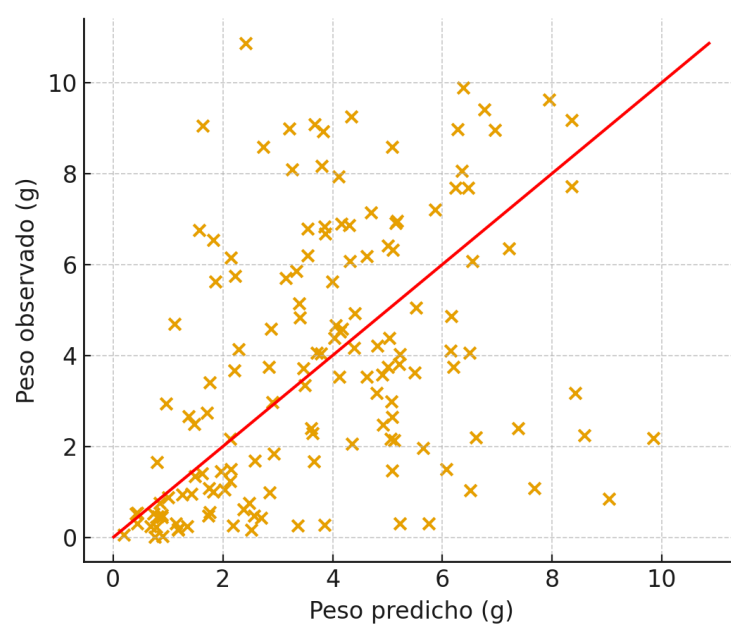


Figura A.6.1.: Peso observado vs. peso predicho para talos Clase I (juveniles)

