



UNIVERSIDAD DE CHILE-FACULTAD DE CIENCIAS-ESCUELA DE PREGRADO

“Potencial de almacenamiento y secuestro de carbono del huiro negro (*Lessonia berteroa* y *L. spicata*) en Áreas de Manejo y Explotación de Recursos Bentónicos (AMERB) del norte de Chile”

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de: **Bióloga con mención en Medio Ambiente**

OCTAVIA MARCELA BARRA TAPIA

Dra. Alejandra González
Directora del Seminario de Título

Dra. Milen Duarte & Dra. Fadia Tala
Co-directoras del Seminario de Título

Noviembre 2022
Santiago – Chile



INFORME DE APROBACIÓN SEMINARIO DE TÍTULO

Se informa a la Escuela de Pregrado de la Facultad de Ciencias, de la Universidad de Chile que el Seminario de Título, presentado por la candidata:

“OCTAVIA MARCELA BARRA TAPIA”

“Potencial de almacenamiento y secuestro de carbono del huiro negro (*Lessonia berteriana* y *L. spicata*) en Áreas de Manejo y Explotación de Recursos Bentónicos (AMERB) del norte de Chile”

Ha sido aprobado por la Comisión de Evaluación, en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Bióloga con Mención en Medio Ambiente.

Dra. Alejandra González

Directora Seminario de Título

Dra. Milen Duarte

Co-Directora Seminario de Título

Dra. Fadia Tala

Co-Directora Seminario de Título

Comisión Revisora y Evaluadora:

Dra. Carezza Botto

Presidente Comisión

Dr. Erasmo Macaya

Evaluador

Santiago de Chile, noviembre 2022

A mi tata René, que me enseñó tres cosas fundamentales para la vida moderna: las tablas de multiplicar, cómo manejar un auto y cómo amar incondicionalmente.

BIOGRAFÍA



Octavia Barra Tapia nació el 26 de mayo de 1994 en Santiago de Chile. Creció descubriendo el mundo junto a su hermano mayor y buen amigo, Adrián, rodeada del amor de sus padres, Marcela y Patricio, y de sus cuatro abuelos, René, Norma, Juan y Eugenia. Realizó su enseñanza básica en el colegio Santa Cruz y sus estudios secundarios en el Mariano de Schönstatt. Ingresó a la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile a Licenciatura en Ciencias Exactas – Pedagogía Media en Matemática y Física, donde conocería la carrera de Biología Ambiental, a la que decidiría cambiarse luego de unos años, motivada por el anhelo de comprender mejor y proteger su planeta. Se maravilló con las distintas formas de vida que estudió a lo largo de los años, pero poco a poco la cautivó el mundo submarino y el ritmo diferente que este propone. Hoy en día, continúa en su afán de contemplar y cuidar su entorno y espera seguir aprendiendo lo que más pueda.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, agradezco a mis profesoras, Alejandra González, Milen Duarte y Fadia Tala, por guiarme en este trabajo. Valoro su entrega y paciencia en cada reunión que tuvimos y admiro el compromiso que tienen con la ciencia desde la academia, por, para y en conjunto con las comunidades.

Gracias a las y los pescadores artesanales de las AMERB de Punta Frödden, Totalillo Norte, Punta de Talca y Chigualoco, a quienes no tuve la suerte de conocer, pero de quienes me consta su compromiso con la protección de los bosques de kelp.

Agradezco también el financiamiento de esta tesis a través de los proyectos FONDEF 20110167 y Packard Grant 2021-73304.

Gracias a mi familia por todo su cariño, en especial durante el último tiempo. A mis gatos, Ludovico y Gertrudis, por la compañía constante y los ronroneos de apoyo.

Agradezco a Santiago, mi compañero de vida y de buceo, por saber leerme y entregarme precisamente lo que necesito en cada momento, ya sea contención, risas, escucha, consejos o aventuras, siempre con mucha paciencia e infinito amor.

Gracias a todas mis amigas y amigos que estuvieron presente cada uno a su manera y me acompañaron en las frustraciones y las pequeñas victorias durante este proceso. Contar con ustedes es una de mis mayores alegrías. Por último, gracias a mis compañeras y compañeros de La Güiña por su empatía y tantos aprendizajes. Es un honor trabajar con ustedes por el sueño colectivo de un mundo con mayor justicia social y ambiental.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

| | |
|---------------------------------------|-----|
| BIOGRAFÍA | ii |
| AGRADECIMIENTOS | iii |
| ÍNDICE DE CONTENIDOS | iv |
| ÍNDICE DE TABLAS | v |
| ÍNDICE DE FIGURAS | vi |
| LISTA DE ABREVIATURAS | vii |
| RESUMEN | 1 |
| ABSTRACT | 3 |
| 1. Introducción | 5 |
| Objetivos | 11 |
| 2. Materiales y métodos | 12 |
| Organismos de estudio | 12 |
| Área de estudio | 13 |
| Diseño experimental | 15 |
| a) Carbono almacenado | 1 |
| b) Carbono secuestrado | 1 |
| c) Modelación conceptual | 1 |
| 3. Resultados | 1 |
| a) Carbono almacenado | 1 |
| b) Carbono secuestrado | 1 |
| c) Modelo conceptual | 1 |
| 4. Discusión | 1 |
| 5. Conclusiones | 1 |
| 6. Bibliografía | 1 |
| Anexos | 1 |

ÍNDICE DE TABLAS

| | |
|--|---|
| Tabla I. Porcentaje de peso seco promedio en cada AMERB y estructura | 1 |
| Tabla II. Densidad promedio en cada AMERB..... | 1 |
| Tabla III. Valores mínimo, máximo y promedio del carbono almacenado en las distintas AMERB. | 1 |
| Tabla IV. Carbono almacenado por distintas especies de Laminariales | 1 |
| Tabla V. Carbono secuestrado por distintas especies de Laminariales | 1 |

ÍNDICE DE FIGURAS

| | |
|---|----|
| Figura 1. Vista de campo y de ramas representativas de <i>Lessonia berteroana</i> y <i>L. spicata</i> | 12 |
| Figura 2. Mapa con la ubicación geográfica de cada AMERB estudiada | 14 |
| Figura 3. Diagrama del diseño experimental | 1 |
| Figura 4. Esquema conceptual para la construcción del modelo. | 1 |
| Figura 5. Carbono almacenado como biomasa por cada especie | 22 |
| Figura 6. Carbono almacenado en cada estructura del talo según cada especie..... | 23 |
| Figura 7. Modelo conceptual de flujo de carbono entre reservorios y procesos | 1 |
| Figura 8. Modelo conceptual de flujo de carbono entre reservorios, procesos y parámetros | 1 |

LISTA DE ABREVIATURAS

ALA Área de Libre Acceso

AMERB Área de Manejo y Explotación de Recursos Bentónicos

ATP Adenosín Trifosfato, energía

CO₂ Dióxido de Carbono

DOC Carbono Orgánico Disuelto

ENOS El Niño Oscilación del Sur

IFOP Instituto de Fomento Pesquero

NADPH coenzima Nicotinamida Adenina Dinucleótido Fosfato

ONU Organización de Naciones Unidas

pCO₂ Presión parcial de Dióxido de Carbono

POC Carbono Orgánico Particulado

PPN Productividad Primaria Neta

RPA Registro Pesquero Artesanal

SbN Solución basada en la Naturaleza

RESUMEN

Las macroalgas pardas del orden Laminariales, llamadas también “kelps” o “huiros”, son responsables de gran parte del secuestro de dióxido de carbono en los ecosistemas costeros marinos, lo cual es clave en la adaptación y mitigación del cambio climático. También son un factor clave en el desarrollo de la economía azul. Para aprovechar el potencial del kelp, Chile planea implementar estrategias que permitan su desarrollo sustentable, como por ejemplo, medidas asociadas al carbono azul. El primer paso para ello es completar las brechas de información respecto a la capacidad de almacenamiento y secuestro de carbono de las especies marinas chilenas. En este trabajo, estudiamos dos especies alopátricas, *Lessonia berteroana* y *L. spicata*, que habitan en el intermareal y actualmente se comercializan como materia prima. Por un lado, para estimar el almacenamiento de carbono, se analizó la biomasa húmeda, la biomasa seca y el porcentaje de carbono contenido en muestras de los discos de adhesión y del tejido de las frondas de individuos en cuatro localidades del norte de Chile, junto con la densidad de las poblaciones. Por otro lado, para estimar el secuestro de carbono, se analizó la productividad primaria neta. Después, se realizó una revisión bibliográfica para crear un modelo que representara la dinámica del sistema de almacenamiento y secuestro de carbono, identificando los componentes existentes, las interacciones y la información faltante. Nuestros resultados indican que el carbono almacenado varía por especie, siendo mayor en *L.spicata* que en *L. berteroana*, varía entre estaciones y entre estructuras, pues las frondas capturan más carbono que el disco de adhesión. Esto último sugiere que las estimaciones más utilizadas de almacenamiento de carbono probablemente sobrestiman los porcentajes reales de almacenamiento en entornos

naturales. Además, el secuestro de carbono a largo plazo dependerá de factores físicos y biológicos locales, tales como la temperatura, el viento, las corrientes, la topografía, la densidad de las poblaciones, entre otros. Futuros estudios deberían enfocarse en reducir la brecha de conocimiento en esta área, obteniendo datos más detallados que permitan realizar proyecciones más precisas del carbono almacenado en los tejidos y del que queda enterrado en los sedimentos o llega al océano profundo, generando modelos predictivos que permitan el análisis estratégico para la acción contra el cambio climático.

