



**FACTORES QUE REGULAN LA DENSIDAD DE LOS  
MICROPROPÁGULOS DE *Ulva spp.* EN LA BAHÍA SAN ANTONIO  
(RÍO NEGRO, ARGENTINA)**

**Agustina Mariel Caniguan**

Director: Dr. Juan Francisco Saad

Co-directora: Dra. Maite Andrea Narvarte

Licenciatura en Biología Marina  
Escuela Superior de Ciencias Marinas  
Universidad Nacional del Comahue

2023

**FACTORES QUE REGULAN LA DENSIDAD DE LOS  
MICROPROPAGULOS DE *Ulva spp.* EN LA BAHÍA SAN ANTONIO  
(RÍO NEGRO, ARGENTINA)**

**Agustina Mariel Caniguan**

Director: Dr. Juan Francisco Saad

Co-directora: Dra. Maite Andrea Narvarte

Licenciatura en Biología Marina  
Escuela Superior de Ciencias Marinas  
Universidad Nacional del Comahue

2023

## **Agradecimientos**

*A mi director Juan Francisco Saad por introducirme en el estudio del fitoplancton, capacitarme en el uso de una gran variedad de técnicas y métodos que se utilizan para la recolección de datos oceanográficos y biológicos y que junto con mi co-directora Maite Andrea Narvarte me guiaron y acompañaron durante el desarrollo de la Tesina.*

*A la comunidad de la Escuela Superior de Ciencias Marinas: Marianela Gastaldi, Patricio Pereyra, Guillermo Svendsen, Maite Barrena, Denis Landete, Eugenia Becherucci y Victoria Pizzá que colaboraron con el desarrollo de la Tesina.*

*Al Consejo Interuniversitario Nacional de Estímulo a las Vocaciones Científicas (EVC-CIN) y al Club de Investigadores Iniciales (Rising Explorers Club) que financiaron este proyecto.*

*A la comisión organizadora de las XXXVIII Jornadas Argentinas de Botánica y de las XI Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar y el XIX Coloquio de Oceanografía, en los cuales fue posible divulgar la presente investigación.*

*A mi abuela por incentivar-me a lograr mis sueños y a mi madre, mi compañera de vida y apoyo incondicional.*

## Resumen

*Ulva* es un género de algas verdes que presenta un ciclo de vida con fases bentónicas macroscópicas y planctónicas microscópicas (MPU). Debido al incremento de nutrientes en los canales internos de la Bahía San Antonio (BSA, Río Negro) se identifican importantes desarrollos de las fases macroalgales (“mareas verdes”) durante los meses de primavera y principios de verano, donde los MPU alcanzan el 90% de todas las células del fitoplancton en bajamar. Dado el importante régimen macromareal en la región, surgió el interrogante si dicha densidad de MPU responde a una elevada tasa de producción que contrarresta el lavado/dilución de las mareas y cuáles son los factores que la regulan. Se realizaron recuentos de MPU, estimaciones de biomasa macroalgal y mediciones de variables físicas y químicas del agua 1) mensualmente durante un año en la bajamar, 2) durante un ciclo de marea a intervalos de una hora abarcando el período de bajamar (c.a 5 h) y 3) a diferentes profundidades en la columna de agua durante las pleamares diurna y nocturna. A lo largo del año, las densidades de MPU fueron mayores durante los meses cálidos coincidiendo con los períodos de mayor biomasa macroalgal y asociadas a valores altos de temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y Chl-a. Durante la bajamar se observó un importante incremento en la densidad de MPU (desde 560 hasta 10.511 cel.ml<sup>-1</sup>), así como también un aumento de todas las variables ambientales evaluadas. En ambas pleamares tanto la densidad de MPU como las variables ambientales se vieron reducidas, sin evidencias de estratificación vertical. Las variaciones en la densidad de MPU registradas a diferentes escalas temporales y su relación con las fases bentónicas y las variables ambientales brindan información esencial para comprender los factores determinantes del desarrollo de las mareas verdes en la BSA.

**Palabras claves:** marea verde, biomasa macroalgal, eutrofización, Patagonia Argentina.

## Abstract

*Ulva* is a genus of green algae that presents a life cycle with macroscopic benthic and microscopic planktonic (MPU) phases. Due to the increase in nutrients in the internal channels of Bahía San Antonio (BSA, Río Negro), important developments of the macroalgae phases (“green tides”) are identified during the spring and early summer months, where the MPU reaches 90 % of all phytoplankton cells at low tide. Given the important macrotidal regime in the region, the question if this MPU density responds to a high production rate that counteracts the washing/dilution of the tides and what are the factors that regulate it arose. MPU counts, estimations of macroalgal biomass and measurements of physical and chemical variables of the water were carried out 1) monthly during a year at low tide, 2) during a tidal cycle at one hour intervals covering the low tide period (c.a 5 h ) and 3) at different depths in the water column during daytime and nighttime high tides. Throughout the year, MPU densities were higher during the warm months, coinciding with the periods of higher macroalgal biomass and associated with high values of temperature, salinity, dissolved oxygen, and chlorophyll-a. During low tide, a significant increase in MPU density was observed (from 560 to 10.511 cel.ml<sup>-1</sup>), as well as an increase in all the environmental variables evaluated. In both high tides, both the MPU density and the environmental variables were reduced, with no evidence of vertical stratification. Variations in MPU density recorded at different time scales and their relationship to benthic phases and environmental variables provide essential information for understanding the determinants of green tide development in the BSA.

**Key-words:** green tide, macroalgal biomass, eutrophication, Patagonia Argentina.

# Índice

<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	1
<b>1.1 Sistemas costeros</b> .....	1
<b>1.2 Taxonomía</b> .....	2
<b>1.3 Ciclo de <i>Ulva</i></b> .....	3
<b>1.4 Antecedentes</b> .....	4
<b>1.5 Bahía San Antonio</b> .....	5
<b>1.6 Objetivo principal</b> .....	6
<b>1.7 Objetivos particulares</b> .....	7
<b>1.8 Hipótesis y predicciones</b> .....	7
<b>2. MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	8
<b>2.1 Sitio de estudio</b> .....	8
<b>2.2 Obtención de muestras</b> .....	9
<b>2.3 Procesamiento de muestras biológicas</b> .....	11
2.3.1 Estimación de la densidad de MPU .....	11
2.3.2 Estimación de la biomasa de estadios bentónicos y detección de esporangios/gametangios .....	11
<b>2.4 Obtención de variables ambientales</b> .....	12
2.4.1 Temperatura .....	12
2.4.2 Salinidad, pH y oxígeno disuelto .....	12
2.4.3 Clorofila-a .....	12
2.4.4 Sólidos en suspensión .....	13
2.4.5 Nutrientes disueltos .....	13
2.4.6 Análisis espectral de Materia Orgánica Disuelta Cromofórica .....	13

<b>2.5 Procesamiento de datos</b> .....	13
<b>3. RESULTADOS</b> .....	14
<b>3.1 Ciclo anual</b> .....	14
3.1.1 Estimación de la densidad de MPU y biomasa macroalgal .....	14
3.1.2 Estimación del estado madurativo macroalgal .....	16
3.1.3 Análisis de las características ambientales .....	16
3.1.4 Relación de la densidad de MPU con las variables ambientales y biomasa macroalgal .....	20
<b>3.2 Ciclo de marea: bajamar</b> .....	21
3.2.1 Estimación de la densidad de MPU .....	21
3.2.2 Análisis de las características ambientales .....	22
<b>3.3 Ciclo de marea: pleamares</b> .....	25
3.3.1 Estimación de la densidad de MPU .....	25
3.3.2 Análisis de las características ambientales .....	26
3.3.3 Relación de la densidad de MPU con las variables ambientales durante la bajamar y en las pleamares .....	31
<b>4. DISCUSIÓN</b> .....	32
<b>5. CONCLUSIONES</b> .....	41
<b>6. BIBLIOGRAFÍA</b> .....	42
<b>ANEXO I</b> .....	53
<b>ANEXO II</b> .....	54

**ANEXO III** ..... 56

**ANEXO IV** ..... 59



# 1. INTRODUCCIÓN

## 1.1 Sistemas costeros

Planicies de marea y marismas conforman un sistema de interfase costero dinámico y de gran importancia para la alimentación, refugio y cría de una variedad de especies marinas y terrestres, tanto residentes como migratorias (Leonard et al. 1999, Bortolus 2009). En estos sistemas costeros, el régimen de mareas es el principal modelador de los procesos físicos, químicos y biológicos (Perillo et al. 2004). Estos ambientes son altamente sensibles al impacto de las actividades humanas (Halpern et al. 2008) entre las que se encuentra el elevado aporte de nutrientes, que promueve el crecimiento desmedido de macroalgas. En particular, en áreas con pendiente suave y bajas condiciones hidrodinámicas, la proliferación de macroalgas verdes (o mareas verdes) es un fenómeno creciente a nivel mundial (Ye et al. 2011), que se encuentra ligado al enriquecimiento con nitrógeno (Valiela et al. 1997, Perrot et al. 2014).

En ambientes costeros semicerrados como bahías, estuarios y lagunas costeras, la marea, es decir, el movimiento periódico de las grandes masas de agua debido a la fuerza de atracción gravitatoria principalmente de la Luna y el Sol sobre la superficie de la Tierra, juega un rol fundamental en los procesos de dilución, lavado y dispersión de las partículas en suspensión en el agua. La diversidad de organismos en la columna de agua de estos ambientes depende de la dilución/lavado de las mareas y del enriquecimiento derivado del bentos por resuspensión (Park et al. 2014). Así, en ambientes con regímenes micro y mesomareales la reducida exportación de nutrientes, materia orgánica y organismos planctónicos hacia afuera del sistema permite el desarrollo de comunidades planctónicas que persisten a lo largo del tiempo (Monbet 1992, Lucas y Cloern 2002, Ramdani et al. 2009, Tew et al. 2010). Por el contrario, en ambientes con regímenes macromareales existe una mayor sensibilidad de los organismos planctónicos a las

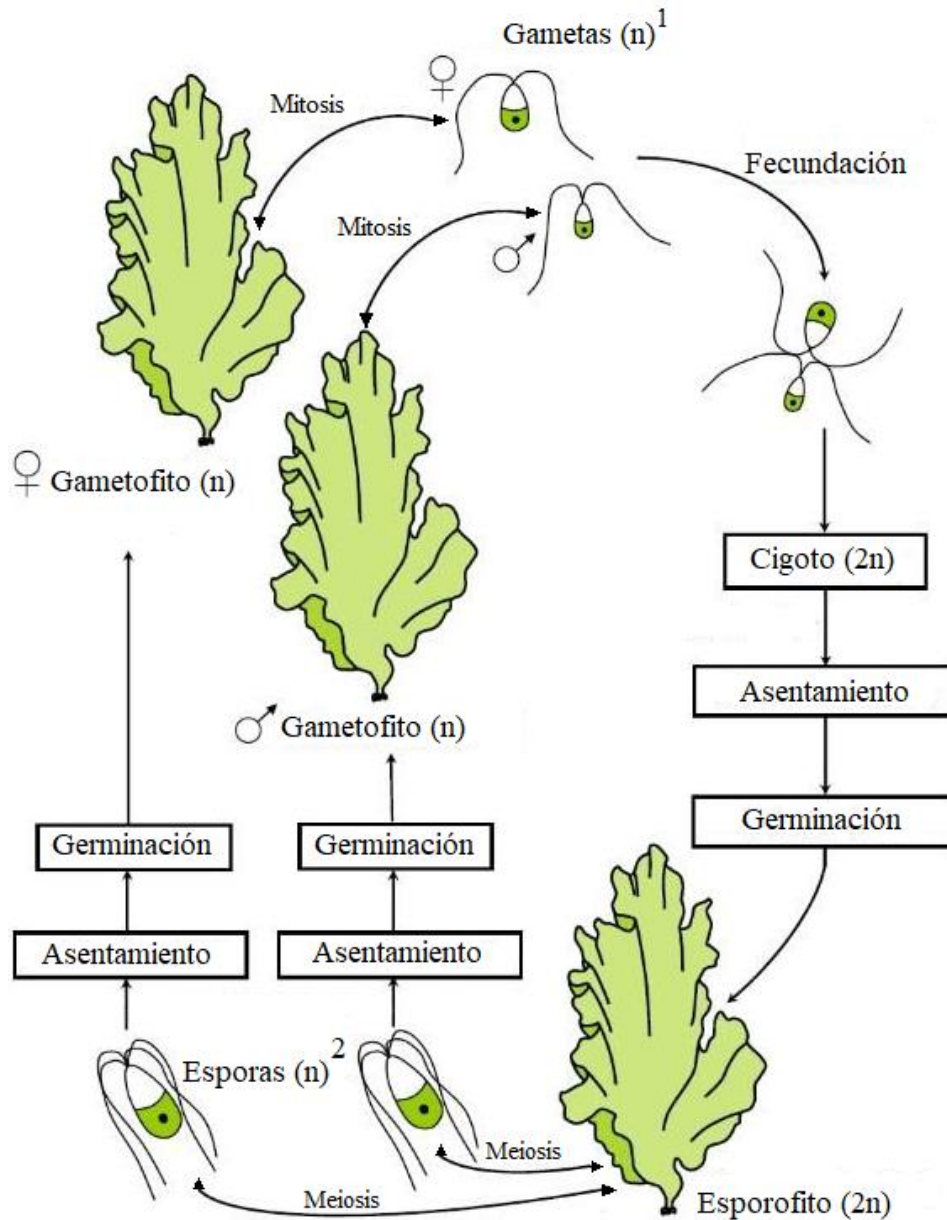
oscilaciones de las mareas, con una importante exportación de organismos fuera del sistema (Lucas y Cloern 2002). Parte de la diversidad de organismos fitoplanctónicos presentes en la columna de agua de estos sistemas está representada por microorganismos meroplanctónicos, incluyendo las gametas y esporas de macroalgas, los cuales suelen ser más evidentes durante la primavera y el verano, estaciones en las que a su vez se generan las condiciones óptimas para el crecimiento intensificado de las macroalgas. En particular, en ambientes eutrofizados se desarrollan casi exclusivamente mareas verdes representadas por los géneros *Chaetomorpha*, *Cladophora* y *Ulva* (Fletcher 1996). En las costas de la Bahía San Antonio, las algas verdes predominantes pertenecen al género *Ulva*.

## **1.2 Taxonomía**

Carolus Linnaeus en su “Species Plantarum” reportó por primera vez el género *Ulva* en la clase Cryptogams (Linnaeus 1753). El género *Ulva* incluía en ese entonces algunas especies de algas no relacionadas filogenéticamente. En el siglo XIX, estas algas ulváceas taloides se reorganizaron en varios géneros, incluidos *Ulva*, *Enteromorpha* Link, *Monostroma* Thuret o *Ulvaria* Ruprecht. Según Papenfuss (1960), Linnaeus usó *Enteromorpha intestinalis* (Linnaeus) para describir el género. Sin embargo, Bliding (1968) comparó los caracteres morfológicos, anatómicos y reproductivos detallados de *Ulva lactuca* (única alga verde distromática, dos capas de células, en la descripción de Linnaeus) con el espécimen de tipo linneano estudiado por Papenfuss (1960) y lo mantuvo como especie tipo del género *Ulva*. En el esquema de clasificación actual, el género *Ulva* se ubica en el filo Chlorophyta, la clase Ulvophyceae, orden Ulvales y familia Ulvaceae.

### 1.3 Ciclo de vida de *Ulva*

*Ulva* spp. puede reproducirse tanto sexual como asexualmente. La reproducción sexual incluye un ciclo de vida haplodiplóntico, es decir, con alternancia de generaciones donde existen organismos adultos con carga genética haploide y diploide en distintos momentos del ciclo. Los organismos diploides son esporofitos adultos con forma de talo que pueden observarse a simple vista, los cuales sufren procesos de meiosis para generar esporas haploides, las cuales posteriormente crecen hasta generar adultos gametofitos haploides (femeninos o masculinos). En este punto, no se puede diferenciar entre organismos que son esporofitos y gametofitos, por lo que es considerado un ciclo isomórfico. Una vez crecidos los gametofitos hasta su fase adulta, sufren procesos de mitosis para generar gametos, los cuales se fecundan para formar un cigoto. El cigoto se desarrolla por medio de procesos mitóticos hasta formar el esporofito nuevamente (Smith 1947; Figura 1). En el género *Ulva*, las células vegetativas de los márgenes del talo se transforman directamente en esporangios o gametangios y liberan numerosas esporas o gametos, respectivamente (Thuret 1851). Las gametas son biflageladas y las esporas tetraflageladas (Boraso 1979, Heydt 2011). Si bien los flagelos permiten a gametas y esporas moverse a favor o en contra de la luz y posibilitan la selección del sustrato para germinar (Vogel 1994, Abelson et al. 1997), la dispersión de estos estadios meroplactónicos parece ser guiada principalmente por las corrientes y la turbulencia (Callow et al. 1997).



**Figura 1.** Representación esquemática del ciclo de *Ulva* spp. modificado de Purves (2009). Las flechas reversibles indican reproducción asexual. 1 y 2 constituyen las fases meroplánctónicas del ciclo, es decir, los micropropágulos de *Ulva* (MPU).

#### 1.4 Antecedentes

Los estudios sobre las floraciones macroalgales se han enfocado principalmente en las fases macroscópicas del ciclo de vida de las macroalgas, es decir, el gametofito y el esporofito. Las investigaciones sobre la abundancia natural de los estadios meroplánctónicos son muy escasas,

probablemente por la dificultad de encontrar abundancias naturales cuantificables por métodos tradicionales. Luego de una búsqueda bibliográfica exhaustiva, sólo se hallaron nueve publicaciones en relación a las fases microscópicas de *Ulva* de especies tubulares y laminares (Granhag et al. 2007, Heydt et al. 2012, Hoffman et al. 1989, Hongbin et al. 2019, Huo et al. 2014, Li et al. 2014, Liu et al. 2012, Miao et al. 2020, Schories 1995) y en ellas se registraron indirectamente las abundancias naturales de micropopágulos de *Ulva* por medio del cultivo de muestras acumuladas de plancton y recuento de las plántulas emergentes.

### **1.5 Bahía San Antonio**

La Bahía San Antonio es un sistema costero semidesértico, con un régimen macromareal semidiurno con pleamares que varían entre 6 y 9 metros de altura y que intercambia un importante volumen de agua con el Golfo San Matías en cada ciclo de marea. Su forma semicircular brinda protección frente a la elevada energía de las mareas y el oleaje, permitiendo la formación de extensas planicies de marea y marismas (Carbone et al. 2014). Durante cada bajamar, los canales internos de la bahía permanecen desconectados de la dinámica mareal por un período de tiempo de hasta 5 h (Gastaldi et al. 2016; Anexo I), lo que brinda una oportunidad ideal para la experimentación. La urbanización y las actividades humanas relacionadas con los puertos en las zonas costeras han ido brindando un aporte extra de nutrientes y materia orgánica a la bahía, lo que se evidencia en signos de eutrofización (Martinetto et al. 2010). Si bien estos aportes no se traducen en una elevada biomasa fitoplanctónica (Saad et al. 2019), desencadenan cambios en términos de biomasa y composición de micro- y macroalgas bentónicas (Fricke et al. 2015) y una mayor intensidad y frecuencia de mareas verdes en las zonas submareal (dominada por *Ulva* spp. forma laminar) e intermareal (dominada por *Ulva* spp. forma tubular),

principalmente desde finales del invierno hasta mediados del verano (Becherucci et al. 2021, Gastaldi et al. 2016, Martinetto et al. 2010, Teichberg et al. 2010).

