



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA

**FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS**



COMPARACIÓN DE LA ECOFISIOLOGÍA DE LAS LÁMINAS JÓVENES Y MADURAS DEL KELP *Eisenia arborea* EN UN CICLO ESTACIONAL

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFÍA COSTERA**

Ismael Plascencia Torres

ENSENADA, BAJA CALIFORNIA, AGOSTO 2025

**FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS
POSGRADO EN OCEANOGRAFIA COSTERA**

**COMPARACIÓN DE LA ECOFISIOLOGÍA DE LAS LÁMINAS
JÓVENES Y MADURAS DEL KELP *Eisenia arborea* EN UN CICLO
ESTACIONAL**

T E S I S

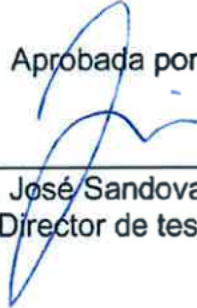
**QUE PARA CUBRIR PARCIALMENTE LOS REQUISITOS NECESARIOS PARA
OBTENER EL GRADO DE**

MAESTRO EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

PRESENTA:

Ismael Plascencia Torres

Aprobada por:



Dr. José Sandoval Gil
Director de tesis



Dr. Raquel Muñoz Salazar
Co-Directora



Dr. José Antonio Zertuche González
Sinodal



Dr. Luis Malpica Cruz
Sinodal

Dedicatoria

ESTA TESIS ESTÁ DEDICADA A MIS PAPAS MA. ANA LUZ TORRES MARTÍNEZ Y DR. ISMAEL PLASCENCIA LÓPEZ POR SIEMPRE AYUDARME, AMARME, ORIENTARME Y NUTRIR MI AMOR POR LA NATURALEZA.

A MI FAMILIA PLASCENCIA Y TORRES, ABUELITOS, ABUELITAS, TÍOS Y PRIMOS QUE SIEMPRE CREYERON EN MÍ Y VELARON POR MI VIDA.

Agradecimientos

EXTIENDO MIS MÁS PROFUNDOS AGRADECIMIENTOS PARA EL EQUIPO DE TRABAJO QUE PARTICIPÓ DE FORMA ACTIVA PARA LA REALIZACIÓN DE ESTE TRABAJO:

-**DR. JOSÉ A. ZERTUCHE** QUE DEDICÓ TODA SU VIDA A DESARROLLAR EL EQUIPO DE TRABAJO, LAS BASES ACADÉMICAS, Y LAS BASES EMPRESARIALES PARA **BOTÁNICA MARINA**. SIEMPRE CONTARÁ CON MI ADMIRACIÓN. **DR. JOSÉ SANDOVAL** POR CREER EN MÍ, ORIENTARME, PRESIONARME, AYUDARME, ESCUCHARME, RESOLVER INFINIDAD DE COSAS EN BOTÁNICA MARINA, SER VOCAL Y ENSEÑARME TODO LO QUE QUERÍA APRENDER Y MÁS; SIEMPRE PODRÁ CONTAR CONMIGO. **DR. LUIS MALPICA, DR JEREMY BAUER Y OC. DANIEL DIAZ** POR AYUDARME A DESARROLLARME COMO BUZO CIENTÍFICO, CUIDARME EN EL MAR Y OTORGARME EL APOYO DE **MEXCAL**.

-**CAPITÁN OC. JOSÉ GUZMÁN** POR SU PLANEACIÓN Y CUIDADOS EN LAS COMPLICADAS JORNADAS DE BUCEO. A LA **MA. ALEJANDRA , DRA. ANTONELLA Y DRA. RAQUEL** POR SU AYUDA.

-AMIGA Y COMPAÑERA **OC. LEAH ÁLVAREZ** QUE COMPARTIÓ CONMIGO LAS LARGAS JORNADAS DE CLASES, TRABAJOS Y LABORATORIOS.

-MIS AMIGOS **BIOL. CARLO, ALE, FER Y EDGAR** POR ACOMPAÑARME ESTOS AÑOS Y ACERCARME AL MAR.

-A TODOS MIS PROFESORES DE MAESTRÍA DE OCEANOGRAFÍA COSTERA.

-A LAS **DIRECTORAS, COORDINADORAS Y SECRETARIAS DE LA FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS** QUE DE MANERA MUY PROFESIONAL Y EFICIENTE ME AYUDARON DURANTE TODO ESTE PROCESO.

AL PUEBLO DE MÉXICO (**CONAHCYT**) POR APOYARME Y A **CLIMATE SCIENCE ALLIANCE** POR MOTIVARME A SER PORTA VOZ DE LOS BOSQUES DE KELPS.

Resumen

Eisenia arborea Areschoug es una macroalga parda del orden Laminariales, con una amplia distribución en el Pacífico Norteamericano, desde la Columbia Británica (Canadá) hasta Baja California Sur (México). Al igual que otras macroalgas Laminariales (o kelps), *E. arborea* sustenta numerosos servicios socio-ecosistémicos, que van desde el sustento de la biodiversidad y especies importantes para pesquerías, hasta el potencial aprovechamiento de su biomasa para la extracción de distintos compuestos de interés biotecnológicos. Además, *E. arborea* es el kelp de mayor distribución meridional, gracias a su tolerancia biológica a la escasez de nutrientes y altas temperaturas. Sin embargo, y a pesar del enorme interés que suscita, son muy escasos los estudios que abordan la ecología y fisiología de esta especie. Atender estos vacíos de conocimiento básicos sobre el comportamiento de *E. arborea* es clave para el desarrollo de estrategias de conservación y aprovechamiento sustentable, o incluso para su domesticación en cultivos. Esta tesis evalúa, por primera vez, las respuestas ecofisiológicas de láminas de esporofitos adultos *E. arborea* en un ciclo estacional, con el objetivo de relacionar los cambios en descriptores fisiológicos de *E. arborea* con variables ambientales clave, como la temperatura, la irradiancia y la disponibilidad de nutrientes por surgencia. Este estudio también contempla la comparación de las respuestas biológicas entre láminas maduras y juveniles. La hipótesis para esta aproximación es que ambos tipos de láminas deberían presentar distintas respuestas ecofisiológicas, dado que tienen distintas tasas de crecimiento, y están expuestas a diferentes niveles de irradiancia por su posición en el dosel de *E. arborea*. Los muestreos se realizaron a lo largo de un ciclo anual completo

(2023–2024) en Bahía Soledad (Ensenada, Baja California México). En cada muestreo se colectaron láminas de esporofitos adultos en una población situada en un arrecife rocoso a ~14 m de profundidad. Las láminas eran transportadas al laboratorio, donde se midieron descriptores relacionados con la fotobiología y las respuestas de estrés oxidativo, así como la composición elemental (%C y %N) y señales isotópicas ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$). Durante el estudio, las láminas juveniles mostraron mayor variación fisiológica estacional que las maduras. Las diferencias más marcadas entre ambas se relacionan con sus distintas necesidades energéticas de crecimiento. Los resultados también indican que la exposición a diferentes condiciones de irradiancia influye significativamente en las diferentes respuestas y propiedades biológicas de las láminas, especialmente en lo que respecta a la fotobiología. La información obtenida en esta tesis supone un avance en el entendimiento de la ecología básica de esta especie, y establece la base para futuros estudios sobre mecanismos de persistencia y resiliencia de estos valiosos bosques de kelp.

Palabras clave:

Eisenia arborea, eco fisiología de Kelps, curvas P-I, fluorescencia clorofila-a, pigmentos fotosintéticos, señales isotópicas ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$), %C, %N y peroxidación lipídica

Índice

Dedicatoria	3
Agradecimiento	4
Resumen	5
Lista de Figuras	9
Lista de Tablas.....	12
1. Introducción	13
2. Metodología	13
2.1 Colecta y diseño de muestreo en campo.....	22
2.2 Irradiancia, temperatura e índice de surgencia.....	24
2.3 Fotosíntesis y respiración en curvas P-I (fotosíntesis <i>versus</i> irradiancia)....	25
2.4 Contenido en pigmento fotosintético.....	28
2.5 Absorptancia de láminas (propiedades bio-ópticas).....	29
2.6 Fotosíntesis basada en la fluorescencia de la clorofila-a del fotosistema II (FSII).....	30
2.7 Análisis de isotopos	31
2.8 Peroxidación lipídica	32
2.9 Análisis estadístico	34

3. Resultados	36
4. Discusión	54
5. Conclusión	62
Anexo I. Resultados y Figuras de apoyo.....	65
Anexo II. Comparación de productividad primaria y respiración en el género <i>Eisenia/Ecklonia</i>.....	71
Anexo III. Isotopos ambientales (o <i>Isoscape</i>) y señal isotópica en láminas maduras y juveniles de <i>E.a</i>.....	74
Referencia.....	80

Lista de figuras

- Figura 1.** Mapa de distribución de los géneros de kelp más comunes en el Pacífico Nororiental. (Diagrama modificado de Abbot et al., 1976).....17
- Figura 2.** Esporofitos adultos de *E. arborea* sobre un arrecife rocoso, y descripción básica del talo del esporofito adulto. El esporofito adulto consta de tres partes: (a) láminas vegetativas, (b) Estipe, y (c) Crampón. La imagen derecha se modificó de Zertuche-González et al., (2022).).....17
- Figura 3.** Irradiancia PAR medida en el manto de *E. arborea*, objeto de estudio de esta tesis. Los símbolos blancos y grises corresponden a datos de luz medidos sobre el dosel y dentro del dosel de esporofitos adultos de *E. arborea*, respectivamente.21
- Figura 4.** Mapa del Sitio de Colecta de *E. arborea* en Bahía Soledad, Baja California ($31^{\circ} 37' 02.6''$ N; $116^{\circ} 40' 23.1''$ W).22
- Figura 5.** Población de *E. arborea* (esporofitos adultos) en el sitio de estudio.....23
- Figura 6.** Ejemplo de láminas juveniles y adultas de *E. arborea* empleadas en este estudio.....23
- Figura 7.** Sistema de fotorrespirometría empleado en este estudio para la realización de curvas P-I (fotosíntesis *versus* irradiancia)..... 27
- Figura 8.** Parámetro de las curvas P-I (Fotosíntesis -irradiancia)..... 27
- Figura 9.** Parámetros físico-químicos en el sitio de estudio. (a) Temperatura del agua de la mar registrada en el manto de *E. arborea* objeto a estudio a lo largo del ciclo estacional (b) el índice de transporte de surgencias costera CUTI “Coastal upwelling Transport Index” de la región Latitud Norte 31° (c) valores de irradiancia PAR en ciclos diarios promediados para cada estación del año, y registrados en el sitio de colecta. En (a) y en (b), se representan diagramas de caja y bigotes que muestran la distribución de los datos, con el inicio de la caja indicando el primer cuartil (Q1), la mediana (Q2) y el tercer cuartil (Q3), con los extremos de la caja representando el rango intercuartílico. Los bigotes abarcan el 25 % de los datos en los extremos, mientras que los puntos indican el 0.5 % de los valores atípicos de cada mes. En (c), se presentan los valores como promedios y errores estándar (N = 32)..... 37
- Figura 10.** Evolución estacional de las curvas de fotosíntesis *versus* irradiancia (P-E) de láminas jóvenes (a) y maduras (b) de *E. arborea*. Evolución estacional de fotosíntesis neta máxima, Net-P_{max} (c) y Tasa de Respiración, R (d). Los valores son promedios y

errores estándar (N = 4). Dentro de cada panel se muestran los resultados estadísticos del ANOVA de dos vías, para el factor tipo de lámina (L), el factor tiempo (T), y su interacción (LxT). *n.s* = no significativo. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$. Se muestran valores promedios y errores estándar (N = 4)..... 39

Figura 11. Evolución estacional de los parámetros derivados de las curvas P-E de láminas jóvenes y maduras de *E. arborea*. Eficiencia fotosintética- α (a), irradiancia de compensación (b), e irradiancia de saturación (c). Los valores son promedios y errores estándar (N = 4). Dentro de cada panel se muestran los resultados estadísticos del ANOVA de dos vías, para el factor tipo de lámina (L), el factor tiempo (T) y su interacción (LxT). *n.s* = no significativo. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$ 41

Figura 12. Evolución estacional del contenido de pigmentos fotosintéticos en láminas jóvenes y maduras *E. arborea*. (a) Clorofila a, siglas en inglés *Chl a* (b) Clorofila c, siglas en inglés *Chl c* y (c) Fucoxantina, siglas en inglés *Fx*. (N=12) Dentro de cada panel se muestran los resultados estadísticos del ANOVA de dos vías, siendo L el factor tipo de lámina, T el factor tiempo, y LxT la interacción de factores. *n.s* = no significativo. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$. Se muestran valores promedios y errores estándar. (N = 12)..... 43

Figura 13. Evolución estacional de propiedades bio-ópticas de láminas jóvenes y maduras de *E. arborea*. Espectros de absorptancia (a y b), de absorptancia en el rango PAR A_{PAR} (c), y absorptancia a 680 nm A_{680} (d). Dentro de cada panel se muestran los resultados estadísticos en factor tiempo (T). *n.s* = no significativo resultados estadísticos del ANOVA de una vías, siendo T factor tiempo. *n.s* = no significativo. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$. Se muestran valores promedios y errores estándar (N = 12). No se muestran los errores estándar para los espectros de absorptancia..... 45

Figura 14. Evolución estacional de descriptores fotoquímicos en láminas jóvenes y maduras de *E. arborea*. (a) Eficiencia cuántica máxima F_v/F_m , (b) eficiencia cuántica efectiva Φ_{PSII} , (c) apagamiento no fotoquímico NPQ, (d) Tasa de Transporte de electrones ETR. Dentro de cada panel se muestran los resultados estadísticos para el factor tipo de lámina (L), el factor tiempo (T), y su interacción (LxT). *n.s* = no significativo. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ *** $p < 0.001$. Se muestran valores promedios y errores estándar (N = 12)..... 47

Figura 15. Evolución estacional de la composición de nitrógeno y carbono totales (a y b) y señales isotópicas de carbono y nitrógeno (c y d) en láminas juveniles y maduras de *E. arborea*. Dentro de cada panel se muestran los resultados estadísticos para el factor tiempo (T). *n.s* = no significativo. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$. Se muestran valores promedios y errores estándar (N = 12)..... 49

Figura 16. Evolución estacional de la peroxidación lipídica en láminas juveniles y maduras de *E. arborea*. Los resultados estadísticos corresponden a un análisis no paramétrico Kruskal-Wallis, siendo T factor tiempo. *n.s* = no significativo. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$. Se muestran valores promedios y errores estándar (N=12)..... 50

Figura 17. Análisis Multivariante (Multidimensional Scalinf y PCA) realizado para (a) Láminas juveniles (b) Láminas maduras de *E. arborea*..... 53

Figura 18. Corte transversal de láminas de *E. arborea*. a) Lámina juvenil , cuenta con un menor grosor medular y presenta mayor superficie con relación al volumen de las láminas maduras. b) Lámina madura cuentan con un mayor grosor y volumen en relación con el área..... 69

Lista de tablas

Tabla I. Ejemplos de servicios socioecológicos brindados por los bosques de kelps. ..	13
Tabla II. Descriptores biológicos medidos <i>in-situ</i> en láminas juveniles y maduras de <i>Eisenia arborea</i> recolectadas a una profundidad de 10-15 m, analizando mediante una prueba ANOVA de dos vías.	64
Tabla III. Descriptores biológicos medidos <i>in-situ</i> en láminas juveniles y maduras de <i>Eisenia arborea</i> recolectadas a una profundidad de 10-15 m, analizando mediante una prueba ANOVA de una vía.	65
Tabla IV. Descriptores biológicos medidos <i>in-situ</i> en láminas juveniles y maduras de <i>Eisenia arborea</i> recolectadas a una profundidad de 10-15 m, analizando mediante una prueba No-parámetrica (Kruskal-Wallis).	66
Tabla V. Análisis PERMANOVA de láminas juveniles y maduras.	67
Tabla VI. Comparativa de condiciones ambientales, métodos y ubicación en los balances de carbon para el clado que conforma <i>Ecklonia</i> y <i>Eisenia</i> . Los niveles reportados para el grupo taxonómico de <i>Eisenia/Ecklonia</i> en zonas submareales del hemisferio norte y sur, proporciona un marco de referencia del patrón estacional de la respuesta metabólica de <i>E. arborea</i> . El símbolo (*) es una aclaración de unidades convertidas de $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ PS h}^{-1}$ a $\text{mg C g}^{-1} \text{ PS h}^{-1}$	69

1.Introducción

El término inglés «*Kelps*» se refiere a macroalgas pardas pertenecientes al orden Laminariales, dentro de la división Phaeophyta (Dayton, 1985; Schiel & Foster, 2015). Los kelp presentan una amplia distribución global, desde regiones subpolares a templadas (Abbot *et al.*, 1976; Bolton, 2010), e incluso se distribuyen en aguas profundas del Mediterráneo (ej. *Laminaria rodriguezi*) (Žuljević *et al.*, 2016) y los trópicos (ej. *Eisenia galapaguensi*) (Buglass *et al.*, 2022; Graham, 2007). Estas macroalgas son fundamentales por su alta productividad y su capacidad de proporcionar extensas estructuras biológicas que sustentan y sirve de sustrato para cadenas tróficas complejas (Teagle *et al.*, 2017). El conjunto de kelps y sus especies asociadas forman el ecosistema “*Bosques de Kelp*” (Hamilton *et al.*, 2022) Este ecosistema y sus complejas conexiones tróficas inspiraron la frase de Charles Darwin “***El número de criaturas vivientes de todos los Órdenes, cuya existencia depende íntimamente de los kelps, es asombrosa...***” (Darwin, 1839/1988, p.228)

En gran parte de su distribución los kelps son especies clave para el sistema socioecológico. Eger *et al.* (2023) calcularon un impacto económico global de 500 mil millones de dólares estadounidenses, basado en estos servicios ecosistémicos (**Tabla I**).

Servicio Socioecológicos	Descripción	Bibliografía
Refugio y alimento para la biodiversidad	En California brindan refugio a especies como algas corallinas, cangrejos (<i>Cancer sp.</i>), erizos (<i>Strongylocentrotus sp.</i>), abulones (<i>Haliotis sp.</i>), mero gigantes (<i>Stereolepis gigas</i>) y depredadores topos como la nutria marina (<i>Enhydra lutris</i>).	Abbot <i>et al.</i> , 1976
Biofiltración de nutrientes	Los kelps asimilan nutrientes y los convierten en biomasa, mitigando problemas como la eutrofización y degradación de la claridad del agua. Este servicio se conoce como «Blue Nitrogen» y se valora en 73,800 USD por 675 kg N/hectárea/año.	Eger <i>et al.</i> , 2023
Secuestro de carbono	Hoy en día se discute el papel de los bosques de kelp en el secuestro de carbono azul. Hay modelos que estiman que los kelps secuestran 4.91 megatoneladas de C atmosférico al año, transformándolo en biomasa e incluso detrito que alimenta a herbívoros y filtradores. Estudios recientes señalan que los kelps capturan (0.014 Gigatoneladas de Carbono año ⁻¹ en el lecho marino.	Krumhansl <i>et al.</i> , 2012; Eger <i>et al.</i> , 2023; Ould & Caldwell, 2022
Productos biotecnológicos	Los kelps son materia prima para fertilizantes, alimentos, biomateriales y productos con sustancias bioactivas como polisacáridos, lípidos y polifenoles, con propiedades farmacéuticas.	Kumar <i>et al.</i> , 2008 Hughes <i>et al.</i> , 2022

Tabla I. Ejemplos de servicios socioecológicos brindados por los bosques de kelps.

Los kelps son organismos de alta productividad primaria. Distintos estudios confirman que estas macroalgas alcanzan promedios de productividad más elevado que el mostrado por otros macrófitos. En algunas zonas templadas del océano, los kelps pueden ser entre 2 y 3 veces más productivos que el fitoplancton (Pessarrodona et al., 2022). Un ejemplo de los kelps con mayor productividad es *Macrocystis pyrifera* en California con 2.2 kg de Peso Seco m^{-2} año⁻¹ (Gerard, 1976) y *Ecklonia radiata* con 2.9-4.4 kg P.S./año (Fairhead & Cheshire, 2004). Estas tasas dependen de variables ambientales y oceanográficas como la irradiancia, la temperatura, la latitud, la disponibilidad de nutrientes, la profundidad, la altura de olas y la distancia a la costa. (Jayathilake & Costello, 2020).

A pesar de su importancia, las poblaciones de kelps han sufrido un declive a escala mundial, especialmente en zonas templadas o transición templada-subtropical, siendo afectadas por perturbaciones como olas de calor marinas (Smale, 2020), sobrepesca (Foster et. al, 2010), sobrepastoreo (Hamilton & Caselle, 2015), tormentas (Byrnes et al. 2011), eventos climáticos como el fenómeno ENSO de «El Niño-Southern Oscillation» (Tegner & Dayton, 1987), y efectos antropogénicos locales (Krumhansl, 2016). Estos factores desestabilizan a los bosques de kelp y pueden desencadenar una transición ecológica hacia comunidades menos productivas, dominadas por tapetes de algas o «algae turf» (Dayton, 1985; Byrenes, 2011; Filbee-Dexter & Wernberg, 2018). Aunque la respuesta biológica de los kelps a variaciones naturales y condiciones extremas ha sido bien documentada en algunas especies, como el icónico kelp gigante *Macrocystis pyrifera* (Hernández-Carmona et al., 2001; Colombo-Pallota et al., 2006; Marambio et al.,

2017), la información sigue siendo escasa o incluso nula para otras especies kelp de gran importancia socioecológica.

Las costas del Pacífico Nororiental albergan una elevada diversidad de kelps (Bolton, 2010). Bajo el Sistema de Corriente de California destacan especies de amplia distribución latitudinal, como *Macrocystis pyrifera*, *Pterygophora californica*, *Laminaria farlowi* y *Eisenia arborea* (Abbot et al., 1976; Carr & Reed, 2016) (**Fig. 1.**) En particular, *Eisenia arborea* Areschoug (**Fig. 2**) actualmente homotipo de *Ecklonia arborea* (Rothman et al., 2015), es el kelp de más amplia distribución, y se encuentra desde la isla de Vancouver, British Columbia, hasta las aguas subtropicales de la Bahía Magdalena, en Baja California Sur (Abbot et al., 1976; Pedroche et al., 2008). A diferencia de otras especies de kelp de la región, las poblaciones de *E. arborea* en el extremo meridional de su distribución, crecen en condiciones oligotróficas ($< 1 \mu\text{M}$ de nitrato) (Sánchez-Barredo et al. 2011) y elevadas temperaturas (hasta 27°C) (Matson & Edwards, 2007). En este sentido, también se ha demostrado su mayor resistencia a condiciones de calentamiento anómalo asociadas al ENSO (Edwards & Hernandez-Carmona, 2005) y olas de calor marinas, como el Blob 2013-16 (Arafeh-Dalmau et al., 2019). Su plasticidad fisiológica también se refleja en su presencia en un amplio rango batimétrico, desde la zona intermareal hasta >30 m de profundidad (Littler, 1981). De hecho, en la franja intermareal rocosa, los esporofitos soportan cambios bruscos de temperatura, irradiancia y condiciones de desecación en zonas de transición de templadas-subtropicales (Parada et al., 2009).