ABSTRACT

Brown macroalgae of the order Laminariales, also known as kelp, are responsible for much of the carbon dioxide sequestration in coastal marine ecosystems, which is key to climate change adaptation and mitigation. It is also a key factor in the development of the blue economy. To harness the potential of kelps, the Chilean government plans to implement strategies that allow its sustainable development, such as blue carbon initiatives. The first step is to fill in information gaps regarding the carbon stock and sequestration capacity of the Chilean kelp species. In this work, we studied two allopatric species *Lessonia berteroana* and *L. spicata*, that inhabit the same ecological niche and are marketed unprocessed. On the one hand, to estimate carbon storage, the wet biomass, dry biomass and the percentage of carbon contained in samples of holdfasts, stipes and fronds tissue of individuals in four different localities were analyzed, together with the density of the populations. On the other hand, to estimate carbon sequestration, net primary productivity was analyzed. Subsequently, a bibliographic review was carried out to create a model that represents the dynamics of the carbon stock and sequestration system in each species, identifying the existing components, interactions, and missing information. Our results indicate that the carbon stored varies among species, being higher in *L. spicata* than in *L. berteroana*, varies among seasons and structures, as the stipes and fronds capture more carbon than the holdfast. This suggests that the most commonly used estimates of carbon storage may probably overestimate the actual carbon stock in natural settings. In addition, long-term carbon sequestration will depend on local physical and biological factors, such as temperature, wind, currents, topography and population density among other. Future studies should focus on reducing the knowledge gap in this area, obtaining more detailed data that allow more accurate

projections of the carbon stored in tissues and the carbon buried in sediments or the one that reaches the deep ocean, generating predictive models that allow strategic analysis for action against climate change.

1. Introducción

La concentración de CO₂ en la atmósfera ha ido en aumento desde la revolución industrial a causa de actividades antropogénicas como la quema de combustibles fósiles, industrialización, deforestación e intensificación de prácticas agrícolas (Bala, 2013) y, además, ha provocado cambios en diversos procesos climáticos, entre ellos, el incremento global de las temperaturas (Hill et al., 2015).

Los ecosistemas costeros, particularmente los bosques de macroalgas, han cobrado relevancia en la mitigación del cambio climático, dado que son más productivos por unidad de área que el fitoplancton oceánico (Pessarrodona et al., 2022) y generan un flujo global de CO₂ comparable al de la selva amazónica (Duarte et al., 2022). Así, la fijación de carbono mediante la fotosíntesis de macroalgas, junto con su secuestro a largo plazo en el sistema, posiciona a estos bosques como un reservorio viable para disminuir la concentración de este gas de efecto invernadero (Duarte et al., 2013). A partir de este aporte de los bosques de macroalgas, se los ha incluido en el concepto de carbono azul, que fue acuñado para describir la contribución desproporcionadamente grande de los ecosistemas costeros con vegetación al secuestro global de carbono (Macreadie et al., 2019) y corresponde al carbono capturado por organismos vivos en dichos ecosistemas, almacenado tanto en la biomasa como en los sedimentos (Frigstad et al., 2021), que puede ser gestionado y maximizado (Jiao et al., 2018).

La evidencia de que las macroalgas aportan significativamente al entierro de carbono es convincente (Krause-Jensen et al., 2018). Sin embargo, aún existe controversia en torno al papel de las macroalgas en el mercado del carbono azul, pues la evidencia disponible sugiere que su detritus se mueve hasta llegar a mar abierto y al océano profundo, mas carece de una evaluación sistemática (Ortega et al., 2019). Es

así como en los últimos años han aumentado en general los esfuerzos para lograr cuantificar este aporte a nivel global y específico (e.g., Raven, 2018; Macreadie et al., 2019), así como la consideración de especies de macroalgas endémicas en ciertas costas, como es el caso de Chile, cuyo conocimiento ofrecerá una vía para generar nuevas estrategias nacionales e implementar el uso de las macroalgas como una solución basada en la naturaleza (SbN) ante el cambio climático.

En este marco es importante diferenciar los conceptos de carbono almacenado y carbono secuestrado. El carbono almacenado es el carbono capturado de la atmósfera que se almacena en forma de biomasa y se estima como un porcentaje de ella (e.g., Filbee-Dexter & Wernberg, 2020; Aller-Rojas et al., 2020; Bayley et al., 2021). Mientras que el carbono secuestrado es el carbono que queda almacenado a largo plazo en escalas de tiempo climáticamente significativas, enterrado en los sedimentos o transportado bajo los mil metros de profundidad (Frigstad et al., 2021). El carbono secuestrado se ha estimado a nivel global utilizando metodologías que consisten en calcular un porcentaje de la productividad primaria neta (PPN) (e.g., Duarte, 2017; Krause-Jensen et al., 2018; Macreadie et al., 2019; Ortega et al., 2019), siguiendo lo propuesto por Krause-Jensen & Duarte (2016), o bien, se puede estimar evaluando directamente la tasa de producción de detritus (e.g., Barrón et al., 2014; Pessarrodona et al., 2018; Watanabe et al., 2020). Se estima que en el planeta 14 TgC/año quedan secuestrados en sedimentos costeros y 152 TgC/año, en el océano profundo (Ortega et al., 2019).

En este escenario, la estimación del potencial de almacenamiento y secuestro de carbono en especies chilenas se torna relevante dada la extensión de la costa, que abarca 6.435 km de longitud (Gobierno de Chile, 2022), a lo largo de la cual habitan distintas especies de macroalgas pardas (Phaeophyceae), que son organismos

multicelulares con talos compuestos por distintas estructuras: un disco basal o base rastrera con que se fijan al sustrato, estipes y frondas, donde se realiza la fotosíntesis (Scagel et al., 1983). De esta manera, en las macroalgas pardas la fijación del carbono fotosintético no ocurre de modo uniforme a lo largo del talo, sino que a menudo se pueden identificar regiones de síntesis y almacenamiento de carbono (Gómez et al., 2007).

Algunas macroalgas pardas que se distribuyen en el hemisferio sur son las del género *Durvillaea*, como el cochayuyo (*D. antarctica*), que en Chile habita desde la Región de Coquimbo al Cabo de Hornos (Collantes et al. 1997). También, *Macrocystis pyrifera*, especie de distribución mundial, domina hábitats submareales concentrados mayoritariamente en la Patagonia Sur (Mora-Soto et al., 2021), donde constituye un gran refugio ecológico y climático único en el planeta, pues han mantenido su integridad ecológica y abundancia durante los últimos 200 años (Mora-Soto et al., 2022), siendo ecosistemas claves y relevantes a nivel mundial en la captura y secuestro de carbono atmosférico (Duarte et al., 2022). Mientras que el género *Lessonia*, que está representado por once especies, mayoritariamente endémicas del área Pacífico Templado, tienen una distribución segregada a nivel ecológica y/o latitudinal. Así, en el intermareal desde el Perú (17°S) a Chile central (30°S) domina *L. berteriana* Montagne y desde los 29°S hasta canales subantárticos de Magallanes (~47°S), *L. spicata* (Suhr) Santelices (Tellier et al., 2009; González et al., 2012; Rosenfeld et al., 2019). *L. trabeculata* Villouta y Santelices coexistiría con ellas, pero se distribuye a nivel submareal entre Perú y Puerto Montt (~41°S, Villouta & Santelices, 1986). Además, en la Región de Magallanes se encontrarían a nivel intermareal *L. flavicans* Bory y submareal somero *L. searlesiana* Asensi & De Riviers (Searles, 1978; Ramírez & Santelices, 1991; Edding et al., 1994; Mansilla et al., 2020). En este contexto, esta

riqueza endémica se hace esencial para sus ecosistemas, lo que genera una necesidad de conocimiento y protección adicional de atributos biológicos e históricos evolutivos que son más vulnerables a diversas amenazas.