Coincidiendo con el momento de mayor cobertura de *Ulva* en áreas submareales e intermareales de la Bahía San Antonio, Saad et al. (2019) encontraron una concentración elevada de micropropágulos de *Ulva* (de aquí en adelante MPU) durante la bajamar en los meses de primavera representando hasta el 95% de todas las células planctónicas. Este hallazgo resulta de particular interés dada la ausencia de estudios que registran densidades naturales tan elevadas de propágulos de macroalgas, lo que brinda una oportunidad inédita para el estudio temporal y espacial de los MPU.

La abundancia de MPU en un momento dado puede pensarse como el resultado de la combinación de procesos que actúan de manera opuesta: la producción *in situ* de MPU por parte de las macroalgas que tapizan el intermareal y submareal, y el lavado (o dilución) de MPU por la acción de las mareas durante los ciclos semidiurnos. Otros factores como la depredación del zooplancton e invertebrados filtradores bentónicos y el asentamiento de propágulos en el fondo podrían también controlar la abundancia de MPU en el sistema. La principal pregunta que surge es si la elevada abundancia de MPU hallada en los canales de la bahía durante la bajamar se explica fundamentalmente por una elevada producción local de MPU que contrarresta el importante proceso de lavado/dilución de las mareas.

## **1.6 Objetivo principal**

El objetivo principal de esta tesina es determinar los factores que regulan la densidad de MPU en la columna de agua en el canal interno principal de la Bahía San Antonio.

## 1.7 Objetivos particulares

Los objetivos particulares son: a) estimar la densidad de MPU y estudiar su relación con la biomasa y estado reproductivo de la fase macroscópica bentónica así como con las variables ambientales (salinidad, temperatura, nutrientes disueltos, clorofila-a, etc.) a lo largo de un año, b) en el momento del año con mayor densidad de MPU, evaluar su distribución espacial y temporal durante la bajamar y la pleamar.

## 1.8 Hipótesis y predicciones

Se pondrán a prueba las siguientes hipótesis:

Ha) La densidad de MPU está relacionada con la fluctuación anual de la biomasa de las fases bentónicas de *Ulva* spp.

Predicción a) durante los períodos de mayor biomasa macroalgal se registrarán mayores densidades de MPU.

Hb) La densidad de MPU a escala de ciclos de marea se explica por el compromiso entre la elevada producción *in situ* y el importante lavado/dilución de las mareas.

Predicción b1) Durante el período que dura la bajamar se verificará un incremento en la densidad de MPU como consecuencia de la elevada producción por parte de las macroalgas.

Predicción b2) Durante la pleamar se registrará una menor densidad de MPU en la columna de agua, con respecto a la hallada en bajamar.

## 2. MATERIALES Y MÉTODOS

### 2.1 Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en la Bahía San Antonio (BSA), al noroeste del Golfo San Matías (Figura 2), la cual conforma un área de 80 km<sup>2</sup> y exhibe canales, planicies de marea, bancos de arena y playas (Carbone et al. 2011). Los canales de marea, de diferentes tamaños, componen una red y convergen en un canal principal de hasta 37 m de profundidad, donde ocurre el intercambio de agua con la zona norte del GSM. Las mareas son semidiurnas y tienen un régimen macromareal, con amplitudes medias de 6,38 m, y máximas de 9,22 m durante las mareas de sicigias (Servicio de Hidrografía Naval, SHN). Es un sistema hipersalino, debido a la baja precipitación media (250 mm.año<sup>-1</sup>), la temperatura atmosférica media anual es de 15,1 °C, con temperaturas extremas en julio (invierno austral) y febrero (verano austral, -7,7 y 41,4 °C, respectivamente) y la humedad es del 57% y la velocidad media anual del viento es de 18 km.h<sup>-1</sup>, alcanzando una media de 25 km.h<sup>-1</sup> en primavera-verano (Lucas y Cloern. 2002, Genchi et al. 2010 y González et al. 2010).



**Figura 2.** Localización de la zona de muestreo (recuadro amarillo), en el brazo principal de la Bahía San Antonio que forma parte de la costa de la ciudad de San Antonio Oeste.



Se seleccionó como sitio de muestreo el canal principal de la BSA, el cual se encuentra mayormente influenciado por la ciudad de San Antonio Oeste ( $40^{\circ}43'37.1''S$   $64^{\circ}56'52.6''O$ ; Figura 2); es una zona altamente expuesta a la actividad humana, donde las mareas verdes (representadas principalmente por el género *Ulva*) son frecuentes y se han registrado altas densidad de MPU (Saad et al. 2019).

Las muestras se recolectaron sobre un área de 180 m<sup>2</sup> caracterizada por presentar en bajamar una profundidad de 0,5 m y en la pleamar hasta 5,3 m. Dado que el sitio se encuentra adentrado en la bahía, permanece descubierto durante la bajamar aproximadamente 5 horas (Gastaldi et al. 2016).

Cabe destacar que, si bien en todas las publicaciones sobre mareas verdes en la BSA se ha señalado a *Ulva lactuca* como la especie responsable de las mismas, es probable que en todos los casos se hubiera tratado de un complejo de varias especies de *Ulva* que proliferan en la bahía y cuya identidad taxonómica debe aún determinarse. Dadas las dificultades para la determinación específica del género, y que dicha determinación escapa a los objetivos de la presente tesina, aquí se consideró el término *Ulva* en referencia a la especie o complejo de especies responsables de las mareas verdes en la bahía.

## **2.2 Obtención de muestras**

Para poner a prueba la primera hipótesis de trabajo, i.e., que “la densidad de MPU está relacionada con la fluctuación anual de la biomasa de los estadios bentónicos de *Ulva* spp.”, se llevaron a cabo muestreos en bajamar con frecuencia mensual desde octubre de 2020 hasta septiembre de 2021, muestreando en cada mes un día de marea intermedia (entre sicigia y cuadratura) y en el horario exacto de la bajamar (según tabla de marea del SHN) para disminuir

la variación externa entre muestreos. En cada muestreo se recolectaron muestras de agua por triplicado con botellas de 250 ml para recuentos de MPU y para análisis físicos y químicos. Para calcular la biomasa de los estadios bentónicos se arrojaron 20 cuadrantes de 50x50 cm en un área de 5 m de ancho por 40 m de largo distribuidos al azar en el submareal y se recolectaron todos los individuos de *Ulva*. Por otro lado, para determinar el número de individuos de *Ulva* en estado de liberación de MPU, se recolectaron 30 individuos al azar en el sector submareal. Para poner a prueba la segunda hipótesis (“la densidad de MPU a escala de ciclos de marea se explica por la interacción entre la elevada producción por parte de los estadios bentónicos y el importante lavado/dilución de las mareas”), se seleccionó el momento del año con mayor densidad de MPU según los registros de Saad et al. (2019), siendo éste el mes de diciembre, cuando se llevaron a cabo dos tipos de muestreos:

- a) En la bajamar diurna, tomando muestras de agua cada 60 minutos desde la hora de registro de la bajamar durante las 5 horas de duración de la bajamar, con botellas de 250 ml por triplicado para recuento de MPU y para análisis físicos y químicos.
- b) En la pleamar, tanto de día como de noche, recolectando muestras de agua a diferentes profundidades en la columna de agua con botella Van Dorn de 5 l. Las muestras recolectadas se almacenaron en bidones de 5 l para su procesamiento posterior en laboratorio, donde parte del agua se utilizó también para análisis físicos y químicos.

En todos los muestreos se registraron *in situ* la temperatura y datos de transparencia. Posteriormente, en laboratorio, se llevaron a cabo los análisis químicos y físicos que incluyeron la medición de la salinidad, pH, oxígeno disuelto, clorofila-a, materia orgánica disuelta cromofórica, sólidos en suspensión y nutrientes.

Las variables medidas en cada muestra, así como el procedimiento para los respectivos análisis, se detallan en las secciones siguientes:

## 2.3 Procesamiento de muestras biológicas

### 2.3.1 Estimación de la densidad de MPU

Las muestras se fijaron con formaldehído a una concentración final de 0,4% y se preservaron en un lugar fresco y en oscuridad hasta su análisis. Para su recuento (expresado en cel.ml<sup>-1</sup>), se aplicó el método de Utermöhl (1958), mediante el uso de cámaras de sedimentación en microscopio invertido (Anexo II, Fotografía 3). El error de recuento se estimó de acuerdo a Venrick (1978) en un número de campos al azar considerándose un error máximo del 20%.

### 2.3.2 Estimación de la biomasa de estadios bentónicos y detección de esporangios/gametangios

Los individuos de *Ulva* se almacenaron en frío y humedad hasta su procesamiento. Los ejemplares recolectados para la determinación de la biomasa se secaron en estufa a 60 °C por un tiempo >72 horas y se determinó su peso seco (g.m<sup>-2</sup>) por método gravimétrico (n=30) y para los individuos recolectados para determinación del estado reproductivo (n=30), se estimó el peso seco individual (g) por método gravimétrico *a posteriori* de su clasificación según el estado madurativo como maduros e inmaduros, mediante la inspección de los talos bajo lupa e identificación de estructuras reproductivas (esporangios/gametangios). Se definió a los talos maduros como aquellos que presentaron evidencia de desprendimiento de una capa celular (Anexo II, Fotografía 2). Y a los talos inmaduros, como aquellos que no presentaron tal característica.

## 2.4. Obtención de variables ambientales

### 2.4.1 Temperatura

Se obtuvieron datos de temperatura *in situ* con termómetro digital sumergible en la bajamar en los muestreos mensuales y en diciembre a una sola profundidad. Las temperaturas correspondientes a las muestras de agua de pleamar, fueron registradas a diferentes profundidades.

### 2.4.2 Salinidad, pH y oxígeno disuelto

En el laboratorio, a partir de las muestras de agua obtenidas en las bajamares, se registraron la salinidad, pH y oxígeno disuelto con sondas multiparamétricas Atlas Scientific (kits EC-10, 103P y 103DX). En tanto, para las pleamares, sólo se registraron datos de salinidad y pH, por dificultades en la toma de muestra sin burbujas a partir de la la botella Van Dorn, lo que interferiría en las mediciones de oxígeno disuelto.

### 2.4.3 Clorofila-a

Se filtraron las muestras de agua mediante filtros de fibra de vidrio de 0,7  $\mu\text{m}$  de poro y 45 mm de diámetro, los que fueron inmediatamente almacenados a  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$  hasta su procesamiento. Se realizó la extracción de clorofila-a mediante la incubación con etanol 96% como solvente por 12 horas. Las mediciones de absorbancia a 665 y 750 nm se llevaron a cabo con espectrofotómetro Persee T7S aplicando la corrección para feopigmentos mediante la adición de HCL 1N. Las concentraciones se expresaron en  $\text{mg.l}^{-1}$  basándose en la ecuación de Marker et al. (1980).

#### 2.4.4 Sólidos en suspensión

Se filtraron las muestras de agua mediante filtros de fibra de vidrio de 0,7  $\mu\text{m}$  de poro y 45 mm de diámetro previamente muflados y pesados, los que luego se secaron en estufa a 60 °C para obtener la concentración ( $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ ) aplicando el método gravimétrico (APHA 1998). La fracción inorgánica se calculó luego de la combustión de los filtros a 500°C en mufla durante 3 horas.

#### 2.4.5 Nutrientes disueltos

Las muestras de agua ya filtradas tal como se mencionó anteriormente, se preservaron en freezer a -20 °C hasta su procesado. Las determinaciones de nitrato, nitrito, amonio y fosfato se llevaron a cabo mediante métodos colorimétricos con espectrofotómetro Persee T7S según protocolos estandarizados (Strickland y Parsons 1972).

#### 2.4.6 Análisis espectral de Materia Orgánica Disuelta Cromofórica

A partir del agua filtrada se realizó el análisis espectral UV-visible (200–800 nm) con espectrofotómetro y se calculó la absorbancia (variable adimensional) a 350 nm según Helms et al. (2008).

### **2.5 Procesamiento de los datos**

Para probar la normalidad de los datos de densidad de MPU, biomasa y variables ambientales se realizó la prueba de Shapiro-Wilks ( $p < 0,01$ ). Como los datos no presentaron una distribución normal y se optó por trabajar con los datos sin transformar, se utilizaron modelos no paramétricos. Con el fin de observar si existieron diferencias temporales y espaciales de la densidad de MPU se realizó un análisis de Kruskal-Wallis ( $p < 0,01$ ) y la prueba post-hoc de Pairwise de análisis de comparación múltiple de medias. Por otro lado, se llevó a cabo un

análisis de componentes principales (ACP) con el objetivo de reducir el número de variables presentes y establecer las relaciones entre la densidad de MPU y los parámetros ambientales y de biomasa de la fase bentónica. Como previamente se detectó, con el análisis de correlación de Spearman, la presencia de multicolinealidad entre las variables ambientales (Anexo III), se seleccionó sólo una o algunas de las variables correlacionadas. El ACP, se basa en la reducción de un gran número de datos de un conjunto de variables (multidimensionales) a un número menor (denominados componentes), para encontrar los patrones intrínsecos que estos pudieran tener. Existen dos maneras de enfocar el ACP, la primera geométrica y la segunda numérica. La representación gráfica reduce a dos planos la representación de las relaciones entre los datos. En el análisis numérico se genera una matriz de valores asociados a cada uno de los parámetros medidos para cada componente determinado, dentro de los cuales, se seleccionan la o las variables con los mayores valores absolutos, si hay dos o más valores escogidos en cada componente se indica una asociación. Si los signos son iguales, la relación es directa, si son diferentes muestras una asociación inversa (Lozares y López 1991). Se realizó un ACP para el muestreo mensual y uno para el muestreo de diciembre combinando la bajamar con las pleamares. Los análisis estadísticos se realizaron con ayuda de los programas RStudio versión 4.1.1 (R Core Team 2021) e InfoStat versión 2020 (Di Rienzo et al. 2018).

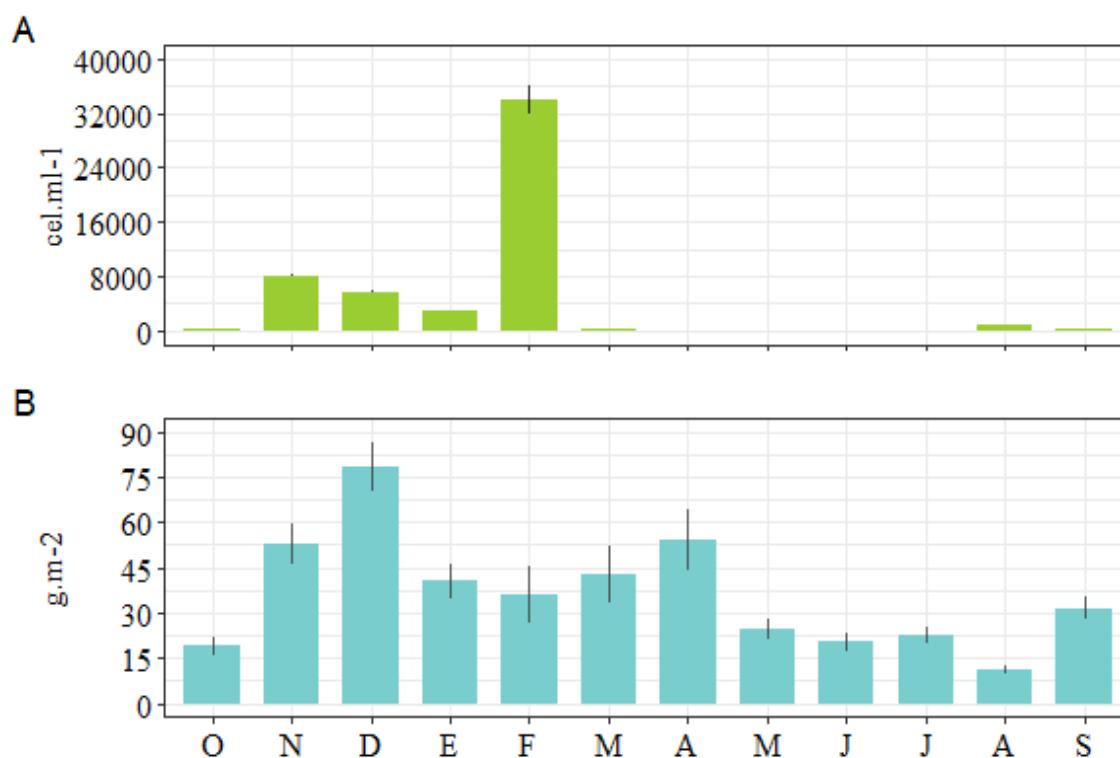
### **3. RESULTADOS**

#### **3.1 Ciclo anual**

##### **3.1.1 Estimación de la densidad de MPU y biomasa macroalgal**

Tanto la biomasa de las fases macroscópicas como las densidades de MPU de *Ulva* describieron dos máximos (en diciembre y abril para la biomasa y en noviembre y febrero para los MPU) a lo largo del año (Figura 3). Ambas variables presentaron valores promedios de  $36,1 \text{ g.m}^{-2}$  (DE=

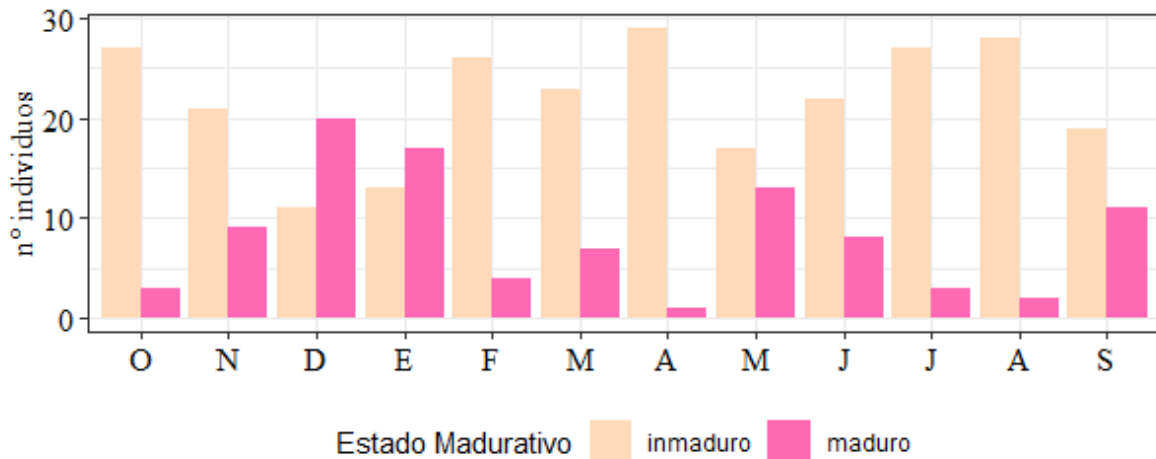
$\pm 32,9$ ) y  $4.380 \text{ cel.ml}^{-1}$  ( $\text{DE} = \pm 9.679$ ), respectivamente. Se observaron diferencias significativas en la densidad de MPU entre meses ( $p < 0,01$ ), siendo los meses de noviembre y febrero los que presentaron los valores más altos, los cuales fueron de  $33.983 \text{ cel.ml}^{-1}$  ( $\text{DE} = 9.553$ ) y  $8.047 \text{ cel.ml}^{-1}$  ( $\text{DE} = 654$ ) respectivamente y se diferenciaron de los restantes meses que presentaron valores inferiores a  $5.700 \text{ cel.ml}^{-1}$ . Se observó que el máximo de MPU de febrero procede al máximo de biomasa macroalgal (Figura 3A). Por su parte, la biomasa de las fases macroscópicas presentó un máximo en diciembre de  $78,5 \text{ g.m}^{-2}$  ( $\text{DE} = 36,9$ ) y un máximo en abril de  $54,2 \text{ g.m}^{-2}$  ( $\text{DE} = 44,5$ ; Figura 3B).