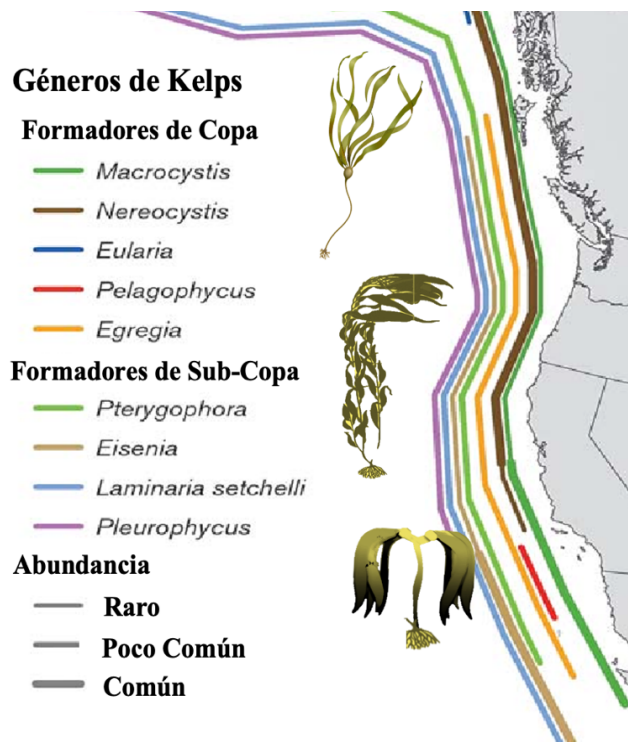


Figura 1. Mapa de distribución de los géneros de Kelp más comunes en el Pacífico Nororiental (Diagrama modificado de Abbot et al., 1976).



Figura 2. Esporofitos adultos de *E. arborea* sobre un arrecife rocoso, y descripción básica del talo del esporofito adulto. El esporofito adulto consta de tres partes: (a) Láminas vegetativas (b) Estipe (c) Crampón. La imagen derecha se modificó de Zertuche-González et al., (2022).

Además de su amplia distribución y su notable resistencia a estresores ambientales, *E. arborea* provee distintos servicios socio-ecosistémicos. Por ejemplo, su naturaleza perenne y la elevada longevidad de sus esporofitos (en promedio 6 años, con registros hasta 11 años de edad Gossard et al., 2022), son características que permiten que los mantos de *E. arborea* favorezcan la biodiversidad y funcionen como hábitats estables para la crianza y reproducción de numerosos organismos, muchos de ellos de interés pesquero p.e. mero gigante del kelp (*Stereolepis gigas*), tiburón cornudo (*Heterodontus francisci*), peces cabrillas (*Paralabrax*), peces rockot (*Sebastes guttata*), langosta (*Panularis sp.*), estrellas de mar (*Patiria*), erizo (*Strongylocentrotus franciscanus*), caracoles (*Megastrea sp.*) y pepinos de mar (*Parastichopus parvemensis*) (Abbot et al., 1976; Carr & Reed, 2016; Vilalta-Navas, 2018). Además, sus tejidos pueden servir de alimento para una gran variedad de especies comerciales, como los abulones (*Haliotis sp.*) y bivalvos. Por su importancia en las pesquerías de la península de Baja California, la carta nacional acuícola de México ha declarado a esta alga como una especie clave para la acuicultura de fomento (SECRETARIA DE AGRICULTURA Y DESARROLLO RURAL, 2022). Se ha demostrado que *E. arborea* puede crecer en sistemas de maricultivo (Zertuche-González et al., 2022), puede ser útil para acuicultura multitrófica (Zertuche-González et al., 2014), y se puede utilizar para producir materia prima en diversos productos biotecnológicos, como antimicrobianos, suplementos alimenticios, antioxidantes, antivirales, polifenoles y florotaninos (De la Garza, 2019; Sugiura et al., 2013; Shin et al. 2021).

Por todo lo dicho, resulta evidente que *E. arborea* es una macroalga de indudable interés ecológico y económico. Sin embargo, y a pesar de la importancia, aún se desconocen importantes aspectos básicos de su ecología y fisiología. Por ejemplo, se desconoce casi por completo cuales son las respuestas ecofisiológicas de *E. arborea* en un ciclo estacional. El estudio Zertuche-González et al. (2022) analizaron variables morfológicas y de crecimiento en esporofitos de *E. arborea*, pero sólo en condiciones de cultivo. Las respuestas de aclimatación ecofisiológicas frente a la variación de factores ambientales como la irradiancia, la temperatura o la disponibilidad de nutrientes, representan la base de estudios que analizan la ecología de macrófitos marinos (Wernberg et al. 2010; Kroeker & Sanford, 2022), y su evaluación es crítica para la implementación estrategias de manejo, conservación y aprovechamiento de especies de macroalgas.

Las respuestas de las macroalgas (incluyendo los kelps) a cambios ambientales pueden variar entre especies, y dentro de una especie, entre genotipos/ecotipos (Almeida-Saá et al. 2024). Incluso en un mismo individuo, estas respuestas pueden variar dependiendo de distintos factores, como el estado fisiológico o el desarrollo del organismo, o incluso dependiendo del tejido o compartimento vegetativo. Típicamente, los estudios sobre la ecofisiología de macroalgas, suelen centrarse en el análisis de un único tipo de tejido, generalmente el tejido fotosintético de láminas o frondas y éstas deben ser objeto de estudio para obtener una comprensión clara de su productividad. (Parke, 1948; Fairhead & Cheshire, 2004). Los resultados de estos trabajos extrapolan la fisiología y el crecimiento de este tejido singular, al metabolismo de todo el organismo. Claramente estas aproximaciones pasan por alto que los distintos tipos de tejidos de la macroalga

presentan distinto metabolismo, y, por tanto, sus respuestas de aclimatación a cambios en el ambiente y su tolerancia a potenciales estresores pueden ser diferentes. Un ejemplo claro es el representado por *M. pyrifera*, donde diferentes láminas creciendo a diferente profundidad presentan distintas propiedades y respuestas ecofisiológicas (Colombo-Pallota et al., 2006; Marambio et al., 2017). Por tanto, es necesario analizar la plasticidad fisiológica de distintos tipos de tejidos para obtener un conocimiento más robusto de las capacidades de aclimatación del organismo.

Como en otras macroalgas, las láminas jóvenes y las maduras de *E. arborea* difieren en su crecimiento y tasas metabólicas, y por tanto, sus respuestas pueden ser diferentes frente a variaciones ambientales. Además, por su posición en el esporofito, ambos tipos de láminas están expuestas a condiciones de luz diferentes. Las láminas juveniles, más internas, reciben la mayoría del tiempo un 70% menos de irradiancia que las maduras, más externas y causantes del sombreamiento de las primeras (**Fig. 3**). Su distinto crecimiento y la posición ambos tipos de láminas jóvenes y maduras en el dosel de *E. arborea*, pueden ser factores condicionantes que determinen sus respuestas ecofisiológicas frente a variaciones ambientales.

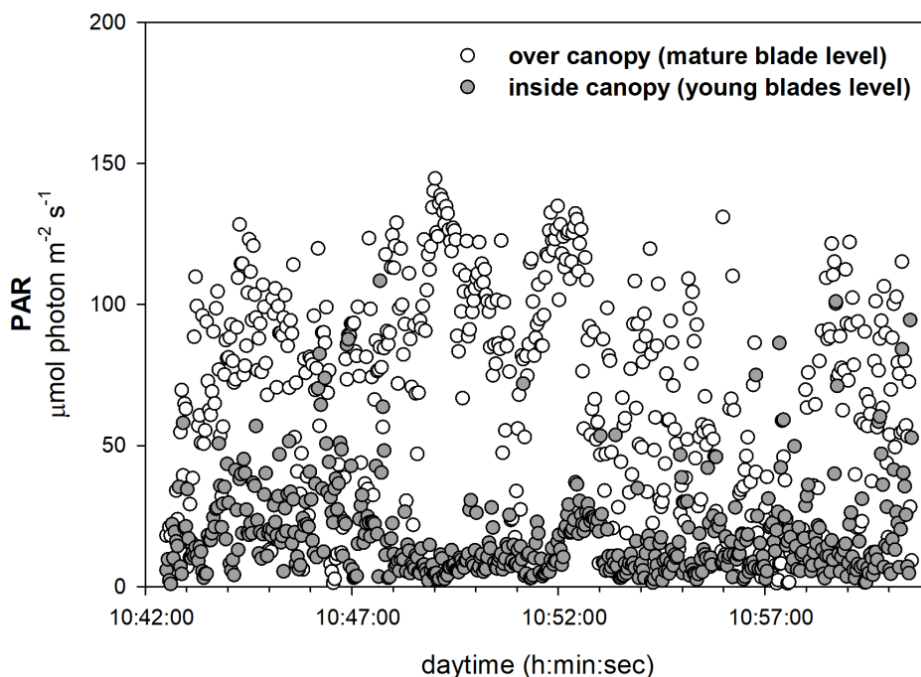


Figura 3. Irradiancia PAR medida en el manto de *E. arborea*, objeto de estudio de esta tesis. Los símbolos blancos y grises corresponden a datos de luz medidos sobre el dosel y dentro del dosel de esporofitos adultos de *E. arborea*, respectivamente.

El objetivo general de esta tesis fue analizar, por primera vez, la ecofisiología de esporofitos adultos de *E. arborea* a lo largo de un ciclo estacional. Entre los objetivos específicos de este trabajo se encuentra el relacionar los cambios en descriptores fisiológicos de *E. arborea* con variables ambientales clave, como la temperatura, la irradiancia y la disponibilidad de nutrientes (indirectamente por el índice de surgencias). También comparar las diferencias en las respuestas fisiológicas de láminas maduras y jóvenes. Nuestra hipótesis es que las láminas maduras y juveniles presentaran diferentes respuestas ecofisiológicas en un ciclo estacional, debido a sus diferencias en su morfología y tasas de crecimiento y por su distinta exposición a la irradiancia en el dosel.

2. Metodología

2.1 Colecta y diseño de muestreo en campo

Este trabajo se realizó en una población de *Eisenia arborea* situada a una profundidad de 12 a 14 metros de una zona de arrecife rocoso en Bahía Soledad, Baja California ($31^{\circ}37'02.6''\text{N}$; $116^{\circ}40'23.1''\text{W}$) (**Fig. 4**). En la zona también crecen otras especies de kelp como *Macrocystis pyrifera*, *Laminarian farlowii*, *Pterygophora californica* y *Pelagophycus porra*.

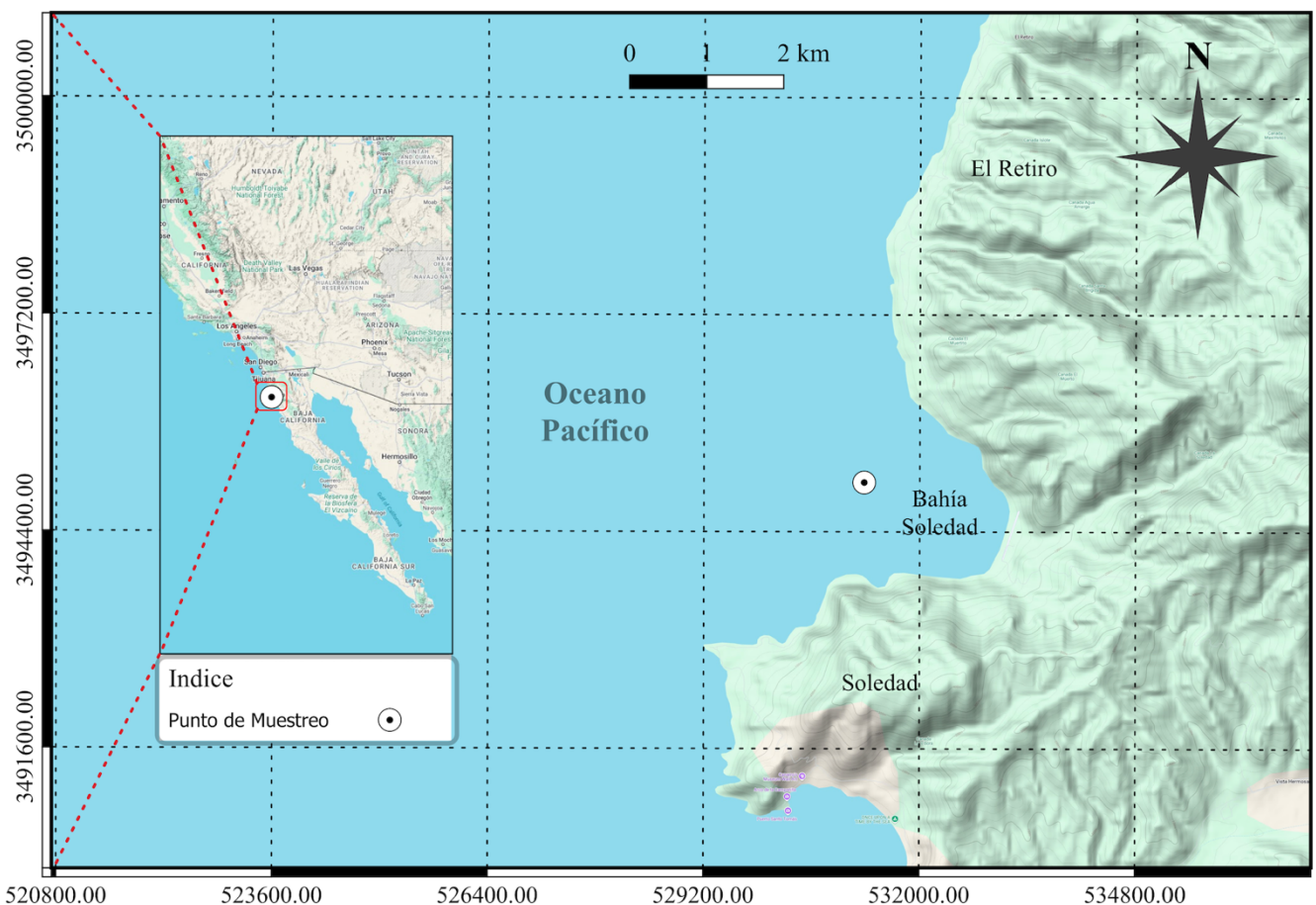


Figura 4. Mapa del Sitio de Colecta de *E. arborea* en Bahía Soledad Baja California ($31^{\circ}37'02.6''\text{N}$; $116^{\circ}40'23.1''\text{W}$).



Figura 5. Población de *E. arborea* (esporofitos adultos) en el sitio de estudio.

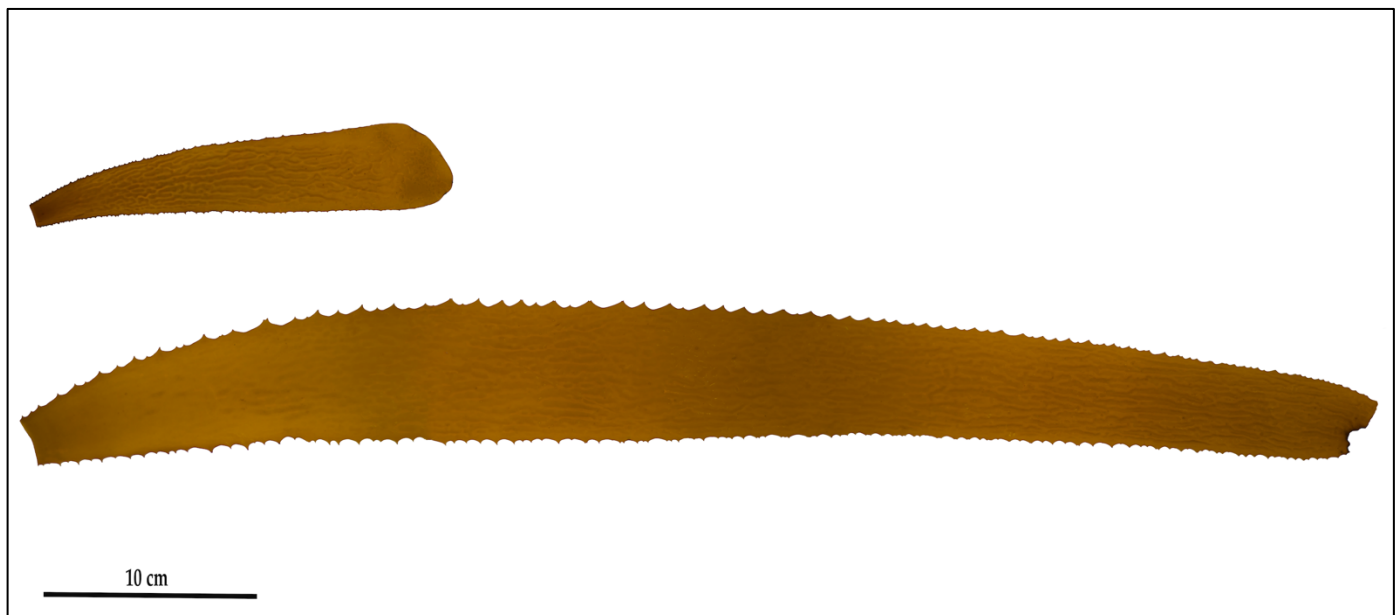


Figura 6. Ejemplo de láminas juveniles y adultas de *E. arborea* empleadas en este estudio.

La colecta de láminas se realizó mediante buceo autónomo, en los meses de Febrero, Abril, Junio, Septiembre y Noviembre de 2023 y Febrero de 2024. En cada muestreo se colectaron 58 láminas maduras y 58 láminas juveniles (**Fig. 6.**) de distintos esporofitos adultos seleccionados al azar en un área de aproximadamente 200 m². Se colectaron láminas no reproductivas (sin soros) y saludables en apariencia, bajo los criterios de selección de que no presentaran daños por herbívora, y signos de abrasión o enfermedades. Durante su transporte al laboratorio de Botánica Marina en el Instituto de Investigaciones Oceanológicas (IIO), las láminas se mantuvieron en hieleras, en oscuridad y sumergidas en agua de mar del sitio de colecta. Una vez en el laboratorio, las láminas se mantuvieron sumergidas en agua de mar filtrada (100 µm and UV) en cubetas de 15 litros, dentro de incubadoras a temperatura constante similar a la del sitio de colecta. La separación de tejidos para los análisis bioquímicos y las mediciones de la fotobiología se realizaron durante el mismo día de colecta, y al día siguiente. Para limitar el efecto de la variabilidad de respuestas fisiológicas a lo largo de las láminas en nuestros resultados, se usaron sólo las porciones centrales de dichas láminas para los análisis biológicos.

2.2 Irradiancia, temperatura e índice de surgencia

En el sitio de colecta se registraron los valores de temperatura del agua de mar e irradiancia PAR (por sus siglas en inglés “*Photosynthetic Active Radiation*”) durante todo el periodo del estudio. Para ello se usaron sensores submarinos (Onset-HOBO, Pendant temp/light MX2202) colocados fijos a bloques de concreto instalados en el fondo marino

(12 m). Los valores de irradiancia PAR del sensor se transformó de lux a $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, mediante la metodología descrita por Long et al., (2012).

Se obtuvieron datos estacionales del Índice de Transporte Vertical Costero (CUTI, por sus siglas en inglés) de la región cercana al manto de *E. arborea* (latitud 31°), en el cual estima el flujo vertical en la capa de mezcla superficial. Este índice se calcula a partir de la tensión del viento en la superficie, la altura del nivel del mar y la profundidad de la capa de mezcla, utilizando un análisis oceánico regional. El transporte vertical total (W) en la base de la capa de mezcla se expresa como la suma de dos componentes principales (Jacox et al., 2018): $\text{CUTI} = U^{Ek} + U^{Geo}$, siendo U^{Ek} el transporte vertical inducido por la divergencia o convergencia del transporte de Ekman superficial, regulado por los vientos a lo largo de la costa y el gradiente de la tensión del viento, y U^{Geo} , el transporte vertical asociado al flujo geostrófico transversal a la costa, determinado por el gradiente de presión a lo largo de la línea de costa. Los datos de CUTI de este estudio fueron obtenidos en la base de datos de la *Environmental Research Division* del *Southwest Fisheries Science Center* de la NOAA, en colaboración con el *UC Santa Cruz Ocean Modelling Group* (Jacox et al., 2018).

2.3 Fotosíntesis y respiración en curvas P-I (fotosíntesis versus irradiancia)

Se realizaron 8 curvas P-I en cada momento de muestreo, 4 para láminas maduras y otras 4 para láminas jóvenes. Para cada incubación correspondiente a cada curva P-I, se usó un trozo con área de 12.6 cm^2 de tejido de lámina. Dicho tejido se incubó en un

fotorrespirómetro que consistió en una cámara de borosilicato transparente con chaqueta (200 ml) y llena con agua de mar filtrada (100 μm and UV) y sellada al aire del exterior. Durante las incubaciones, el agua de mar se mantuvo en agitación de manera continua. La evolución de la concentración de oxígeno disuelto del agua ($\mu\text{mol L}^{-1}$) de incubación se registró con optodos (sonda sumergible DP-PSt3, PreSens, Alemania) conectados a un medidor de oxígeno de fibra óptica (OXY 4SMA, PreSens, Alemania) y controlado por el software Measurement Studio 2 (PreSens, Alemania). La temperatura de las incubaciones se controló mediante un termo-circulador. En cada momento de muestreo, la temperatura de las incubaciones se ajustó a la temperatura promedio registrada en campo en las 1 a 2 semanas previas a la colecta. Durante cada curva P-E, las muestras se incubaron inicialmente en oscuridad durante 15 minutos para determinar sus tasas de respiración. Tras esta fase de respiración se expusieron a niveles crecientes de irradiancia (rango PAR; “*Photosynthetic Active Rate*” de 3, 10, 24, 48, 101, 200, 400, 600, 800 y 1000 $\mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{s}^{-1}$, con el objetivo de evaluar las tasas fotosintéticas netas. La irradiancia fue generada por cuatro fuentes LED de 10 W instaladas alrededor del fotorrespirómetro, (**Fig. 7**) y controladas automáticamente por software creado *ad hoc* para su control.