En términos comerciales, la pesquería artesanal de algas en Chile se sustenta en la extracción de huiro negro (*L. spicata* y *L. berteroa*), huiro palo (*L. trabeculata*) y huiro flotador (*Macrocystis pyrifera*), alcanzando valores de desembarque anual total superiores a 300.000 toneladas (UCN, 2018). En los inicios, esta actividad extractiva se realizó sin normas ni medidas que la regularan (ECOS, 2020). Sin embargo, en la actualidad se ha establecido una serie de medidas de administración y manejo, según corresponda a un Área de Libre Acceso (ALA), es decir, sectores del borde costero que no se encuentran declarados bajo algún tipo de concesión marítima u otro tipo de afectación del espacio marino, o a un Área de Manejo y Extracción de Recursos Bentónicos (AMERB). El régimen de las AMERB es establecido en la Ley General de Pesca y Acuicultura para las organizaciones de pescadores artesanales inscritas en el Registro Pesquero Artesanal (RPA), asignándoles los derechos de uso o explotación exclusiva sobre los recursos bentónicos, incluyendo a las algas, mediante un plan de manejo basado en la sustentabilidad de los recursos del sector geográfico delimitado (Ley N°20.437, 2010).

Estas especies de macroalgas pardas chilenas se explotan principalmente para extraer biomoléculas, entre ellas el alginato (Vásquez, 2016). También, aunque en menor medida, se utilizan como alimento para invertebrados bajo cultivo (Vásquez, 2008) o para la producción de fertilizantes (UCN, 2018). Y ahora, además de su valor comercial como materia prima, dado que el huiro negro presenta los mayores niveles de desembarque en algunas regiones del país (e.g., SERNAPESCA, 2022), *L. berteroa* y *L. spicata* son especies que adquieren relevancia en la implementación de estrategias

de carbono azul como SbN, en especial, teniendo en cuenta las metas de acción por el clima, contenidas en los objetivos de desarrollo sostenible (ODS) de la Agenda 2030 de la ONU, adoptada por Chile desde el 2016 (Decreto N°49, 2016). *L. berteroana* y *L. spicata*, tal como otras macroalgas, participan en los ciclos biogeoquímicos del carbono, nitrógeno y fósforo (Chen et al., 2020). En el caso del ciclo del carbono, se sabe que pueden convertir el carbono inorgánico disuelto en carbono orgánico a través de la fotosíntesis (Chen et al., 2020), almacenando este elemento en forma de biomasa (Krause-Jensen & Duarte, 2016). Luego, cierta porción del carbono inorgánico fijado fotosintéticamente se libera al océano en forma de Carbono Orgánico Particulado (POC) y Carbono Orgánico Disuelto (DOC) (Zhang et al., 2017), de manera que son una fuente importante del secuestro de carbono. Esto ocurre puesto que, a pesar de que crecen principalmente en sustratos duros que no permiten la acumulación de sedimentos como resultado de la deposición de carbono orgánico, la exportación de su detritus sugiere la existencia del potencial de actuar como donantes de carbono para otros hábitats de secuestro a largo plazo (Hill et al., 2015).

Por lo tanto, para las organizaciones de pescadores que administran las AMERB se hace imprescindible conocer el potencial de almacenamiento y secuestro de carbono para el establecimiento de planes que, por un lado, sean acordes a los esfuerzos de mitigación del cambio climático utilizando a las macroalgas pardas como SbN y que, por otro, respondan a estrategias sustentables que les permitan continuar con su pesquería a lo largo del tiempo, así como buscar nuevos horizontes comerciales, por ejemplo, la entrada al incipiente mercado del carbono.

En este contexto de promoción de un desarrollo socioeconómico sustentable y una contribución a la mitigación del cambio climático, especialmente en el norte de Chile, donde el esfuerzo pesquero es mayor (Bitecma, 2018), surgen las siguientes preguntas:

- 1) ¿Cuánto carbono almacena el huiro negro (*L. berteroana* y *L. spicata*) en distintas AMERB en el norte de Chile en relación con otras especies de algas pardas del mundo? ¿Hay variación en el almacenamiento de carbono entre las distintas estructuras del talo y entre las especies hermanas que se comercializan bajo el mismo nombre?
- 2) ¿Cuánto carbono secuestra el huiro negro (*L. berteroana* y *L. spicata*) en el norte de Chile en relación con otras especies de algas pardas del mundo?
- 3) ¿Qué variables definen o predicen el almacenamiento y secuestro de carbono y, por lo mismo, qué brechas de información existentes es necesario reducir para hacer estimaciones más precisas?

Objetivos

Objetivo general

Evaluar el potencial de almacenamiento y secuestro de carbono de *L. berteroana* y *L. spicata* en cuatro AMERB del norte de Chile para promover el uso de estas especies como solución basada en la naturaleza (SbN) en estrategias de mitigación y adaptación al cambio climático.

Objetivos específicos

a) Cuantificar el almacenamiento de carbono de *L. berteroana* y *L. spicata* en las AMERB de Punta Frödden, Totalillo Norte, Punta de Talca y Chigualoco y compararlo entre estructuras de sus talos y entre especies. Además, comparar los resultados con otras especies de macroalgas pardas del mundo.

b) Estimar el secuestro de carbono de *L. berteroana* y *L. spicata* en las AMERB de Punta Frödden, Totalillo Norte, Punta de Talca y Chigualoco, así como comparar los resultados con otras especies de macroalgas pardas del mundo.

c) Diseñar un modelo conceptual de almacenamiento y secuestro de carbono de macroalgas pardas del orden Laminariales, a partir de literatura a nivel mundial, que permita comprender los vacíos de información que existen a nivel nacional para realizar la estimación de almacenamiento y secuestro.

2. Materiales y métodos

Organismos de estudio

Las especies de huiro negro, *Lessonia berteroa* y *L. spicata* (ex *L. nigrescens*, Fig. 1), Phaeophyceae, Laminariales, son especies nativas de Chile que comparten nicho ecológico, pero tienen diferencias morfológicas y genéticas (Tellier et al., 2011; González et al., 2012). Su distribución geográfica también es distinta, ya que *L. berteroa* se encuentra desde el sur de Perú ($17^{\circ} 37' S$), hasta Coquimbo ($30^{\circ}14' S$), mientras que *L. spicata* se ubica desde los $29^{\circ}03' S$ hacia el sur de Chile (Tellier et al., 2011; González et al., 2012) hasta la Región de Aysén (Rosenfeld, 2019).

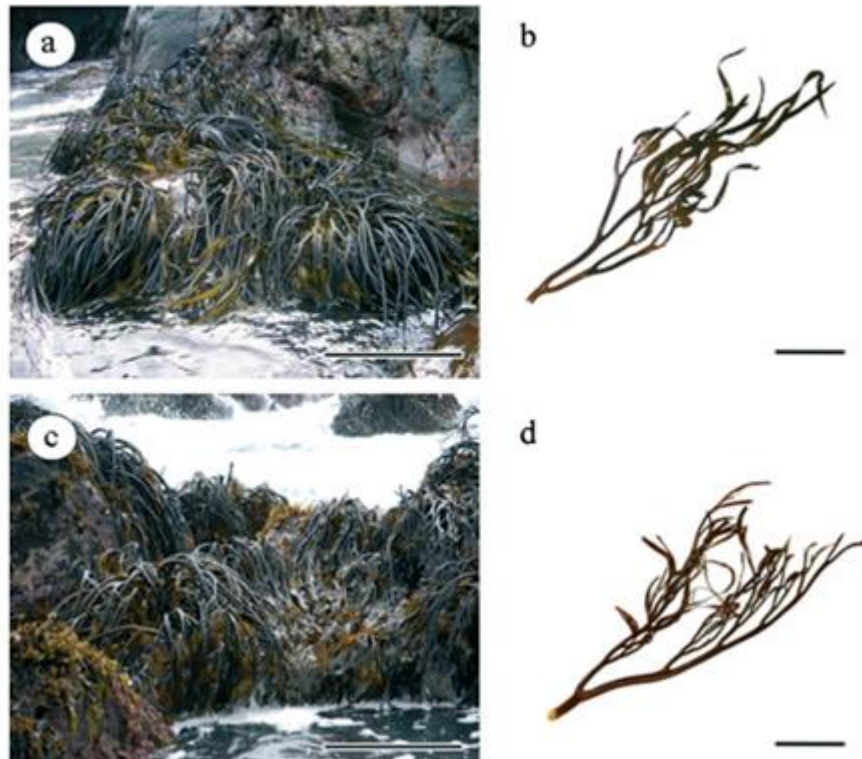


Figura 1. Vista de campo y de ramas representativas de *Lessonia berteroa* (a y b) y *L. spicata* (c y d).