**Figura 3.** Variación mensual promedio (columnas) y desvío estándar (barras de error) de A) la densidad de MPU ( $n=36$ ) y B) la biomasa macroalgal de *Ulva* ( $n=240$ ) desde octubre de 2020 hasta septiembre 2021 en la Bahía San Antonio.

### 3.1.2 Estimación del estado madurativo macroalgal

Durante la mayor parte del año, el número de talos inmaduros fue mayor que el número de talos maduros (Figura 4). Estos últimos aumentaron durante los meses cálidos, registrándose las mayores abundancias en los meses de diciembre y enero. La correlación entre el número de talos maduros y los MPU no fue significativa ( $r=0,26$ ;  $p>0,05$ ).

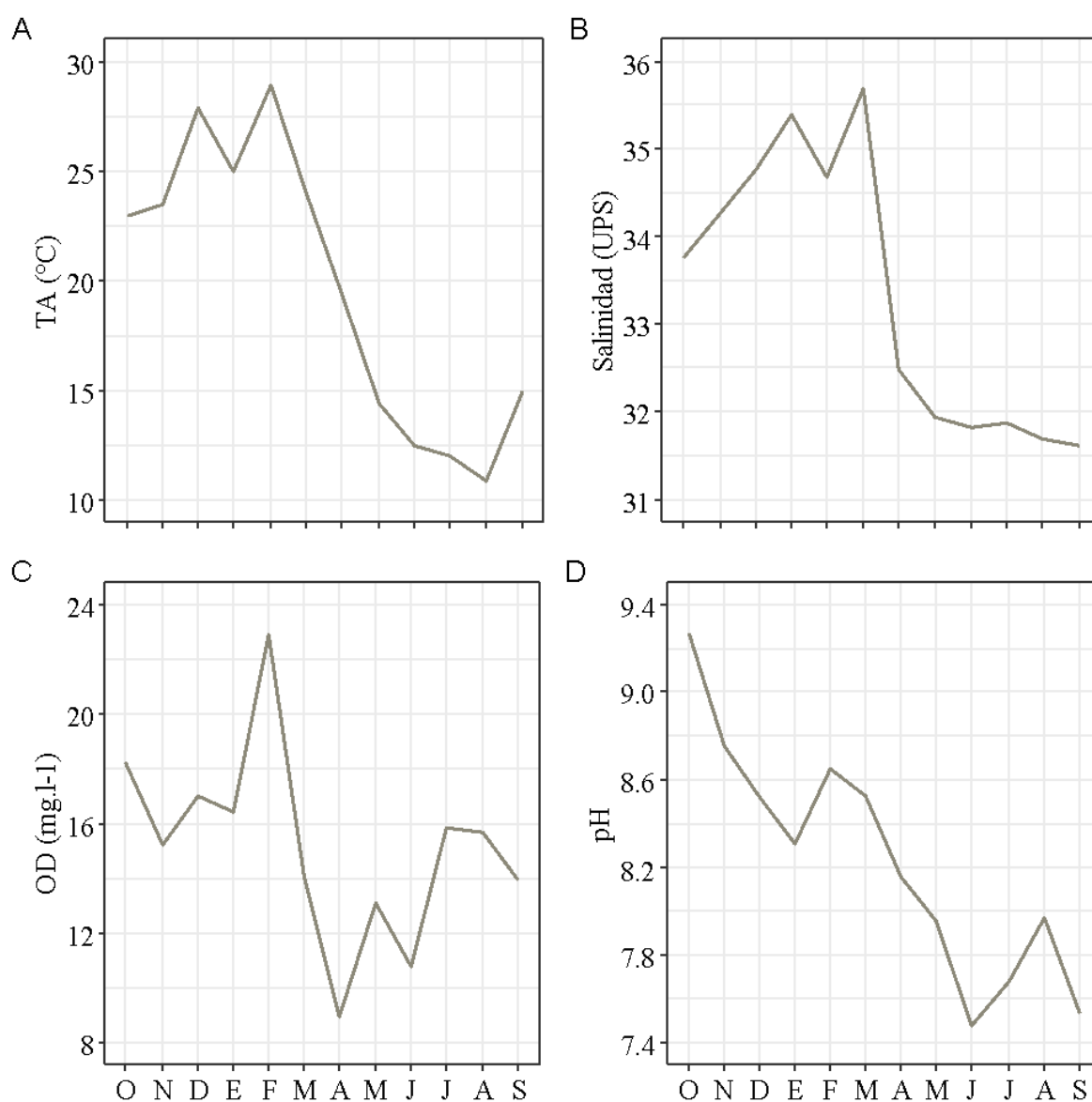


**Figura 4.** Representación del número de individuos de *Ulva* inmaduros y maduros recolectados mensualmente en el submareal durante la bajamar desde octubre de 2020 a septiembre de 2021 (n=360).

### 3.1.3 Análisis de las características ambientales

Las variables ambientales evaluadas, como era de esperar para latitudes intermedias, fluctuaron estacionalmente, presentando valores mayores durante los meses cálidos (octubre a marzo) y menores durante los meses fríos (abril a septiembre, Figuras 5 y 6). Se registró un valor máximo de temperatura de 28,9 °C en febrero y mínima de 10,9 °C en agosto (Figura 5A), y un valor máximo de salinidad de 35,7 en marzo, y mínima de 31,6 en septiembre (Figura 5B), ambas variables mostrando un claro patrón estacional.



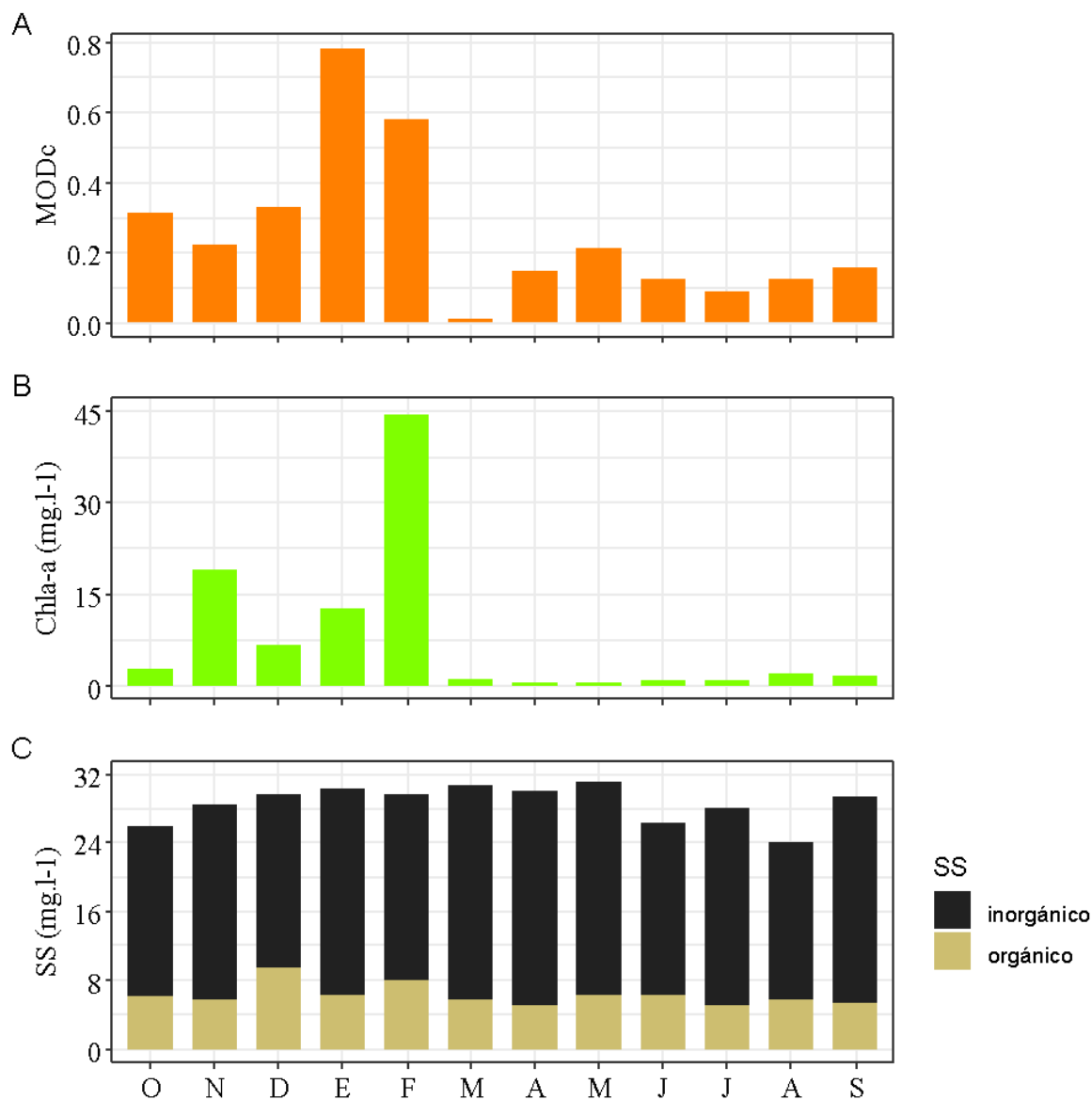


**Figura 5.** Variación mensual promedio de parámetros físicos y químicos del agua desde octubre de 2020 hasta septiembre de 2021 en la Bahía San Antonio (n=36). TA, temperatura del agua, OD, oxígeno disuelto.

La concentración de oxígeno disuelto se mantuvo por encima de los  $8,9 \text{ mg.l}^{-1}$  ( $DE= 0,08$ ), presentando los valores máximos en los meses cálidos (Figura 5C).

Con respecto al pH, la tendencia general fue de disminución a lo largo del período estudiado, con los valores de pH mayores asociados a los meses cálidos. (Figura 5D).

Para la materia orgánica disuelta cromofórica (MODc) se observó un valor máximo en enero, de 0,78 (DE= 0,02) y un valor mínimo en marzo de 0,009 (DE= 0,007; Figura 6A).

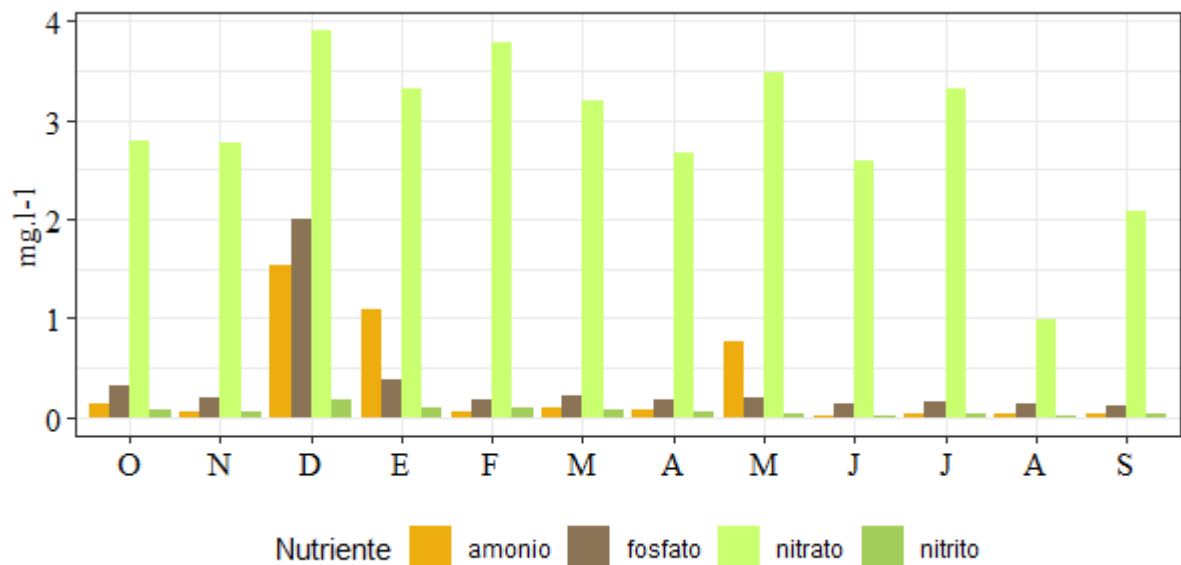


**Figura 6.** Variación mensual promedio de parámetros químicos del agua desde octubre de 2020 hasta septiembre de 2021 en la Bahía San Antonio. MODc, materia orgánica disuelta cromofórica, Chl-a y SS, sólidos en suspensión, n=36.

Respecto a la Chl-a, se detectaron dos valores máximos, uno en febrero con 44,3 mg.l<sup>-1</sup> (DE= ±12,5) y otro en noviembre de 19 mg.l<sup>-1</sup> (DE= ±1,6). Los restantes meses presentaron valores inferiores a los 7 mg.l<sup>-1</sup> (Figura 6B).

En general los sólidos en suspensión no variaron significativamente entre los meses ( $p > 0,05$ ), Se registró un máximo en mayo de  $31 \text{ mg.l}^{-1}$  ( $DE = \pm 5$ ), y un mínimo en agosto de  $24 \text{ mg.l}^{-1}$  ( $DE = \pm 1,7$ ; Figura 6C). Del total de sólidos en suspensión obtenidos, el 78% estuvo representado por sólidos en suspensión inorgánicos, y el 22% por sólidos en suspensión orgánicos.

Los nutrientes presentaron valores promedio de  $2,91 \text{ mg.l}^{-1}$  ( $DE = \pm 0,797$ ),  $0,065 \text{ mg.l}^{-1}$  ( $DE = \pm 0,0461$ ),  $0,329 \text{ mg.l}^{-1}$  ( $DE = \pm 0,513$ ) y  $0,352 \text{ mg.l}^{-1}$  ( $DE = \pm 0,513$ ) para los nitratos, nitritos, amonio y fosfato, respectivamente (Figura 7). Los nitratos fueron los nutrientes que presentaron las mayores concentraciones, registrándose en casi todos los meses valores superiores a los  $2,07 \text{ mg.l}^{-1}$ , a excepción de agosto que presentó un valor mínimo de  $0,99 \text{ mg.l}^{-1}$  ( $DE = 0,08$ ), el valor máximo fue en diciembre ( $3,9 \text{ mg.l}^{-1}$ ;  $DE = 0,076$ ; Figura 7). Las concentraciones de fosfato, amonio y nitrito fueron inferiores a las de nitrato, siendo en la mayoría de los meses inferior a los  $0,39 \text{ mg.l}^{-1}$ . Los fosfatos superaron este valor en el mes de diciembre con una concentración máxima de  $2,01 \text{ mg.l}^{-1}$  ( $DE = 0,09$ ), mientras que para el amonio se registró un valor máximo de  $1,54 \text{ mg.l}^{-1}$  ( $DE = 0,41$ ) en diciembre,  $1,08 \text{ mg.l}^{-1}$  ( $DE = 0,1$ ) en enero y  $0,77 \text{ mg.l}^{-1}$  ( $DE = 0,32$ ) en mayo (Figura 7). Los nitritos fueron los nutrientes que presentaron las concentraciones más bajas, registrándose valores similares en todos los meses e inferiores a los  $0,2 \text{ mg.l}^{-1}$ .

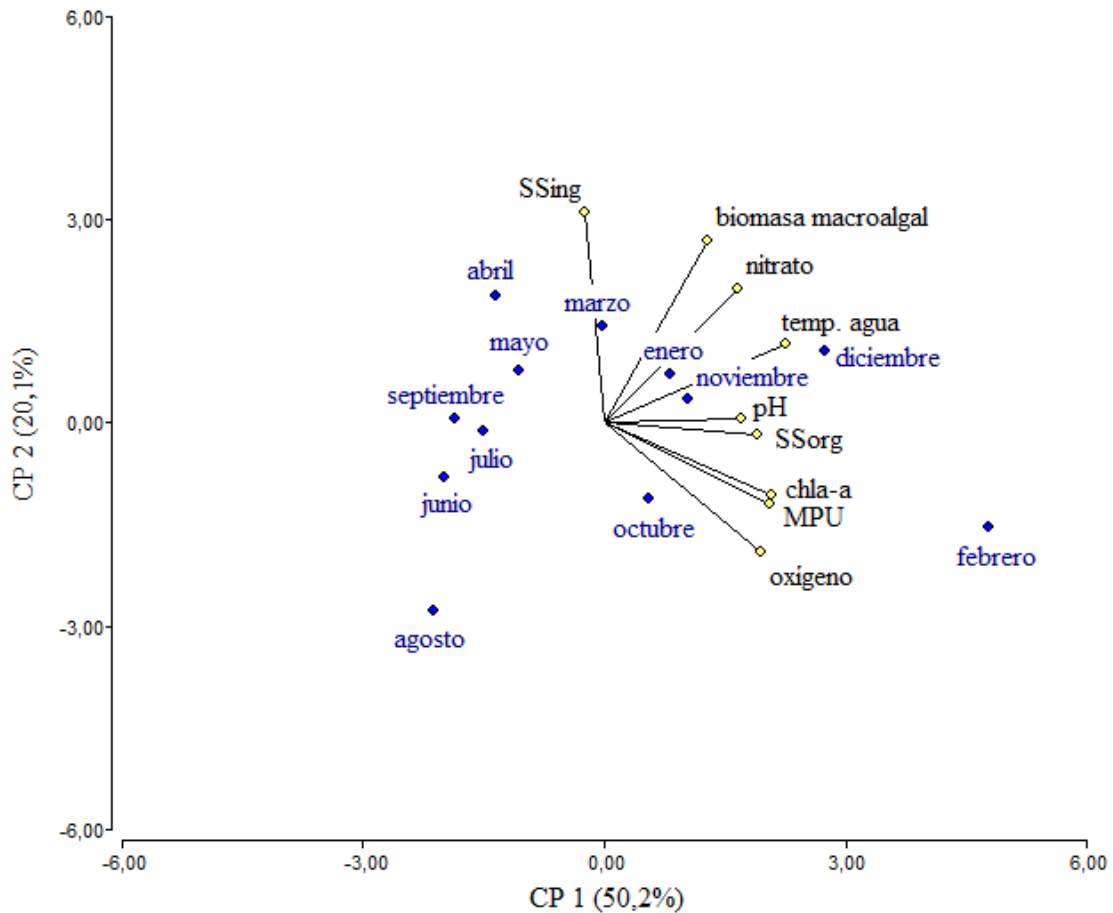


**Figura 7.** Variación mensual promedio de nutrientes inorgánicos disueltos del agua desde octubre de 2020 hasta septiembre de 2021 en la Bahía San Antonio (n=36).

### 3.1.4 Relación de la densidad de MPU con las variables ambientales y biomasa macroalgal

Los dos primeros componentes principales (CP1 y CP2) del análisis de componentes principales (ACP), explicaron en conjunto el 70% de la varianza, correspondiendo un 50% para el CP1 y un 20% para el CP2. Se observó que la mayor variabilidad del CP1 obedece principalmente a la temperatura, la Chl-a y los MPU, mientras que en el CP2 la mayor variabilidad es explicada por los SSing y la biomasa (Figura 8).