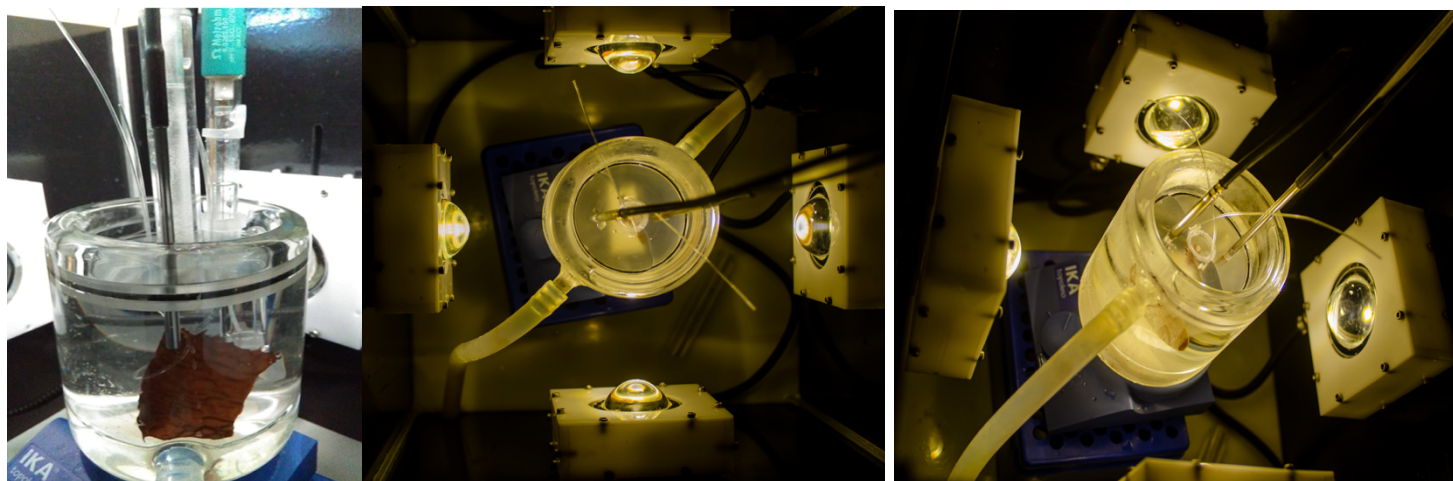
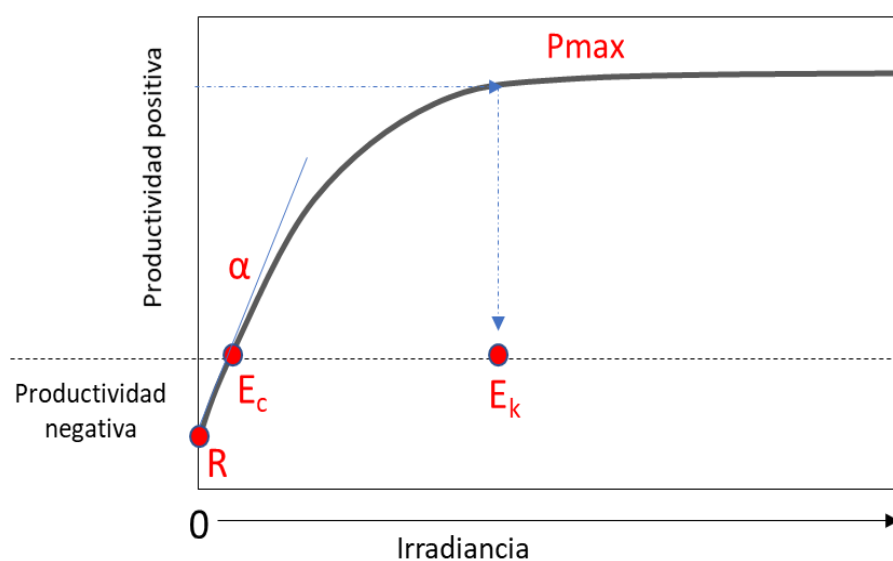


Figura 7. Sistema de fotorrespirometría empleado en este estudio para la realización de P-I (fotosíntesis *versus* irradiancia).



R	Respiración ($\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ PS h}^{-1}$)
E_c	Irradiancia de Compensación ($\mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
E_k	Irradiancia de Saturación ($\mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
α	Eficiencia Fotosintética
P_{max}	Tasa Fotosintética Neta Máxima ($\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ PS h}^{-1}$)

Figura 8. Parametrización de las curvas P-I (Fotosíntesis -irradiancia).

En las curvas P-I se obtuvieron distintos parámetros de la fotosíntesis y las tasas de respiración (**Fig. 8**). Las tasas fotosintéticas brutas (gross-P; $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ PS h}^{-1}$) se calcularon sumando la tasa de respiración (R) a las tasas de fotosíntesis neta (net-P). La respiración (R; $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ PS h}^{-1}$) se determinó a partir de la reducción en la concentración de oxígeno disuelto tras 15 minutos de completa oscuridad. La eficiencia fotosintética (α) se calculó de la pendiente de la primera parte lineal de la curva P-I. Las tasas fotosintéticas netas máximas (P_{max} ; $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ PS h}^{-1}$) se determinaron del promedio de los valores máximos por encima de la irradiancia de saturación (E_k). La irradiancia de compensación (E_c ; $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) se determinó como la intersección de la curva P-I con el eje X, lo que representa el punto en el que la fotosíntesis neta iguala la tasa de respiración. La irradiancia de saturación (E_k ; $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) se determinó de la relación P_{max}/α .

2.4. Contenido en pigmentos fotosintéticos

Se analizaron 12 réplicas de ambos tipos de láminas (4 cm^2) en cada muestreo. Los análisis de pigmentos (Cl a, Clorofila a), (Cl c, Clorofila c) y (Fx, Fucoxantina) se realizaron extracciones secuenciales siguiendo el método descrito por Seely *et al.*, (1972) y modificado por Wheeler (1980). En primer lugar, se extrajeron los pigmentos de Fx y Cl a de 0.02 g de PF en dimetilsulfóxido (DMSO). La absorbancia se midió utilizando un espectrofotómetro (Shimadzu UV-1800, Kyoto, Japón) a longitudes de onda de 665, 631, 582 y 480 nm. Posteriormente, se realizó una segunda extracción utilizando acetona al 100% sobre el mismo tejido, durante 24 horas a 4°C y en oscuridad. La solución obtenida

se diluyó en proporción 3:1:1 con metanol y agua destilada. El contenido de pigmentos de esta dilución se calculó mediante las absorbancias registradas a 470, 581, 631 y 664 nm. El contenido final de pigmentos se calculó como la suma de las concentraciones de los pigmentos obtenidos de ambas extracciones secuenciales. En ambas extracciones, el contenido de pigmentos se cuantificó aplicando las ecuaciones y coeficientes de extinción molar específicos de Seely *et al.* (1972).

2.5. Absorptancia de láminas (propiedades bio-ópticas)

La absorptancia (A) se define como ($-A = 1 - \text{reflectancia} - \text{transmitancia}$), y en fotobiología se define de forma general como la capacidad de un tejido fotosintético para capturar la luz (Ramus, 1978).

La absorptancia (A) se calculó a partir de valores de absorbancia o (densidad óptica, D) de 9 láminas jóvenes y 9 maduras. La absorbancia de las láminas se midió mediante espectrofotómetro (Shimadzu UV-1800, Kyoto, Japón) a través de la transmitancia del tejido, utilizando la técnica del “opal-glass” desarrollada por Shibata (1959), y siguiendo los procedimientos descritos en Vásquez-Elizondo *et al.*, (2017). El procedimiento detallado para láminas de kelp se puede consultar detalladamente en Almeida-Saa *et al.* (2024). La absorbancia de las láminas se midió en el rango de PAR, entre 400-700 nm, con una resolución de 1 nm. La D se transformó en A mediante la ecuación $A = 1 - 10^{-D}$. Los valores de A_{PAR} (espectro de absorción en el rango PAR) correspondieron a la absorbancia que resulta del promedio de la absorptancia calculada para cada longitud de

onda del rango PAR (400 a 700 nm), mientras que la A_{680} es el valor de absorptancia en el pico de la clorofila a (Cl a) a 680 nm.

2.6 Fotosíntesis basada en la fluorescencia de la clorofila-a del fotosistema II (FSII)

Se midió la fluorescencia de la clorofila a (Cl a) en 9 láminas maduras y 9 láminas juveniles. Las capacidades fotoquímicas se determinaron a partir de los cambios en la emisión de fluorescencia de la Clorofila a del fotosistema II (FSII), utilizando un fluorómetro portátil de pulso de amplitud modulada (Diving-PAM, Walz, Alemania). Los parámetros que se obtuvieron fueron F_v/F_m (Eficiencia Cuántica Máxima), ETR (Tasa de Transporte Electrones), NPQ (Non-photochemical Quencing), F_m (Fluorescencia máxima) y Φ_{PSII} (Fotólisis del agua). Tras aplicar un pulso saturante (0.8 s, $\sim 5000 \mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), se obtuvieron los valores de fluorescencia mínima (F_0) y máxima (F_m) en tejidos adaptados a la oscuridad durante toda la noche, garantizando que todos los centros de reacción y aceptores primarios de electrones estuvieran completamente oxidados. Para estandarizar la distancia entre la fibra óptica y las láminas, se utilizaron sujetadores de hojas diseñados a medida (DCL-8). La eficiencia cuántica máxima (F_v/F_m) se calculó como $(F_m - F_0)/F_m$. Para el estudio de los parámetros fotoquímicos bajo condiciones de iluminación, las láminas se iluminaron con la luz actínica del fluorómetro a una intensidad de saturación de $300 \mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. La duración de la iluminación fue de 3 minutos, de acuerdo con ensayos previos (curvas de inducción), que mostraron que el estado estacionario de la fluorescencia se alcanzaba después de este periodo. Posteriormente, se aplicó un pulso saturante para obtener F y F_m' , lo que permitió calcular

la eficiencia cuántica efectiva (PSII, $(F_m' - F)/F_m'$ o $(\Delta F)/F_m'$) y el apagamiento no fotoquímico de la fluorescencia (NPQ, por las siglas en inglés de Non-photochemical Quenching; $(F_m - F_m')/F_m'$). Además, se determinó la tasa de transporte de electrones (ETR, por sus siglas en inglés de Electron Transport Rate) utilizando la ecuación $[ETR = \Phi \text{ PSII} \times E \times A \times 0.5]$, donde E es la intensidad de la luz actínica aplicada (300), A es la absorptancia del tejido, y 0.5 es un factor de corrección que asume la distribución equitativa de fotones entre ambos fotosistemas (FSI y FSII).

2.7. Análisis de isotopos

El contenido total de carbono (C) y nitrógeno (N), así como su composición isotópica ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) (Coplen, 1994; Sharp, 2005), se determinaron en láminas maduras y juveniles de *Eisenia arborea* durante cada temporada del año. Los porcentajes de C y N se expresaron como porcentaje de peso seco total (%C y %N).

Para la determinación de las relaciones isotópicas, se seleccionaron fragmentos de láminas libres de epífitos visibles y fauna asociada. Las muestras fueron enjuagadas con agua destilada para eliminar residuos salinos y sedimentos, y posteriormente secadas en estufa a 60 °C durante 48 h o hasta alcanzar peso constante. Una vez secas, se pulverizaron con un molino de bolas hasta obtener un polvo homogéneo de grano fino. De cada muestra se pesaron aproximadamente 3 mg de tejido seco utilizando una

microbalanza analítica con precisión de 0.001 mg. El material fue encapsulado en cápsulas de estaño (Elemental Microanalysis, Reino Unido) para su análisis.

Las relaciones isotópicas $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, así como los contenidos porcentuales de C y N, fueron determinadas mediante un analizador elemental Flash HT Plus acoplado a un espectrómetro de masas de razón isotópica Delta V Advantage (Thermo Scientific), en el Laboratorio de Isótopos Estables del Instituto de Investigaciones Oceanológicas (IIO) de la Universidad Autónoma de Baja California (UABC). Los resultados se expresaron en notación delta (δ , ‰), relativa a los estándares internacionales VPDB (Vienna Pee Dee Belemnite) para carbono, y aire atmosférico para nitrógeno. La desviación estándar del análisis fue de 0.2‰ para $\delta^{13}\text{C}$ y 0.3‰ para $\delta^{15}\text{N}$. El procedimiento específico se encuentra detallado en: <http://stableisotopefacility.ucdavis.edu/13cand15n.html>.

2.8 Peroxidación lipídica

La cuantificación de la peroxidación lipídica en tejidos de *Ecklonia arborea* se llevó a cabo mediante la determinación de sustancias reactivas al ácido tiobarbitúrico (TBARS), un método indirecto ampliamente utilizado para estimar la concentración de malondialdehído (MDA) (Hodges et al., 1999; Correia et al., 2006). El MDA es un subproducto estable de la peroxidación de los ácidos grasos poliinsaturados de las membranas celulares, y su acumulación es considerada un indicador confiable del daño oxidativo en tejidos vegetales.

Para el análisis, se pesaron 0.2 g de tejido seco por muestra de *E.a*, los cuales fueron colocados en tubos Eppendorf de 2 ml junto con dos balines de acero inoxidable para facilitar la homogeneización. Se adicionaron 2 ml de etanol al 80% (v/v), el cual contenía de butilhidroxitolueno (BHT) al 0.01% como antioxidante para prevenir la oxidación adicional durante la extracción. Las muestras fueron homogenizadas durante tres minutos mediante agitación mecánica vigorosa. Una vez finalizado este paso, se retiraron las microesferas y se adicionaron otros 2 ml de etanol al 80%. Las muestras se almacenaron a -20°C hasta su procesamiento. Posteriormente, los tubos fueron centrifugados a 6200 rpm durante 10 minutos a temperatura ambiente. Se recolectó 1 ml del sobrenadante de cada muestra, el cual se dividió para preparar dos reacciones paralelas: un control y una reacción con ácido tiobarbitúrico. En el primer caso, denominado “Tubo A”, se mezcló 1 ml del sobrenadante con 1 ml de ácido tricloroacético (TCA) al 20%. El TCA es un agente desproteinizante que precipita las proteínas y permite liberar compuestos solubles como el MDA. En el segundo caso, denominado “Tubo B”, se mezcló 1 ml del sobrenadante con 1 ml de una solución que contenía TCA al 20% y ácido tiobarbitúrico (TBA). El TBA reacciona de forma específica con el MDA, formando un complejo coloreado de tono rosado que puede ser cuantificado por espectrofotometría.

Ambas mezclas (Tubo A y Tubo B) fueron agitadas brevemente en vórtex e incubadas en baño maría a 95°C durante 30 minutos para favorecer la formación del complejo MDA-TBA. Finalizada la incubación, las muestras se enfriaron en baño de hielo durante 15 minutos, se agitaron nuevamente y se centrifugaron a $3000 \times g$ durante 10 minutos para

eliminar residuos insolubles. El sobrenadante de cada tubo fue transferido a celdas de cuarzo, y se midieron las absorbancias a 440, 532 y 600 nm en un espectrofotómetro UV-Vis. La absorbancia a 532 nm corresponde al máximo de absorción del complejo MDA-TBA, mientras que las lecturas a 600 nm se utilizaron para corregir posibles interferencias debidas a turbidez o partículas residuales, y las lecturas a 440 nm permitieron detectar interferencias derivadas de compuestos como los carotenoides presentes en el extracto.

Finalmente, se incluyeron controles blancos para cada tipo de reacción. El blanco A consistió en 1 ml de etanol al 80% mezclado con 1 ml de TCA al 20%, mientras que el blanco B contenía 1 ml de etanol al 80% y 1 ml de la solución TCA-TBA. Estos blancos permitieron corregir la absorbancia basal atribuible a los reactivos y al medio de extracción. Este procedimiento permite estimar la concentración relativa de productos de peroxidación lipídica como el MDA, malondialdehído que se forma como producto final de la peroxidación de lípidos, proveniente de ácidos grasos poliinsaturados presentes en las membranas celulares en los tejidos de *E. arborea*, brindando información clave sobre el estado oxidativo y estrés ambiental al que están expuestas estas algas.

2.9 Análisis estadístico

Los resultados fueron analizados mediante un ANOVA de dos vías (*post hoc* Tukey), considerando dos factores fijos, el tipo de lámina (L, con dos niveles; juveniles y maduras), el factor tiempo (T, con seis niveles, Febrero 2023, Abril 2023, Junio 2023, Septiembre 2023, Noviembre 2023 y Febrero 2024). Se estableció un umbral de

diferencias significativas de $p < 0.05$. Previo al análisis, los datos se sometieron a las pruebas de normalidad y homocedasticidad, mediante el test de Shapiro-Wilk y la prueba de Levene. Se transformaron los datos en los casos de que no se cumplieron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas. Cuando los datos transformados no cumplieron con estos supuestos de ANOVA dos vías, se aplicó una ANOVA de una Vía (*post-hoc* Tukey) para cada tipo de lámina, usando el factor Tiempo como único factor fijo. También se aplicó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis en caso de que no se cumpliera los supuestos de normalidad y homocedasticidad para el ANOVA de una vía. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el paquete estadístico de Systat-Sigmaplot 14.5.

Se realizaron análisis multivariantes utilizando los datos normalizados de todas las variables de respuesta, y se creó una matriz de similitud triangular ordenada basada en las distancias euclidianas. Se completó un diseño cruzado de dos vías PERMANOVA (9999 permutaciones) para evaluar los cambios estracionales de las láminas jóvenes y maduras de *E. arborea*. Se utilizó un p-valor de Monte Carlo, P(MC), para verificar diferencias significativas en comparaciones posteriores por pares, ya que el número de permutaciones posibles era limitado. Se utilizó una ordenación no métrica multidimensional scaling (MDS) y un análisis de componentes principales (PCA) para visualizar los patrones multivariantes. Los procedimientos estadísticos se llevaron a cabo con el paquete de software PRIMER 6 & PERMANOVA+ v.1.0.2 (Anderson et al., 2008).

3. Resultados

La temperatura, el índice de surgencia y la irradiancia PAR mostraron una clara variación estacional. La máxima variación de temperatura registrada durante el presente estudio, fue de 6 °C, con valores mínimos de 11 °C y máximos de 21°C durante el mes de Julio. La temperatura mínima registrada fue de 10 °C en primavera (Abril 2023) y la temperatura máxima registrada fue de 21 °C en verano (Julio 2023) (**Fig 9., a**). La máxima variación CUTI (*Índice de Transporte de Surgencia Costera*) fue de 4 unidades (**Fig 9. ,b**). La surgencia mínima (-0.9) se presentó en invierno 2023-24 y la surgencia máxima (2.9) en Abril 2023 (primavera) y Junio 2023 (verano).

El fotoperiodo en el rango PAR (**Fig 9, c**) presentó notorias variaciones estacionales. En primavera, el fotoperiodo fue de 13 h luz y 11 h oscuridad, con una dosis lumínica diaria de 5,008.61 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{ día}^{-1}$ y un pico de irradiancia de 200 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$. Durante el verano, se registró un fotoperiodo de 14 h luz y 10 h oscuridad, con una dosis lumínica diaria de 6,388.78 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{ día}^{-1}$ y un pico de 250 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$. En otoño, la duración de la fase iluminada disminuyó a 11 h luz y 13 h oscuridad, con una dosis lumínica diaria de 3,077.61 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{ día}^{-1}$ y un pico de 145 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$. Finalmente, en invierno, el fotoperiodo fue de 10 h luz y 14 h oscuridad, con una dosis lumínica diaria de 3,587.00 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{ día}^{-1}$ y un pico de 160 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$. Estos valores reflejan la influencia de la estacionalidad en la disponibilidad de luz, con máximos en verano y mínimos en otoño e invierno.

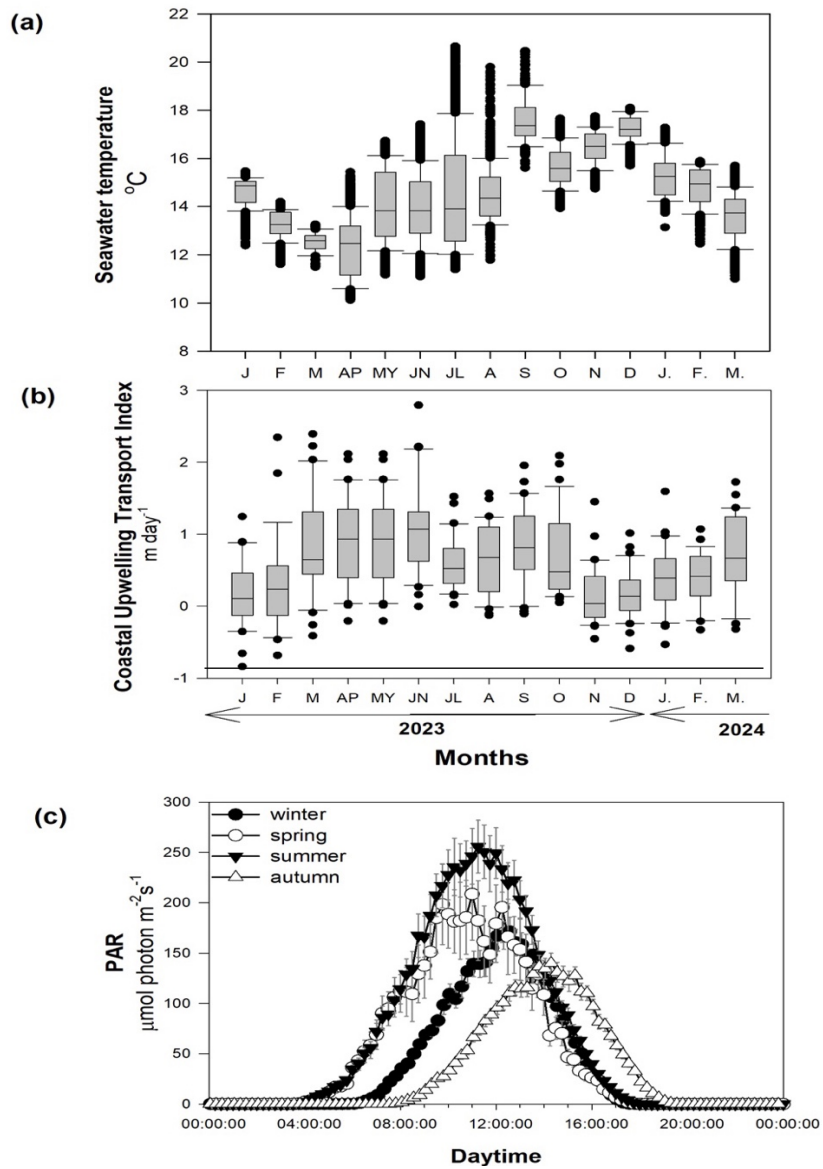


Figura. 9. Parámetros físico-químicos en el sitio de estudio. (a) Temperatura del agua de la mar registrada en el manto de *E. arborea* objeto a estudio a lo largo del ciclo estacional (b) el índice de transporte de surgencias costera CUTI “Coastal upwelling Transport Index” de la región Latitud Norte 31° (c) valores de irradiancia PAR en ciclos diarios promediados para cada estación del año, y registrados en el sitio de colecta. En (a) y en (b), se representan diagramas de caja y bigotes que muestran la distribución de los datos, con el inicio de la caja indicando el primer cuartil (Q1), la mediana (Q2) y el tercer cuartil (Q3), con los extremos de la caja representando el rango intercuartílico. Los bigotes abarcan el 25 % de los datos en los extremos, mientras que los puntos indican el 0.5 % de los valores atípicos de cada mes. En (c), se presentan los valores como promedios y errores estándar (N = 32).