Escalas: Figuras a y c = 1 m; Figuras b y d = 10 cm. (Extraído de González et al. 2012).

El ciclo de vida de estas especies es diplo-haplóntico, con alternancia de generación heteromórfico, es decir, el talo macroscópico corresponde al esporofito (2n), mientras que los gametofitos haploides (femenino y masculino) son microscópicos (Santelices, 1989). El esporofito (2n) posee el mayor nivel de complejidad morfológica registrado en algas, pues poseen sistemas de conducción (elementos cribosos) y diferenciación morfológica del talo en órganos de fijación, de conducción y de asimilación (Scagel et al., 1983), que en el huiro negro son el disco de adhesión, los estipes y las frondas, respectivamente. Así, la ausencia de frondas fotosintéticas, por herbivoría o poda (esfuerzo de pesca) genera muerte de la planta completa, dado que el disco por si solo no es capaz de sobrevivir (Vásquez, com. pers.).

Estos esporofitos pueden alcanzar hasta 6 m de longitud y su disco adhesivo puede medir 50 cm de diámetro o más (González et al., 2012). Forman densas poblaciones distribuidas en cinturones continuos en la zona intermareal, de ancho variable entre 2 y 10 m en plataformas con baja pendiente (Hoffmann & Santelices, 1997).

Estudios de fertilidad del esporofito en Chile central indican que, aunque existen plantas reproductivas durante todo el año, el éxito es un fenómeno claramente estacional, con reclutamiento entre agosto y noviembre (Ávila et al., 1985).

Área de estudio

Este estudio se realizó en las caletas de Punta Frödden (26°56'S, 70°47'O), Totalillo Norte (29°29'S, 71°19'O), Punta de Talca (30°55'S, 71°41'O) y Chigualoco (31°45'S, 71°31'O), cuyas ubicaciones se muestran en la Fig. 2. En estas localidades aplica el régimen de AMERB, es decir, son caletas manejadas por organizaciones de

pescadores donde se extrae huiro negro (*L. berteroana* en las dos primeras y *L. spicata* en las dos que se encuentran más hacia el sur). Punta Frödden se encuentra en la Región de Atacama, mientras que Totoralillo Norte, Punta de Talca y Chigualoco, en la Región de Coquimbo, Chile.

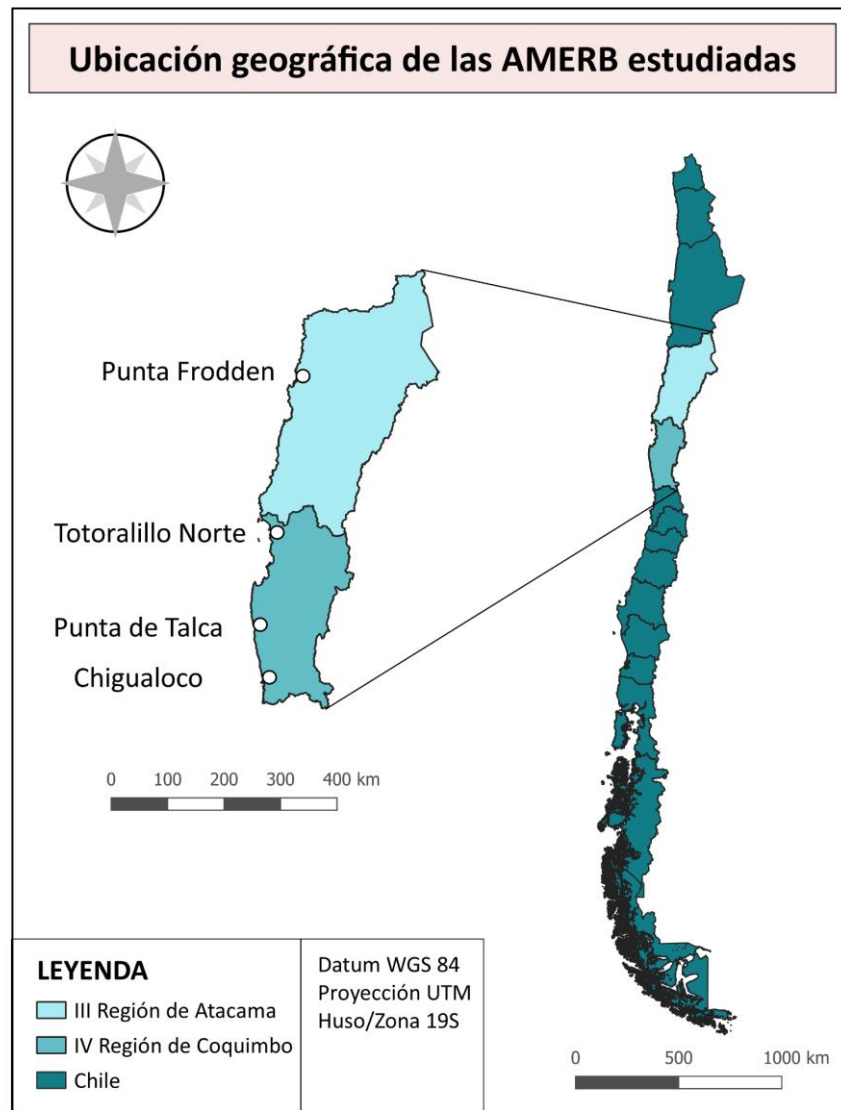


Figura 2. Mapa con la ubicación geográfica de cada AMERB estudiada. Elaboración propia.

Diseño experimental

Para estudiar el almacenamiento de carbono se colectaron en cada localidad 20 individuos adultos con discos de diámetro promedio mayor y menor entre 17 y 26 cm, discriminando entre estipes y frondas (EF) y disco (D), los que fueron masados (Anexo 1), lavados con agua dulce y secados en estufa hasta que perdieran un 80% de agua para su análisis posterior, como se muestra en la Fig. 3. Las campañas de Chigualoco, Punta Frödden y Punta de Talca se realizaron en junio, julio y agosto de 2021, respectivamente, es decir, en invierno, mientras que la de Totoralillo Norte se realizó en octubre del 2021, o sea, en primavera. Una vez seco el tejido, se estimó el porcentaje de carbono contenido en el disco de adhesión de cada individuo y el contenido de carbono en las frondas y estipes, cuyo análisis fue efectuado en el Laboratorio de Biogeoquímica e Isótopos Estables Aplicados de la Pontificia Universidad Católica de Chile (Anexo 2), utilizando el método de combustión flash en presencia de oxígeno con un IRMS Delta V Advantage acoplado a un EA Analizador Elemental Flash 2000.

Por otro lado, para estimar el secuestro de carbono, se realizó una revisión bibliográfica en busca de trabajos en que se determinara la PPN del huiro negro.