Puede distinguirse que los muestreos en meses cálidos estuvieron asociados positivamente a mayores valores de temperatura, nitrato y biomasa macroalgal, mientras que los de meses fríos estuvieron asociados negativamente a estas variables. En particular, los muestreos de febrero se asociaron fuertemente a altas densidades de MPU, Chl-a y oxígeno. Además, tanto la Chl-a, como el oxígeno disuelto, el pH y la temperatura del agua se correlacionaron significativa y positivamente con la densidad de MPU (Figura 8; Anexo III).

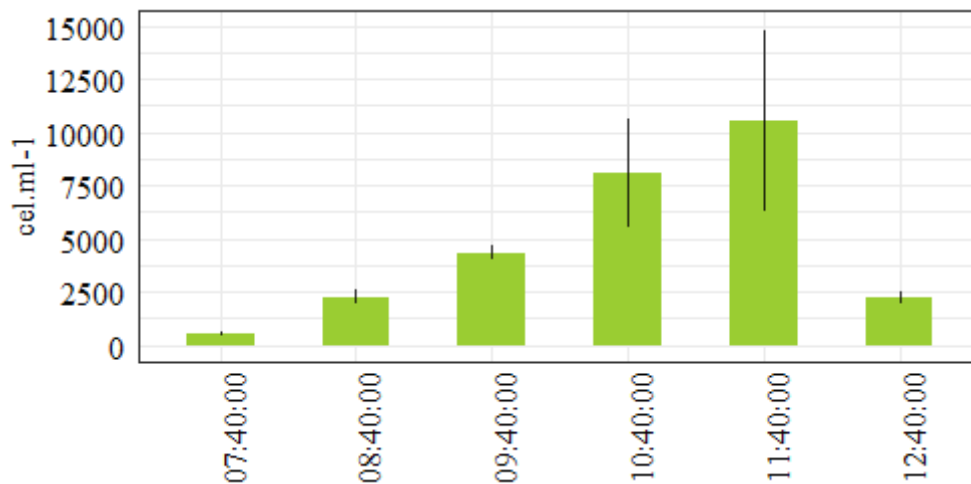


**Figura 8.** Análisis de componentes principales (ACP), que representa los componentes principales 1 y 2 (CP1 y CP2) como ejes X e Y respectivamente, los meses de muestreo (letras azules) y las variables ambientales, densidad de MPU y biomasa macroalgal (letras negras).

### 3.2 Ciclo de marea: bajamar

#### 3.2.1 Estimación de la densidad de MPU

Durante el periodo que dura la bajamar se registró un promedio de  $4.665 \text{ cel.ml}^{-1}$  ( $DE = \pm 4.678$ ). Se observó un patrón creciente en la densidad de MPU con el tiempo, desde  $560 \text{ cel.ml}^{-1}$  ( $DE = 125$ ) a las 7:40 h, hasta  $16.575 \text{ cel.ml}^{-1}$  ( $DE = 8.500$ ) a las 11:40 h, con una disminución brusca de la densidad de MPU en la última hora hasta  $2.829 \text{ cel.ml}^{-1}$  ( $DE = \pm 711$ ; Figura 8).



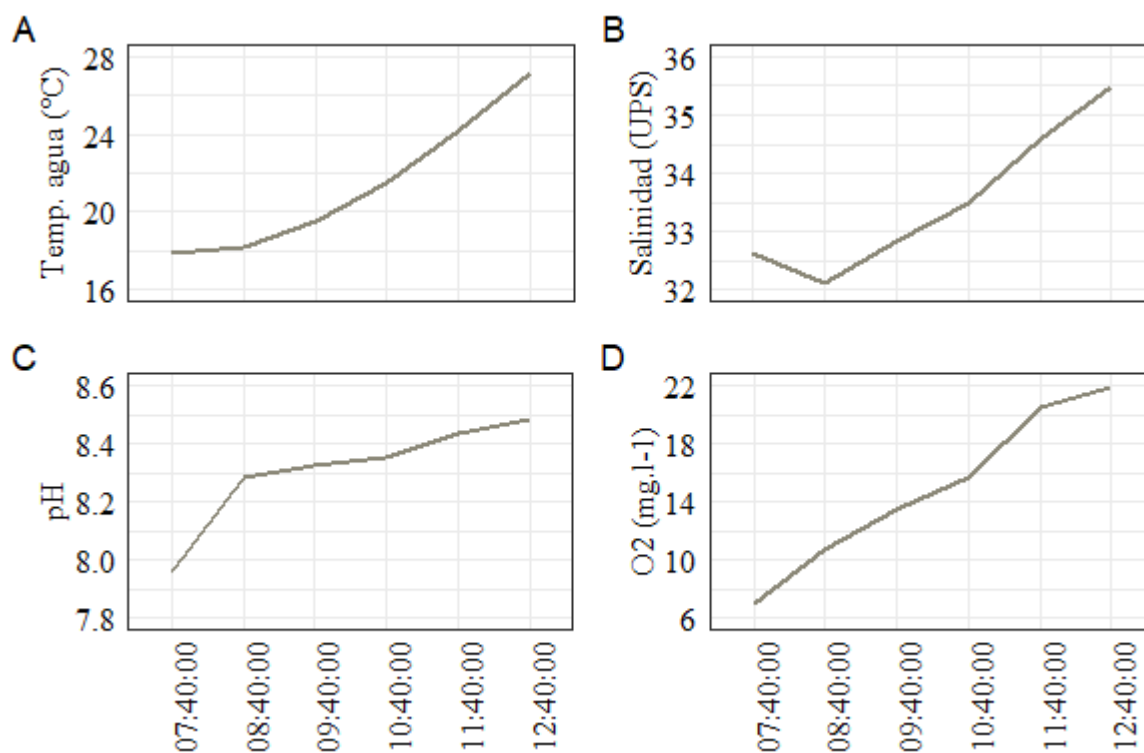
**Figura 9.** Variación temporal de la densidad promedio (columnas) y desvío estándar (barras de error) de MPU expresada en cel.ml<sup>-1</sup>, cada una hora durante el periodo de la bajamar (5 h) en diciembre de 2020 (n=72).

### 3.2.2 Análisis de las características ambientales

Se registraron los siguientes valores promedio para las distintas variables ambientales: 21,4 °C (DE= 3,45) de la temperatura del agua, 33,5 (DE= 1,20) de salinidad, 8,31 (DE= 0,175) de pH, 14,9 mg.l<sup>-1</sup> (DE= 5.35) de oxígeno disuelto, 4,75 mg.l<sup>-1</sup> (DE= 0,672) de Chl-a, 34,8 mg.l<sup>-1</sup> (DE= 2,41) de sólidos en suspensión totales, 6,5 mg.l<sup>-1</sup> (DE= 1,76) de sólidos en suspensión orgánicos, 28,3 mg.l<sup>-1</sup> (DE= 2,35) de sólidos en suspensión inorgánicos, 0,402 (DE= 0,184) de materia orgánica disuelta cromofórica, 2,44 mg.l<sup>-1</sup> (DE= 1,43) de nitratos, 0,0602 mg.l<sup>-1</sup> (DE= 0,0346) de nitritos, 0,802 mg.l<sup>-1</sup> (DE= 0,509) de amonio y 0,299 mg.l<sup>-1</sup> (DE= 0,124) de fosfatos.

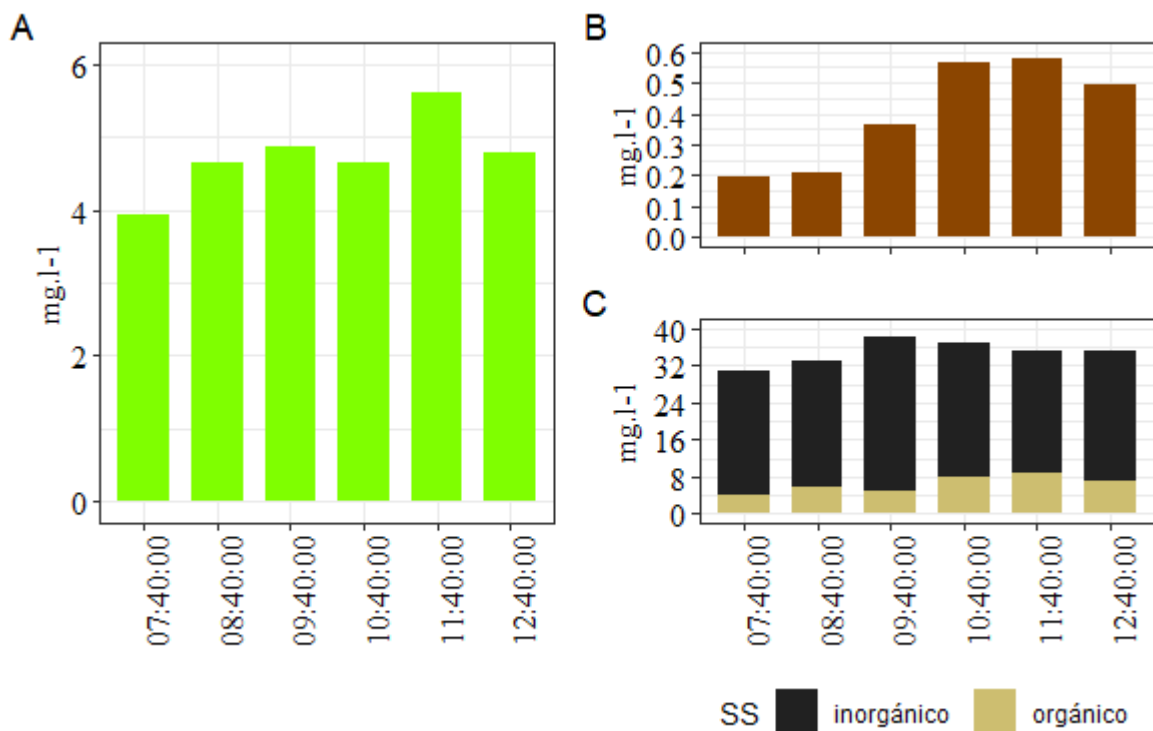
Durante el periodo que dura la bajamar se registró que tanto la temperatura, la salinidad, el pH y el oxígeno disuelto experimentaron un aumento a lo largo del tiempo (Figura 10). La temperatura del agua experimentó un cambio desde un valor mínimo de 17,9 °C hasta alcanzar un máximo de 27,2 °C (Figura 10A). Para la salinidad se registró un mínimo de 32,1 (DE= 0,06) a las 8:40 h y un máximo en la última hora de 35,5 (Figura 10B). En el caso del pH también se observó un importante aumento a lo largo del tiempo de muestreo, registrándose

inicialmente un mínimo de 7,96 (DE= 0,01) hasta un máximo de 8,48 (DE=  $\pm 0,02$ ) unidades (Figura 10C). Mientras que para el oxígeno, se registró un mínimo al inicio de 6,98 mg.l<sup>-1</sup> (DE=  $\pm 0,09$ ) y un máximo de 21,9 mg.l<sup>-1</sup> (DE=  $\pm 0,15$ ) (Figura 10D).



**Figura 10.** Variación temporal de variables ambientales cada una hora durante el periodo de la bajamar (5 h) en diciembre de 2020 (n=60).

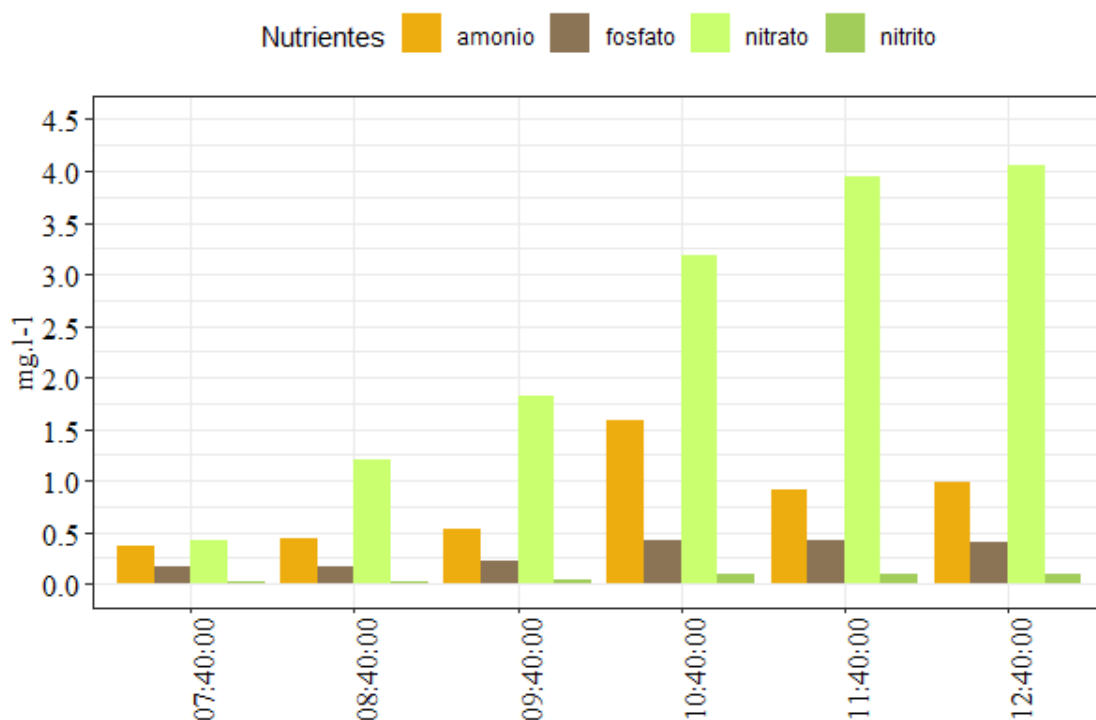
En el caso de la Chla-a se registró un máximo a las 11:40 h de 5,53 mg.l<sup>-1</sup> (DE=  $\pm 0,38$ ) y un mínimo a las 7:40 h de 3,94 mg.l<sup>-1</sup> (DE=  $\pm 0,73$ ; Figura 11A). El mismo patrón presentaron tanto la MODc, con un máximo de 0,57 mg.l<sup>-1</sup> (DE=  $\pm 0,03$ ) y un mínimo de 0,19 mg.l<sup>-1</sup> (DE=  $\pm 0,03$ ) respectivamente (Figura 11B), como los SSorg, con un máximo de 9 mg.l<sup>-1</sup> y un mínimo de 4 mg.l<sup>-1</sup> respectivamente (Figura 11C), los cuales representaron el 19% de los sólidos en suspensión totales, mientras que lo inorgánico representó el 81%.



**Figura 11.** Variación temporal de la A) Chl-a, B) materia orgánica coloreada y C) sólidos en suspensión, SS, registradas cada una hora, durante el período que dura la bajamar en diciembre de 2020 (n=42).

Todos los nutrientes presentaron, en general, un aumento en la concentración a lo largo del tiempo, siendo los nitratos los que presentaron las mayores concentraciones, superando los 1,6 mg.l<sup>-1</sup> (DE= ±0,67) a las 10:40 h hasta alcanzar un máximo de 4,06 mg.l<sup>-1</sup> (DE= ±0,01) en la última hora (Figura 12). El nitrito fue el nutriente que registró las menores concentraciones, siendo inferior a los 0,09 ml.l<sup>-1</sup> (DE= 0,02). El fosfato y el amonio mantuvieron concentraciones intermedias a los nitratos y nitritos, con valores por debajo de los 0,42 mg.l<sup>-1</sup> (DE= ±0,04) y los 1,58 mg.l<sup>-1</sup> (DE= ±0,32) respectivamente.



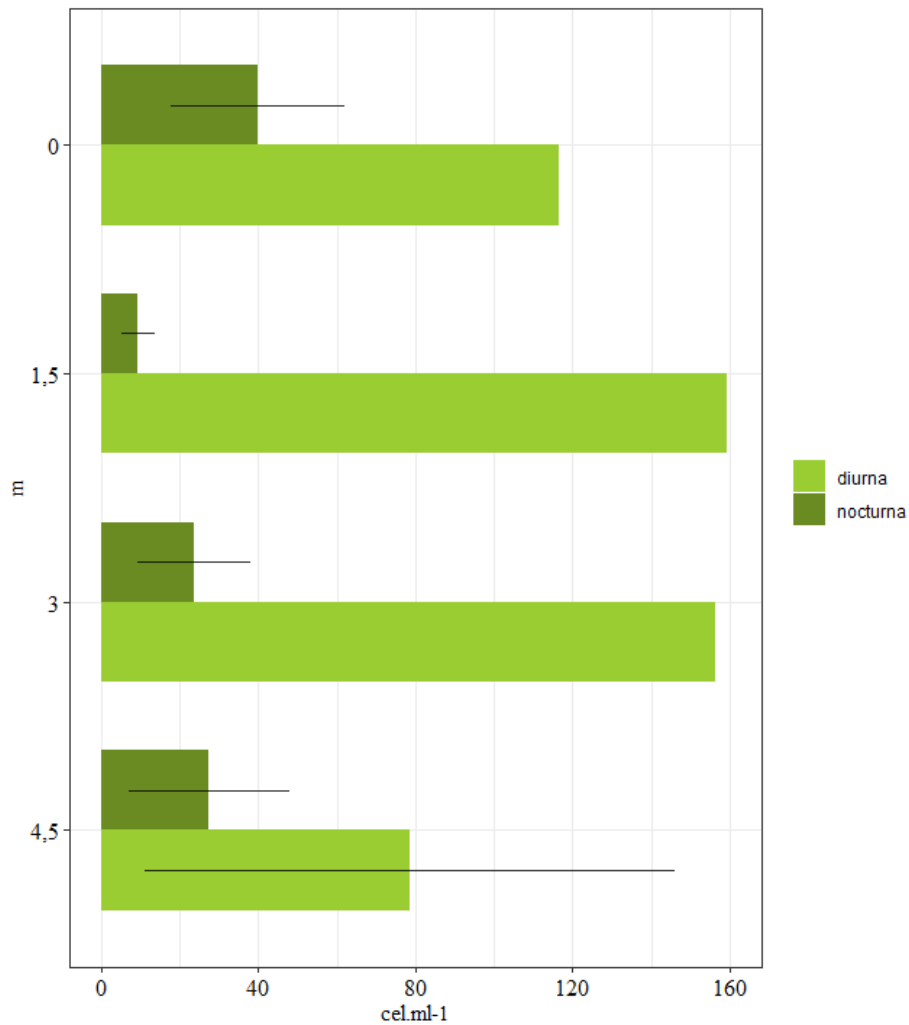


**Figura 12.** Variación temporal de los nutrientes registrados cada hora durante el periodo que dura la bajamar (5 h) en diciembre de 2020 (n=72).