En general, las curvas de fotosíntesis-irradiancia (P-E) de las láminas maduras y juveniles de *E. arborea* mostraron un buen ajuste a un modelo hiperbólico tangencial, con un coeficiente de regresión de $R^2 > 0.61$ para láminas maduras, y $R^2 > 0.77$ para láminas juveniles (**Fig. 10., a y b**). Los valores de net-Pmax en láminas juveniles (**Fig. 10., a**) fueron significativamente más elevados que en láminas maduras (**Fig. 10., b**) ($p < 0.001$, Tabla II, Anexo I), particularmente en febrero y abril de 2023, así como en febrero de 2024. Para cada tipo de lámina, net-Pmax (**Fig 10, c**) presentó variaciones estacionales significativas ($p = 0.004$, Tabla II, Anexo I). Los valores máximos en láminas juveniles se registraron en abril y febrero de 2024, con incrementos superiores al 200 % en comparación con el resto del año. En láminas maduras, los valores de net-Pmax fueron mínimos en noviembre de 2023, 53% menor que en febrero 2024. La interacción entre los factores "tipo de lámina" y "tiempo" también fue significativa ($p = 0.004$, Tabla II, Anexo I), demostrando los mayores cambios de esta variable en láminas juveniles en comparación con las maduras. En varios momentos del año, la respiración (R) fue entre 18 y 66% mayor en láminas juveniles (**Fig. 10. d**). Sin embargo, debido a la elevada variabilidad de los datos, estas diferencias no fueron significativas ($p = 0.235$, Tabla I, Anexo I). Tampoco se encontró un comportamiento claro de R a lo largo del ciclo anual ($p = 0.083$, Tabla I, Anexo I).

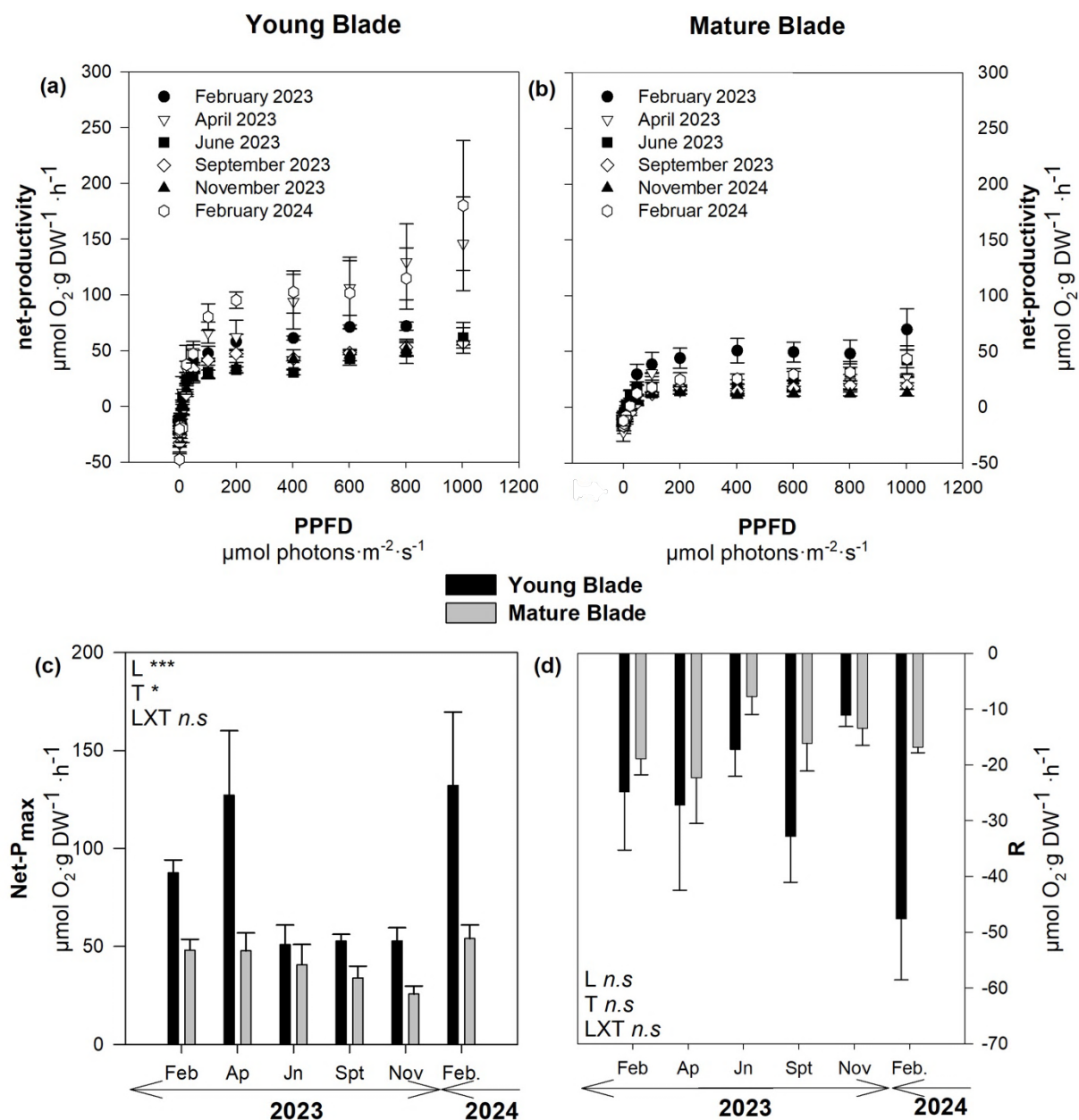


Figura 10. Evolución estacional de las curvas de fotosíntesis versus irradiancia (P-E) de láminas jóvenes (a) y maduras (b) de *E. arborea*. Evolución estacional de fotosíntesis neta máxima, Net-P_{max} (c) y Tasa de Respiración, R (d). Los valores son promedios y errores estándar (N = 4). Dentro de cada panel se muestran los resultados estadísticos del ANOVA de dos vías, para el factor tipo de lámina (L), el factor tiempo (T), y su interacción (LxT). n.s = no significativo. * p < 0.05, ** p < 0.01, *** p < 0.001. Se muestran valores promedios y errores estándar (N = 4).

Los valores de eficiencia fotosintética (α , **Fig. 11, a**) fueron significativamente diferentes entre ambos tipos de láminas ($p < 0.001$, Tabla I. Anexo I). Las juveniles presentaron una mayor α con relación a las maduras durante todo el periodo de estudio. Los valores de α también variaron estacionalmente ($p = 0.004$, Tabla I. Anexo I), con valores máximos en Abril (primavera) y Febrero 24 (Invierno) para ambos tipos de láminas. Los patrones de variación del α fueron, por tanto, similares entre ambos tipos de láminas, por lo que la interacción de factores (L x T) no fue significativa ($p = 0.312$, Tabla I. Anexo I). La irradiancia de compensación o E_c (**Fig. 11, b**) presentó diferencias significativas entre laminas maduras y juveniles ($p < 0.001$, Tabla I. Anexo I). Las juveniles mostraron una menor E_c durante todo el año, excepto en Junio de 2023 (Verano). La E_c no varió significativamente a lo largo del año ($p = 0.374$, Tabla I. Anexo I), y la interacción de factores (LxT) tampoco fue significativa ($p = 0.395$, Tabla I. Anexo I). No se observaron diferencias significativas para el caso de la irradiancia de saturación E_k (**Fig. 11, c** y Tabla I. Anexo I).

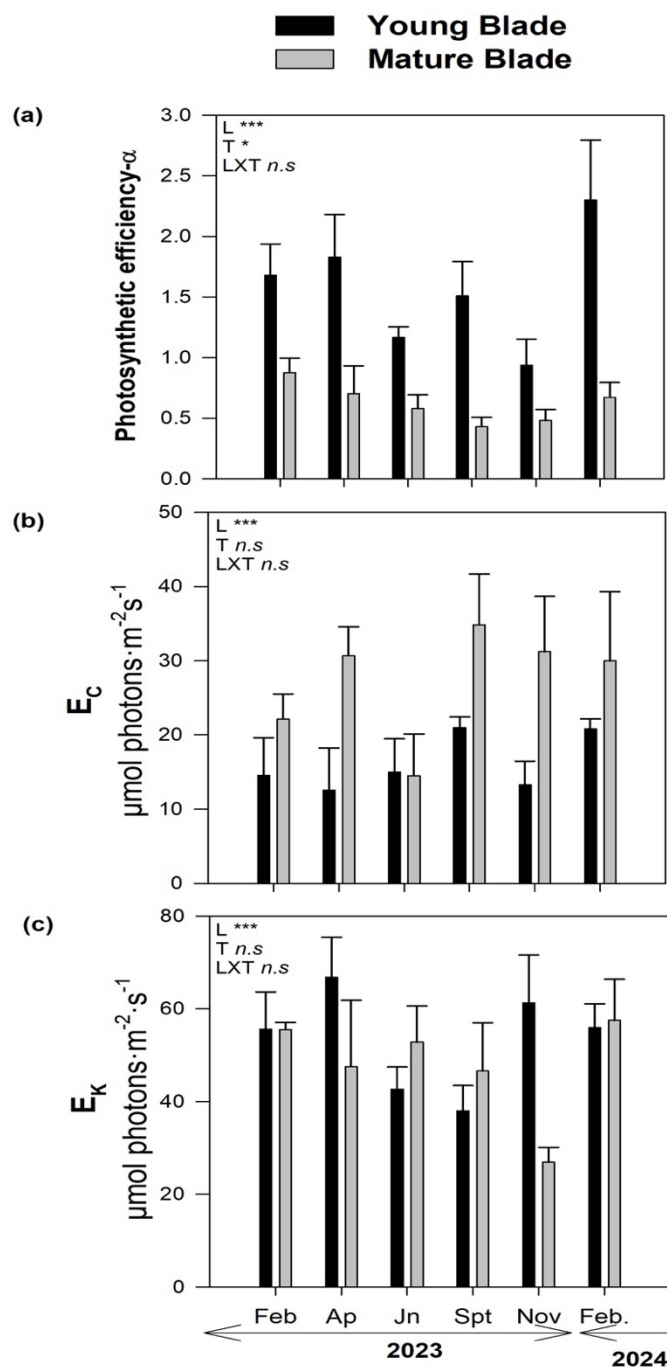


Figura 11. Evolución estacional de los parámetros derivados de las curvas P-E de láminas jóvenes y maduras de *E. arborea*. Eficiencia fotosintética- α (a), irradiancia de compensación (b), e irradiancia de saturación (c). Los valores son promedios y errores estándar (N = 4). Dentro de cada panel se muestran los resultados estadísticos del ANOVA de dos vías, para el factor tipo de lámina (L), el factor tiempo (T) y su interacción (LxT). n.s = no significativo. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

Las láminas juveniles presentaron una mayor concentración de clorofila a y clorofila c que las maduras durante todo el año (**Fig. 12 a, b; $p < 0.001^{***}$** , Tabla I Anexo I). Los valores de ambos pigmentos también variaron significativamente a lo largo del periodo de estudio (**$p < 0.001^{***}$** , Tabla I Anexo I), y fueron más elevados en Marzo (primavera) y Febrero 2024 (invierno) para la clorofila a, y en Febrero 2023 (Invierno) y Abril 2023 (Primavera) para la clorofila c. Las láminas juveniles también presentaron una mayor concentración de fucoxantina en relación con las maduras en la mayor parte del periodo de estudio (**$p < 0.001^{***}$** , Tabla I Anexo I). En láminas maduras se observó una variación estacional de la fucoxantina (**$p < 0.001^{***}$** , Tabla I Anexo I), con valores más elevados en Febrero 2023 y 2024 (Invierno), y en Abril 2023 (Primavera) (**Fig. 12 c**).

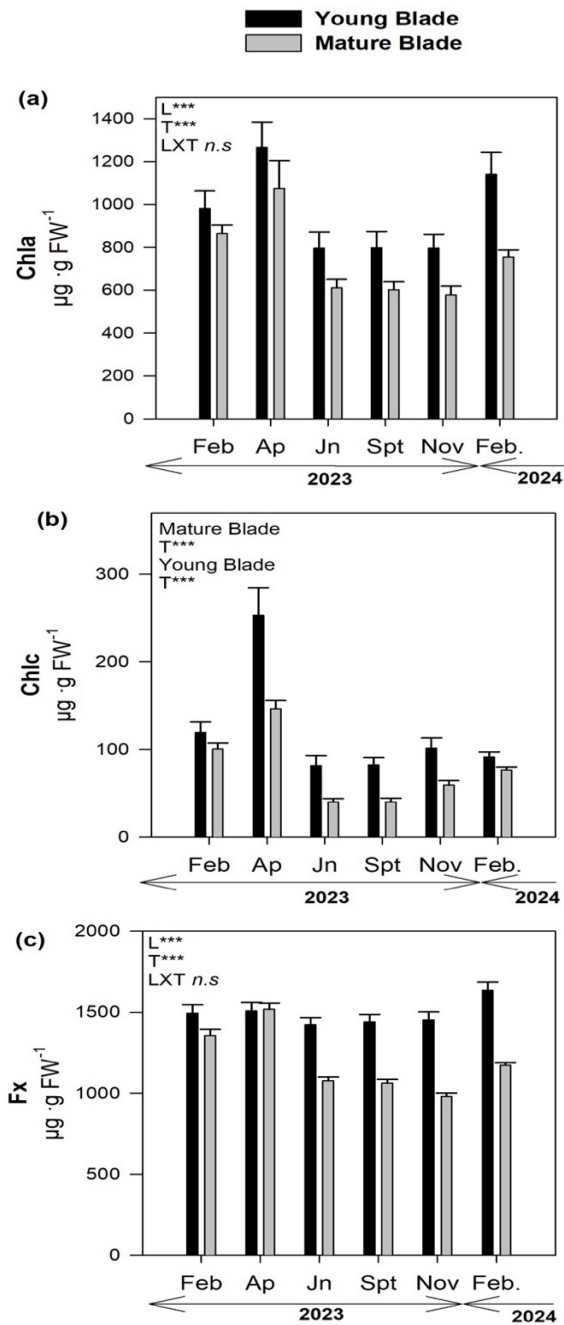


Figura 12. Evolución estacional del contenido de pigmentos fotosintéticos en láminas jóvenes y maduras *E. arborea*. (a) Clorofila a, siglas en inglés *Chl a* (b) Clorofila c, siglas en inglés *Chl c* y (c) Fucoxantina, siglas en inglés *Fx*. (N=12) Dentro de cada panel se muestran los resultados estadísticos del ANOVA de dos vías, siendo L el factor tipo de lámina, T el factor tiempo, y LxT la interacción de factores. *n.s* = no significativo. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$. Se muestran valores promedios y errores estándar. (N = 12).

Los valores del promedio de absorptancia (A) de las láminas en el rango PAR (A_{PAR}) y en el pico de absorbancia de la clorofila a (A_{680}) (**Fig 13.**) fueron mayores (5.8 -13 %) en láminas maduras en comparación con las juveniles. A excepción de A_{680} en láminas maduras, los valores de absorptancia variaron significativamente a lo largo del periodo de estudio ($p < 0.001^{***}$, Tabla III Anexo I), y mostraron los valores más bajos en Junio (Verano).

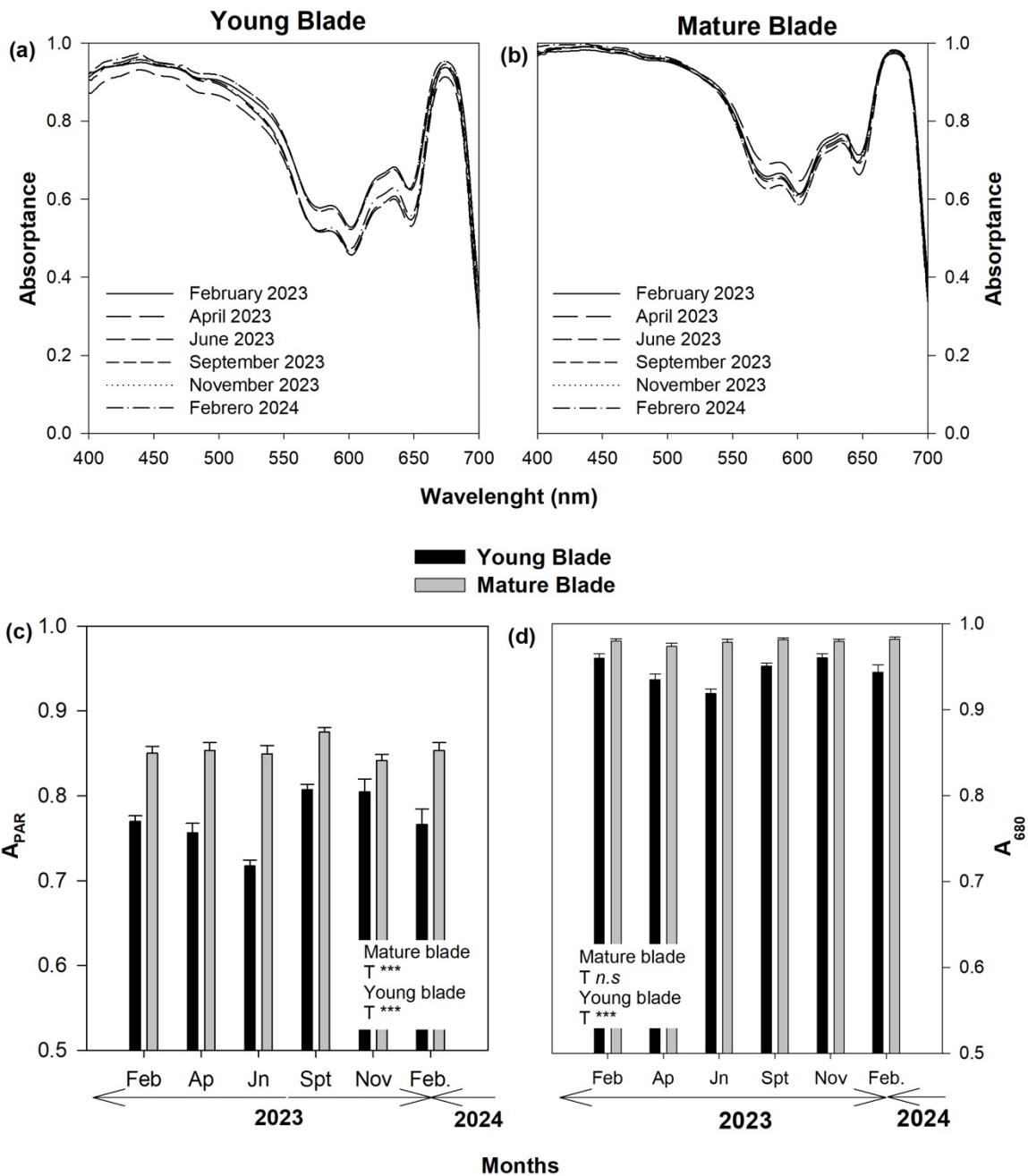


Figura 13. Evolución estacional de propiedades bio-ópticas de láminas jóvenes y maduras de *E. arborea*. Espectros de absorptancia (a y b), de absorptancia en el rango PAR A_{PAR} (c), y absorptancia a 680 nm A_{680} (d). Dentro de cada panel se muestran los resultados estadísticos en factor tiempo (T). n.s = no significativo resultados estadísticos del ANOVA de una vías, siendo T factor tiempo. n.s = no significativo. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$. Se muestran valores promedios y errores estándar (N = 12). No se muestran los errores estándar para los espectros de absorptancia.

La eficiencia cuántica máxima (Fv/Fm; **Fig. 14., a**) fue similar entre ambos tipos de láminas a lo largo de todo el periodo de estudio, con valores entre 0.64-0.76. Las láminas maduras ($p = < 0.001^{***}$ Tabla IV, Anexo 1) presentaron una discreta (pero significativa) reducción de Fv/Fm en Abril 2023 (primavera). El Fv/Fm de láminas juveniles variaron estacionalmente ($p = < 0.001^{***}$, Tabla IV Anexo I) con sus niveles más bajos en Abril (primavera) y Junio (verano). Ambos tipos de láminas mostraron un mayor Fv/Fm en Noviembre 2023 (invierno). La eficiencia cuántica efectiva ($\Phi PSII$; **Fig. 14. b**) y la tasa de transporte de electrones (ETR, **Fig. 14. d**) fueron mayores en las láminas maduras en comparación con las juveniles a lo largo del periodo del estudio ($p < 0.001^{***}$, Tabla II, Anexo I). Para las láminas maduras, ambas variables mostraron un patrón claro estacional ($p < 0.001^{***}$, Tabla II. Anexo I), con valores mínimos en Junio (verano) y máximos en Noviembre (otoño). Por el contrario, no se encontró ningún patrón de variación claro para ETR y $\Phi PSII$ en láminas juveniles, por lo que la interacción de factores (L x T) también resultó significativa ($p < 0.001^{***}$, Tabla II Anexo I). El apagamiento no fotoquímico (NPQ, por sus siglas en inglés “non-photochemical quenching”) (**Fig. 14, c**) fue también más elevado en láminas maduras, a excepción de los meses de Abril 2023 (Primavera) y Febrero 2024 (Invierno). Solo en láminas maduras se observó una variación significativa del NPQ a lo largo del periodo de estudio ($p = 0.016^*$ Tabla IV, Anexo 1), con valores mínimos en Febrero 2023 y 2024 (Invierno).