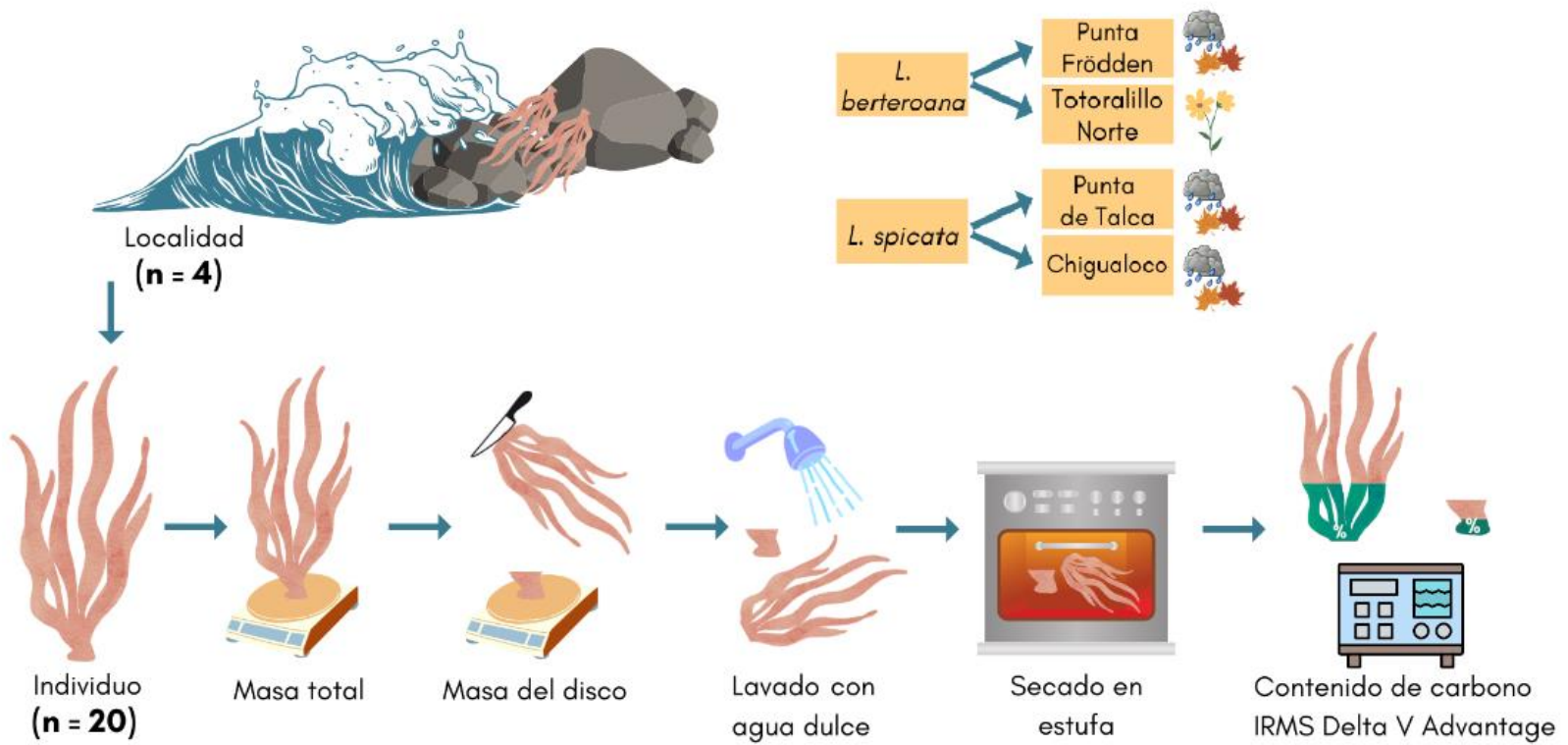


Figura 3. Diagrama del diseño experimental, donde n es el número de localidades (superior izquierdo) y el número de réplicas (inferior izquierdo). La simbología de nubes y hojas representa la estación de otoño-invierno, mientras que la de flores la primavera. Elaboración propia.

Medición de carbono

a) Carbono almacenado

Para calcular el almacenamiento de carbono C , se utilizó la ecuación descrita por Aller-Rojas et al. (2020),

$$C = B \times \%dw \times \%C \quad (1)$$

donde B corresponde a la biomasa húmeda en kg, $\%dw$ al porcentaje en peso seco y $\%C$ al porcentaje de carbono contenido en el peso seco.

El porcentaje de peso seco utilizado en el cálculo para cada AMERB fue un promedio de los valores obtenidos en cada una de ellas y para cada estructura del talo (Tabla I), a partir de muestras colectadas en septiembre de 2022 en Totalillo Norte y octubre de 2022 en Punta Frödden, Punta de Talca y Chigualoco.

Tabla I. Porcentaje de peso seco promedio en cada AMERB y estructura.

| AMERB | Fronδας | | Disco de adhesión | |
|-----------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|
| | %peso seco promedio | Desviación estándar | %peso seco promedio | Desviación estándar |
| Punta Frödden | 16,2 | 1,3 | 22,3 | 1,5 |
| Totalillo Norte | 16,2 | 1,3 | 15,8 | 1,9 |
| Punta de Talca | 18,3 | 2,0 | 21,1 | 3,5 |
| Chigualoco | 17,1 | 2,0 | 22,7 | 2,1 |

Además, los resultados se multiplicaron por la densidad registrada en Chigualoco y Punta de Talca en agosto y septiembre de 2021, respectivamente, en Punta Frödden,

en mayo de 2022 y en Totalillo Norte, en septiembre de 2022. Se utilizó un promedio de la densidad obtenida en tres transectos de 10 m realizados en cada AMERB, con cinco cuadrantes de 1 m², que funcionaron como un estimativo. Se consideraron solamente individuos adultos (Tabla II).

Tabla II. Densidad promedio en cada AMERB.

| AMERB | Densidad (ind/m ²) | |
|-----------------|--------------------------------|---------------------|
| | Promedio | Desviación estándar |
| Punta Frödden | 2,47 | 0,25 |
| Totalillo Norte | 0,43 | 0,12 |
| Punta de Talca | 2,57 | 1,01 |
| Chigualoco | 1,53 | 0,15 |

Carbono almacenado en estructuras del talo: Utilizando la ecuación 1, se calculó el carbono almacenado en las frondas y estipes (FE) y el carbono almacenado en el disco de adhesión (D), pero aplicando los valores del contenido de carbono de cada estructura a la biomasa específica de cada estructura. Después, se comparó el carbono almacenado entre las distintas estructuras del talo, y entre las dos especies diferentes de huiro negro.

Carbono almacenado en especies de huiro negro: Se calculó según la ecuación 1, el carbono almacenado por *L. berteriana* y *L. spicata*. El cálculo se realizó tal como en otros estudios (e.g., Aller-Rojas et al., 2020; Bayley et al., 2017; Bayley et al., 2021), es decir, aplicando el valor del contenido de carbono de las frondas y estipes (FE) a la biomasa total de cada individuo.

Carbono almacenado en AMERB: Se calculó el carbono almacenado en cada AMERB, según la ecuación 1, del mismo modo que en los otros estudios, para que fueran comparables los valores. Se contrastaron los resultados con el almacenamiento de carbono estimado para otras especies de macroalgas pardas en otros lugares del planeta y el detalle de datos utilizados para determinarlo en cada caso se encuentra en el Anexo 3.

Análisis estadístico carbono almacenado

El análisis estadístico del almacenamiento de carbono entre estructuras y especies se realizó utilizando el programa Graph Pad Prism v9.1.0 (GraphPad Software, San Diego, CA) y la distribución normal de los datos se evaluó mediante la prueba de Shapiro-Wilk. Primero, para comparar el almacenamiento de carbono entre las estructuras del talo según cada especie, se utilizó un modelo lineal mixto, expresado como $c \sim \text{estructura} * \text{especie} + (1/\text{sitio})$, donde c es el carbono almacenado. Luego, para comparar las especies *L. berteroa* y *L. spicata* se realizó una prueba de Mann-Whitney. El nivel de significancia se representó mediante “ns”, cuando $p > 0,05$; mediante “*”, cuando $p < 0,05$; “**”, cuando $p < 0,01$; “***”, cuando $p < 0,001$ y “****” si $p < 0,0001$.

b) Carbono secuestrado

Se siguió lo propuesto por Krause-Jensen y Duarte (2016), quienes estiman el carbono secuestrado como un 10,1% de la PPN en los casos de las macroalgas que no crecen en sedimentos blandos, como *L. berteroa* y *L. spicata*, cuyos sustratos no son superficies arenosas, sino hábitats rocosos submareales poco profundos (González et

al., 2012). Se utilizaron los datos de PPN obtenidos por Tala y Edding (2007) en su estudio sobre *L. nigrescens* en La Pampilla, Coquimbo, que según la distribución geográfica correspondería presumiblemente a *L. berteroana*. Su PPN es de 11,46 gC/m²día en primavera y 0,66 gC/m²día en otoño. Teniendo en cuenta las diferencias entre estaciones, se estableció el supuesto de que la PPN registrada en otoño aplica para la mitad del año y que la de primavera corresponde a la PPN producida durante la otra mitad.