### 3.3 Ciclo de marea: pleamares

#### 3.3.1 Estimación de la densidad de MPU

No se encontraron diferencias significativas en la densidad de MPU entre las diferentes profundidades de ambas pleamares, así como entre pleamares ( $p > 0,05$ ). La densidad de MPU fue inferior a la registrada durante la bajamar, con un valor promedio de  $128 \text{ cel.ml}^{-1}$  ( $DE = \pm 115$ ) en el día y de  $25 \text{ cel.ml}^{-1}$  ( $DE = \pm 18$ ) en la noche. La densidad de MPU en la pleamar diurna alcanzó un valor máximo de  $159 \text{ cel.ml}^{-1}$  ( $DE = \pm 153$ ) mientras que la pleamar nocturna tuvo un máximo de  $40 \text{ cel.ml}^{-1}$  ( $DE = \pm 22$ ). Por otro lado, se registró un valor mínimo de  $79 \text{ cel.ml}^{-1}$  ( $DE = \pm 67$ ) en la pleamar diurna a nivel superficial y de  $10 \text{ cel.ml}^{-1}$  ( $DE = \pm 4,35$ ) a 1,5 m de profundidad en la pleamar nocturna (Figura 12).

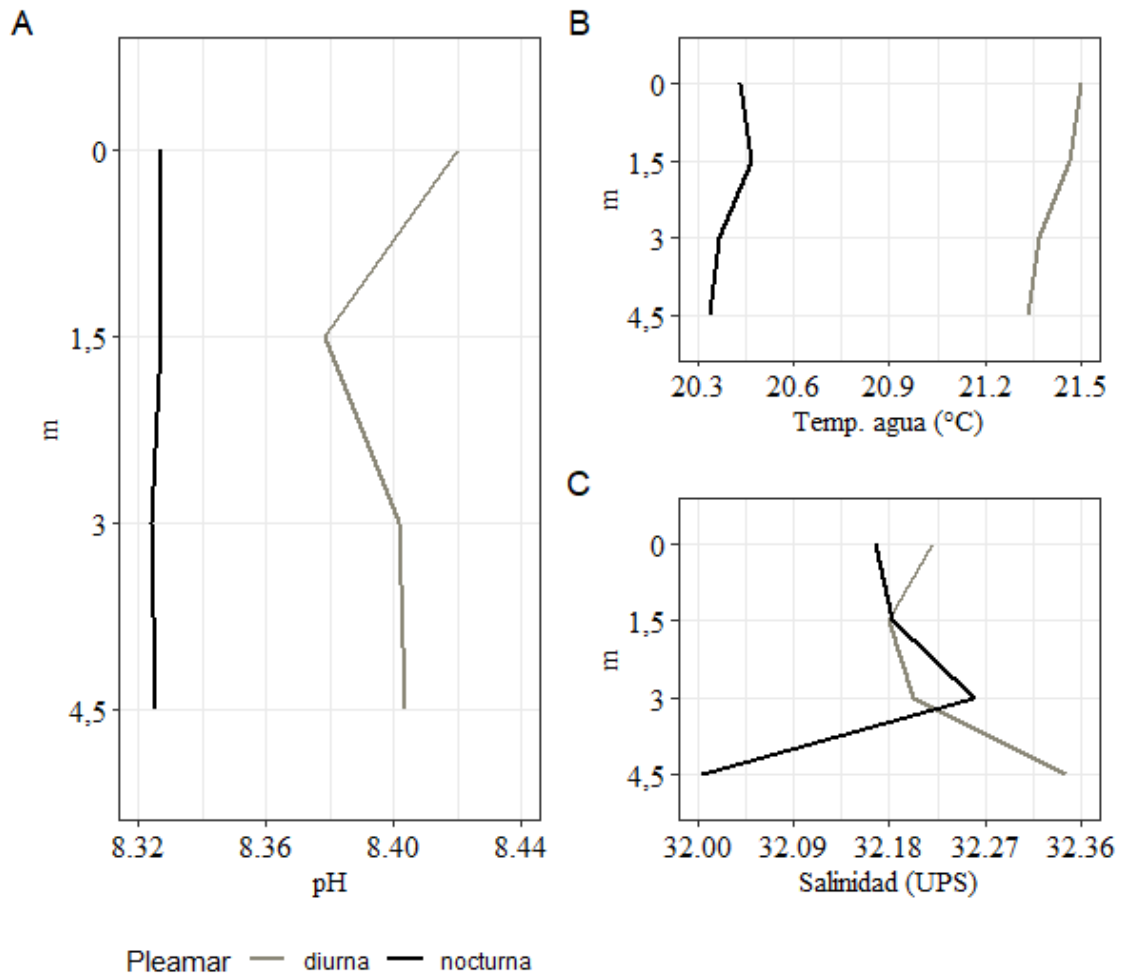


**Figura 13.** Variación promedio (barras) y desvió estándar (líneas de error) de la densidad de MPU en la pleamar diurna y nocturna registradas en diciembre de 2020 durante un ciclo de marea (n=24).

### 3.3.2 Análisis de las características ambientales

La variación del pH en ambas pleamares fue mínima, con un cambio de 0,05 unidades en la pleamar diurna y un cambio de 0,01 unidades en la pleamar nocturna. En general, el valor se mantuvo alrededor de 8,4 (Figura 14A).

Durante la pleamar diurna la temperatura el agua se mantuvo entre los 21,3 °C y los 21,5 °C disminuyendo con la profundidad, mientras que en la noche la temperatura siguió el mismo patrón, pero a un grado menor (entre los 20,3 °C y 21,5 °C; Figura 14B).



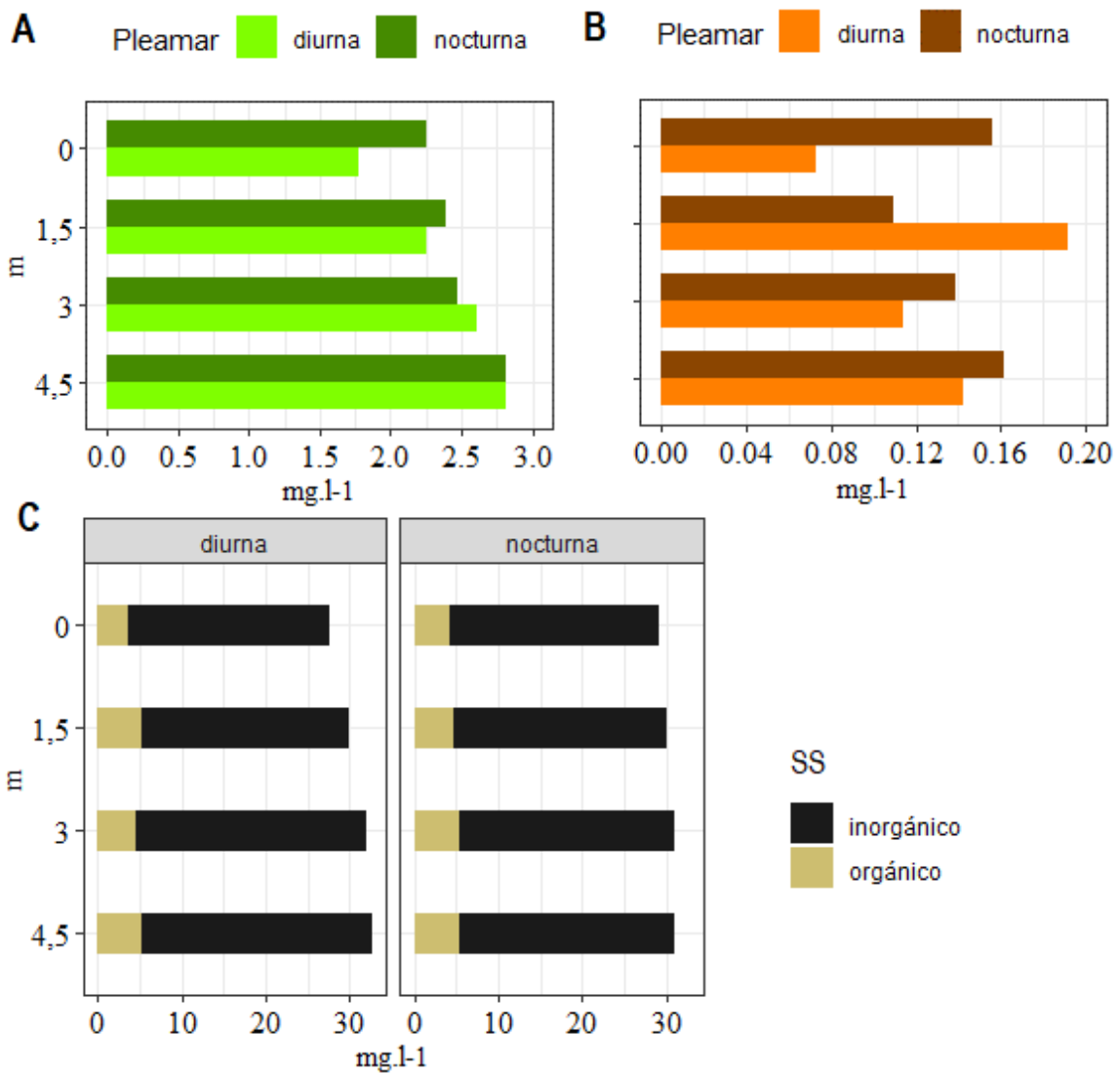
**Figura 14.** Variación de las variables ambientales con la profundidad, en la pleamar diurna y nocturna registradas en diciembre de 2020 durante un ciclo de marea (n=36).

En cuanto a la salinidad, se observó un patrón inverso a la temperatura del agua en la pleamar diurna, con una variación de la salinidad de sólo 0,15 unidades con un mínimo de 32,2 y un máximo en el fondo de 32,3. Por el contrario, la pleamar nocturna siguió el mismo patrón que la temperatura del agua, presentando un mínimo de salinidad de 32 en el fondo (Figura 14C).

Se observó un patrón creciente en la concentración de Chl-a con la profundidad. En promedio, se registraron valores de Chl-a muy bajos en ambas pleamares, con un máximo de 2,8 mg.l<sup>-1</sup> y un mínimo de 1,8 mg.l<sup>-1</sup>, en comparación con la bajamar (Figura 15A).

La materia orgánica disuelta cromofórica presentó concentraciones que variaron entre los 0,07 mg.l<sup>-1</sup> (DE= ±0,02) y los 0,19 mg.l<sup>-1</sup> (DE= ±0,07), siendo inferiores a los valores registrados durante la bajamar (Figura 15B).

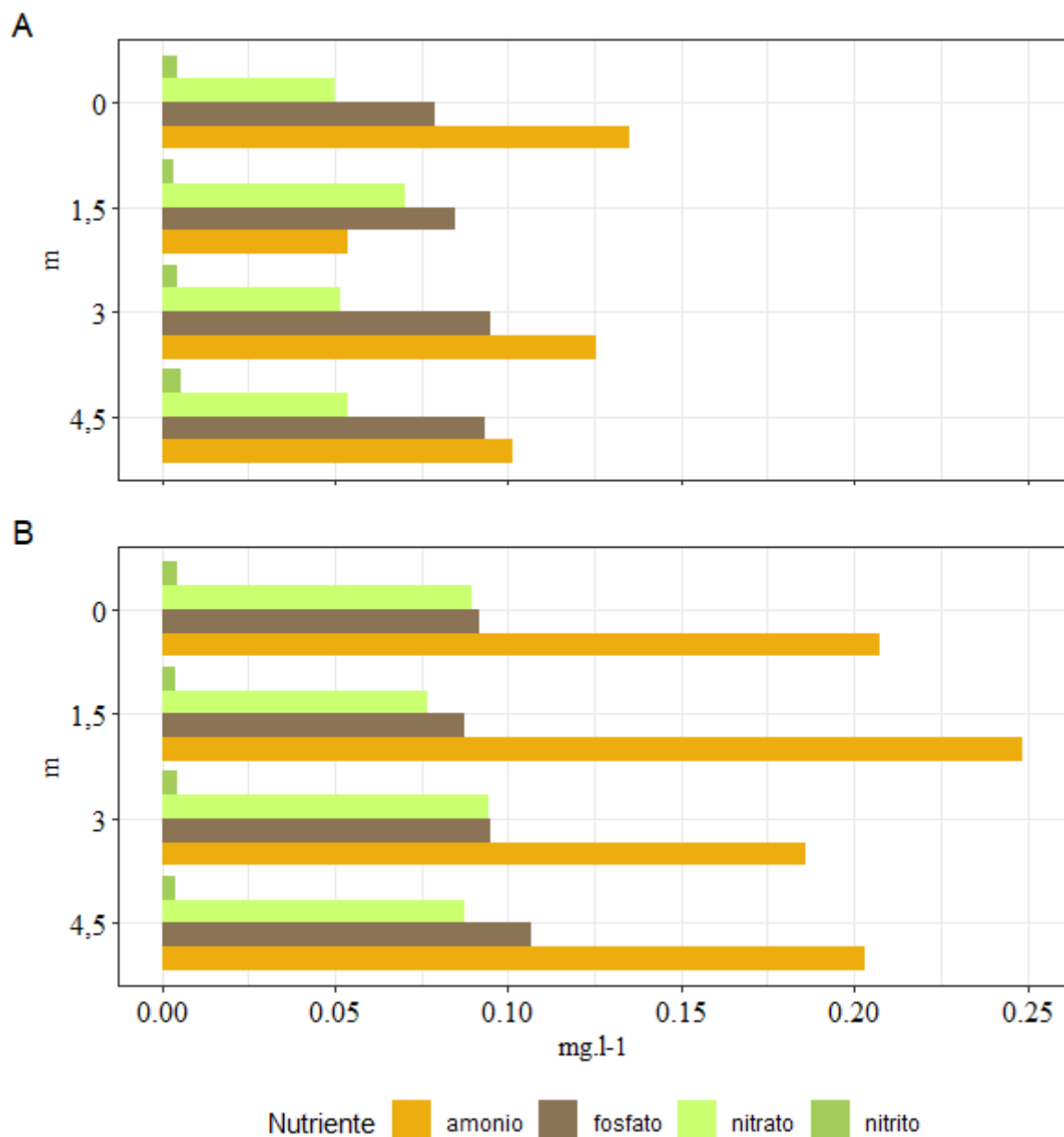
Los sólidos en suspensión orgánicos e inorgánicos no presentaron grandes diferencias con respecto a los valores registrados durante la bajamar, encontrándose que los SSorg e inorgánicos representaron un 15% y 85% en promedio en ambas pleamares, respectivamente, similares a los registrados durante la bajamar (Figura 15C).



**Figura 15.** Variación de A) Chl-a, B) materia orgánica disuelta cromofórica y C) sólidos en suspensión, SS, con la profundidad en la pleamar diurna y nocturna, registrados en diciembre de 2020 (n=48).

La concentración de nutrientes en la pleamar fue menor a los registrados durante la bajamar, presentando una concentración máxima de  $0,25 \text{ mg.l}^{-1}$  ( $DE= \pm 0,15$ ), a diferencia de la bajamar en la que se registró un máximo de  $4,06 \text{ mg.l}^{-1}$  ( $DE= \pm 0,02$ ). Además, los máximos estuvieron representados por el amonio en ambas pleamars, tomando valores entre los  $0,05 \text{ mg.l}^{-1}$  ( $DE= \pm 0,02$ ) y  $0,14 \text{ mg.l}^{-1}$  ( $DE= \pm 0,12$ ) en la pleamar diurna y entre  $0,19 \text{ mg.l}^{-1}$  ( $DE= \pm 0,05$ ) y  $0,25 \text{ mg.l}^{-1}$  ( $DE= \pm 0,15$ ) en la pleamar nocturna. A diferencia de la bajamar, en la cual, las mayores

concentraciones estuvieron representadas por los nitratos, los nitritos fueron los nutrientes que presentaron las menores concentraciones, siendo inferiores a los  $0,005 \text{ mg.l}^{-1}$  ( $DE= \pm 0,002$ ; Figura 16).

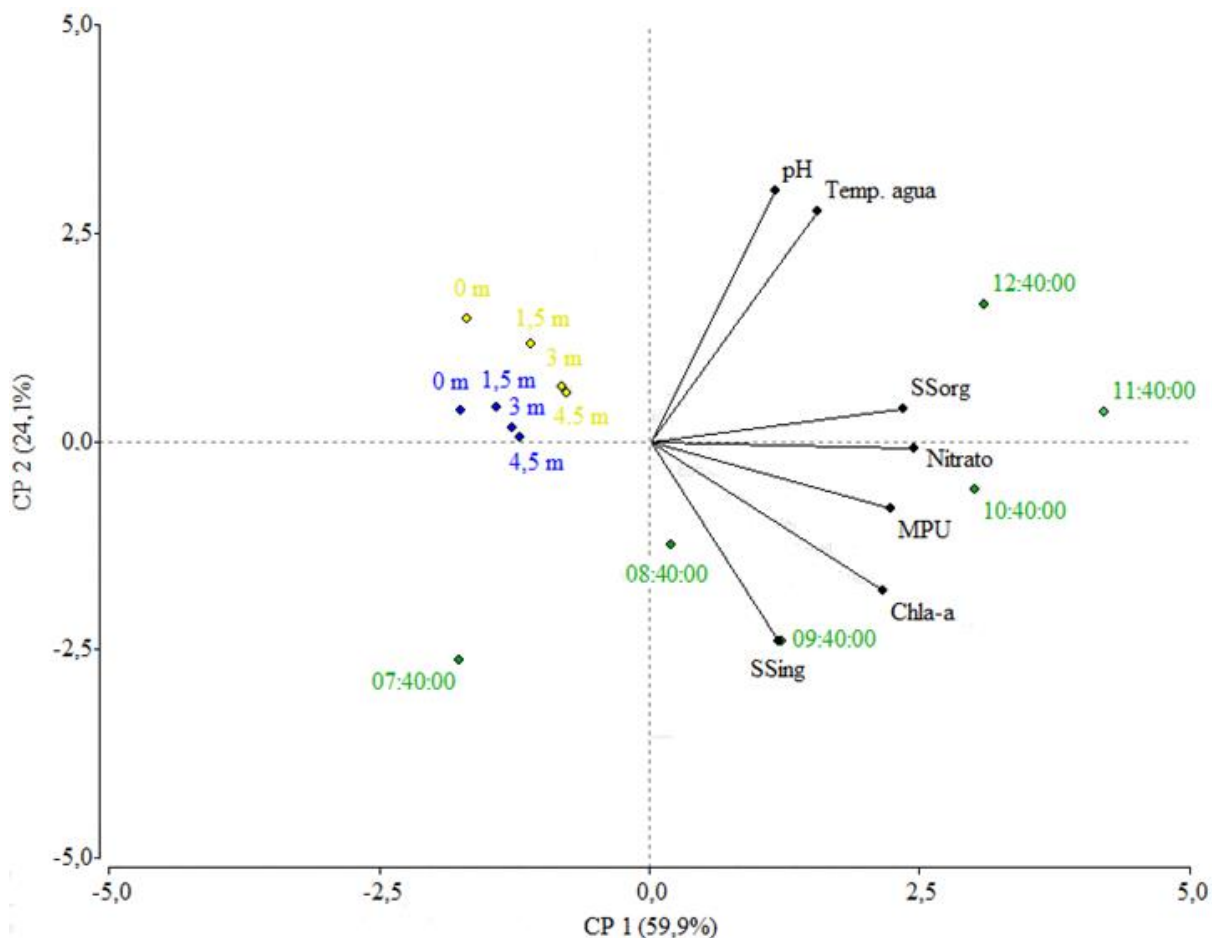


**Figura 16.** Variación de los nutrientes con la profundidad en A) la pleamar diurna y B) la pleamar nocturna, registrados en diciembre de 2020 durante un ciclo de marea (n=96).