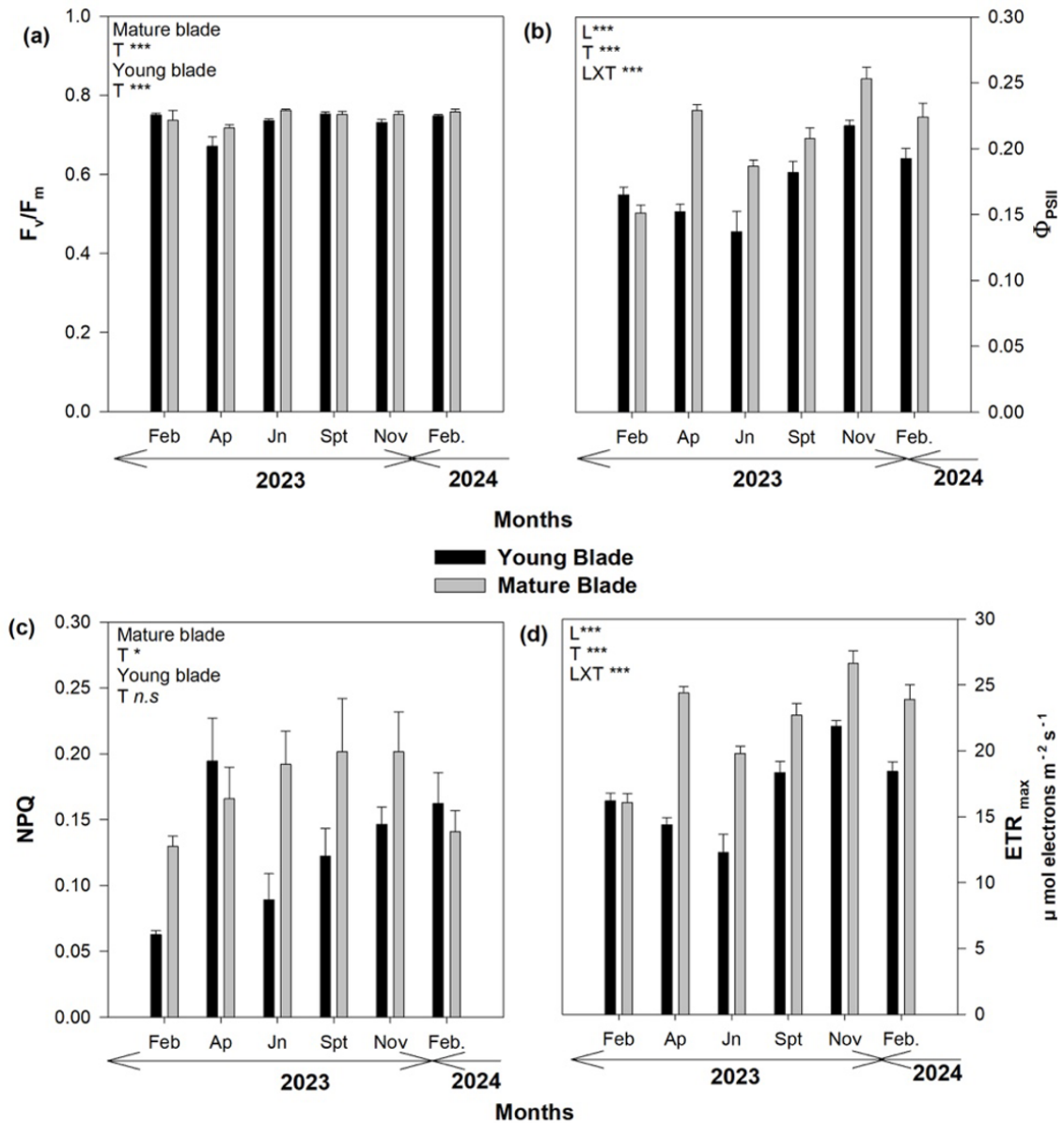


Figura 14. Evolución estacional de descriptores fotoquímicos en láminas jóvenes y maduras de *E. arborea*. (a) Eficiencia cuántica máxima F_v/F_m , (b) eficiencia cuántica efectiva Φ_{PSII} , (c) apagamiento no fotoquímico NPQ, (d) Tasa de Transporte de electrones ETR. Dentro de cada panel se muestran los resultados estadísticos para el factor tipo de lámina (L), el factor tiempo (T), y su interacción (LxT). *n.s.* = no significativo. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ *** $p < 0.001$. Se muestran valores promedios y errores estándar (N = 12).

El contenido en nitrógeno total de ambas láminas (**Fig. 15, a**) estuvo en rango de 1.5 a 2.2 %. Las láminas juveniles mostraron estacionalidad en el contenido de N ($p < 0.001^{***}$, Tabla III.), con los niveles más altos de nitrógeno en los meses de Abril, Junio, Septiembre y Noviembre. Por otro lado, las láminas maduras presentaron estacionalidad ($p < 0.001^{***}$, Tabla IV), con el menor porcentaje de nitrógeno en junio y los niveles más altos en febrero de 2023 y 2024 (Invierno). El contenido de carbono total (**Fig. 15, b**), varió entre 25% y 29% en ambos tipos de láminas. Ambos tipos de láminas presentaron estacionalidad en el contenido en C, maduras ($p < 0.015^*$, Tabla IV.) y las juveniles ($p = 0.005^{**}$, Tabla IV., Anexo I). Las maduras presentaron un porcentaje de carbono mayor con respecto a las láminas juveniles durante la mayor parte del tiempo de estudio, Febrero (Invierno), Abril (Primavera), Junio y Noviembre 2023. En Junio 2023, se registró la mayor diferencia entre las láminas (+8%). La señal isotópica del nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) (**Fig. 15, c**) estuvo en un rango promedio de 8.2 a 11.5 en ambos tipos de lámina. Ambas láminas, juveniles y maduras, presentaron estacionalidad en $\delta^{15}\text{N}$ ($p < 0.001^{***}$, **Tabla 2** ; $p = < 0.001^{***}$, Tabla IV.). Los mayores valores de $\delta^{15}\text{N}$ se registraron durante los meses de Febrero (Invierno), Septiembre (Otoño) y Noviembre (Invierno) de 2023 para ambos tipos de láminas. Es importante señalar que Noviembre 2023 fue el único mes donde las láminas maduras presentaron una señal isotópica más enriquecida. La señal isotópica $\delta^{13}\text{C}$ (**Fig. 15, d**) estuvo en un rango de (-17 a -21). Ambas láminas presentan estacionalidad, con valores significativos para las juveniles ($p = < 0.001^{***}$, Tabla IV, Anexo I) y las maduras ($p < 0.001^{***}$, Tabla III, Anexo I). Los meses con valores más negativos (señal menos enriquecida) para ambos tipos de láminas fueron Febrero (Invierno), Abril (Primavera) y Junio 2023 (Verano) y Febrero 2024 (Invierno). Los valores

más positivos corresponden para el mes de Septiembre (Otoño). Aunque los promedios fueron similares entre los dos tipos de lámina, en la mayoría de los meses registrados los promedios de las juveniles tendieron a mostrar valores más negativos.

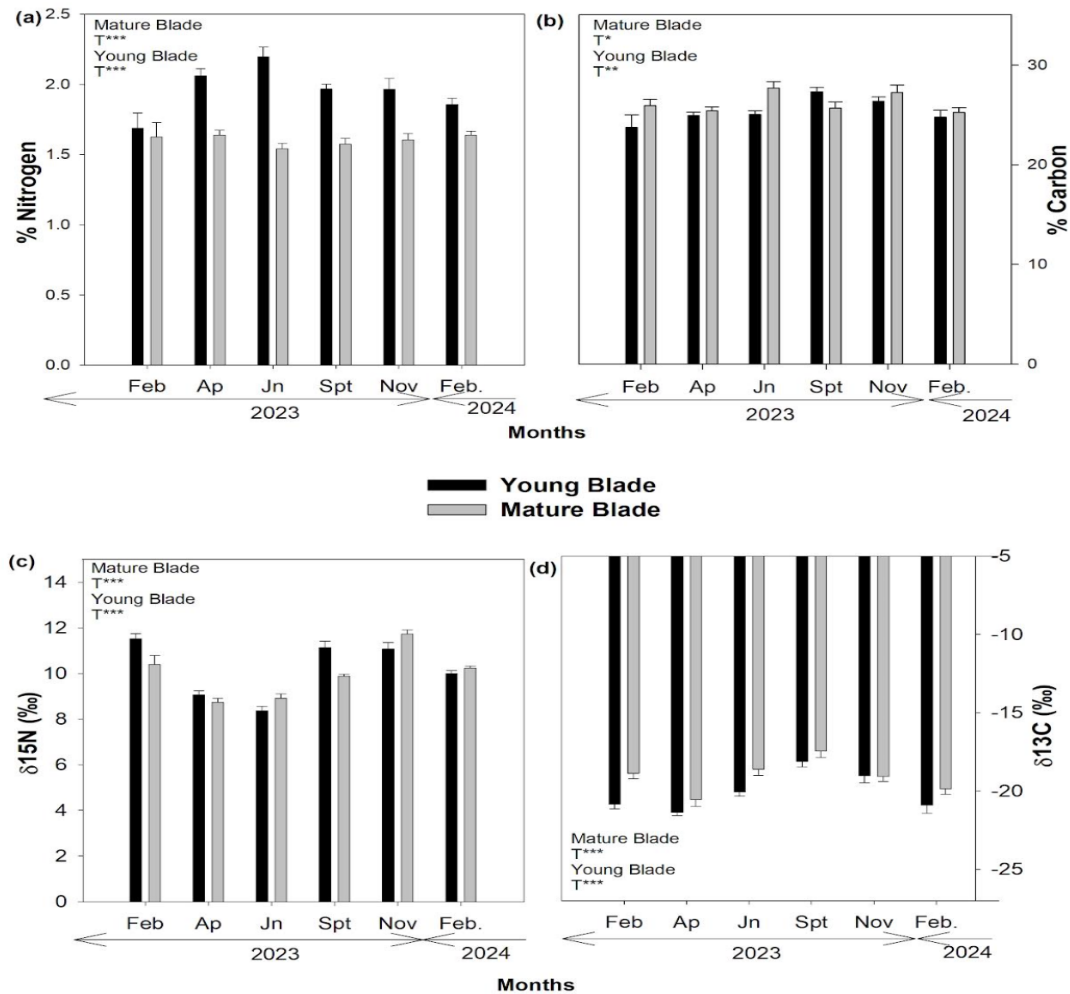


Figura 15. Evolución estacional de la composición de nitrógeno y carbono totales (a y b) y señales isotópicas de carbono y nitrógeno (c y d) en láminas juveniles y maduras de *E. arborea*. Dentro de cada panel se muestran los resultados estadísticos para el factor tiempo (T). *n.s.* = no significativo. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$. Se muestran valores promedios y errores estándar (N = 12).

En las láminas juveniles, se observó una variación estacional significativa de los valores de peroxidación lipídica (Fig. 16; $p \leq 0.001^{***}$, Tabla IV, Anexo I.), mientras que en las maduras no se detectaron diferencias significativas ($p = 0.352$, Tabla IV, Anexo I). Se encontraron diferencias de peroxidación lipídica entre ambos tipos de láminas. Las diferencias más notorias se observaron en Abril de 2023 (primavera), cuando los valores de las láminas maduras fue un 58.6% mayor que en las juveniles, y en Febrero 2025 (Invierno), con un incremento del 23.6% en las maduras. Sin embargo, en Febrero (invierno), la peroxidación lipídica de láminas juveniles fue un 13% superior a la de las maduras. En junio de 2023 (verano), se reportaron valores un 21.3%, mayores con valores más altos en láminas juveniles.

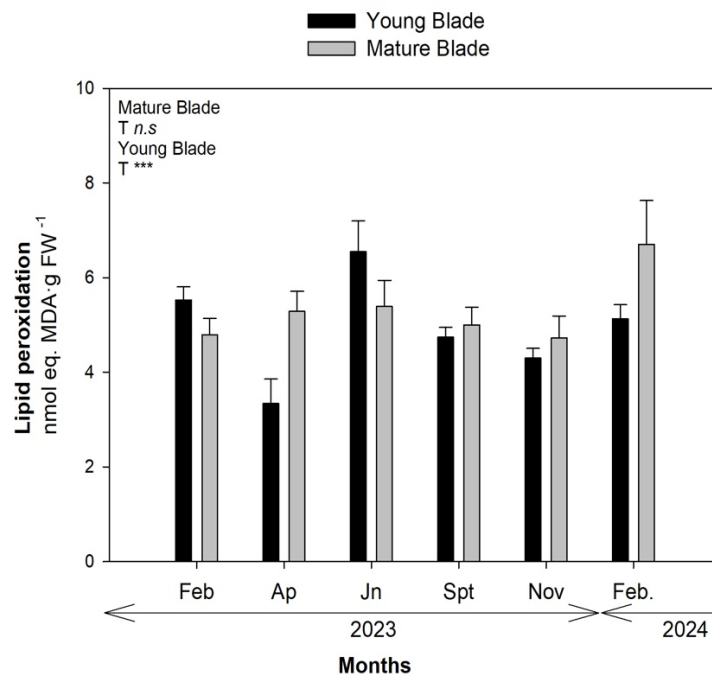
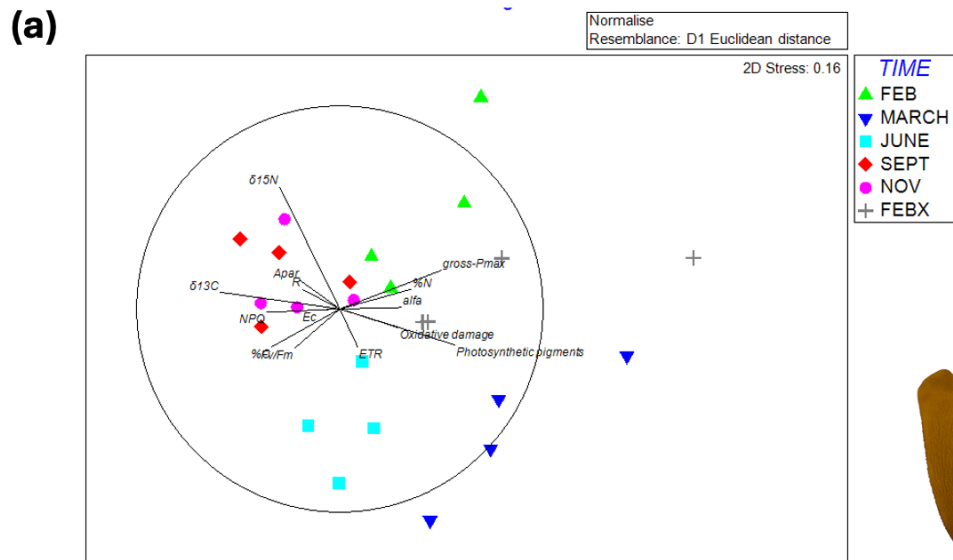


Figura 16. Evolución estacional de la peroxidación lipídica en láminas juveniles y maduras de *E. arborea*. Los resultados estadísticos corresponden a un análisis no paramétrico Kruskal-Wallis, siendo T factor tiempo. *n.s* = no significativo. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$. Se muestran valores promedios y errores estándar (N=12).

Los resultados del análisis multidimensional (MDS) (**Fig 17. a**) para ambos tipos de láminas presentó un valor de stress de 0.16 y 0.18, que indica una representación aceptable de los datos. Para las láminas juveniles, se observaron diferencias entre las agrupaciones de datos por meses de muestreo, a excepción de los meses de septiembre y noviembre. Para las láminas maduras no se observaron estas diferencias entre grupos, debido a la mayor dispersión de las réplicas por mes de muestreo.

Las láminas juveniles presentaron un valor de stress de 0.10, lo cual indica una representación fiel de la estructura multivariada de los datos. En su versión bidimensional, el valor de stress fue de 0.16, igualmente aceptable. El patrón de agrupamiento entre muestras varió por temporada. Las muestras de febrero mostraron una agrupación más cerrada, lo cual sugiere una respuesta fisiológica relativamente homogénea durante el invierno. Por el contrario, las muestras de marzo y junio se distribuyeron de forma más dispersa en el espacio multivariado, lo que sugiere una mayor heterogeneidad funcional, posiblemente asociada a condiciones ambientales cambiantes o transiciones fisiológicas propias de estas estaciones. Las muestras del grupo FEBX “Febrero 2024” (Invierno) mostraron una posición cercana a las de febrero, indicando consistencia funcional con las etapas tempranas del año. Estos resultados refuerzan la existencia de patrones estacionales diferenciados en la fisiología de las láminas juveniles de *E. arborea*. Esto es consistente con los hallazgos en láminas maduras. La configuración tridimensional de las láminas maduras presentaron un valor de stress de 0.11, lo que indica una representación confiable de las relaciones multivariadas entre muestras. La configuración bidimensional mostró un stress de 0.18, considerado aceptable. En la gráfica MCA (**Fig**

17. b), se observó cierto grado de agrupamiento por temporada, particularmente entre las muestras de febrero, marzo y junio (invierno 2023, primavera y verano), lo cual sugiere similitud fisiológica entre estos meses. Por otro lado, las muestras de septiembre y noviembre mostraron una dispersión mayor, especialmente noviembre, lo que podría reflejar una respuesta fisiológica más heterogénea al final del ciclo anual. Las muestras etiquetadas como FEBX “febrero 2024” (Invierno 2024) mostraron posiciones intermedias entre febrero y marzo, lo que sugiere una relación fisiológica cercana a los meses de invierno/primavera. Este patrón espacial en el MDS es coherente con los resultados fisiológicos que arrojan una diferencia significativa entre temporadas, aunque también una componente de variación residual considerable.



(b)

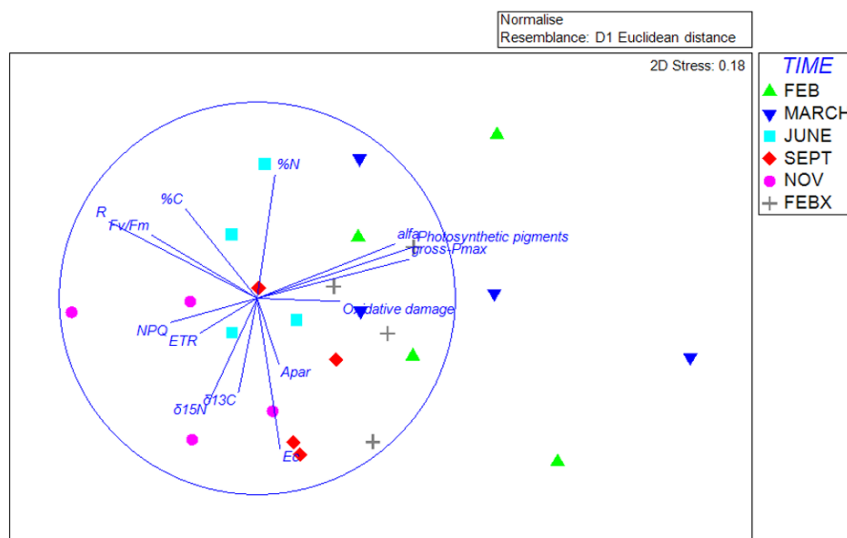


Figura 17. Análisis Multivariante (Multidimensional Scalinf y PCA) realizado para (a) Láminas juveniles (b) Láminas maduras de *E. arborea*.

El análisis PERMANOVA (Tabla V, Anexo 1) reveló diferencias significativas en la respuestas fisiológicas tanto en las juveniles como en las maduras de *E. arborea* a lo largo del año ($p = 0.001$). En láminas maduras, se observó un efecto significativo del tiempo (Pseudo-F = 3.03), indicando que su fisiología varía a lo largo del año, aunque con una magnitud menor comparado con las juveniles. Las láminas juveniles mostraron una respuesta temporal a un más marcada (Pseudo-F = 4.01).

4. Discusión

Esta tesis documenta, por primera vez, los cambios ecofisiológicos en láminas de esporofitos adultos del kelp *E. arborea* a lo largo de un ciclo estacional. Los cambios de algunas variables biológicas pueden relacionarse con cambios estacionales de la irradiancia, la temperatura o la advección de nutrientes (p.e., nitrato) por surgencias oceánicas. A lo largo del periodo de estudio (Febrero 2023 a Febrero 2024), las láminas juveniles (Lj) exhibieron una mayor variación fisiológica estacional que las láminas maduras (Lm) (**Fig. 17.** del MDS). Sin embargo, más allá de los cambios estacionales, las diferencias más significativas se encontraron al comparar las propiedades fisiológicas entre ambos tipos de láminas, Lj y Lm, posiblemente asociadas a sus diferentes requerimientos energéticos para el crecimiento. Además, ambos tipos de láminas se sitúan en posiciones distintas en el dosel de *E. arborea*, y por tanto, están expuestas a distintas condiciones de luz. Las Lj crecen más al interior y se encuentran sombreadas por las Lm externas. Nuestros resultados indican que esta diferente exposición a la irradiancia puede ser un factor importante que explica (al menos en parte) las diferencias en muchos descriptores fisiológicos entre ambos tipos de láminas, sobre todo de aquellos relacionados con las respuestas fotobiológicas.

De forma general las tasas máximas de productividad fotosintética (net-Pmax) y de eficiencia fotosintética (α) fueron más elevadas en Lj en comparación con Lm. Esto se asocia a una mayor capacidad del aparato fotosintético para generar mayores actividades fotosintéticas (Yokohama & Maegawa, 1988; Sakanishi et al. 1989; Haroun 1992). Las mayores capacidades fotosintéticas de Lj son reflejo de su mayor tasa de crecimiento, y

por tanto, de la necesidad de una mayor tasa de acumulación de fotosintatos para su uso en compuesto estructurales o como fuente energía en procesos de catabolismo (Arnold y Manley, 1985; Koehl y Alberte, 1988). Las tasas de respiración observadas en Lj, más elevadas que las de Lm, también coinciden con el metabolismo “acelerado” de las primeras. Estas diferencias en la productividad fotosintética con la edad y/o madurez del tejido fotosintético ya ha sido demostrado en otras especies de Laminariales (Smith et al. 1983; Arnold y Manley, 1985; Koehl y Alberte, 1988; Haroun et al. 1992; Hurd et al. 2014; Rodríguez et al. 2016) y otras especies de macrófitos (p.e., pastos marinos; Ruocco et al. 2019). En el Anexo II se profundiza la comparación de las láminas maduras y juveniles, comparado su productividad primaria con otras especies a nivel mundial y su estacionalidad. Por otra parte, la mayor eficiencia fotosintética (α) en Lj en comparación con Lm, coincide con las menores irradiancias de compensación (E_c) medidas en las primeras. La E_c es la irradiancia que induce tasas de fotosíntesis (o ganancias de carbono) similares a las tasas de respiración (entendidas como pérdidas de carbono). Por tanto, una menor E_c en Lj se puede interpretar como un mecanismo de aclimatación para el mantenimiento de balances de carbono positivos bajo las condiciones limitantes de luz dentro del dosel de *E. arborea*. Los ajustes en E_c y α se identifican entre los procesos clásicos de fotoaclimatación en respuesta a condiciones de baja disponibilidad de luz. Generalmente, estos ajustes se asocian a modificaciones en el número o tamaño de sus unidades fotosintéticas (PSUs; antenas y centros de reacción) se suele interpretar cambios en la E_c con modificaciones en el número o tamaño de sus unidades fotosintéticas (PSUs; antenas y centros de reacción. (Ramus, 1981; Cowski y LaRoche, 1991; Gómez et al., 2009).

Los valores de eficiencia cuántica máxima (F_v/F_m) y de eficiencia cuántica efectiva (Φ_{PSII}) reflejan la funcionalidad y la eficiencia de procesos fotoquímicos del aparato fotosintético a nivel de la membrana de los tilacoides, en condiciones de oscuridad e iluminación respectivamente (Beer et al. 2015; Almeida-Saá et al. 2024). La tasa de transporte de electrones (ETR) es el flujo de electrones entre fotosistemas, y en cierta medida, puede compararse con las tasas de fotosíntesis medidas por evolución de oxígeno (Longstaff et al. 2002). A pesar de que nuestros resultados demostraron que las Lj exhiben mayores valores de net-Pmax y α , estas diferencias no se observaron las variables fotoquímicas mencionadas (F_v/F_m , Φ_{PSII} , ETR). En algunas estaciones del año, los valores de Φ_{PSII} y ETR fueron incluso mayores en Lm en comparación con los de Lj. Esta aparente discrepancia entre descriptores de la fotosíntesis medidos por evolución de oxígeno y por fluorescencia de la clorofila a del PSII no es rara, y ha sido reportada en distintos trabajos con macrófitos marinos (Glud et al. 2002; Sánchez-Barredo et al. 2020; Franke et al. 2024; Vivanco-Bercovich et al. 2024). Una explicación aceptada a esta condición es la existencia de sumideros metabólicos que provocan el redireccionamiento de electrones a procesos alternativos a la fotosíntesis (p.e., ciclo de Mehler; Maxwell y Johnson, 2000). Por otra parte, los valores de apagamiento no fotoquímico (NPQ) fueron generalmente mayores en Lm en comparación con Lj. El NPQ es una variable fotoquímica que refleja la activación de procesos a nivel de fotosíntesis (p.e., ciclo de xantofilas) que permiten la disipación del exceso de energía fotónica (i.e. exceso de irradiancia) en forma de calor. (Mikami & Hosokawa, 2013; Berne et al. 2018)

En nuestro estudio, por tanto, el mayor NPQ medido en Lm se debe a su mayor exposición a la luz, en comparación con las Lj sombreadas por ellas.