Los resultados se contrastaron con el secuestro estimado para otras especies en distintos estudios.

c) Modelación conceptual

Se elaboró un modelo conceptual del flujo de carbono a través de una revisión bibliográfica mediante la búsqueda, organización y análisis de información para caracterizar el ecosistema de las macroalgas pardas del orden Laminariales. Un modelo conceptual es un método para representar sistemas complejos que incorporan múltiples relaciones e interacciones (Marín & Delgado, 2008). Es decir, son representaciones simplificadas de la realidad, en donde el modelador, mediante la recopilación de antecedentes y datos de interés, puede reproducir la dinámica del sistema a través de los componentes e interacciones más relevantes (Fath et al., 2011).

La construcción del modelo conceptual se realizó en dos etapas. En la primera, se identificaron las fuentes de las que proviene y donde se almacena el flujo de materia, en este caso, carbono, el cual es captado por un reservorio a partir de su interacción con los componentes bióticos. Dicha interacción es catalogada como un proceso ecosistémico. Las fuentes o reservorios de carbono y los procesos ecosistémicos se

representaron en cajas grises y naranjas, respectivamente. En la segunda etapa, se identificaron los parámetros que determinan esos procesos ecosistémicos y se representaron en cajas de color celeste. Además, en el modelo las flechas verdes muestran la dirección del flujo entre los reservorios en que se acumula materia y las flechas celestes indican a qué proceso afecta cada parámetro. A partir del esquema (Fig. 4), es claro que un reservorio puede actuar como fuente de otro reservorio y un mismo parámetro puede influir en distintos procesos ecosistémicos.

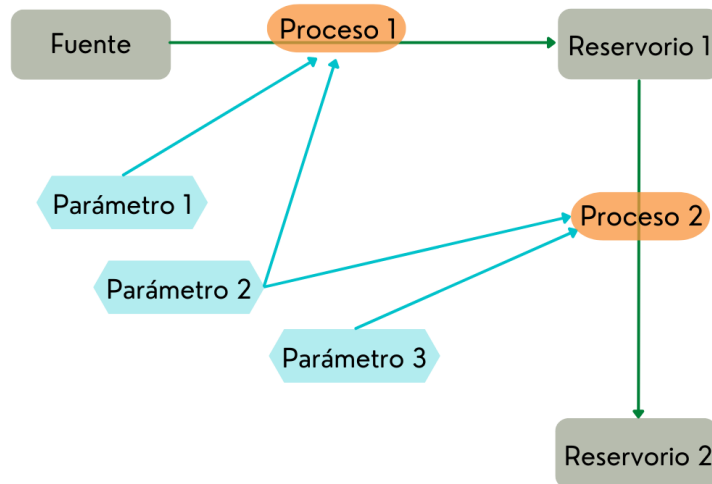


Figura 4. Esquema conceptual para la construcción del modelo. Los recuadros grises corresponden a los reservorios o fuentes, las flechas verdes indican la dirección del flujo entre estos, en naranja se representan los procesos ecosistémicos y las flechas celestes indican qué parámetro, representado en un recuadro celeste, determina qué proceso.

3. Resultados

a) Carbono almacenado

Carbono almacenado en estructuras del talo

El carbono almacenado en ambas especies de huiro negro, independiente de la localidad de origen, varía según la estructura analizada, siendo este significativamente mayor en los estipes y frondas que en el disco de adhesión.

En el caso de *L. berteroa*, los estipes y frondas almacenan un promedio de $0,576 \pm 0,523$ kgC/m², mientras que el disco de adhesión almacena $0,144 \pm 0,130$ kgC/m² (Fig. 5). Este mismo patrón se observa en el caso de *L. spicata*, donde los estipes y frondas almacenan $1,074 \pm 0,831$ kgC/m², mientras que el disco de adhesión almacena, en promedio, $0,224 \pm 0,195$ kgC/m² (Fig. 5). Además, se encontró una diferencia significativa entre el carbono almacenado en los estipes y frondas de *L. berteroa* y *L. spicata*. Sin embargo, no se encontró una diferencia significativa entre el carbono almacenado en los discos de ambas especies (Fig. 5).

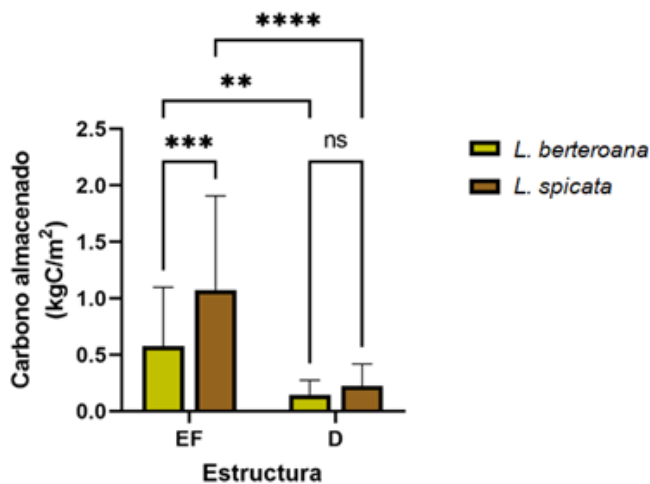


Figura 5. Carbono almacenado en cada estructura del talo según cada especie, obtenido mediante un modelo lineal mixto, donde **: $p < 0,01$, ***: $p < 0,001$, ****: $p < 0,0001$, EF: estipes y frondas y D: disco.

Carbono almacenado en especies de huiro negro

Al comparar entre las especies de huiro negro, se obtuvo que el almacenamiento de carbono de *L. spicata* es significativamente mayor al de *L. berteriana*, como se observa en la Fig. 6. La primera almacena $1,321 \pm 1,070$ kgC/m² en promedio y la segunda, $0,692 \pm 0,605$ kgC/m², es decir, casi el doble.

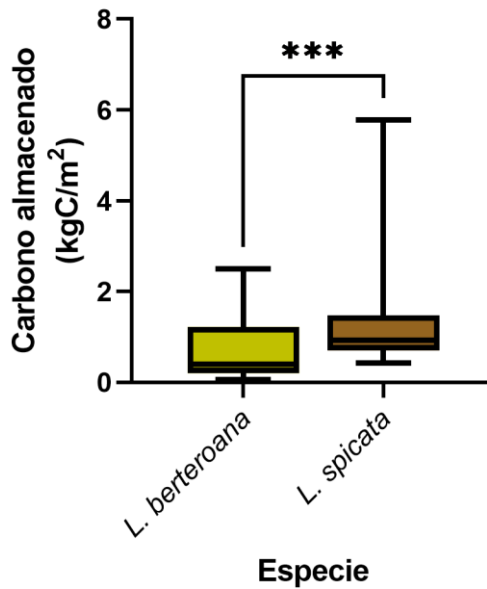


Figura 6. Carbono almacenado como biomasa por cada especie, con la barra mostrando el promedio e indicando el error estándar. Resultado obtenido mediante una prueba de Mann-Whitney, donde ***: $p < 0,001$.

Carbono almacenado en AMERB

El carbono almacenado por *L. berteriana* es en promedio $1,171$ kgC/m² en Punta Frödden y $0,213$ kgC/m² en Totoralillo Norte. En cuanto a *L. spicata*, el almacenamiento de carbono es de $1,712$ kgC/m² en Punta de Talca y $0,930$ kgC/m² en Chigualoco. En la

Tabla III se encuentran los valores del rango de almacenamiento de carbono, además del valor promedio y desviación estándar en cada una de las AMERB.