### 3.3.3 Relación de la densidad de MPU con las variables ambientales durante la bajamar y en las pleamares

El análisis de componentes principales (ACP) mostró que los primeros dos componentes principales (CP1 y CP2) explicaron en conjunto el 84% de la varianza, correspondiendo un 59% para el CP1 y un 24% para el CP2. Se observó que la mayor variabilidad del CP1 obedece principalmente a los SSorg, el nitrato, la Chl-a y los MPU, mientras que en el CP2 la mayor variabilidad es explicada por la temperatura del agua y el pH.

Puede observarse que los muestreos durante la bajamar estuvieron asociados positivamente a mayores valores de temperatura, pH, SSorg, Chl-a y nitrato mientras que los de las pleamares tuvieron una asociación negativa con estas variables. En particular, las muestras obtenidas en las últimas 3 h de la bajamar se asociaron fuertemente a valores altos de MPU. Además, se encontró una correlación significativa de la salinidad, SSing, MODc, Chl-a y los nutrientes con los MPU (Figura 16; Anexo III).



**Figura 16.** Análisis de componentes principales (ACP) donde se representan los componentes principales 1 y 2 (CP1 y CP2) como ejes x e y respectivamente, el muestreo durante la bajamar (letras verdes), en pleamar nocturna (letras azules) y en pleamar diurna (letras amarillas) y las variables ambientales y MPU (letras negras).

#### 4. DISCUSIÓN

Durante el ciclo anual, la densidad de MPU no se relacionó de manera estrecha con la biomasa de las fases bentónicas y las máximas densidades no coincidieron con los momentos en los que la biomasa macroalgal fue máxima, por lo que rechaza la primera hipótesis planteada. Sin embargo, las mayores densidades de MPU y desarrollo de las fases macroalgales coincidieron durante los meses cálidos. Por otro lado, durante el período que duró la bajamar la densidad de MPU aumentó progresivamente y disminuyó posteriormente por la dilución/lavado con el



ascenso de la marea, verificándose la segunda hipótesis planteada. Por lo tanto, los resultados sugieren que la densidad de MPU en un momento dado en los canales de la Bahía San Antonio, responde al equilibrio entre la constante producción de MPU por parte de la fase bentónica y al efecto de dilución de las mareas, pero también, a la posible contribución de MPU producidos por talos de otras áreas de la bahía.

### **Ciclo anual**

Los picos de biomasa macroalgal presentaron un rezago de aproximadamente un mes respecto a los picos de densidad de MPU, es decir, los momentos de máxima producción de MPU se produjeron antes de los máximos de biomasa macroalgal y disminuyeron cuando la biomasa macroalgal disminuyó. Huo et al. (2014) en su investigación sobre la distribución de MPU en el Mar Amarillo, detectó esta previa aparición de las mayores densidades de MPU al desarrollo de las mareas verdes y su desaparición conjunta y gradual durante el invierno y parte del otoño. Una explicación a tal desfase podría ser que a pesar de la baja biomasa macroalgal de noviembre-febrero y que en tales meses el número de talos maduros fue menor que el número de talos inmaduros, las condiciones ambientales, especialmente las de febrero, fueron óptimas para una producción incrementada de MPU y, probablemente, gran parte de la biomasa macroalgal de diciembre se encontraba en estado senescente.

Muchas de las variables ambientales analizadas cambiaron de acuerdo con la fuerte estacionalidad del área. El patrón terrestre de temperaturas decrecientes en invierno y temperaturas crecientes en verano responde al pronunciado intercambio de calor que tiene lugar debido a la poca profundidad del sistema (Piola y Scasso 1998). Se observó que el momento de máxima densidad de MPU de febrero coincide con el máximo de temperatura del agua de 28,9 °C, mientras que las menores densidades se registraron en los meses más fríos correspondientes

a otoño e invierno que presentaron un rango de temperatura de 10,9 a 24 °C. Estudios realizados en laboratorio con cultivos de *Ulva* determinaron que la baja temperatura de invierno es el factor ambiental clave que restringe la germinación de los propágulos de *Ulva* (Schories 1995). Por su parte, Xiao et al. (2016) registraron que, en un ambiente natural, una temperatura superficial de 15 °C dispara el inicio de las mareas verdes y el rápido crecimiento de los talos de *U. prolifera* (Dan et al. 2002), lo que sugiere que, a principios de la primavera, un aumento de la temperatura del agua de mar facilitaría la producción de MPU.

En línea con este patrón de temperatura, también se observó que la salinidad aumentó durante las estaciones cálidas debido a la elevada evaporación. Sin embargo, los picos de salinidad (enero y marzo) presentaron una demora de un mes respecto a los picos de temperatura del agua, evidenciando una respuesta retardada del sistema respecto al aumento de la temperatura. Se observó que los máximos de salinidad coincidieron con los momentos en que la densidad de MPU en verano fue muy baja.

Las concentraciones de nutrientes fueron en promedio mayores durante los meses cálidos, siendo más altas en verano que en primavera y menores durante el otoño y mínimas en el invierno. Los MPU tienen una mayor sensibilidad a las variaciones en las concentraciones de nutrientes externos que las macroalgas adultas y parecen ser particularmente sensibles a la limitación de fosfatos (Sousa et al. 2007). Las publicaciones que mencionan los niveles de nutrientes necesarios para el crecimiento de *Ulva* spp. f. laminar utilizan medios de cultivo con concentraciones superiores a la registradas durante el presente estudio en la Bahía San Antonio (Bews et al. 2021, Msuya et al. 2008, Steffensen 1976) por lo que no se pudo concluir si la cantidad de nutrientes presentes en la Bahía San Antonio favorecería el desarrollo de *Ulva* laminar. Sin embargo, cabe mencionar que, en la Bahía San Antonio, posiblemente existan

individuos de *Ulva* spp. f. tubular presentes en el intermareal que contribuyan a las densidades registradas de MPU. Pruebas de laboratorio y modelos numéricos indicaron que las concentraciones mínimas para disparar el crecimiento del alga verde *Ulva prolifera* (forma tubular) eran de 0,031 mg.l<sup>-1</sup> para fosfato y 0,735 mg.l<sup>-1</sup> para nitrato (Wang et al., 2019; Wang et al., 2020). Los datos de campo del estudio actual mostraron que los nutrientes en la Bahía San Antonio fueron más altos que los umbrales mencionados; por lo tanto, en caso de tener las especies estudiadas aquí un comportamiento similar a *U. prolifera*, las concentraciones de fosfatos y nitratos no habrían sido un factor limitante en ningún momento del año, dado que se mantuvieron en niveles suficientes para el crecimiento de *Ulva*. A demás, como la concentración de ambos nutrientes no se correlacionó significativamente con la densidad de MPU y sus máximos tampoco coincidieron, podría decirse que ambos nutrientes no serían determinantes para la producción de MPU en la Bahía San Antonio, pero sí generarían las condiciones necesarias para la germinación y el crecimiento de los mismos. En este sentido, se observó que, la mayor biomasa de la fase macroscópica (talos), sucedió después del mayor pico de nutrientes (nitrato y amonio) que se da en diciembre. Esto es esperable, ya que *Ulva* utiliza estos nutrientes para crecer.

Los valores de Chl-a también variaron estacionalmente, fueron más altos durante el verano cuando la disponibilidad de nutrientes y la temperatura proporcionan un entorno propicio para la producción de MPU y, en menor medida, en primavera, y mínima en otoño e invierno. Se encontró que la Chl-a tuvo una elevada correlación con la densidad de MPU ( $p < 0,001$ ), dando a entender que gran parte de la misma está representada por los MPU durante el verano, alterando el patrón cíclico típico del fitoplancton donde los máximos de Chal-a se observan en primavera y descienden durante el verano, de acuerdo a Saad et al. (2019). Estos resultados son interesantes ya que no hay antecedentes de que en un sistema costero los micropropágulos de

macroalgas dominen prácticamente la totalidad del ensamble fitoplanctónico. Además, las máximas densidades registradas son comparables con las encontradas en situaciones de fuertes floraciones de microalgas (Delgado y Alcarraz 1999, Place et al. 2012), por lo que puede decirse que las mareas verdes en la Bahía San Antonio son capaces de producir “blooms de merofitoplancton”.

Por otro lado, se observó que el máximo de MODc (enero) ocurre luego del máximo de biomasa macroalgal (diciembre) sugiriendo que gran parte de la MODc mencionada estaría representada por la etapa senescente de los talos de *Ulva*. Estos resultados coinciden con estudios que demuestran la asociación entre la biomasa macroalgal de varias especies de ambientes templados, especialmente en las fases senescentes, con el aporte de materia orgánica disuelta al medio, el cual a su vez se ve incrementado por la radiación solar (Hulatt et al. 2009). Lo mismo podría decirse de los SSorg, los cuales presentaron dos valores máximos que se correspondieron con los máximos de biomasa macroalgal de diciembre y el máximo de densidad de MPU de febrero respectivamente, lo que refleja que gran parte de los SSorg está constituido por material degradado de la fase bentónica en diciembre y por las células de MPU en febrero.

Las mayores concentraciones de oxígeno disuelto ocurrieron durante los meses cálidos en respuesta a la alta productividad primaria presente en el sistema. Pudo observarse que, el valor máximo de concentración de oxígeno disuelto ocurrió en febrero, coincidiendo con el momento de mayor densidad de MPU. Este registro tiene una relevancia crucial, ya que evidencia la importante contribución de los MPU a las concentraciones de oxígeno disuelto en la Bahía San Antonio mediante el proceso de la fotosíntesis, especialmente en el momento del año en que la demanda biológica de oxígeno aumenta por el proceso de descomposición de la etapa bentónica de *Ulva* (Wallace et al. 2014). La disminución del pH en los meses fríos, es reflejo de la

reducción en la fotosíntesis, por consiguiente, se acumula CO<sub>2</sub> en el agua que se disocia y genera ácido carbónico. De manera inversa, durante los meses cálidos, las temperaturas mayores aceleran el proceso de fotosíntesis dejando menos CO<sub>2</sub> disponible para disolverse en el agua que, en consecuencia, refleja un aumento en el pH. Al ser un ambiente eutrofizado (Teichberg et al. 2010) se esperaría que las concentraciones de oxígeno disuelto y pH disminuyeran en el tiempo, particularmente durante los meses cálidos (Beer e Israel 1990, Wallace et al. 2014), sin embargo, el oxígeno disuelto se mantuvo en concentraciones altas y el pH fue siempre básico. Este comportamiento, se debe a la presencia de una gran productividad primaria, que sumado a un régimen macromareal, son capaces de oxigenar y renovar estos ambientes en cada ciclo de marea, evitando que el oxígeno disuelto disminuya y se genere el proceso de acidificación (Becherucci et al. 2021).

Una característica a destacar es que la aparición de la marea verde en la Bahía San Antonio presentó un retraso respecto a las ocurridas en el Mar Amarillo (China Oriental), conocido por frecuentar las mareas verdes más grandes del mundo, las cuales vienen sucediendo en primavera, registrándose picos de densidad de MPU antes de abril. Una explicación a tal desfase informadas por Liu et al. (2012) y (2013) es que las condiciones ambientales en términos de temperatura, irradiación, niveles de nutrientes y presencia de sustrato adheridos adecuados generadas en tales sectores se volvieron favorables para las especies de *Ulva* antes de lo esperado, resultando en el desarrollo de una marea verde temprana. Por lo tanto, la ejecución de medidas de control de la marea verde en la Bahía San Antonio, son muy importantes para impedir su aparición durante el verano y, por lo tanto, una mayor durabilidad en el tiempo de las mismas. Sugerimos la necesidad de más estudios tanto sobre la dinámica de MPU y así como de la fase macroalgal y de las variables ambientales que podrían brindar información clave acerca de los determinantes de la proliferación de *Ulva* spp. en la Bahía San Antonio y,

por lo tanto, mejorar la precisión en la toma de decisiones a la hora de proponer alternativas de control. Se recomienda evaluar el alcance de los asentamientos de *Ulva* spp. para evaluar si las grandes densidades de MPU podrían impactar más allá del área estudio y hacia el Golfo San Matías.

Un resultado imprevisto, fue que el mes de febrero, donde se registraron las máximas densidades de MPU, no coincidió con los valores más altos de talos maduros, una explicación a tal desfase podría ser que los MPU registrados en el mes de febrero provengan de individuos maduros presentes en el intermareal o en sectores más internos de la Bahía San Antonio. Es por esto que abarcar un área de muestreo más amplia, podría permitir detectar un patrón razonable.

La presente investigación es un primer aporte de monitoreo mensual de un año sobre densidades de MPU en la Bahía San Antonio, así como de recuentos directos de MPU, ya que las publicaciones actuales, que son muy escasas, se basan en recuentos de manera indirecta a partir de germinados mediante medios de cultivo. La técnica de recuentos directos de MPU permite estimar la densidad real de MPU que estaría implicada en los ciclos biogeoquímicos y por lo tanto en las cadenas tróficas, mientras que los recuentos por germinados dan cuenta de la proporción de MPU que se convierte en biomasa. Ambas estimaciones serían más precisas si se tuvieran en cuenta las densidades presentes en el sedimento.

### **Ciclo de marea**

El aumento en la densidad de MPU durante la bajamar podría deberse a dos fenómenos contrapuestos: un fenómeno físico, que implicaría una acumulación de los MPU provenientes de los sectores más internos de la bahía durante el descenso de la marea; o un fenómeno biológico dada por una tasa constante de producción de MPU por parte de las macroalgas. Resultados proporcionados por estudios de cultivos con *Ulva*, evidenciaron que niveles

elevados de temperatura, radiación y nutrientes en el agua de mar facilitan en gran medida la producción de MPU (Liu et al. 2012). Además, se ha demostrado que fragmentos de talo de 1 cm<sup>2</sup> (única capa de células) de *Ulva prolifera*, cultivadas en laboratorios en condiciones óptimas, pueden liberar hasta  $6,62 \times 10^6$  micropropágulos luego de 48 h (Zhang et al 2013). Como durante la bajamar se observó un aumento significativo de la temperatura y levemente de los nutrientes y una irradiación intensa por la poca profundidad, es altamente plausible que el aumento progresivo de la densidad de MPU se deba fundamentalmente a una tasa constante de producción *in situ* por parte de las macroalgas, aunque no se descarta el efecto del fenómeno físico, por lo que el estudio de la significancia del aporte de cada factor al aumento de los MPU sería relevante.

El aumento en la salinidad, como ocurre típicamente en sistemas costeros de planicies de marea podría deberse a la escorrentía de agua más salada proveniente del intermareal alto, dados los elevados períodos en que el intermareal queda al descubierto y por ende ocurre una elevada evaporación del agua intersticial (Wang et al. 2007). A su vez, el incremento en la concentración de oxígeno disuelto, y de pH podría deberse a la importante actividad fotosintética en el lugar (Kirk 1994), adjudicable principalmente al aumento en la densidad de MPU.

Durante la pleamar las magnitudes de las variables ambientales disminuyeron respecto a la bajamar debido al aumento en el volumen del agua. Por otro lado, no se evidenció estructura vertical en la columna de agua en la densidad de MPU, posiblemente por el gran desplazamiento que experimentan a causa de la velocidad del flujo de agua que ingresa desde el Golfo San Matías (Aliotta et al. 2000, Vara y Mazio 1983). Las variables ambientales presentaron valores similares en las diferentes profundidades; resulta evidente que la columna de agua es más homogénea al ser una región de menor profundidad comparada con el golfo. Esta uniformidad

podría ser consecuencia de la mezcla turbulenta originada en la interacción entre la marea y el fondo (Piola y Scasso 1998).

La tasa de hundimiento del fitoplancton depende en gran medida de la forma celular, el control de flotabilidad, la presencia de flagelos (Padisàk et al., 2003) y el tamaño celular (Marañón 2009), siendo las células más grandes las que exhiben una tasa de hundimiento más alta (Takahashi y Bienfang 1983). Hoffmann y Camus (1989) en un estudio sobre la tasa de hundimiento y viabilidad de micropropágulos de algas, encontró que un 25% de micropropágulos de la especie de *Ulva rigida*, con tamaños inferior a 15 micras, con agitación, pueden depositarse en el fondo en un intervalo de tiempo de 135 minutos. Se estima que durante la bajamar gran parte de los MPU alcanzarían a depositarse en el fondo marino previo a la subida de la marea dado que, en el sitio de estudio, la duración de la bajamar supera este tiempo y los intervalos de tamaños de MPU se mantuvieron entre los 3,86 y 16,12  $\mu\text{m}$  (Anexo IV). Por otro lado, Schories (1985) registró que micropropágulos de *Ulva* spp f. tubular (antes *Enteromorpha*) depositados en el sedimento, pueden sobrevivir en condiciones simuladas al invierno hasta al menos 10 meses. En este sentido, un amplio porcentaje de la floración macroalgal iniciada en septiembre podría provenir del “banco de MPU” presente en el sedimento, generado durante la primavera y verano del año anterior. En nuestro caso de estudio, el mes de febrero sería el que contribuiría en mayor parte. Para estudios posteriores se recomienda no quitarles importancia a las mediciones de MPU presentes en el sedimento para una estimación más precisa sobre la densidad de micropropágulos presentes en la Bahía San Antonio.

Los MPU podrían tener efectos importantes sobre la comunidad de especies presentes en el ecosistema de la Bahía San Antonio. Como se mencionó previamente, se observó un aumento



notable en las concentraciones de oxígeno disuelto durante la bajamar que podría ser consecuencia de la actividad fotosintética de los MPU, considerando que son los componentes fitoplanctónicos más abundantes (junto con las fases macroscópicas) del sistema y, por ende, contribuirían de manera importante aportando oxígeno a una variedad de consumidores en momentos críticos (Becherucci et al. 2021). Por otro lado, en los periodos de máxima densidad, los MPU son consumidos por especies de zooplancton y por organismos filtradores, por lo que la producción de MPU jugaría un papel clave como impulsor de las tramas tróficas del interior de la Bahía San Antonio (Mantri et al. 2020, Martinetto et al. 2011), en los periodos de máxima densidad tendrían un papel protagonista como impulsores de las tramas tróficas. Pese a que, registros anteriores determinaron que la Bahía San Antonio es capaz de sustentar un gran biodiversidad (Fricke et al. 2015), el aumento en el tiempo de la producción de MPU favorecido por la sobrecarga de nutrientes, podría repercutir en el desarrollo de grandes masas de talos de *Ulva* que impedirían el asentamiento de otras especies de algas, capaces de sostener una gran diversidad de especies macrobentónicas y pelágicas, por lo que la Bahía San Antonio podría derivar a un ecosistema más pobre en especies (Anderson et al. 1996, Cao et al. 2022, Chen et al. 2019, Worm et al. 1999).

## **5. CONCLUSIONES**

- a) El presente estudio permitió identificar en el canal interior de la Bahía San Antonio la presencia de MPU y de la fase macroalgal en varios meses del año, con una máxima densidad de MPU en febrero, que siguió a la ocurrencia de la marea verde macroalgal de diciembre. Este hallazgo tiene relevancia ecológica dado que el aumento en la producción de MPU puede dar lugar a un aumento de masa y frecuencia de mareas verdes.

- b) Existe una marcada estacionalidad en la densidad de MPU y de la biomasa macroalgal que se relaciona particularmente con las variables ambientales.
- c) El sistema macromareal de la Bahía San Antonio tiene una influencia notable en el movimiento de MPU: durante el descenso de la marea, el flujo de agua exporta los MPU fuera de la Bahía. Cuando llega a su profundidad mínima (la bajamar), el flujo de corriente disminuye favoreciendo la acumulación de MPU. Al ascender la marea, el aumento en el flujo y volumen de agua, lava y diluye los MPU, explicando la baja concentración de los mismos en la columna de agua.