Los valores de net-Pmax de Lj fueron mucho más variables que los observados en Lm, y los máximos se encontraron en invierno e inicio de primavera, cuando el dosel de *E. arborea* está más reducido (i.e., menor número de láminas, y de menor tamaño; (Zertuche-González et al. 2022). El incremento de net-Pmax en esta época del año podría indicar un ajuste fotosintético de las láminas jóvenes dirigido a un mayor aprovechamiento de la irradiancia cuando el dosel está reducido. Los patrones de variación del contenido en pigmentos (clorofila a, clorofila c y fucoxantina), similares a los de las tasas de fotosíntesis, concuerdan con estas repuestas de fotoaclimatación. Otros trabajos han documentado esta relación entre la disponibilidad de irradiancia, las tasas de fotosíntesis y la acumulación de pigmentos (Sakanishi et al. 1989; Fairhead, 2004).

Nuestros resultados no muestran una relación clara entre la absorptancia (A_{PAR} , A_{680}) del tejido fotosintético y la concentración de pigmentos en el mismo, ni estacionalmente ni en la comparación entre tipos de láminas. La absorptancia es una variable que indica qué proporción de la luz incidente (en el rango PAR) es retenida (o absorbida) en el tejido fotosintético (Vásquez-Elizondo et al. 2017). Aunque, de forma general, las Lj presentan más concentración de pigmentos que las Lm, la absorptancia muestra el patrón contrario. Esto indica que la organización de los pigmentos en la ultraestructura de las láminas es un factor más condicionante en la A que la propia concentración de pigmentos, como se

ha visto en otros trabajos en los que evalúan estas propiedades bio-ópticas en macrófitos marinos (Forbes y Canny, 1981; Colombo-Pallotta et al. 2006; Almeida-Saá et al. 2024). Las Lm presentan una mayor complejidad ultraestructural y grosor que las Lj (**Fig 18.**), dos caracteres que afectan los niveles de absorptancia (Lüning y Dring, 1985). Estos mismos cambios en la organización de pigmentos en los tejidos también pueden ayudar a entender la aparente discrepancia entre la variación estacional de tasas de fotosíntesis con los niveles de absorptancia.

La peroxidación lipídica describe el daño oxidativo que las especies reactivas del oxígeno (o ROS, por su nomenclatura en inglés “reactive oxygen species”) causan sobre las membranas biológicas celulares de las algas (Bischof y Rautenberger, 2012). Las ROS son sub-productos naturales de los procesos fotosintéticos y respiratorios, y su efecto es contrarrestado por el sistema antioxidante, enzimático y no-enzimático (Tripathy y Oelmüller, 2012). Las ROS pueden aumentar en situaciones de estrés fisiológico, bajo condiciones de alteración de los procesos metabólicos por efecto de distintos estresores (Umanzor et al., 2020). En nuestro estudio, no encontramos diferencias significativas de daño oxidativo en ambos tipos de láminas. Esto sugieren que ni el distintos metabolismos de Lj y Lm, ni su distinta exposición a irradiancia, son factores capaces de causar diferencias significativas en estrés oxidativo entre láminas. Tampoco encontramos un patrón claro en su variación estacional, por lo que se puede deducir que los cambios en los variables como la luz, temperatura y advección de nutrientes no causaron un estrés metabólico capaz de generar alteraciones a nivel de daño oxidativo (Beer et al., 2014).

Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en láminas de *E. arborea* fluctuaron entre -17 y -21 ‰, similares a los encontrados en esta especie en Bahía Tortugas (B.C.S), -19 ‰ (Gómez-Valdez, 2012). Estos valores indican la incorporación de CO_2 disuelto y HCO_3^- como fuentes de carbono inorgánico disuelto (CID). Durante primavera y verano, se observaron valores más positivos (más enriquecido), coincidiendo con una mayor irradiancia y temperatura, lo que indica un aumento en la utilización de CID, más enriquecido en ^{13}C proveniente de surgencias oceánicas, así como una reducción en la discriminación isotópica asociada a tasas de crecimiento elevadas (Roleda & Hurd, 2012; Drobnitch et al. 2017; Vokhshoori et al. 2024). Ambos tipos de láminas también presentaron un mayor contenido en C total en estas épocas del año, lo que indica una mayor acumulación de C de reserva proveniente de procesos fotosintéticos. Por otra parte, las Lj presentaron una señal isotópica del carbono sutilmente menos enriquecida que las Lm, lo que podría explicarse por las condiciones limitantes de luz dentro del dosel a los que las primeras están expuestas la mayor parte del año. Estas condiciones limitantes de luz pueden limitar la actividad de la maquinaria fotosintética, y por tanto, reducir la capacidad de fijación de CID e incrementar la discriminación isotópica. Otros procesos metabólicos podrían también contribuir a estas diferencias, como aquellos relacionados con los “mecanismos de concentración de CID”, que incluyen la actividad de anhidrasas carbónicas y el transporte de CID a través de las membranas celulares hasta la enzima fijadora RUBISCO en el cloroplasto (Edwards 1998; Fernández et al. 2014; Drobnitch et al. 2017). Además, otros factores abióticos como la irradiancia, profundidad, velocidad del agua y

oleaje también influyen en la señal isotópica del carbono (Fox, 2013; Drobnitch et al., 2017).

Las Lm exhibieron un mayor contenido en C total que las Lj, lo que indica una mayor inversión en C estructural y de reserva esperable en tejidos más maduros. El C total también cambió con la estación del año (más alto en primavera y verano), lo que puede reflejar un mayor almacenamiento de carbono derivado de la fotosíntesis, impulsada por condiciones óptimas de luz y temperatura, lo que concuerda con los máximos niveles de carbohidratos (una medición indirecta de %C) en primavera y verano (Hernández-Carmona et al. 2009).

La señal isotópica de $\delta^{15}\text{N}$ en *E. arborea* oscilaron entre 8 y 12 ‰, similar a las reportada para la especie en Bahía Tortugas (B.C.S.), ~8.95 ‰ (Gómez-Valdez, 2012). Tanto las Lj como las Lm mostraron cambios estacionales en su composición isotópica del nitrógeno, con valores menos enriquecidos en primavera e inicios de verano, y más enriquecidos en otoño. La señal isotópica del nitrógeno en macrófitos marinos se asocia principalmente a la señal isotópica de la fuente de nitrógeno, más que a los propios procesos fisiológicos que pueden causar discriminación en la incorporación/asimilación del N (Evans, 2001; Florez et al. 2021). Los valores más positivos de $\delta^{15}\text{N}$ pudieron reflejar la mayor disponibilidad de nitrato desde aguas profundas influenciadas por la Zona Mínima de Oxígeno (ZMO), enriquecidas por procesos de desnitrificación. Las mayores tasas de metabólicas y de crecimiento pudieron contribuir también a menor discriminación isotópica en épocas de condiciones ambientales favorables. Estas observaciones indican

una fuerte influencia de la fisiología de *E. arborea* y de un isoscape regional dinámico en Bahía Soledad, como se ha documentado para otros macrófitos marinos en la región (Sandoval-Gil et al., 2015). Por su parte, el contenido en nitrógeno total fue superior en Lj en comparación con Lm, a lo largo del todo el periodo de estudio. Esto es lógico si se entiende a las Lj como sumideros de N para mantener su mayor crecimiento, mientras que las Lm ejercen el papel de fuente de N. Generalmente, en macrófitos el N es movilizado desde compartimentos vegetativos que funcionan como fuentes, a aquellos que funcionan como sumideros (Borum et al. 1989). Las láminas jóvenes están “construyendo” tejido nuevo, con mayores requerimientos de N. (Wheeler y North, 1981). El contenido en N se incrementa estacionalmente en Lj en primavera e inicios de verano, lo que coincide con una mayor discriminación isotópica del N (i.e., valores menos positivos de $\delta^{15}\text{N}$). Esto podría explicarse con una mayor disponibilidad de nitrógeno (nitrato) en la columna de agua, a concentraciones que no son limitantes para el crecimiento de *E. arborea*. En general, una menor discriminación isotópica del nitrógeno se asocia a condiciones limitantes del N para el crecimiento (Orlandi et al. 2014). Generalmente, en macrófitos el N es movilizado desde compartimentos vegetativos que funcionan como fuentes, a aquellos que funcionan como sumideros (Stephens, 2015). El **Anexo III** profundiza en la discusión entre los isotopos del ambiente (*isoscape*) y la señal isotópica en láminas maduras y juveniles de *E. arborea* en el sistema de Corriente de California.

5. Conclusión

Eisenia arborea mostró variaciones claras en distintos descriptores fisiológicos a lo del ciclo estacional, de acuerdo con los cambios en la disponibilidad de luz, en la temperatura, y disponibilidad de nutrientes por surgencias oceánicas. Estas variaciones fueron más marcadas en láminas jóvenes, en comparación con las maduras. Algunos de estos ajustes fisiológicos incluyeron variables relacionadas con la productividad fotosintética, el contenido en nutrientes o la señal isotópica de los tejidos.

Más allá de las variaciones estacionales en la ecofisiología de *E. arborea*, nuestros resultados demostraron notables diferencias en las propiedades fisiológicas de las láminas jóvenes y maduras. Algunas de estas diferencias se pueden relacionar con el diferente estado de desarrollo de ambos tipos de láminas, sus diferentes requerimientos para el crecimiento, o la distinta funcionalidad de los tejidos (fuentes *versus* sumideros) en el entramado metabólico del organismo. El mayor contenido en nitrógeno total, y las elevadas productividades fotosintéticas y tasas de respiración observados en las láminas jóvenes son un ejemplo claro de esto. También se encontraron consistentes diferencias en descriptores fotobiológicos entre ambos tipos de láminas, que se pudieron relacionar a la distinta posición de estas en el dosel de esporofitos adultos de *E. arborea*, y su distinta exposición a irradiancia. Por ejemplo, las láminas jóvenes, sombreadas por las maduras y expuestas a una menor irradiancia, exhibieron ajustes clásicos de fotoaclimatación a condiciones limitantes de luz, tales como una mayor eficiencia fotosintética (α) y menor irradiancia de compensación (E_c). Por su parte, las láminas

maduras exhibieron ajustes de fotoprotección ante la exposición a mayor irradiancia, como un NPQ elevado. Esto nos lleva a teorizar que el esporofito de *E.a* presenta una estrategia de crecimiento en la que las láminas juveniles, altamente productivas, son protegidas de la alta irradiancia por láminas maduras, las cuales poseen mayor capacidad para disipar el exceso de energía provenientes de la irradiancia y la temperatura ambiental. De este modo, se optimiza la repartición de funciones entre láminas, priorizando la fotoprotección de las juveniles mediante disipación energética en el cloroplasto. Este patrón contrasta con el de *Macrocystis* y otros pastos marinos, donde las láminas juveniles se exponen a mayor irradiancia y las maduras suelen ser más productivas.

En general, los resultados de esta tesis contribuyen al entendimiento de la ecología y fisiología de *E. arborea*. Las notables diferencias encontradas en las respuestas y propiedades ecofisiológicas de láminas jóvenes y maduras, enfatiza la necesidad de incorporar distintos tipos de tejidos (de diferente desarrollo o de distintos compartimentos vegetativos) para lograr una comprensión más robusta de la plasticidad fisiológica del organismo ante condiciones cambiantes ambientales. Nuestros resultados pueden servir también como base para futuros estudios enfocados en la productividad primaria de esta especie, su resistencia a estresores ambientales, o incluso en estimaciones para modelos de carbono azul. Los datos obtenidos pueden ser utilizados para desarrollar modelos matemáticos y ecológicos que logren predecir la relación entre parámetros fisiológicas y las condiciones abióticas. Esto es particularmente relevante para el diseño de estrategias de manejo y conservación más efectivas.

E. arborea es una de las especies de kelp más resistentes a los estresores ambientales del litoral rocoso del Pacífico oriental. Su capacidad para tolerar altas temperaturas y escasez de nutrientes la posiciona como un organismo clave para la estabilidad y resiliencia de los bosques de macroalgas y los sistemas socio-ecológicos asociados, especialmente ante escenarios de cambio climático. Comprender sus respuestas ecofisiológicas no solo permite interpretar mejor su rol funcional en el ecosistema, sino que nos ofrece un modelo comparativo valioso para el estudio de otras especies menos tolerantes a condiciones de estrés. Asimismo, futuros estudios podrán utilizar estos resultados como punto de partida para iniciativas más amplias, como el cálculo potencial de captura de carbono de *E. arborea* en distintos contextos ecológicos, o la estimación de su productividad en términos de biomasa, con aplicaciones en la industria pesquera, acuícola y biotecnológica. Considerando su resistencia biológica y productividad, *E. arborea* representa una especie con alto potencial para proyectos de acuicultura multitrófica, restauración ecológica, mitigación climática y desarrollo sostenible de una bioeconomía azul basada en recursos marinos para la región de la península de Baja California.

6. Anexo I. Resultados y figuras de apoyo

Tabla II. Descriptores biológicos medidos *in-situ* en láminas juveniles y maduras de *Eisenia arborea* recolectadas a una profundidad de 10-15 m, analizando mediante una prueba ANOVA de dos vías.

Biological Variables	Blade Stage (L)				Time Month (T)				Blade Stage X Time Month (LXT)			
	d.f	MS	F	P	d.f	MS	F	P	d.f	MS	F	P
Net-P_{max} μmol O ₂ ·g DW·h ⁻¹	1	2.104	62.23	<0.001	5	0.144	4.248	0.004	5	0.144	4.248	0.004
Gross-P_{max} μmol O ₂ ·g DW·h ⁻¹	1	7.716	50.63	<0.001	5	0.982	6.444	<0.001	5	0.151	0.993	0.436
Dark Respiration μmol O ₂ ·g DW·h ⁻¹	1	0.729	1.461	0.235	5	1.067	2.14	0.083	5	0.459	0.92	0.479
Photosynthesis efficiency α	1	2.104	62.22	<0.001	5	0.144	4.284	0.004	5	0.042	1.238	0.312
E_C μmol photons·m ⁻² ·s	1	1733	14.55	<0.001	5	131.2	1.107	0.374	5	127.1	1.067	0.395
E_K μmol photons·m ⁻² ·s	1	484.5	1.863	0.181	5	304.2	1.17	0.343	5	2854	2.195	0.076
Chl a μg·g FW ⁻¹	1	2.249	34.88	<0.001	5	1.094	16.97	<0.001	5	0.06	0.925	0.467
Fucoxanthin μg·g FW ⁻¹	1	1.737	43.55	<0.001	5	0.452	11.33	<0.001	5	0.053	1.337	0.253
Φ_{PSII}	1	0.032	53.07	<0.001	5	0.015	25.45	<0.001	5	0.004	6.746	<0.001
ETR μmol electron m ⁻² ·s ⁻¹	1	178.6	30.28	<0.001	5	178.6	30.28	<0.001	5	52.01	8.816	<0.001

Tabla III. Descriptores biológicos medidos *in-situ* en láminas juveniles y maduras de *Eisenia arborea* recolectadas a una profundidad de 10-15 m, analizando mediante una prueba ANOVA de una vía.

Biological Variables	Time Month (T)			
	d.f	MS	F	P
A680 Mature Blade	5	0.0001	1.571	P = 0.186
A680 Young Blade	5	0.0024	7.467	P < 0.001
Chl c Young Blade μg·g FW ⁻¹	5	2.136	18.072	P < 0.001
APAR Mature Blade	5	0.0358	106.262	P < 0.001
δ13C Mature Blade	5	0.0215	7.619	P < 0.001
δ15N Young Blade	5	11.52	37.27	P < 0.001
%N Juvenil	5	0.117	42.089	P < 0.001

Tabla IV. Descriptores biológicos medidos *in-situ* en láminas juveniles y maduras de *Ecklonia arborea* recolectadas a una profundidad de 10-15 m, analizando mediante una prueba No-parámetrica (Kruskal-Wallis).

Biological Variables	Time Month (T)		
	d.f	H	P
NPQ Young Blade	5	8.699	P =0.122
NPQ Mature Blade	5	13.893	P = 0.016
APAR Young Blade	5	25.852	P = < 0.001
Chl c Mature Blade	5	60.852	P =<0.001
$\mu\text{g} \cdot \text{g FW}^{-1}$ Fv/Fm Mature Blade	5	34.579	P =<0.001
Fv/Fm Young Blade	5	28.434	P = < 0.001
$\delta^{13}\text{C}$ Young Blade	5	25.18	P = < 0.001
% Carbon Mature Blade	5	14.07	P =0.015
% Carbon Young Blade	5	16.73	P =0.005
$\delta^{15}\text{N}$ Mature Blade	5	31.37	P = < 0.001
%N Mature Blade	5	21.49	P = < 0.001
Young Peroxidation	5	30.69	P = < 0.001
Mature Peroxidation	5	5.51	P =0.352

Tabla V. Análisis PERMANOVA de láminas juveniles y maduras

a) PERMANOVA de los parámetros biológicos láminas maduras.

Parámetro	Valor
Factor evaluado	6
Pseudo-F	3.03
P(perm)	0.001
Varianza explicada por Tiempo	4.93
Raíz Cuadrada	2.22
Varianza Residual	9.71
Raíz Cuadrada de residuales	3.12

b) PERMANOVA parámetros biológicos de láminas juveniles.

Parámetro	Valor
Factor evaluado	6
Pseudo-F	4.01
P(perm)	0.001
Varianza explicada por Tiempo	6.83
Raíz Cuadrada	2.61
Varianza Residual	9.06
Raíz Cuadrada de residuales	3.01

Figura 18. Corte transversal de láminas. a) Lámina juvenil , cuenta con un menor grosor medular y presenta mayor superficie con relación al volumen de las láminas maduras. b) Lámina madura cuentan con un mayor grosor y volumen en relación al área.

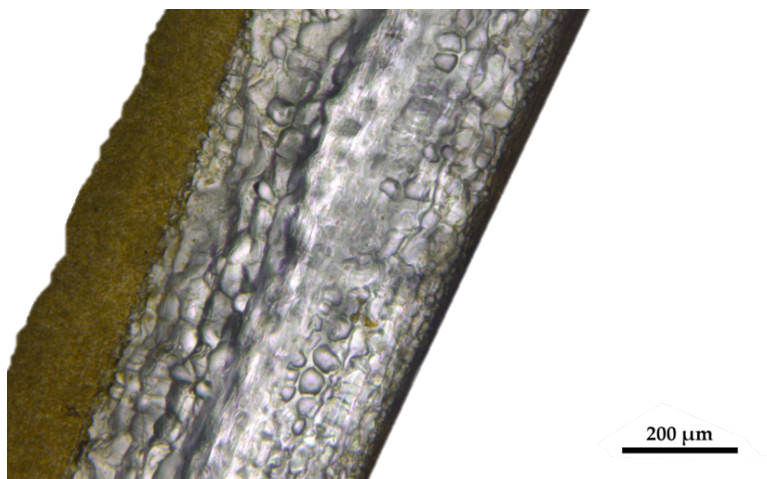


Tabla VI. Comparativa de condiciones ambientales, métodos y ubicación en los balances de carbon para el clado que conforma *Ecklonia* y *Eisenia*. Los niveles reportados para el grupo taxonómico de *Eisenia/Ecklonia* en zonas submareales del hemisferio norte y sur, proporciona un marco de referencia del patrón estacional de la respuesta metabólica de *E. arborea*. El símbolo (*) es una aclaración de unidades convertidas de de $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ PS h}^{-1}$ a $\text{mg C g}^{-1} \text{ PS h}^{-1}$.

Referencia	Hemisferio	Muestra	Especie	Mes/Año	Estación	Ubicación y profundidad
Lámina Juveniles, Estudio actual	Norte	Tejido de disco	<i>Eisenia arborea</i>	Febrero 2024	Invierno	Bahía Soledad, México -15 metros
Lámina Maduras, Estudio actual	Norte	Tejido de disco	<i>Eisenia arborea</i>	Febrero 2024	Invierno	Bahía Soledad, México -15 metros
Lámina Madura Arnold K., 1980	Norte	Lámina completa	<i>Eisenia arborea</i>	Febrero 1979	Invierno	San Hipolito, México -0.61 metros
Lámina Madura Arnold K., 1980	Norte	Lámina completa	<i>Eisenia arborea</i>	Febrero 1978	Invierno	Isla de San Clemente, USA -0.61 metros
Lámina Maduras Miller et. al., 2006	Sur	Tejido de disco	<i>Ecklonia radiata</i>	Noviembre 2000	Primavera	Doubtful Sound, Nueva Zelanda -10 metros
Láminas maduras Staehr & Wernberg, 2009	Sur	Tejido de disco	<i>Ecklonia radiata</i>	Diciembre 2005	Inicios Verano	Hamelin Bay, Australia - 12 metros

Referencia	Irradiancia Quantum Flux	Temperatura	Net-P _{max}		Dark Respiration	
	$\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$		$\text{mg C g}^{-1} \cdot \text{DW}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$	$\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \cdot \text{DW}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$	$\text{mg C g}^{-1} \cdot \text{DW}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$	$\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \cdot \text{DW}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$
Lámina Juveniles, Estudio actual	1000	15 °C	1.37± 0.776*	132.18 ± 75	0.561 ± 0.129	47.59± 10.96
Lámina Maduras, Estudio actual	1000	15 °C	0.385± 0.145*	37.19 ± 14	0.198 ± 0.0116	16.83 ± 0.98
Lámina Madura Arnold K., 1980	1450	20 °C	0.464± 0.237	44.84 ± 19.75*	0.314 ± 0.283	10.18±7.22*
Lámina Madura Arnold K., 1980	1345	15 °C	0.622 ± 0.439	60.03 ± 36.6*	0.120 ± 0.085	26.61±24.03*
Lámina Maduras Miller et. al., 2006	350	12 °C	-	187.5 ± 31.25	-	5.00 ± 0.31*
Láminas maduras Staehr & Wernberg, 2009	530	10 °C	3 ±0.5	-	0.5 ± 0.1	-

Anexo II. Notas sobre la comparación de productividad fotosintética y respiración de macroalgas Laminariales de los géneros *Ecklonia* y *Eisenia*

El único estudio previo que proporciona una referencia sobre los balances de carbono y respiración en *Eisenia arborea* es el de Arnold (1980). No obstante, su estudio presenta diferencias metodológicas con respecto al presente trabajo. Arnold (1980) llevó a cabo incubaciones de láminas completas durante 3-4 horas para cada botella de luz y oscuridad, empleando volúmenes de 0.3 a 4 litros. La evolución del oxígeno fue medida con un oxímetro (YSI Model 57 oxygen analyzer and electrodes) bajo irradiancias máximas *in situ* de $1310 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (PAR) en San Clemente Island, y $1450 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en Punta San Hipólito (Baja California, México). Actualmente, la productividad primaria se reporta comúnmente en unidades de $\mu\text{mol O}_2 \text{g}^{-1} \text{PS h}^{-1}$; sin embargo, Arnold (1980) expresó los valores de net- P_{max} y de respiración en $\text{mg C g}^{-1} \text{PS h}^{-1}$, asumiendo un cociente fotosintético (*Photosynthetic Quotient*; PQ = moles de O_2 liberados/ moles de C fijados) de 1.14 para *E. arborea* con un rango de 1.09-1.48. Utilizando esta relación, los valores de productividad pueden ser comparados (Anexo, Tabla 4) Los valores obtenidos en el presente estudio para láminas maduras analizadas en febrero registraron una Net P_{max} de $0.444 \text{ mg C g}^{-1} \text{PS h}^{-1}$, un resultado comparable al reportado por Arnold para láminas maduras submareales de *E. arborea* en San Clemente, donde se obtuvo una Net P_{max} de $0.2 \text{ mg C g}^{-1} \text{PS h}^{-1}$ a una profundidad de 9 metros. Por otro lado, las láminas juveniles presentaron una Net- P_{max} significativamente mayor, con un valor de 1.584 mg

C g⁻¹ PS h⁻¹, superando las tasas observadas en láminas maduras colectadas en zonas intermareales de Punta San Hipólito, Baja California. En esta localidad, Arnold reportó un valor de 0.464 mg C g⁻¹ PS h⁻¹ a una profundidad de -0.61 metros durante invierno (Febrero 1979). La respiración oscura de las láminas maduras en el presente estudio es comparable a las reportadas por Arnold (1980); sin embargo, la tasa de respiración en las láminas juveniles del presente estudio resultó ser dos veces más altas.