Tabla III. Valores mínimo, máximo y promedio del carbono almacenado en las distintas AMERB, con su respectiva desviación estándar (SD).

| AMERB | Especie | Carbono almacenado (kg/m ²) | | | |
|-----------------|--------------------------|---|--------|----------|-------|
| | | Mínimo | Máximo | Promedio | SD |
| Punta Frödden | <i>Lessonia berteroa</i> | 0,391 | 2,307 | 1,171 | 0,509 |
| Totalillo Norte | <i>Lessonia berteroa</i> | 0,068 | 0,445 | 0,213 | 0,093 |
| Punta de Talca | <i>Lessonia spicata</i> | 0,459 | 6,057 | 1,712 | 1,336 |
| Chigualoco | <i>Lessonia spicata</i> | 0,389 | 2,646 | 0,930 | 0,500 |

Luego, los resultados de carbono almacenado por *L. berteroa* y *L. spicata* se contrastan en la Tabla IV con los valores obtenidos para otras especies de macroalgas pardas en distintos lugares del mundo. Es importante tener en cuenta que, en función de poder comparar estos resultados, los valores fueron calculados considerando solamente el porcentaje de carbono contenido en las frondas y estipes y no el del disco de adhesión. Esto sugiere que en Chile el almacenamiento de carbono promedio reportado en las cuatro AMERB, que es de aproximadamente 1,00 kgC/m², es cinco veces mayor que el valor promedio del almacenamiento reportado para otros géneros y especies como *Macrocystis pyrifera*, *Lessonia flavicans*, *Lessonia trabeculata*, *Ecklonia radiata* y *Laminaria hyperborea* en otros lugares, de 0,18 kgC/m².

Tabla IV. Carbono almacenado por distintas especies de Laminariales en diferentes áreas geográficas.

| Especie | Lugar | Carbono almacenado (kg/m ²) | Referencia |
|-----------------------------|-----------------------------------|---|--------------------------------|
| <i>Ecklonia radiata</i> | Gran Arrecife del Sur (Australia) | 0,32 | Filbee-Dexter & Wernberg, 2020 |
| <i>Laminaria hyperborea</i> | Atlántico Nordeste (Gran Bretaña) | 0,14 | Pessarrodona et al., 2018 |
| <i>Macrocystis pyrifera</i> | Islas Falkland (Malvinas) | 0,09 | Bayley et al., 2017 |
| <i>Macrocystis pyrifera</i> | Islas Falkland (Malvinas) | 0,04 | Bayley et al., 2021 |
| <i>Lessonia flavicans</i> | Islas Falkland (Malvinas) | 0,05 | Bayley et al., 2021 |
| <i>Lessonia trabeculata</i> | Islas Falkland (Malvinas) | 0,17 | Bayley et al., 2021 |
| <i>Lessonia trabeculata</i> | San Juan de Marcona (Perú) | 0,43 | Aller-Rojas et al., 2020 |
| <i>Lessonia berteriana</i> | Punta Frödden (Chile) | 1,17 | este estudio |
| <i>Lessonia berteriana</i> | Totalillo Norte (Chile) | 0,21 | este estudio |
| <i>Lessonia spicata</i> | Punta de Talca (Chile) | 1,71 | este estudio |
| <i>Lessonia spicata</i> | Chigualoco (Chile) | 0,93 | este estudio |

b) Carbono secuestrado

En Chile, las especies de *L. berteriana* y *L. spicata* secuestran 223,4 gC/m²año. Este resultado se contrasta con los valores obtenidos en distintos estudios sobre otras especies de macroalgas pardas (Tabla V) y se observa que *M. pyrifera*, *L. flavicans*, *L. trabeculata* y *E. radiata* secuestran menos de 101 gC/m²año. Solamente *L. hyperborea*, que secuestra 317,2 gC/m²año, supera el valor de secuestro de carbono de las especies en Chile.

Tabla V. Carbono secuestrado por distintas especies de Laminariales en diferentes áreas geográficas, según su productividad primaria neta (PPN). En el caso de *Laminaria hyperborea*, Pessarrodona et al. (2018) a diferencia de los demás autores, en lugar de calcular el secuestro de carbono como un porcentaje de la PPN, evalúan la liberación de materia orgánica como detritus particulado, lo que ocurre por el desprendimiento de individuos completos de sus sustratos y por la pérdida de tejido de las láminas o frondas. Esto lo hacen cuantificando la tasa de desprendimiento de individuos maduros (Pessarrodona et al. 2018).

| Especie | Lugar | PPN (gC/m ² año) | Carbono secuestrado (gC/m ² año) | Referencia |
|-----------------------------|-----------------------------------|-----------------------------|---|--------------------------------|
| <i>Ecklonia radiata</i> | Gran Arrecife del Sur (Australia) | 388,59 | 39,25 | Filbee-Dexter & Wernberg, 2020 |
| <i>Laminaria hyperborea</i> | Atlántico Nordeste (Gran Bretaña) | - | 317,2 | Pessarrodona et al., 2018 |
| <i>Macrocystis pyrifera</i> | Islas Falkland (Malvinas) | 985 | 100,92 | Bayley et al., 2017 |
| <i>Macrocystis pyrifera</i> | Islas Falkland (Malvinas) | 985 | 97,47 | Bayley et al., 2021 |
| <i>Lessonia flavicans</i> | Islas Falkland (Malvinas) | 985 | 97,47 | Bayley et al., 2021 |
| <i>Lessonia trabeculata</i> | Islas Falkland (Malvinas) | 985 | 97,47 | Bayley et al., 2021 |
| <i>Lessonia berteroaana</i> | Punta Frödden (Chile) | 2211,9 | 223,4 | este estudio |
| <i>Lessonia berteroaana</i> | Totalillo Norte (Chile) | 2211,9 | 223,4 | este estudio |
| <i>Lessonia spicata</i> | Punta de Talca (Chile) | 2211,9 | 223,4 | este estudio |
| <i>Lessonia spicata</i> | Chigualoco (Chile) | 2211,9 | 223,4 | este estudio |

c) Modelo conceptual

Primera etapa: Reservorios de carbono y procesos ecosistémicos

El ciclo del carbono en el océano, en sus formas orgánicas e inorgánicas está gobernado por procesos físicos y biológicos, conocidos como bomba física o de solubilidad y bomba biológica, que actúan incrementando las concentraciones de CO₂

bajo el agua (Gattuso et al., 1998). La bomba física está dada por el intercambio atmósfera-océano y la circulación oceánica, mientras que la bomba biológica, por el proceso de fotosíntesis, de respiración y el destino de la materia orgánica (Gattuso et al., 1998). La dinámica descrita se retrata en el modelo conceptual de la Fig. 7.

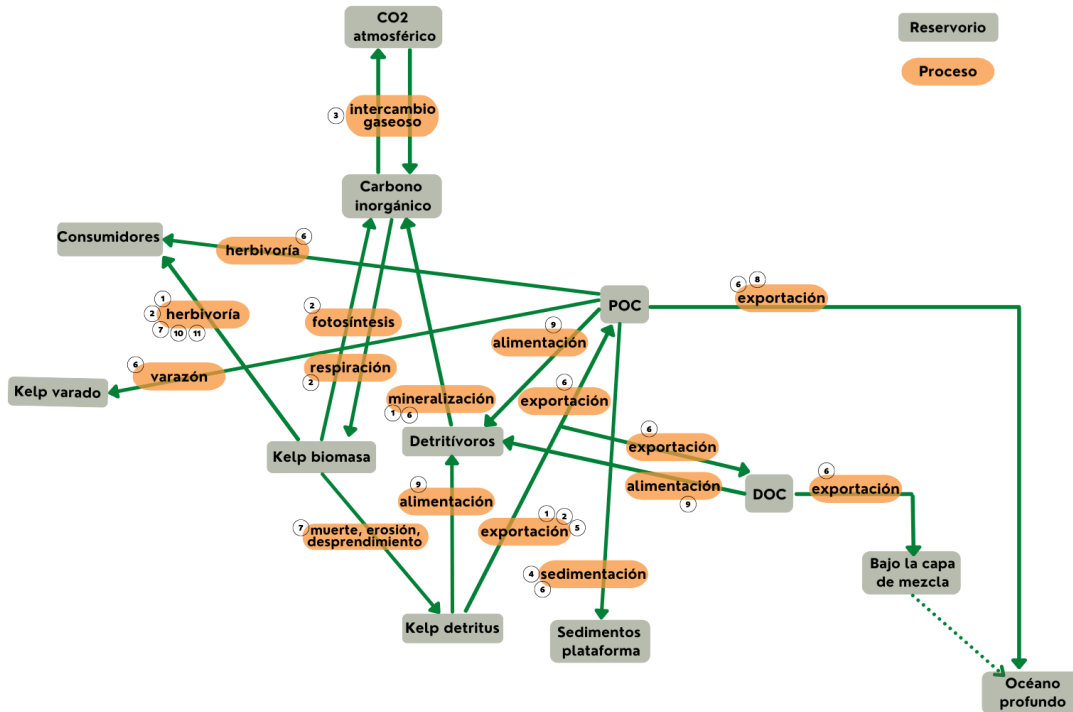


Figura 7. Modelo conceptual de flujo de carbono entre reservorios y procesos que lo determinan en el ecosistema de las macroalgas pardas. Los números corresponden a las siguientes referencias: 1. Duarte & Cebrián, 1996; 2. Edding et al, 2006; 3. Gattuso et al., 1998; 4. Hill et al., 2015; 5. Hobday, 2000; 6. Krause-Jensen & Duarte, 2016; 7. Krumhansl & Scheibling, 2012; 8. Ortega et al., 2019; 9. Tala & Edding, 2007; 10. Vega et al., 2016; 11. Villouta & Santelices, 1984.