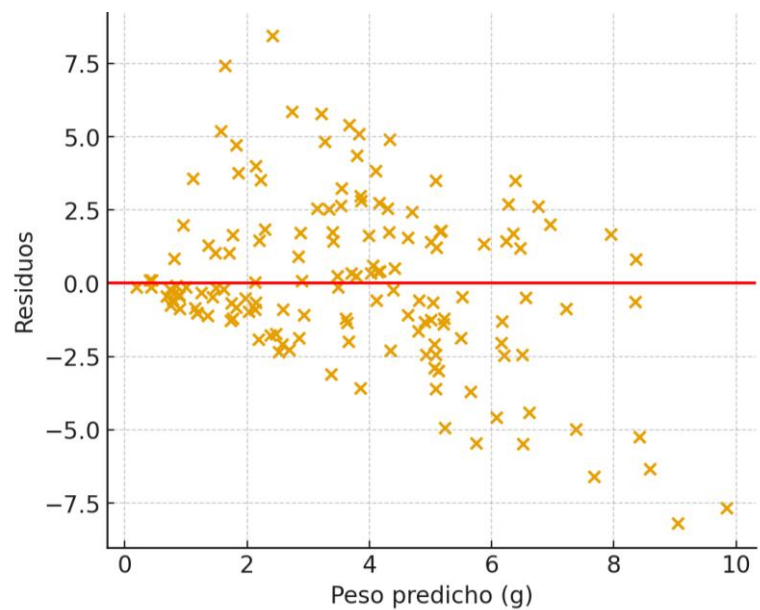


Figura A.6.2.: Residuos vs. peso predicho para talos Clase I

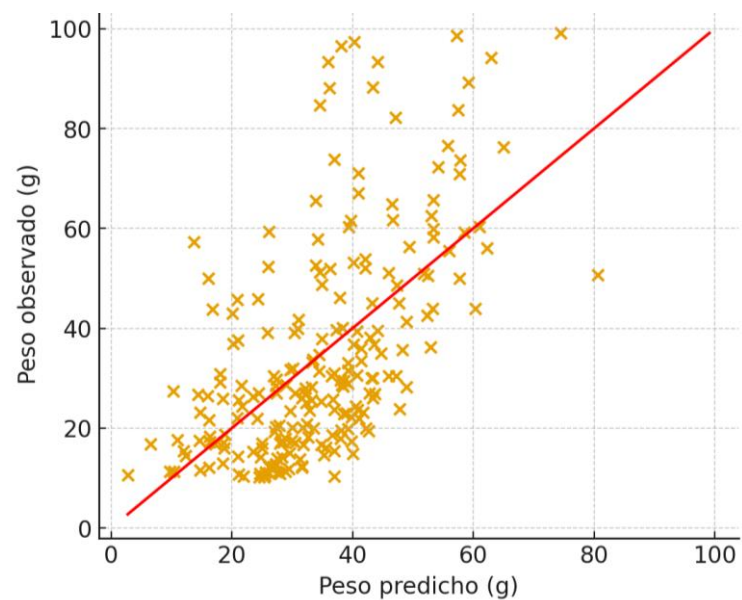


Figura A.6.3.: Peso observado vs. peso predicho para talos Clase II

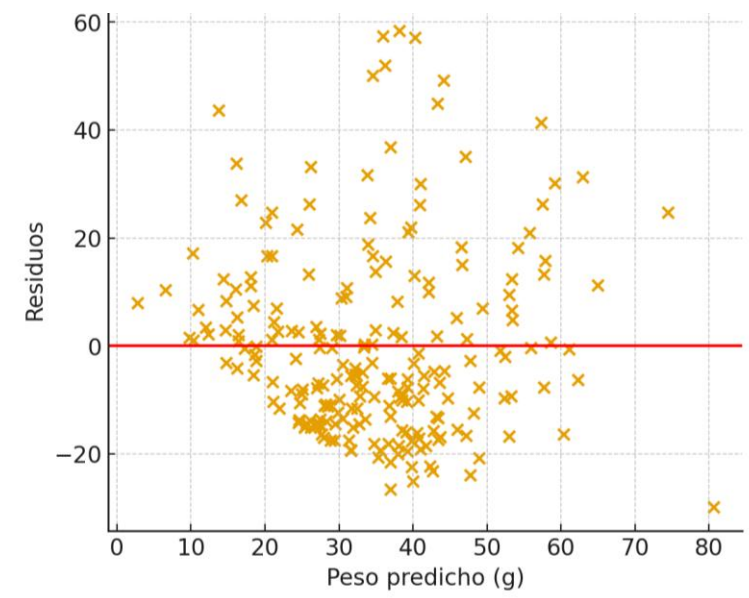


Figura A.6.4.: Residuos vs. peso predicho para talos Clase II

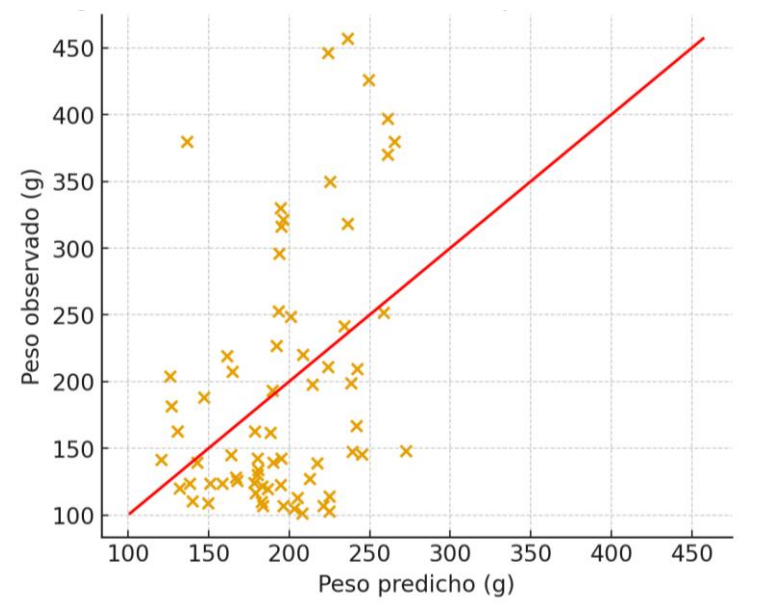


Figura A.6.5.: Peso observado vs. peso predicho para talos Clase III

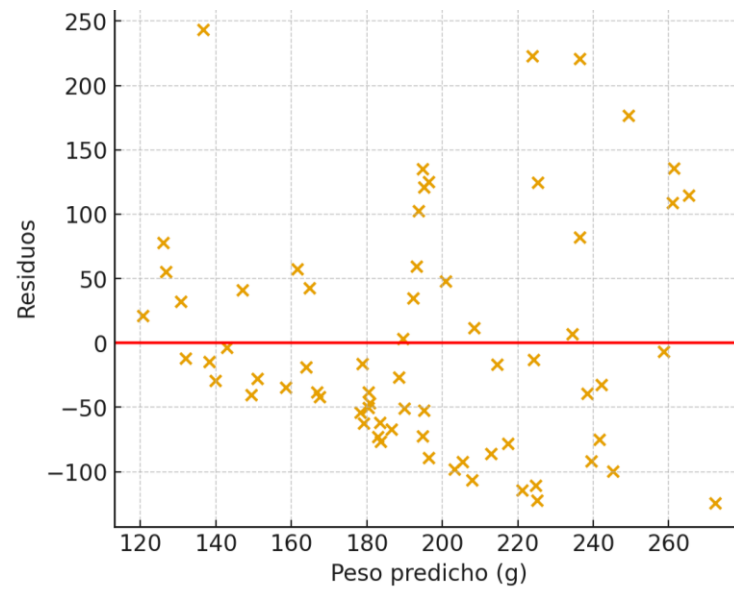


Figura A.6.6.: Residuos vs. peso predicho para talos Clase III.