## 6. BIBLIOGRAFÍA

**Abelson A, Denny M (1997)** Settlement of marine organisms in flow. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28:317-319.

**Aliotta S, Schnack EN, Isla FI, Lizasoain GO (2000)** Desarrollo secuencial de formas de fondo en un régimen de marea macromareal. *Asociación Argentina de Sedimentología* 7: 95-107.

**Anderson RJ, Monteiro PMS, Levitt GL (1996)** The effect of localised eutrophication on competition between *Ulva lactuca* (Ulvaceae, Chlorophyta) and a commercial resource of *Gracilaria verrucosa* (Gracilariaceae, Rhodophyta). *Hydrobiologia* 326/327:291-296.

**Becherucci ME, Pereyra P, Narvarte MA, Fanjul E, Iribarne O, et al. (2021)** Tidal action and macroalgal photosynthetic activity prevent coastal acidification in an eutrophic system within a semi-desert region. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 256:107-374.

**Beer S, Israel A (1990)** Photosynthesis of *Ulva fasciata*. IV. pH, carbonic anhydrase and inorganic carbon conversions in the unstirred layer. *Plant, Cell and Environment* 13 (6):555-560.

**Bews E, Booher L, Polizzi T, Long C, Kim J, et al. (2021)** Effects of salinity and nutrients on metabolism and growth of *Ulva lactuca*: Implications for bioremediation of coastal watersheds. *Marine Pollution Bulletin* 166:112199.

**Bliding C (1968)** A critical survey of European taxa Ulvales II. *Ulva*, *Ulvaria*, *Monostroma*, *Kornmannia*. *Bot Notiser* 121:535-629.

**Boraso AL (1979)** Reproducción en Ulvales de Puerto Deseado (Prov. Sta. Cruz. Argentina) I. *Enteromorpha*. *Darwiniana* 22:241-253.

**Bortolus A (2009)** Marismas Patagónicas: las últimas de Sudamérica. *Ciencia Hoy* 19 (114):10-15.

**Callow ME, Callow JA, Pickett-Heaps JD, Wetherbee R (1997)** Primary adhesion of *Enteromorpha* (Chlorophyta, Ulvales) propagules: quantitative settlement studies and video microscopy. *Journal of Phycology* 33:938–947.

**Carbone ME, Piccolo MC, Perillo GME (2011)** Zonificación ambiental de la reserva natural Bahía San Antonio, Argentina. Aplicación del índice de calidad ambiental. *Investigaciones Geográficas (Esp)* 56:49-67.

**Carbone ME, Melo WD, Piccolo MC (2014)** Procesos ambientales que afectan la bahía San Antonio y su área de adyacencia (Prov. de Rio Negro). *Huellas* 18:132–144.

**Cao C, Zhang T, Wu M, Chen B, Ma Z (2022)** Differential growth and physiological responses of *Sargassum fusiforme* and epiphytic *Ulva lactuca* to culture densities and interspecific competition. *Regional Studies in Marine Science* 56 (5):102671.

**Chen B, Lin L, Ma Z, Zhang T, Chen W, et al. (2019)** Carbon and nitrogen accumulation and interspecific competition in two algae species, *Pyropia haitanensis* and *Ulva lactuca*, under ocean acidification conditions. *Aquaculture International* 27:721–733.

**Dan A, Hiraoka M, Ohno M, Critchley AL (2002)** Observations on the effect of salinity and photon fluence rate on the induction of sporulation and rhizoid formation in the green alga *Enteromorpha prolifera* (Müller) J. Agardh (Chlorophyta, Ulvales). *Fisheries Science* 68:1182–1188.

**Delgado M, Alcaraz M (1999)** Interactions between red tide microalgae and herbivorous zooplankton: the noxious effects of *Gyrodinium corsicum* (Dinophyceae) on *Acartia grani* (Copepoda: Calanoida). *Journal of Plankton Research* 21:2361–2372.

**Di Rienzo J, Casanoves F, Balzarini M, Gonzalez L, Tablada M y Robledo C (2018)** InfoStat versión 2020. Grupo InfoStat. FCA. Universidad Nacional de Córdoba. Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>.

**Fletcher RL (1996)** The occurrence of “green tides”- a review. *Marine Benthic Vegetation* (ed) Wingfrid Schramm and Pieter H. Nienhuis, Ecological Studies, Springer, pp 7-43.

**Fricke A, Kopprio G, Alemany D, Gastaldi M, Narvarte M, et al. (2015)** Changes in coastal benthic algae succession trajectories and assemblages under contrasting nutrient and grazer loads. *Estuaries and Coasts* 39:462–477.

**Gastaldi M, Firstater FN, Daleo P, Narvarte MA (2016)** Abundance of the sponge *Hymeniacidon* cf. *perlevis* in a stressful environment of Patagonia: relationships with *Ulva lactuca* and physical variables. Marine Biological Association of the United Kingdom 96 (2):465-472.

**Genchi SA, Carbone ME, Piccolo MC, Perillo GME (2010)** Déficit hídrico en San Antonio Oeste, Argentina. Revista de Climatología 10:29–43.

**González R, Narvarte M, Verona C (2010)** Principios, lineamientos generales y procedimientos para la elaboración, adopción, implementación, evaluación y revisión de los Planes de Manejo Ecosistémico para la pesca marítima de captura en el Golfo San Matías. ECOPEs (Iniciativa para un Ecosistema Pesquero Sustentable). IBMPAS, UNCO.

**Granhag LM, Larsson AI, Jonsson PR (2007)** Algal spore settlement and germling removal as a function of flow speed. Marine Ecology Progress Series 344:63-69.

**Halpern BS, Walbridge S, Selkoe KA, Kappel CV, Micheli F, et al. (2008)** A global map of human impact on marine ecosystems. Science 319:948-952.

**Helms JR, Stubbins A, Ritchie JD, Minor EC, Kieber DJ, et al. (2008)** Absorption spectral slopes and slope ratios as indicators of molecular weight, source, and photobleaching of chromophoric dissolved organic matter, Limnology and Oceanography 53 (3):955-969.

**Heydt M (2011)** How do spores select where to settle? A holographic motility analysis of *Ulva* zoospores on different surfaces. 1st edn. Springer Theses. New York.

**Heydt M, Pettitt ME, Cao X, Callow ME, Callow JA, et al. (2012)** Settlement Behavior of Zoospores of *Ulva linza* During Surface Selection Studied by Digital Holographic Microscopy. *Biointerphases* 7:33.

**Hoffman AJ, Camus P (1989)** Sinking rates and viability of spores from benthic algae in central Chile. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol* 126: 281-291.

**Hongbin H, Wei S, Zongling W, Dewen D, Chao Y, et al. (2019)** Distribution of green algae micro-propagules and their function in the formation of the green tides in the coast of Qinhuangdao, the Bohai Sea, China. *Acta Oceanologica Sinica* 38:72-77.

**Hulatt CJ, Thomas DN, Bowers DG, Norman L, Zhang C (2009)** Exudation and decomposition of chromophoric dissolved organic matter (CDOM) from some temperate macroalgae. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 84 (1):147-153.

**Huo Y, Hua L, Wu A, Zhang J, Cui J, et al. (2014)** Abundance and distribution of *Ulva* microscopic propagules associated with a green tide in the southern coast of the Yellow Sea. *Harmful Algae* 39:357-364.

**Kirk JTO (1994)** *Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems*. 2nd edn. Cambridge University Press.

**Leonard GH, Ewanchuk PJ, Bertness MD (1999)** How recruitment, intraspecific interactions, and predation control species borders in a tidal estuary. *Oecologia* 118:492–502.

**Linnaeus C (1753)** *Species plantarum*. Laurentius Salvius, Stockholm 1200 pp.

**Li Y, Song W, Xiao J, Wang Z, Fu M, et al. (2014)** Tempo-spatial distribution and species diversity of green algae micro-propagules in the Yellow Sea during the large-scale green tide development. *Harmful algae* 39:40-47.

**Liu F, Pang SJ, Zhao XB, Hu CM (2012)** Quantitative, molecular and growth analyses of *Ulva* microscopic propagules in the coastal sediment of Jiangsu province where green tides initially occurred. *Marine Environmental Research* 74:56-63.

**Liu DY, Keesing JK, He PM, Wang ZL, Shi YJ et al. (2013)** The world's largest macroalgal bloom in the Yellow Sea, China: formation and implications. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 129:1-9.

**Lozares CC, López PR (1991)** El análisis de componentes principales: aplicación al análisis de datos secundarios. *Revista de sociología* 37:31-63.

**Lucas LV, Cloern JE (2002)** Effects of tidal shallowing and deepening on phytoplankton production dynamics: A modeling study. *Estuaries* 25 (4):497-507.

**Mantri VA, Kazi MA, Balar NB, Gupta V, Gajaria T (2020)** Concise review of green algal genus *Ulva Linnaeus*. *Journal of Applied Phycology* 32 (5):2725-2741.

**Marañón E (2009)** Phytoplankton size structure. In Steele, J. H., Turekian, K. K. and Thorpe, S. A. (eds.), *Encyclopedia of Ocean Sciences*, pp 599-605.

**Marker AFH, Nusch A, Rai H, Riemann B (1980)** The measurement of photosynthetic pigments in freshwater and standardization of methods. 1st ed. Hakumat Rai and AF Marker.

**Martinetto P, Daleo P, Escapa M, Alberti J, Isacch JP, et al. (2010)** High abundance and diversity of consumers associated with eutrophic areas in a semi-desert macrotidal coastal ecosystem in Patagonia, Argentina. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 88:357–364.

**Martinetto P, Teichberg M, Valiela I, Montemayor D, Iribarne O (2011)** Top-down and bottom-up regulation in a high nutrient–high herbivory coastal ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 432:69-82.

**Miao X, Xiao J, Wang Z, Li Y, Liu P, et al. (2020)** Study on the tempo-spatial distribution of green macroalgal micro-propagules along the coasts of Jiangsu and Shandong provinces. *Haiyang Xuebao* 42 (2):115-123.

**Monbet Y (1992)** Control of phytoplankton biomass in estuaries: a comparative analysis of macrotidal and microtidal estuaries. *Estuaries* 15:563-571.

**Msuya FE, Neori A (2008)** Effect of water aeration and nutrient load level on biomass yield, N uptake and protein content of the seaweed *Ulva lactuca* cultured in seawater tanks. *J Appl Phycol* 20:1021-1031.

**Padisák J, Soróczki-Pintér É, Reznér Z (2003)** Sinking properties of some phytoplankton shapes and the relation of form resistance to morphological diversity of plankton—an experimental study. *Hydrobiologia* 500:243–257.

**Papenfuss GF (1960)** On the genera of the Ulvales and the status of the order 1. *J Linn Soc Bot* 56:303-318.



**Park J, Kwon BO, Kim M, Hong S, Ryu J, et al. (2014)** Microphytobenthos of Korean tidal flats: A review and analysis on floral distribution and tidal dynamics. *Ocean and Coastal Management* 102:471–482.

**Perillo GME, Piccolo MC, Palma E, Pérez DE, Pierini JO (2004)** Oceanografía física. En: Piccolo MC, Hoffmeyer MS (ed) *El ecosistema del estuario de Bahía Blanca*. Bahía Blanca, Argentina: Instituto Argentino de Oceanografía, pp 61-67.

**Perrot T, Rossi N, Ménesguen A, Dumas E (2014)** Modelling green macroalgal blooms on the coast of Brittany, France to enhance water quality management. *Journal of Marine Systems* 132:38-53.

**Piola AR, Scasso LM (1988)** Circulación en el Golfo San Matías. *Geoacta* 15:33-51

**Place AR, Bowers HA, Bachvaroff TR, Adolf JE, Deeds JR et al. (2012)** *Karlodinium veneficum*—The little dinoflagellate with a big bite. *Harmful Algae* 14:179–195.

**Purves SD (2009)** *Vida. La ciencia de la biología*. 8th ed. Editorial Médica Panamericana Argentina 1251.

**Ramdani M, Elkhiaati N, Flower RJ, Thompson JR, Chouba L, et al. (2009)** Environmental influences on the qualitative and quantitative composition of phytoplankton and zooplankton in North African coastal lagoons. *Hydrobiologia* 622 (1):113–131.

**R Core Team (2021)** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.

**Saad JF, Narvarte MA, Abrameto MA, Alder V (2019)** Drivers of nano- and microplanktonic community structure in a Patagonian tidal flat ecosystem. *Journal of Plankton Research* 41:621-639.

**Schories D (1995)** Sporulation of *Enteromorpha* spp. (Chlorophyta) and overwintering of spores in sediments of the Wadden Sea, Island Sylt, North Sea. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* 29:341-347.

**Smith GM (1947)** Sobre la reproducción de algunas especies de *Ulva* de la costa del Pacífico. *American Journal of Botany* 39 (2):80-87.

**Sousa AI, Martins I, Lillebo AI, Flindt MR, Pardal MA (2007)** Influence of salinity, nutrients and light on the germination and growth of *Enteromorpha* sp. spores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 341(1):142-150.

**Steffensen DA (1976)** The effect of nutrient enrichment and temperature on the growth in culture of *Ulva lactuca* L. *Aquatic Botany* 2:337-351.

**Strickland JDH, Parsons TR (1972)** A practical handbook of seawater analysis. 2nd ed. Fisheries Research Board of Canada, Ottawa, pp 311.

**Takahashi M, Bienfang PK (1983)** Size structure of phytoplankton biomass and photosynthesis in subtropical Hawaiian waters. *Marine Biology* 76:203–211.

**Teichberg M, Fox SE, Olsen YS, Valiela I, Martinetto P, et al (2010)** Eutrophication and macroalgal blooms in temperate and tropical coastal waters: nutrient enrichment experiments with *Ulva* spp. *Global Change Biology* 16:2624-2637.

**Tew KS, Meng PJ, Lee HJ, Ye YX, Kuo J, et al. (2010)** Dynamics of phytoplankton and picoplankton over a tidal cycle in a subtropical lagoon. *Chinese Science Bulletin* 55(23):2522–2528.

**Thuret G (1851)** Investigación sobre zoosporas de algas y anteridios de criptógamas. 1st ed. Imprenta de L. Martinet, Rue Mignon. París.

**Utermöhl H (1958)** Zur Vervollkommung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 9:1–38.

**Valiela I, McClelland J, Hauxwell J, Behr PJ, Hersh D, et al. (1997)** Macroalgal blooms in shallow estuaries: Controls and ecophysiological and ecosystem consequences. *Limnology and Oceanography* 42:1105-1118.

**Vara CD, Mazio CA (1983)** Corrientes de marea en el Golfo San Matías. Servicio de Hidrografía Naval. Armada Argentina. Informe Técnico 20/83, pp 31.

**Venrick EL (1978)** How many cells to count? En: *Phytoplankton Manual* (ed) A. Sournia, UNESCO, Paris, pp 167-180.

**Vogel S (1994)** *Life in moving fluids*. 2nd ed. Willard Grant Press. Boston.

**Wallace RB, Baumann H, Grear JS, Aller RC, Gobler CJ (2014)** Coastal ocean acidification: The other eutrophication problema. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 148:1-13.

**Wang H, Hsieh YP, Harwell MA, Huang B (2007)** Modeling soil salinity distribution along topographic gradients in tidal salt marshes in Atlantic and Gulf coastal regions. *Ecological Modelling* 20:429-439.

**Wang C, Su R, Guo L, Yang B, Zhang Y, et al. (2019)** Nutrient absorption by *Ulva prolifera* and the growth mechanism leading to green-tides. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 227:106-329.

**Wang C, Jiao X, Zhang Y, Zhang L, Xu H (2020)** A light-limited growth model considering the nutrient effect for improved understanding and prevention of macroalgae bloom. *Environmental Science and Pollution Research* 27:12405-12413.

**Worm B, Lotze HK, Bostrom C, Engkvist R, Labanauskas V et al. (1999)** Marine diversity shift linked to interactions among grazers, nutrients and propagule banks. *Marine Ecology Progress Series* 185:309-314.

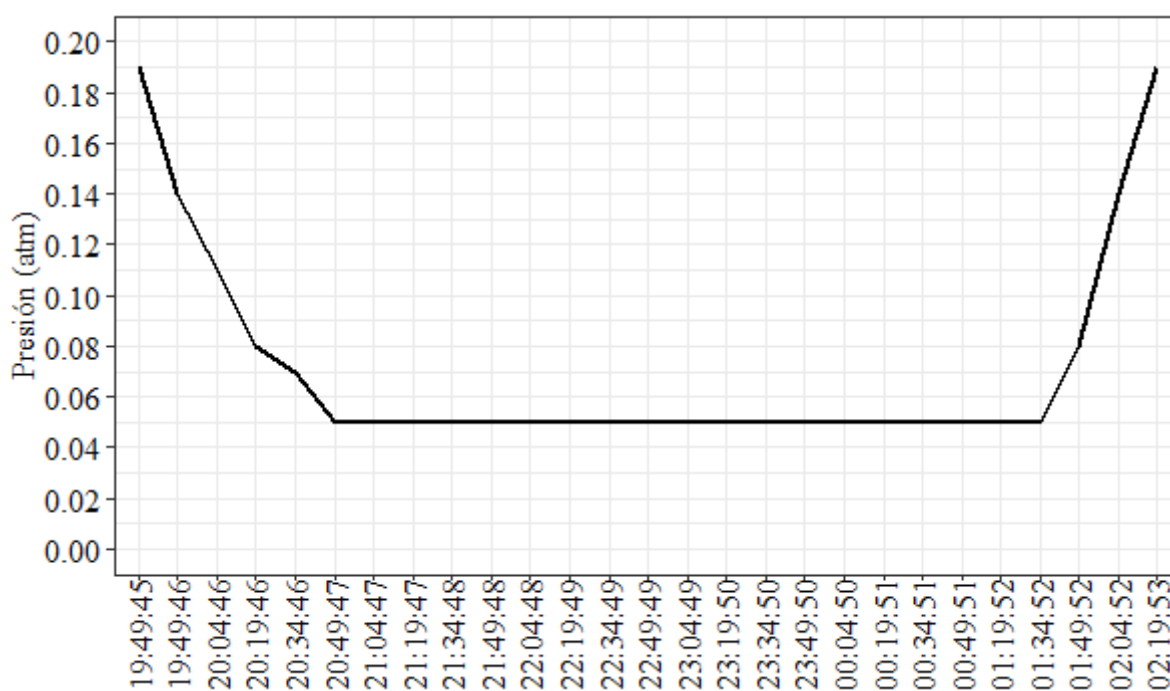
**Xiao J, Zhang X, Gao C, Jiang M, Li R, et al. (2016)** Effect of temperature, salinity and irradiance on growth and photosynthesis of *Ulva prolifera*. *Acta Oceanologica Sinica* 35:114-121.

**Ye N, Zhang X, Mao Y, Liang C, Xu D, et al. (2011)** “Green tides” are overwhelming the coastline of our blue planet: taking the world's largest example. *Ecol Res* 26:477-485.

**Zhang J, Huo Y, Yu K, Chen Q, He Q et al. (2013)** Growth characteristics and reproductive capability of green tide algae in Rudong coast, China. *J Appl Phycol* 25:795–803.