La medición de la productividad primaria y respiración por medio de Curvas P-I se han utilizado previamente en el género *Ecklonia/Eisenia* en distintas regiones costeras. En el Hemisferio Norte, específicamente en el Pacífico Noroccidental, se ha estudiado a *Ecklonia cava* (Maegawa *et al.*, 1987; Sakanishi *et al.*, 1989; Yokohama and Maegawa 1988; Aruga *et al.* 1990; Haroun *et al.*, 1992; Serisawa *et al.*, 2001). En la mayoría de los trabajos con *E. cava* (Maegawa *et al.*, 1987; Sakanishi *et al.*, 1989; Yokohama y Maegawa 1988; Aruga *et al.* 1990; Haroun *et al.*, 1992), los datos de fotosíntesis fueron expresados en $\mu\text{L O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ hr}^{-1}$ o $\mu\text{L O}_2 \text{ mg PS}^{-1} \text{ hr}^{-1}$ utilizando métodos distintos al presente trabajo. Estos resultados no son totalmente comparables con nuestros resultados, por las diferencias en las metodologías de medición, y por las diferencias en el hábitat de origen de las macroalgas. Sin embargo, aquellos trabajos resultan valiosos porque lograron describir diferencias entre láminas (maduras y juveniles), y el efecto de variables de temperatura e irradiancia relacionadas a la estacionalidad de *Eisenia* en el Hemisferio Norte. El promedio productividad fotosintética neta para *E. cava* submareal (-5 metros) (Sakanishi *et al.*, 1989) fue de 3.5 $\mu\text{L O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ PS h}^{-1}$, equivalente a 143.2 $\mu\text{mol O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{ PS} \cdot \text{h}^{-1}$. Este valor es similar a lo cuantificado

para las láminas juveniles del presente trabajo, pero un 165% mayor que lo calculado para las láminas maduras.

En el presente estudio ambas láminas (maduras y juveniles) de *E. arborea* presentaron menores tasas de productividad que las reportadas para láminas maduras de la especie *Ecklonia radiata* (distribución en el hemisferio sur). Miller et al. (2006) en Nueva Zelanda, y Staehr & Wernberg (2009) en Australia, reportaron productividades fotosintéticas con valores promedios 41% y 119% más elevados que los de *E. arborea* de este estudio. La respiración oscura de las láminas juveniles de *E. arborea* fue 9 veces mayor que las documentadas para láminas maduras de *E. radiata* en Miller et al. (2006), y tienen un rango parecido con respecto a las tasas exhibidas por las láminas maduras del estudio de Staehr & Wernberg (2009).

Anexo III. Isotopos ambientales (o *Isoscape*) y señal isotópica en láminas maduras y juveniles de *E.a*

Las condiciones oceanográficas de Bahía Soledad están moduladas por la dinámica del Sistema de la Corriente de California (SCC), particularmente en su sector sur, donde interactúan las masas de agua superficiales subárticas (PSUW) y las aguas profundas del Pacífico Ecuatorial (PEW) (Hickey, 1979; Douglass et al., 2006; Vokhshoori et al., 2024). El SCC, originado en la bifurcación de la corriente del Pacífico Norte ($\sim 50^\circ$ N) y extendiéndose hasta $\sim 15\text{--}20^\circ$ N frente a Baja California, transporta aguas frías con bajas concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto (DIN) y un enriquecimiento isotópico moderado ($\delta^{15}\text{N-NO}_3 \approx 5\text{--}6 \text{‰}$) (Bograd et al., 2019). En contraste, las PEW, provenientes de la Zona Mínima de Oxígeno (ZMO) frente a México, se encuentran por debajo de la termoclina (100–500 m), siendo más cálidas, salinas, ricas en DIN y con mayor enriquecimiento isotópico ($\delta^{15}\text{N-NO}_3 \approx 20\text{--}30 \text{‰}$) debido a la desnitrificación bacteriana (Dippner et al., 2001; Vokhshoori et al., 2024). La mezcla de estas masas de agua en la plataforma continental de Baja California genera concentraciones elevadas de DIN en zonas profundas y un enriquecimiento isotópico intermedio ($\delta^{15}\text{N-NO}_3 \approx 9\text{--}10 \text{‰}$) en comparación con latitudes más septentrionales del SCC (Vokhshoori & McCarthy, 2014). En aguas cercanas a Bahía Soledad como en Bahía San Quintín, se ha reportado un valor de $\delta^{15}\text{N-NO}_3 \approx 8.3 \text{‰}$ para el DIN del agua oceánica fuente (Sigman et al., 2005; Sandoval-Gil et al., 2015).

La mezcla de PSUW y PEW está influenciada por surgencias costeras estacionales, que aportan nutrientes a la zona fótica. (Ibarra-Obando et al., 2001; Fiechter et al., 2018; Bograd et al., 2019; Vokhshoori et al., 2024). En este estudio el índice CUTI muestra una intensificación de surgencias durante los meses de primavera, verano y una disminución paulatina en otoño hasta llegar a su menor nivel en invierno. Estas surgencias, combinadas con el aumento de irradiancia y temperatura en primavera (12–18 °C, con picos >19 °C), crean condiciones óptimas para la productividad primaria y la generación de biomasa, como se observa en parámetros como las curvas de fotoinhibición (P-E) y pigmentos de *Eisenia arborea* (*E.a.*). Sin embargo, durante periodos de alta irradiancia y temperaturas semi-cálidas (>19 °C) en verano, se registra disminución metabólica en ambas láminas de *E.a.*, reduciendo la asimilación de DIN, un patrón que persiste hasta el pico de productividad en invierno de 2024 por la disminución de la temperatura e irradiancia.

Los resultados de las láminas maduras y juveniles en el presente estudio $\delta^{15}\text{N}$ presentaron un rango de (8–12 ‰) un rango comparable a lo registrado para esta especie en Bahía Tortugas ~8.95 ‰ (Gómez-Valdez, 2012). Esta señal isotópica fue ligeramente superior a la señal isotópica del agua fuente. Esto se podría explicar porque durante los periodos de mayor surgencia, la incorporación de nitrato profundo enriquece isotópicamente a los productores primarios. Sin embargo, tanto el fitoplanctón (Vokhshoori et al., 2024) como las *E.a* y el resto de laminariales, exhiben fraccionamiento isotópico. Esto explica porque la señal $\delta^{15}\text{N}$ diferente a la esperada según el nitrato del agua fuente (~8.3 ‰ en Bahía San Quintín) (Sigman et al., 2005; Sandoval-Gil et al.,

2015). Este desacoplamiento sugiere la intervención de procesos internos reportados en otros entes vegetales, como la discriminación durante la asimilación, la relocalización de nitrógeno (Evans, 2001) y la actividad de enzimas como la nitrato reductasa y la glutamato sintetasa en laminariales (Florez et al., 2021). Estos procesos, influenciados por rutas metabólicas relacionadas con la productividad primaria y la división celular, varían estacionalmente, generando una señal $\delta^{15}\text{N}$ significativa que contrasta con estudios en otras laminariales de otras regiones, como Noruega, donde no se observan patrones estacionales en laminariales (Fredriksen, 2003). La estacionalidad en la señal isotópica se ha reportado en el género *Ecklonia* pero los valores reportados en esta investigación fueron el doble del enriquecimiento reportado para *E. máxima* en Australia tanto para la temporada de verano como la de invierno, resaltando la importancia de la ubicación geográfica para explicar las diferencias $\delta^{15}\text{N}$ (Dyer et. al 2019) Esto indica que el hábitat de *E.a* tiene un isoscape dinámico, estacional y la mayoría del nitrato proviene de la desnitrificación bacteriana en la ZMO.

A diferencia de Kelps más grandes el talo de *E.a.*, adaptado a zonas costeras con corrientes fuertes, depende del movimiento del agua para asimilar nitrato y formas regeneradas de nitrógeno, como amonio y urea, especialmente durante periodos de baja disponibilidad de DIN (Lees et al., 2024). Esta característica de adaptarse a la poca disponibilidad de nitrato por su capacidad de aceptar formas regeneradas de nitrógeno, reduce la discriminación isotópica y disminuye la señal $\delta^{15}\text{N}$ interna del organismo, como se observa en primavera e invierno de 2024. En contraste, durante otoño e invierno de 2023, se registra un enriquecimiento isotópico en ambas láminas, asociado a una menor

actividad fotosintética (evidenciada por curvas P-E y pigmentos) y una pérdida preferencial del isótopo ligero ^{14}N , un fenómeno reportado en otros organismos fotosintéticos, como plantas terrestres (Evans, 2001). Las láminas maduras y juveniles de *E.a.* muestran diferencias isotópicas significativas, posiblemente debido a variaciones fisiológicas, como el grosor, el desarrollo ontogénico, la expresión enzimática, la productividad primaria y la división celular. En invierno (febrero) y otoño de 2023, las láminas juveniles exhiben mayor enriquecimiento, lo que sugiere una mayor absorción de $\delta^{15}\text{N}$, mientras que en verano e invierno (noviembre) de 2024, las láminas maduras muestran mayor enriquecimiento, probablemente por el reciclaje interno de nitrógeno y la excreción preferencial de ^{14}N . Estas diferencias entre láminas maduras y juveniles son consistentes con patrones observados en otros macrófitos, como los pastos marinos. Las diferencias fisiológicas entre hojas maduras y juveniles pueden estar ligados a una discriminación isotópica, permitiendo la asimilación de nitrógeno orgánico (amonio y urea), las diferencias entre hojas jóvenes vs maduras también se han reportado en pastos marinos (Pedersen et al., 1997).

En el caso del Sistema de Corriente de California el carbono inorgánico disuelto suponiendo un pH ~ 8.07 y a una temperatura 15°C , puede existir en un 91 % como bicarbonato (HCO_3^-), 8% carbonato (CO_3^{2-}) y 2% CO_2 acuoso, pero solo el bicarbonato y CO_2 puede ser usado para la fotosíntesis. (Roleda & Hurd, 2012; Drobnitch & Edwards, 2017). Las laminariales tienen cuatro mecanismos principales para la adquisición de CO_2 y bicarbonato (HCO_3^-): 1) Difusión pasiva de CO_2 . 2) Deshidratación extracelular de HCO_3^- a CO_2 , catalizada por la enzima anhidrasa carbónica externa (CAext), ubicada en

la pared celular de la mayoría de las algas. El CO_2 resultante entra a la célula por difusión pasiva. 3) Captación directa de HCO_3^- a través de una proteína de intercambio aniónico (AE) situada en la membrana plasmática. 4) Captación activa de carbono inorgánico (Ci) mediante una fuerza motriz de protones generada por una bomba P-type H^+ -ATPasa, que podría facilitar el transporte de CO_2 o HCO_3^- al interior de la célula. (Fernández et al., 2014 ; Drobnitch, et al., 2017).

Una manera de descifrar como se lleva a cabo la asimilación del carbono es necesario medir a señal isotópica del carbono $\delta^{13}\text{C}$. El bicarbonato (HCO_3^-) tiene un valor $\delta^{13}\text{C}$ (0 a - 2.4‰) más positivo que el CO_2 (- 8‰) atmosférico, lo que podría aumentar los valores de $\delta^{13}\text{C}$. La limitación de luz y la falta de nutrientes, son comunes en regiones de surgencia con alta energía, acumulación de biomasa y disponibilidad de nutrientes, puede llevar a un aumento en los valores $\delta^{13}\text{C}$ por concentraciones de carbono intracelular (Vokhshoori et al., 2024). Los isotopos $\delta^{13}\text{C}$ de las láminas de *E.a* para este trabajo estuvieron en un rango de -17 a -21‰, lo que concuerda en el caso de lo reportado para Bahía Tortuga -19 ‰ (Gómez-Valdez, 2012). La señal isotópica en el tejido de *E.a* puede aumentar en condiciones de alta irradiancia, porque se promueven tasas de crecimiento elevadas y reduce la discriminación isotópica. Asimismo, el análisis de $\delta^{13}\text{C}$ reveló valores más positivos durante el verano, coincidiendo con periodos de mayor temperatura asociado a una menor disponibilidad de CO_2 disuelto. En estas condiciones, la utilización preferencial de HCO_3^- (más enriquecido en ^{13}C) puede aumentar el $\delta^{13}\text{C}$ en

los tejidos de los productores primarios. Con estos resultados podemos concluir que ambas láminas de *E. arborea* utiliza HCO_3^- y CO_2 .

Se ha teorizado que las diferencias entre laminas jóvenes (copa) y maduras (profundas) en *Macrocystis* se debe en gran parte a su ubicación y posicionamiento en el talo, ej. láminas a 10 metros de profundidad probablemente usen más CO_2 (Edwards, 1998) y en la copa con mayor irradiancia usan principalmente bicarbonato. En el caso de *E.a* teorizamos una repartición de funciones debidas en parte al grosor de las láminas juveniles permitiendo mejor difusión del CO_2 atmosférico disuelto en el agua marina y las láminas maduras pueden compensar el grosor de sus láminas con una mayor concentración de enzimas RUBISCO, Anhidrasa Carbónica externa y Transporte activo de HCO_3^- vía una proteína intercambiadora de aniones (AE) (Fernández et al., 2014 ; Drobnitch, et al., 2017). Probablemente la actividad enzimática encargada de la utilización de HCO_3^- para su conversión a CO_2 se encuentra suprimidas en las láminas juveniles y es desarrollada más adelante durante el desarrollo de la misma.

Referencia

1. Abbott, I. A., & Hollenberg, G. J. (1992). **Marine algae of California**. Stanford University Press.
2. Almeida-Saá, A. C., Umanzor, S., Zertuche-González, J. A., Cruz-López, R., Muñiz-Salazar, R., Ferreira-Arrieta, A., & Sandoval-Gil, J. M. (2024). Bathymetric origin shapes the physiological responses of **Pterygophora californica** (Laminariales, Phaeophyceae) to deep marine heatwaves. **Journal of Phycology**, **60**(2), 483–502. <https://doi.org/10.1111/jpy.12409>
3. Arafteh-Dalmau, N., Montaña-Moctezuma, G., Martínez, J. A., Beas-Luna, R., Schoeman, D. S., & Torres-Moye, G. (2019). Extreme marine heatwaves alter kelp forest community near its equatorward distribution limit. **Frontiers in Marine Science**, **6**, 499. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00499>
4. Arnold, K. (1980). **Aspects of the production ecology of marine macrophytes** [Doctoral dissertation, University of California, Irvine]. ProQuest Dissertations Publishing.
5. Arnold, K. E., & Manley, S. L. (1985). CARBON ALLOCATION IN MACROCYSTIS PYRIFERA (PHAEOPHYTA): INTRINSIC VARIABILITY IN PHOTOSYNTHESIS AND RESPIRATION 1. *Journal of Phycology*, *21*(1), 154-167.
6. Aruga, Y., Toyoshima, M., & Yokohama, Y. (1990). Comparative photosynthetic studies of **Ecklonia cava** (Laminariales, Phaeophyta) bladelets with and without zoosporangial sori. In **Thirteenth International Seaweed Symposium: Proceedings of the Thirteenth International Seaweed Symposium** (pp. 473–477). Springer. https://doi.org/10.1007/978-94-009-2049-1_68
7. Beer, S., Björk, M., & Beardall, J. (2014). *Photosynthesis in the marine environment*. John Wiley & Sons.
8. Berne, N., Fabryova, T., Istaz, B., Cardol, P., & Bailleul, B. (2018). The peculiar NPQ regulation in the stramenopile *Phaeomonas* sp. challenges the xanthophyll cycle dogma. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, *1859*(7), 491-500.
9. Bischof, K., & Rautenberger, R. (2012). Seaweed responses to environmental stress: reactive oxygen and antioxidative strategies. In *Seaweed biology: Novel insights into ecophysiology, ecology and utilization* (pp. 109-132). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.

10. Bograd, S. J., Schroeder, I. D., & Jacox, M. G. (2019). A water mass history of the Southern California Current System. **Geophysical Research Letters**, *46*(12), 6690–6698. <https://doi.org/10.1029/2019GL082685>
11. Bolton, J. J. (2010). The biogeography of kelps (Laminariales, Phaeophyceae): A global analysis with new insights from recent advances in molecular phylogenetics. **Helgoland Marine Research**, *64*(4), 263–279. <https://doi.org/10.1007/s10152-010-0211-6>
12. Borum, J., Murray, L., Kemp, W. M., & Caffrey, J. M. (1989). Nitrogen cycling in eelgrass (*Zostera marina*) beds: importance of translocation. *Marine Ecology Progress Series*, *52*, 149–158. <https://doi.org/10.3354/meps052149>
13. Buglass, S., Kawai, H., Hanyuda, T., Harvey, E., Donner, S., De la Rosa, J., & Altamirano, M. (2022). Novel mesophotic kelp forests in the Galápagos archipelago. **Marine Biology**, *169*(12), 156. <https://doi.org/10.1007/s00227-022-04137-8>
14. Byrnes, J. E., Reed, D. C., Cardinale, B. J., Cavanaugh, K. C., Holbrook, S. J., & Schmitt, R. J. (2011). Climate-driven increases in storm frequency simplify kelp forest food webs. **Global Change Biology**, *17*(8), 2513–2524. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02409.x>
15. Colombo-Pallotta, M. F., García-Mendoza, E., & Ladah, L. B. (2006). Photosynthetic performance, light absorption, and pigment composition of **Macrocystis pyrifera** (Laminariales, Phaeophyceae) blades from different depths. **Journal of Phycology**, *42*(6), 1225–1234. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2006.00287.x>
16. Correia, M. J., Osorio, M. L., Osorio, J., Barrote, I., Martins, M., & David, M. (2006). Influence of transient shade periods on the effects of drought on photosynthesis, carbohydrate accumulation and lipid peroxidation in sunflower leaves. *Environmental and Experimental Botany*, *58*, 75–84. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2005.06.015>
17. Darwin, C. (1988). *The Voyage of the Beagle* (J. Browne & M. Neve, Eds.). Penguin Classics. (Original work published 1839).
18. Dayton, P. K. (1985). Ecology of kelp communities. **Annual Review of Ecology and Systematics**, *16*(1), 215–245. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.16.110185.001243>
19. De la Garza, A. R. M., Tapia-Salazar, M., Maldonado-Muñiz, M., de la Rosa-Millán, J., Gutiérrez-Urbe, J. A., Santos-Zea, L., & Cruz-Suárez, L. E. (2019). Nutraceutical potential of five Mexican brown seaweeds. **Journal of Applied Phycology**, *31*(4), 2517–2527. <https://doi.org/10.1007/s10811-019-01765-7>

20. Douglass, E., Roemmich, D., & Stammer, D. (2006). Interannual variability in northeast Pacific circulation. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, *111*(C4), C04001. <https://doi.org/10.1029/2005JC003015>
21. Drobnitch, S. T., Nickols, K., & Edwards, M. (2017). Abiotic influences on bicarbonate use in the giant kelp, *Macrocystis pyrifera*, in the Monterey Bay. *Journal of Phycology*, *53*(1), 85–94. <https://doi.org/10.1111/jpy.12487>
22. Drobnitch, S. T., Pochron, T., & Miranda, C. (2018). Patterns and drivers of $\delta^{13}\text{C}$ variation in the giant kelp, *Macrocystis pyrifera*. *Limnology and Oceanography*, *63*(2), 871–885. <https://doi.org/10.1002/lno.10675>
23. Edwards, M. S. (1998). Effects of long-term kelp canopy exclusion on the abundance of the annual alga *Desmarestia ligulata* (Light F). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *228*(2), 309–326. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(98\)00046-X](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(98)00046-X)
24. Edwards, M. S., & Hernández-Carmona, G. (2005). Delayed recovery of giant kelp near its southern range limit in the North Pacific following El Niño. *Marine Biology*, *147*(1), 273–279. <https://doi.org/10.1007/s00227-005-1576-7>
25. Eger, A. M., Marzinelli, E. M., Beas-Luna, R., Blain, C. O., Blamey, L. K., Byrnes, J. E., & Vergés, A. (2023). The value of ecosystem services in global marine kelp forests. *Nature Communications*, *14*(1), 1894. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-37385-0>
26. Evans, R. D. (2001). Physiological mechanisms influencing plant nitrogen isotope composition. *Trends in Plant Science*, *6*(3), 121–126. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(01\)01889-1](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(01)01889-1)
27. Fairhead, V. A., & Cheshire, A. C. (2004). Rates of primary productivity and growth in *Ecklonia radiata* measured at different depths, over an annual cycle, at West Island, South Australia. *Marine Biology*, *145*(1), 41–50. <https://doi.org/10.1007/s00227-004-1309-3>
28. Falkowski, P. G., & LaRoche, J. (1991). Acclimation to spectral irradiance in algae. *Journal of Phycology*, *27*(1), 8-14.
29. Fernández, P. A., Hurd, C. L., & Roleda, M. Y. (2014). Bicarbonate uptake via an anion exchange protein is the main mechanism of inorganic carbon acquisition by the giant kelp *Macrocystis pyrifera* (Laminariales, Phaeophyceae) under variable pH. *Journal of Phycology*, *50*(6), 998–1008. <https://doi.org/10.1111/jpy.12247>
30. Fiechter, J., Edwards, C. A., & Moore, A. M. (2018). Wind, circulation, and topographic effects on alongshore phytoplankton variability in the California Current. *Geophysical Research Letters*, *45*(7), 3238–3245. <https://doi.org/10.1002/2017GL076836>

31. Filbee-Dexter, K., & Wernberg, T. (2018). Rise of turfs: A new battlefield for globally declining kelp forests. **BioScience**, **68**(2), 64–76. <https://doi.org/10.1093/biosci/bix147>
32. Florez, J. Z., Camus, C., Hengst, M. B., & Buschmann, A. H. (2021). A mesocosm study on bacteria-kelp interactions: Importance of nitrogen availability and kelp genetics. **Journal of Phycology**, **57**(6), 1777–1791. <https://doi.org/10.1111/jpy.13176>
33. Forbes, M. A., & Canny, M. J. (1981). Spectral properties of brown algae. In *Proc. int. Seaweed Symp.* (Vol. 8, pp. 188-192).
34. Foster, M. S., & Schiel, D. R. (2010). Loss of predators and the collapse of southern California kelp forests: Alternatives, explanations and generalizations. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **393**(1–2), 59–70. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2010.07.002>
35. Fox, M. D. (2013). Resource translocation drives $\delta^{13}\text{C}$ fractionation during recovery from disturbance in giant kelp, **Macrocystis pyrifera**. **Journal of Phycology**, **49**(5), 811–815. <https://doi.org/10.1111/jpy.12099>
36. Franke, A., Schubert, H., & Hanelt, D. (2024). Varying photosynthetic quotients strongly influence net kelp primary production and seasonal differences increase under warming. *Frontiers in Marine Science*, 1455706. <https://doi.org/10.3389/fmars.2024.1455706>
37. Fredriksen, S. (2003). Food web studies in a Norwegian kelp forest based on stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) analysis. **Marine Ecology Progress Series**, **260**, 71–81. <https://doi.org/10.3354/meps260071>
38. Gaylord, B., & Denny, M. W. (1997). Flow and flexibility I. Effects of size, shape and stiffness in determining wave forces on the stipitate kelps **Eisenia arborea** and **Pterygophora californica**. **Journal of Experimental Biology**, **200**(24), 3141–3164. <https://doi.org/10.1242/jeb.200.24.3141>
39. Gerard, V. A. (1976). **Some aspects of material dynamics and energy flow in a kelp forest in Monterey Bay, California** [Doctoral dissertation, University of California, Santa Cruz]. ProQuest Dissertations Publishing.
40. Gerard, V. A. (1984). The light environment in a giant kelp forest: influence of *Macrocystis pyrifera* on spatial and temporal variability. *Marine biology*, *84*, 189-195.

41. Glud, R. N., Kühl, M., Valdemarsen, T., & Olesen, A. (2002). Photosynthesis in aquatic environments: a comparison of variable fluorescence and O₂ evolution techniques. *Marine Ecology Progress Series*, 228, 1–12.
42. Gómez, I., Wulff, A., Roleda, M. Y., Huovinen, P., Karsten, U., Quartino, M. L., ... & Wiencke, C. (2009). Light and temperature demands of marine benthic microalgae and seaweeds in polar regions.
43. Gómez Valdez, M. M. (2012). *Caracterización del nivel trófico de Megathura crenulata (Sowerby, 1825) mediante el uso de la señal isotópica del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ * [Master's thesis, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste]. CIBNOR Repository. <https://cibnor.repositorioinstitucional.mx/jspui/handle/1001/491>
44. Gossard, D. J., & Steller, D. L. (2022). Population persistence of the perennial kelp *Eisenia arborea* varies across local spatial scales. *Algae*, 37(1), 63–74. <https://doi.org/10.4490/algae.2022.37.3.2>
45. Graham, M. H., Kinlan, B. P., Druehl, L. D., Garske, L. E., Alstatt, J. M., & Estes, J. A. (2007). Deep-water kelp refugia as potential hotspots of tropical marine diversity and productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(42), 16576–16580. <https://doi.org/10.1073/pnas.0704778104>
46. Hamilton, S. L., & Caselle, J. E. (2015). Exploitation and recovery of a sea urchin predator has implications for the resilience of southern California kelp forests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1799), 20141817. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1817>
47. Hamilton, S. L., Gleason, M. G., Godoy, N., Eddy, N., & Grorud-Colvert, K. (2022). Ecosystem-based management for kelp forest ecosystems. *Marine Policy*, 136, 104919. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2021.104919>
48. Haroun, R., Aruga, Y., & Yokohama, Y. (1992). Seasonal variation of photosynthetic properties of *Ecklonia cava* (Laminariales, Phaeophyta) in Nabeta Bay, central Japan. *La Mer*, 30(2), 135–143.
49. Hernández-Carmona, G., Robledo, D., & Serviere-Zaragoza, E. (2001). Effect of nutrient availability on *Macrocystis pyrifera* recruitment and survival near its southern limit off Baja California. *Botanica Marina*, 44(3), 221–229. <https://doi.org/10.1515/BOT.2001.029>
50. Hickey, B. M. (1979). The California Current System—Hypotheses and facts. *Progress in Oceanography*, 8(4), 191–279. [https://doi.org/10.1016/0079-6611\(79\)90002-8](https://doi.org/10.1016/0079-6611(79)90002-8)

51. Hodges, D. M., Delong, J. M., Forney, C. F., & Prange, R. K. (1999). Improving the thiobarbituric acid-reactive-substances assay for estimating lipid peroxidation in plant tissues containing anthocyanin and other interfering compounds. *Planta*, 207(4), 604–611. <https://doi.org/10.1007/s004250050524>
52. Hughes, A. D., Kelly, M. S., Black, K. D., & Stanley, M. S. (2012). Biogas from macroalgae: Is it time to revisit the idea? **Biotechnology for Biofuels**, 5(1), 86. <https://doi.org/10.1186/1754-6834-5-86>
53. Hurd, C. L., Harrison, P. J., Bischof, K & Lobban, C. S., & (2014). *Seaweed ecology and physiology* (2nd ed.). Cambridge University Press.
54. Ibarra-Obando, S. E., Camacho-Ibar, V. F., Carriquiry, J. D., & Smith, S. V. (2001). Upwelling and lagoonal ecosystems of the dry Pacific coast of Baja California. In U. Seeliger & B. Kjerfve (Eds.), **Coastal marine ecosystems of Latin America** (pp. 315–330). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-662-04482-7_21
55. Jacox, M. G., Edwards, C. A., Hazen, E. L., & Bograd, S. J. (2018). Coastal upwelling revisited: Ekman, Bakun, and improved upwelling indices for the US West Coast. **Journal of Geophysical Research: Oceans**, 123(10), 7332–7350. <https://doi.org/10.1029/2018JC014187>
56. Jayathilake, D. R., & Costello, M. J. (2020). A modelled global distribution of the kelp biome. **Biological Conservation**, 252, 108815. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108815>
57. Kroeker, K. J., & Sanford, E. (2022). Ecological leverage points: Species interactions amplify the physiological effects of global environmental change in the ocean. **Annual Review of Marine Science**, 14(1), 75–103. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010318-095138>
58. Krumhansl, K. A., & Scheibling, R. E. (2012). Production and fate of kelp detritus. **Marine Ecology Progress Series**, 467, 281–302. <https://doi.org/10.3354/meps09940>
59. Krumhansl, K. A., Okamoto, D. K., Rassweiler, A., Novak, M., Bolton, J. J., Cavanaugh, K. C., & Byrnes, J. E. (2016). Global patterns of kelp forest change over the past half-century. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 113(48), 13785–13790. <https://doi.org/10.1073/pnas.1606102113>
60. Koehl, M. A. R., & Alberte, R. S. (1988). Flow, flapping, and photosynthesis of *Nereocystis leutkeana*: a functional comparison of undulate and flat blade morphologies. *Marine Biology*, 99, 435–444.

61. Kumar, C. S., Ganesan, P., Suresh, P. V., & Bhaskar, N. (2008). Seaweeds as a source of nutritionally beneficial compounds—A review. **Journal of Food Science and Technology**, *45*(1), 1–13.
62. Lees, L. E., Jordan, S. N., & Bracken, M. E. (2024). Kelps may compensate for low nitrate availability by using regenerated forms of nitrogen, including urea and ammonium. **Journal of Phycology**, *60*(3), 768–777. <https://doi.org/10.1111/jpy.12445>
63. Littler, M. M. (1981). Shallow-water benthic communities on California's outer continental shelf. **Marine Ecology Progress Series**, *4*, 159–168. <https://doi.org/10.3354/meps004159>
64. Longstaff, B. J., Kildea, T., Runcie, J. W., Cheshire, A., Dennison, W. C., Hurd, C., ... & Larkum, A. W. (2002). An in situ study of photosynthetic oxygen exchange and electron transport rate in the marine macroalga *Ulva lactuca* (Chlorophyta). *Photosynthesis Research*, *74*, 281-293.g
65. Lüning, K., & Dring, M. J. (1985). *Action spectra and spectral quantum yield of photosynthesis in marine macroalgae with thin and thick thalli*. *Marine Biology*, *87*(2), 119–129.doi:10.1007/bf0053941y
66. Maegawa, M., Yokohama, Y., & Aruga, Y. (1987). Critical light conditions for young **Ecklonia cava** and **Eisenia bicyclis** with reference to photosynthesis. In **Twelfth International Seaweed Symposium: Proceedings of the Twelfth International Seaweed Symposium** (pp. 447–455). Springer. https://doi.org/10.1007/978-94-009-4057-4_64
67. Major, K. M., & Dunton, K. H. (2002). Variations in light-harvesting characteristics of the seagrass, **Thalassia testudinum**: Evidence for photoacclimation. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, *275*(2), 173–189. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(02\)00229-0](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(02)00229-0)
68. Marambio, J., Rodríguez, J. P., Mendez, F., Ocaranza, P., Rosenfeld, S., Ojeda, J., & Mansilla, A. (2017). Photosynthetic performance and pigment composition of **Macrocystis pyrifera** (Laminariales, Phaeophyceae) along a gradient of depth and seasonality in the ecoregion of Magellan, Chile. **Journal of Applied Phycology**, *29*(5), 2575–2585. <https://doi.org/10.1007/s10811-017-1121-0>
69. Matson, P. G., & Edwards, M. S. (2007). Effects of ocean temperature on the southern range limits of two understory kelps, **Pterygophora californica** and **Eisenia arborea**, at multiple life-stages. **Marine Biology**, *151*(5), 1941–1949. <https://doi.org/10.1007/s00227-007-0630-3>
70. Mikami, K., & Hosokawa, M. (2013). Biosynthetic pathway and health benefits of fucoxanthin, an algae-specific xanthophyll in brown seaweeds. *International journal of molecular sciences*, *14*(7), 13763-13781.

71. Mooney, H., & Zavaleta, E. (Eds.). (2016). **Ecosystems of California**. University of California Press.
72. Ould, E., & Caldwell, G. S. (2022). The potential of seaweed for carbon capture. **CABI Reviews**, **2022**, 1–11. <https://doi.org/10.1079/cabireviews202217018>
73. Orlandi, L., Bentivoglio, F., Carlino, P., Calizza, E., Rossi, D., Costantini, M. L., & Rossi, L. (2014). $\delta^{15}\text{N}$ variation in *Ulva lactuca* as a proxy for anthropogenic nitrogen inputs in coastal areas of Gulf of Gaeta (Mediterranean Sea). *Marine pollution bulletin*, *84*(1-2), 76-82.
74. Parada, G. M., Riosmena-Rodríguez, R., Martínez, E. A., & Hernández-Carmona, G. (2009). Dinámica poblacional de **Eisenia arborea** Areschoug (Laminariales: Ochrophyta) en el intermareal de Punta Eugenia, Baja California Sur, México. **Ciencias Marinas**, **35**(3), 3–13. <https://doi.org/10.7773/cm.v35i3.1537>
75. Parada, G. M., Riosmena-Rodríguez, R., Martínez, E. A., & Hernández-Carmona, G. (2012). Morphological variability of intertidal **Eisenia arborea** (Laminariales, Ochrophyta) at Punta Eugenia, Baja California Sur. **Algae**, **27**(2), 109–114. <https://doi.org/10.4490/algae.2012.27.2.109>
76. Parke, M. (1948). Studies on British Laminariaceae. I. Growth in **Laminaria saccharina** (L.) Lamour. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, **27**(3), 651–709. <https://doi.org/10.1017/S0025315400056070>
77. Pedroche, F. F., Silva, P. C., Aguilar Rosas, L. E., Dreckman, K. M., & Aguilar Rosas, R. (2008). **Catálogo de las algas marinas bentónicas del Pacífico mexicano II. Phaeophycota**. Universidad Autónoma Metropolitana, Universidad Autónoma de Baja California, Universidad de California Berkeley.
78. Pessarrodona, A., Assis, J., Filbee-Dexter, K., Burrows, M. T., Gattuso, J. P., Duarte, C. M., & Wernberg, T. (2022). Global seaweed productivity. **Science Advances**, **8**(37), eabn2465. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abn2465>
79. Ramus, J. (1978). Seaweed anatomy and photosynthetic performance: the ecological significance of light guides, heterogeneous absorption and multiple scatter. *J. Phycol.* *14*: 352–62.
80. Rodriguez, G. E., Reed, D. C., & Holbrook, S. J. (2016). Blade life span, structural investment, and nutrient allocation in giant kelp. **Oecologia**, **182**(2), 397–404. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3674-5>
81. Roleda, M. Y., & Hurd, C. L. (2012). Seaweed responses to ocean acidification. In C. Wiencke & K. Bischof (Eds.), **Seaweed biology: Novel insights into ecophysiology,*

ecology and utilization* (pp. 407–431). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-28451-9_19

82. Rothman, M. D., Mattio, L., Wernberg, T., Anderson, R. J., Uwai, S., Mohring, M. B., & Bolton, J. J. (2015). A molecular investigation of the genus *Ecklonia* (Phaeophyceae, Laminariales) with special focus on the Southern Hemisphere. *Journal of Phycology*, *51*(2), 236–246. <https://doi.org/10.1111/jpy.12264>

83. Ruocco, M., De Luca, P., Marín-Guirao, L., & Procaccini, G. (2019). Differential leaf age-dependent thermal plasticity in the keystone seagrass *Posidonia oceanica*. *Frontiers in Plant Science*, *10*, 1556.

84. Sakanishi, Y., Yokohama, Y., & Aruga, Y. (1989). Seasonal changes of photosynthetic activity of a brown alga *Ecklonia cava* Kjellman. *The Botanical Magazine = Shokubutsugaku-zasshi*, *102*(1), 37–51. <https://doi.org/10.1007/BF02488194>

85. Sánchez-Barredo, M., Ladah, L. B., & Zertuche-González, J. A. (2011). Nitrate uptake and duration of internal nitrogen reserves in the kelp *Eisenia arborea*. *Journal of Phycology*, *47*(4), 894–900. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2011.01017.x>

86. Sandoval-Gil, J. M., Camacho-Ibar, V. F., del Carmen Ávila-López, M., Hernández-López, J., Zertuche-González, J. A., & Cabello-Pasini, A. (2015). Dissolved inorganic nitrogen uptake kinetics and $\delta^{15}\text{N}$ of *Zostera marina* L. (eelgrass) in a coastal lagoon with oyster aquaculture and upwelling influence. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *472*, 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2015.06.018>

87. Schiel, D. R., & Foster, M. S. (2015). *The biology and ecology of giant kelp forests*. University of California Press.

88. Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural. (2022, October 17). *Carta Nacional Acuícola*. *Diario Oficial de la Federación*. https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/768911/CNA_5ta_version.pdf

89. Serisawa, Y., Yokohama, Y., Aruga, Y., & Tanaka, J. (2001). Photosynthesis and respiration in bladelets of *Ecklonia cava* Kjellman (Laminariales, Phaeophyta) in two localities with different temperature conditions. *Phycological Research*, *49*(1), 1–11. <https://doi.org/10.1046/j.1440-1835.2001.00243.x>

90. Shin, H. C., Wayas, I. B., Choi, B. W., & Lee, B. H. (2021). Identification and biological activities of the phenolic compounds in *Eisenia arborea*. *American Journal of Plant Sciences*, *12*(2), 259–265. <https://doi.org/10.4236/ajps.2021.122016>

91. Sigman, D. M., Granger, J., DiFiore, P. J., Lehmann, M. M., Ho, R., Cane, G., & van Geen, A. (2005). Coupled nitrogen and oxygen isotope measurements of nitrate along the

eastern North Pacific margin. **Global Biogeochemical Cycles**, **19*(4)*, GB4025. <https://doi.org/10.1029/2005GB002458>

92. Smale, D. A. (2020). Impacts of ocean warming on kelp forest ecosystems. **New Phytologist**, **225*(4)*, 1447–1454. <https://doi.org/10.1111/nph.16107>

93. Smith, R. G., Wheeler, W. N., & Srivastava, L. M. (1983). Seasonal Photosynthetic Performance of *Macrocystis Integrifolia* (Phaeophyceae) 1. *Journal of phycology*, *19(3)*, 352-359.

94. Staehr, P. A., & Wernberg, T. (2009). Physiological responses of **Ecklonia radiata** (Laminariales) to a latitudinal gradient in ocean temperature. **Journal of Phycology**, **45*(1)*, 91–99. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2008.00635.x>

95. Stephens, T. (2015). *Insights into the nitrogen ecophysiology of Macrocystis pyrifera* (Doctoral dissertation, University of Otago).

96. Sugiura, Y., Usui, M., Katsuzaki, H., Imai, K., Kakinuma, M., Amano, H., & Miyata, M. (2018). Orally administered phlorotannins from **Eisenia arborea** suppress chemical mediator release and cyclooxygenase-2 signaling to alleviate mouse ear swelling. **Marine Drugs**, **16*(8)*, 267. <https://doi.org/10.3390/md16080267>

97. Teagle, H., Hawkins, S. J., Moore, P. J., & Smale, D. A. (2017). The role of kelp species as biogenic habitat formers in coastal marine ecosystems. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **492**, 81–98. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2017.01.017>

98. Tegner, M. J., & Dayton, P. K. (1987). El Niño effects on southern California kelp forest communities. **Advances in Ecological Research**, **17**, 243–279. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60247-0](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60247-0)

99. Umanzor, S., Sandoval-Gil, J., Sánchez-Barredo, M., Ladah, L. B., Ramírez-García, M. M., & Zertuche-González, J. A. (2021). Short-term stress responses and recovery of giant kelp (*Macrocystis pyrifera*, Laminariales, Phaeophyceae) juvenile sporophytes to a simulated marine heatwave and nitrate scarcity1. *Journal of Phycology*, *57(5)*, 1604-1618.

100. Vásquez-Elizondo, R. M., Legaria-Moreno, L., Pérez-Castro, M. Á., Krämer, W. E., Scheufen, T., Iglesias-Prieto, R., & Enríquez, S. (2017). Absorptance determinations on multicellular tissues. *Photosynthesis Research*, *132(3)*, 311-324.

101. Vilalta-Navas, A., Beas-Luna, R., Calderon-Aguilera, L. E., Ladah, L., Micheli, F., Christensen, V., & Torre, J. (2018). A mass-balanced food web model for a kelp forest ecosystem near its southern distributional limit in the northern hemisphere. **Food Webs**, **17**, e00091. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2018.e00091>

102. Vivanco-Bercovich, M., I-Gil, J. M., Bonet-Meliá, P., Cabello-Pasini, A., Muñiz-Salazar, R., Montoya, L. R., ... & Ferreira-Arrieta, A. (2024). Marine heatwaves recurrence aggravates thermal stress in the surfgrass *Phyllospadix scouleri*. *Marine Pollution Bulletin*, 199, 115943.
103. Vokhshoori, N. L., & McCarthy, M. D. (2014). Compound-specific $\delta^{15}\text{N}$ amino acid measurements in littoral mussels in the California upwelling ecosystem: A new approach to generating baseline $\delta^{15}\text{N}$ isoscapes for coastal ecosystems. **PLoS ONE**, 9(6), e98087. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098087>
104. Vokhshoori, N. L., Pugsley, G., Fiechter, J., & McCarthy, M. D. (2024). Physical and biogeochemical drivers of multi-year isoscape in the California upwelling system. **Scientific Reports**, 14(1), 31136. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-81836-3>
105. Voss, M., Dippner, J. W., & Montoya, J. P. (2001). Nitrogen isotope patterns in the oxygen-deficient waters of the Eastern Tropical North Pacific Ocean. **Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers**, 48(8), 1905–1921. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(00\)00110-2](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(00)00110-2)
106. Wheeler, W. N. (1980). Effect of boundary layer transport on the fixation of carbon by the giant kelp *Macrocystis pyrifera*. *Marine Biology*, 56(2), 103–110. <https://doi.org/10.1007/BF00397128>
107. Wheeler, P. A., & North, W. J. (1981). Nitrogen supply, tissue composition and frond growth rates for *Macrocystis pyrifera* off the coast of southern California. *Marine Biology*, 64(1), 59-69
108. Wernberg, T., Thomsen, M. S., Tuya, F., Kendrick, G. A., Staehr, P. A., & Toohey, B. D. (2010). Decreasing resilience of kelp beds along a latitudinal temperature gradient: Potential implications for a warmer future. **Ecology Letters**, 13(6), 685–694. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01466.x>
109. Zertuche-González, J. A., Sánchez-Barredo, M., Guzmán-Calderón, J. M., & Altamirano-Gómez, Z. (2014). **Eisenia arborea** J.E. Areschoug as abalone diet on an IMTA farm in Baja California, México. **Journal of Applied Phycology**, 26(2), 957–960. <https://doi.org/10.1007/s10811-013-0134-6>
110. Zertuche-González, J. A., Sandoval-Gil, J. M., Sánchez-Barredo, M., Altamirano-Gómez, Z., Guzmán-Calderón, J. M., Rangel-Mendoza, L. K., & Yarish, C. (2022). **Eisenia arborea** (Areschoug) domestication and mariculture development on the Pacific coast of Baja California, México. **Frontiers in Marine Science**, 9, 932534. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.932534>

111. Zieman, J. C., Iverson, R. L., & Ogden, J. C. (1984). Herbivory effects on *Thalassia testudinum* leaf growth and nitrogen content. *Marine Ecology Progress Series*, 151-158.
112. Žuljević, A., Peters, A. F., Nikolić, V., Antolić, B., Despalatović, M., Cvitković, I., & Küpper, F. C. (2016). The Mediterranean deep-water kelp *Laminaria rodriguezii* is an endangered species in the Adriatic Sea. *Marine Biology*, 163(4), 69. <https://doi.org/10.1007/s00227-016-2834-9>