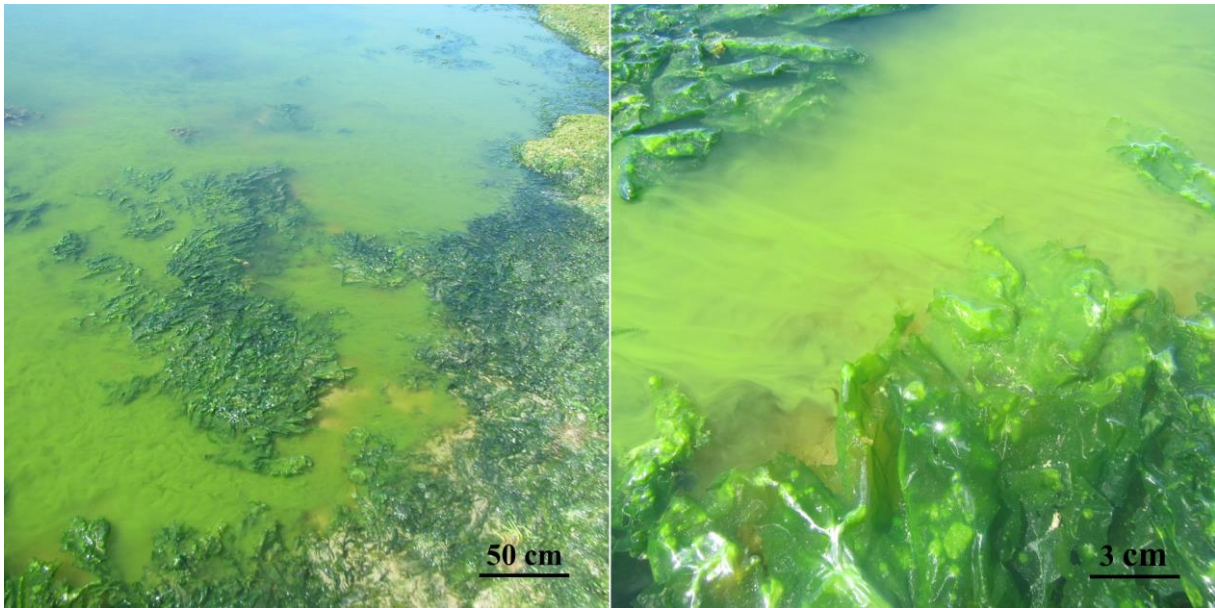
## Anexo I

Registros de presión durante un ciclo de marea en la Bahía San Antonio: Durante la toma de muestras durante un ciclo de marea se colocó en la bajamar anterior un medidor de presión aferrado al fondo marino. Puede observarse que la menor presión registrada entre el retroceso y ascenso de la marea fue de 0,05 atm y permaneció constante desde las 20:49:47 hasta las 01:34:52, evidenciando una duración de la bajamar de 4:46:05.

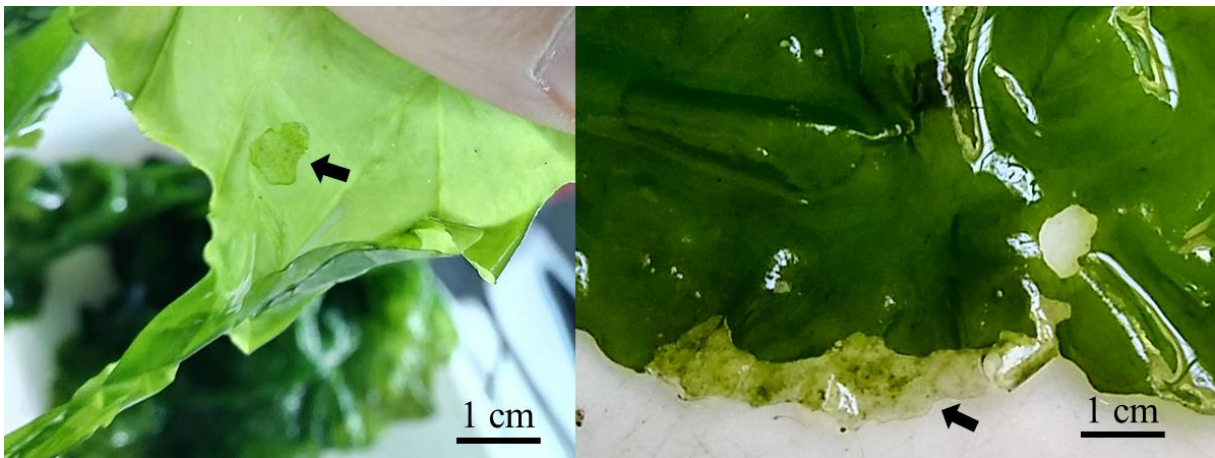


**Figura 1.** Variación de la presión registrada durante un ciclo de marea desde un medidor de presión colocado en el fondo marino del submareal en diciembre de 2020.

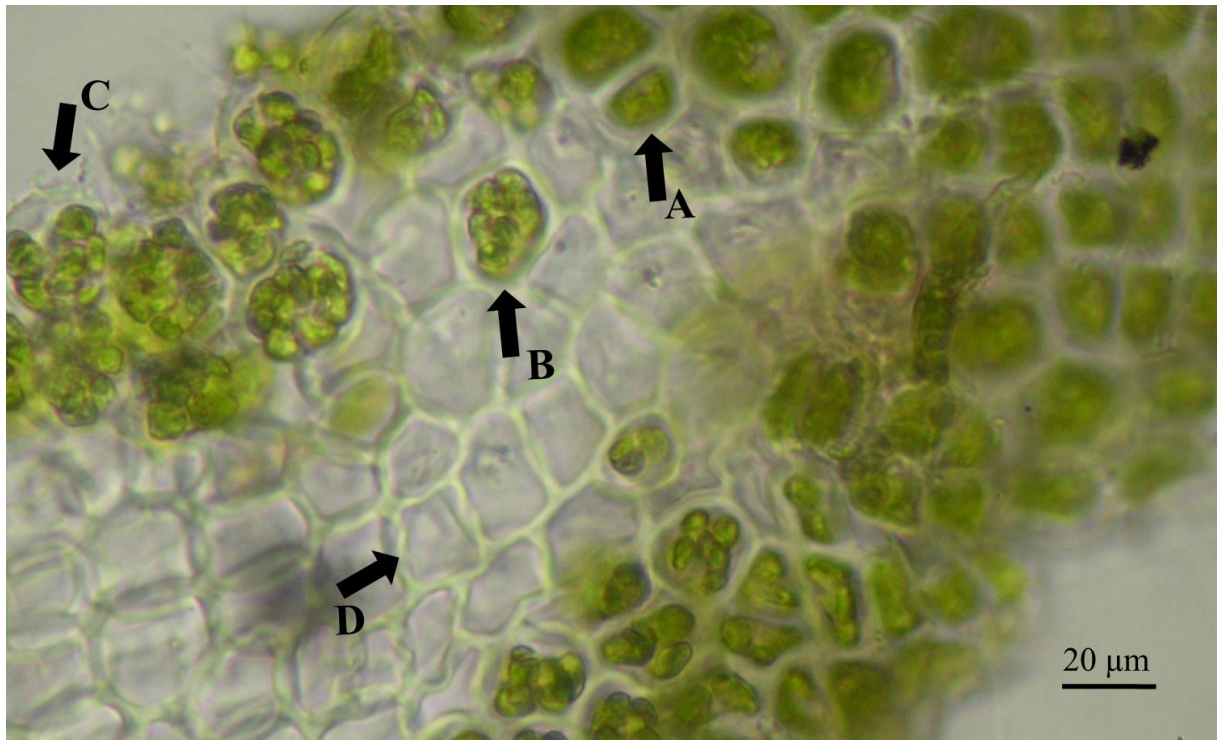
## Anexo II



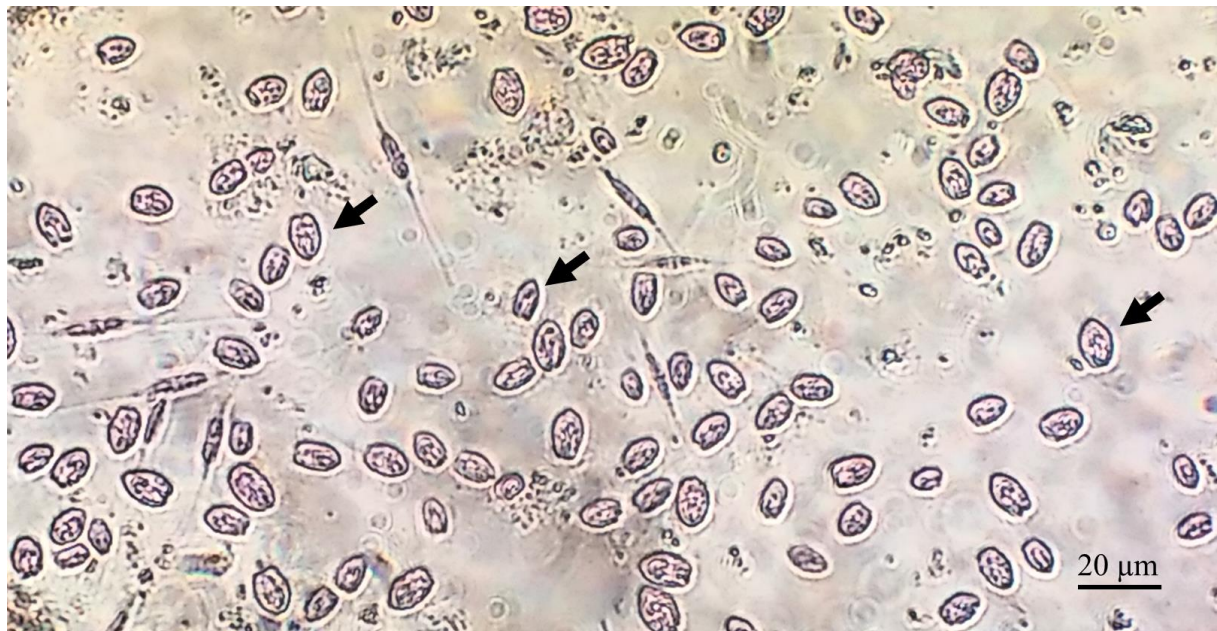
**Fotografía 1.** Bloom de micropropágulos de *Ulva* detectados en la Bahía San Antonio (Gastaldi M) en marzo de 2021.



**Fotografía 2.** Visualización de esporangios/gametangios presentes en los talos de *Ulva*. Característica utilizada para definirlos como talos maduros.



**Fotografía 3.** Esporangios/gametangios de un fragmento de talo de *Ulva* en estado madurativo. Pueden observarse células con MPU: A) en estado de división sin desarrollo completo, B) desarrollado completamente y C) en liberación y D) totalmente liberados (células vacías). Tomada desde un microscopio vertical (400X).



**Fotografía 4.** Micropropágulos de *Ulva* (MPU, flechas) de febrero 2020 observados en microscopio invertido, con tinción de rosa malaquita. Tomada desde un microscopio invertido (400X).

### Anexo III

Resultados del análisis de correlación de Spearman entre las variables ambientales, la densidad de MPU y biomasa macroalgal del muestreo mensual, y del muestreo durante la bajamar y las pleamares. Solo se muestran las correlaciones significativas. Puede observarse que todas presentaron una correlación positiva.

**Tabla 1.** Valores de correlación significativos entre las variables ambientales, MPU y biomasa del muestreo anual. r (correlación de Spearman), \* ( $p < 0,05$ ), \*\* ( $p < 0,01$ ), \*\*\* ( $p < 0,001$ ). Donde OD, oxígeno disuelto, NO<sub>3</sub>, nitratos, NO<sub>2</sub>, nitritos, NH<sub>4</sub>, amonio y PO<sub>4</sub>, fosfatos.

Muestreo mensual			
Parámetros	r	Valor de p	Significancia
MPU/pH	0,844	$5,543 \times 10^{-04}$	***
MPU/TA	0,673	0,017	*
MPU/OD	0,683	0,014	*
MPU/Chl-a	0,956	$1,177 \times 10^{-06}$	***
pH/TA	0,699	0,015	*
pH/OD	0,601	0,043	*
pH/salinidad	0,72	0,011	*
pH/Chla-a	0,636	0,03	*
pH/NO <sub>2</sub>	0,718	0,009	**
pH/PO <sub>4</sub>	0,65	0,026	*
TA/salinidad	0,853	$7,719 \times 10^{-04}$	***
TA/MODc	0,685	0,017	*
TA/Chla-a	0,657	0,024	*
TA/NO <sub>3</sub>	0,587	0,049	*
TA/NO <sub>2</sub>	0,946	$3,389 \times 10^{-06}$	***
TA/NH <sub>4</sub>	0,615	0,037	*
TA/PO <sub>4</sub>	0,699	0,015	*
TA/biomasa	0,685	0,017	*
MODc/SSorg	0,657	0,02	*
MODc/Chla-a	0,685	0,017	*
MODc/NO <sub>2</sub>	0,655	0,02	*
OD/Chla-a	0,755	0,007	**
OD/NO <sub>2</sub>	0,592	0,043	*
NO <sub>3</sub> /salinidad	0,622	0,035	*
NO <sub>3</sub> /NO <sub>2</sub>	0,739	0,006	**



NO <sub>3</sub> /NH <sub>4</sub>	0,664	0,022	*
NO <sub>3</sub> /PO <sub>4</sub>	0,685	0,017	*
NH <sub>4</sub> /salinidad	0,727	0,01	**
NH <sub>4</sub> /NO <sub>2</sub>	0,785	0,003	**
NH <sub>4</sub> /PO <sub>4</sub>	0,93	<2,2x10 <sup>-16</sup>	***
NO <sub>2</sub> /PO <sub>4</sub>	0,858	3,548x10 <sup>-04</sup>	***
NO <sub>2</sub> /biomasa	0,654	0,021	*
NO <sub>2</sub> /salinidad	0,918	2,588x10 <sup>-05</sup>	***
salinidad/PO <sub>4</sub>	0,853	0,001	***
salinidad/biomasa	0,629	0,032	*

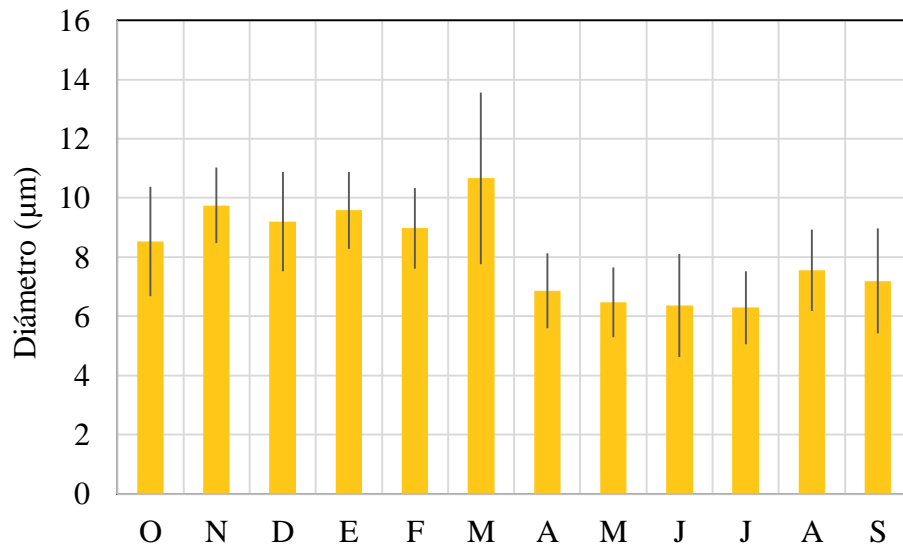
**Tabla 2.** Valores de correlación significativos entre las variables ambientales, MPU y biomasa para el muestreo durante la bajamar y en las pleamares. r (correlación de Spearman), \* (p<0,05), \*\* (p<0,01), \*\*\* (p<0,001). Donde OD, oxígeno disuelto, NO<sub>3</sub>, nitratos, NO<sub>4</sub>, nitritos, NH<sub>4</sub>, amonio y PO<sub>4</sub>, fosfatos.

Muestreo en bajamar y pleamares			
Parámetros	r	Valor de p	Significancia
TA/pH	0,899	1,252x10 <sup>-05</sup>	***
salinidad/SSing	0,596	0,024	*
salinidad/Chl-a	0,648	0,015	*
salinidad/MPU	0,578	0,033	*
salinidad/NO <sub>3</sub>	0,574	0,035	*
salinidad/NO <sub>2</sub>	0,735	0,003	**
salinidad/NH <sub>4</sub>	0,547	0,046	*
salinidad/PO <sub>4</sub>	0,631	0,019	*
SSing/MODc	0,563	0,036	*
SSing/Chl-a	0,81	4,428x10 <sup>-04</sup>	***
SSing/MPU	0,578	0,03	*
SSing/NO <sub>3</sub>	0,534	0,049	**
SSing/NO <sub>2</sub>	0,672	0,008	**
SSing/PO <sub>4</sub>	0,755	0,002	**
SSorg/MODc	0,716	0,004	**
SSorg/Chl-a	0,663	0,01	**
SSorg/NO <sub>3</sub>	0,643	0,013	*
SSorg/PO <sub>4</sub>	0,65	0,012	*
MODc/Chl-a	0,842	2,255x10 <sup>-04</sup>	***
MODc/MPU	0,842	2,255x10 <sup>-04</sup>	***
MODc/NO <sub>3</sub>	0,881	<2,2x10 <sup>-16</sup>	***
MODc/NO <sub>2</sub>	0,784	0,001	***

MODc/NH <sub>4</sub>	0,754	0,003	**
MODc/PO <sub>4</sub>	0,859	6,478x10 <sup>-05</sup>	***
Chla-a/MPU	0,763	0,002	**
Chl-a/NO <sub>3</sub>	0,807	0,001	***
Chl-a/NO <sub>2</sub>	0,841	1,637x10 <sup>-04</sup>	***
Chl-a/NH <sub>4</sub>	0,741	0,004	**
Chl-a/PO <sub>4</sub>	0,921	<2,2x10 <sup>-16</sup>	***
MPU/NO <sub>3</sub>	0,648	0,015	*
MPU/NO <sub>2</sub>	0,793	7,23x10 <sup>-04</sup>	***
MPU/NH <sub>4</sub>	0,626	0,019	*
MPU/PO <sub>4</sub>	0,719	0,005	**
NO <sub>3</sub> /NO <sub>2</sub>	0,806	0,001	***
NO <sub>3</sub> /NH <sub>4</sub>	0,903	<2,2x10 <sup>-16</sup>	***
NO <sub>3</sub> /PO <sub>4</sub>	0,886	<2,2x10 <sup>-16</sup>	***
NO <sub>2</sub> /NH <sub>4</sub>	0,793	0,001	***
NO <sub>2</sub> /PO <sub>4</sub>	0,837	1,91x10 <sup>-04</sup>	***
NH <sub>4</sub> /PO <sub>4</sub>	0,837	2,774x10 <sup>-04</sup>	***

## Anexo IV

Tamaños de micropropagúlos de *Ulva* (MPU) registrados mensualmente de las muestras utilizadas para recuentos de MPU durante el ciclo anual. Las mediciones se obtuvieron con la ayuda del programa ImageJ.



**Figura 1:** Tamaños celulares promedio calculados (columnas) y desvió estándar (barras de error) de MPU registrados mensualmente en la bajamar desde octubre de 2020 a septiembre de 2021 (n=36).