El CO₂ atmosférico que ingresa al agua reacciona formando ácido carbónico, que se disocia parcialmente para dar bicarbonato y protones (Gattuso et al., 1998). Como gas disuelto, el CO₂ está presente en cantidades muy pequeñas en el agua de mar. De

hecho, la especie química más abundante es el bicarbonato, que es la que se consume por fotosíntesis (Álvarez, 2007). La fotosíntesis es el proceso mediante el cual el carbono inorgánico es incorporado en forma de biomasa en las macroalgas pardas (Edding et al., 2006). Una parte de esa biomasa es directamente consumida por herbivoría (Duarte & Cebrián, 1996; Krumhansl & Scheibling, 2012; Villouta & Santelices, 1984; Vega et al., 2016) y otra parte se erosiona, se desprende o muere, transformándose en detritus (Krumhansl & Scheibling, 2012). En el caso de las algas Laminariales, que crecen en sedimentos rocosos, el detritus no queda enterrado en el lecho marino a causa de la sedimentación (Hill et al., 2015), pero una parte es consumida por detritívoros que en un proceso de remineralización vuelven a transformarlo en carbono inorgánico (Krause-Jensen & Duarte, 2016). Además, otra parte del detritus se exporta fuera del bosque de algas (Hobday, 2000), ya sea en forma de Carbono Orgánico Disuelto (DOC) o Carbono Orgánico Particulado (POC) (Krause-Jensen & Duarte, 2016), según su tamaño. El POC puede llegar a varar en la playa u orilla de costa, puede ser consumido por herbívoros o detritívoros, sedimentarse en suelos de la plataforma continental o bien, ser exportado al océano profundo (Krause-Jensen & Duarte, 2016). El DOC, por su parte, puede ser consumido por detritívoros o exportarse bajo la capa de mezcla, desde donde hay altas oportunidades de que llegue al océano profundo (Krause-Jensen & Duarte, 2016).

Segunda etapa: Parámetros que determinan los procesos ecosistémicos

Luego de la primera etapa, se incorporaron al modelo conceptual de la Fig. 7 los parámetros o factores que determinan los procesos ecosistémicos que permiten el flujo de carbono entre reservorios, como se observa en la Fig. 8.

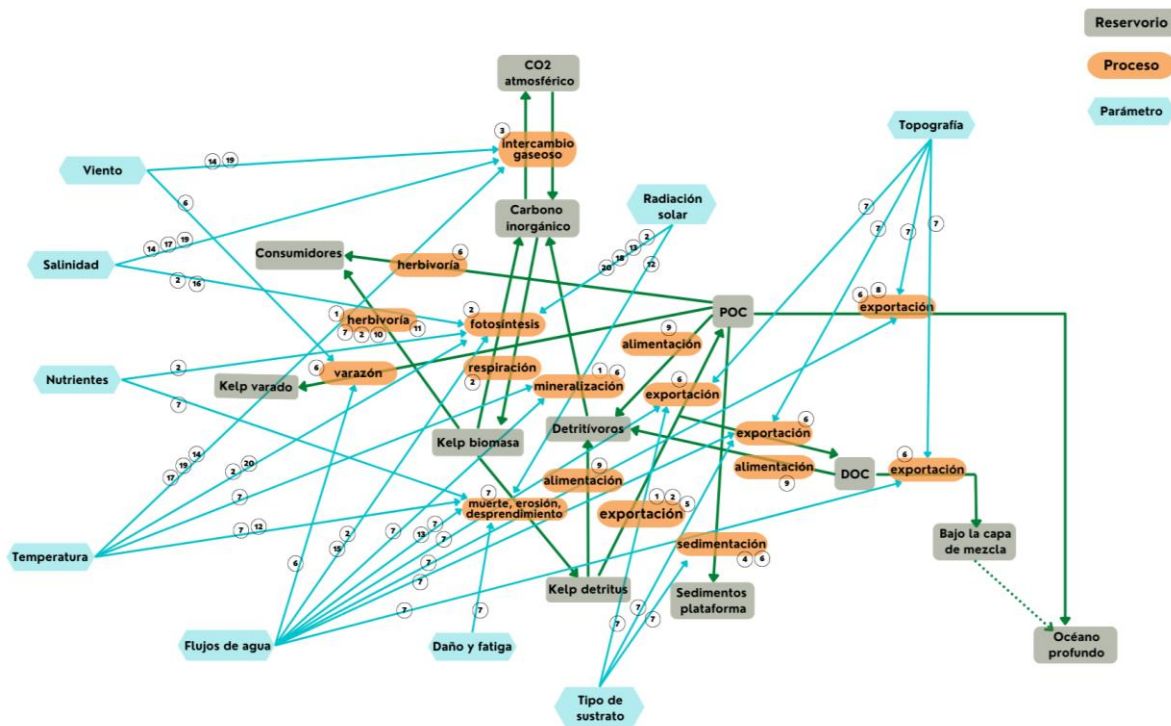


Figura 8. Modelo conceptual de flujo de carbono entre reservorios, procesos y parámetros que lo determinan en el ecosistema de las macroalgas pardas. Los números corresponden a las siguientes referencias: 1. Duarte & Cebrián, 1996; 2. Edding et al., 2006; 3. Gattuso et al., 1998; 4. Hill et al., 2015; 5. Hobday, 2000; 6. Krause-Jensen & Duarte, 2016; 7. Krumhansl & Scheibling, 2012; 8. Ortega et al., 2019; 9. Tala & Edding, 2007; 10. Vega et al., 2016; 11. Villouta & Santelices, 1984; 12. Barrón et al., 2014; 13. Bekkby et al., 2014; 14. De La Cruz et al., 2010; 15. Hurd, 2000; 16. Lobban & Harrison, 1994; 17. Macreadie et al., 2019; 18. Nelson & Cox, 2009; 19. Takashi et al., 1993; 20. Wernberg et al., 2019.

Ingreso de carbono al océano

El CO₂ atmosférico entra al océano por intercambio gaseoso, dependiendo de la velocidad del viento y de la diferencia de las presiones parciales entre la atmósfera y el océano (Gattuso et al., 1998). Y la cantidad de CO₂ captado por el agua de mar es función de la temperatura a través del efecto de la solubilidad (Gattuso et al., 1998). La

solubilidad del CO₂ en el agua de mar es mayor que la de otros compuestos como el nitrógeno y el oxígeno, puesto que el CO₂ disuelto reacciona con el agua formando ácido carbónico y sus productos de disociación, bicarbonato y carbonato (Álvarez, 2007). Entonces, se tiene que la distribución del CO₂ en el océano depende de la solubilidad del gas y de factores físicos como la temperatura, salinidad, surgencias y vientos, entre otros (Takahashi et al., 1993; Macreadie et al., 2019).

Los factores biológicos también juegan un papel importante en la distribución de carbono en el océano y en la presión parcial de dióxido de carbono (pCO₂) atmosférica. Los hábitats costeros con vegetación son ecosistemas que actúan como fuertes reservorios de CO₂, lo que se refleja en los valores de pCO₂ en el aire y bajo el agua, impulsando una absorción neta del CO₂ atmosférico (Duarte, 2017). De esta manera, la bomba biológica es responsable del 75% de la diferencia del dióxido de carbono total entre las aguas superficiales y las profundas, el resto se debe a las diferencias de solubilidad por temperatura (Álvarez, 2007). Por lo tanto, los procesos biológicos afectan la capacidad del océano para absorber CO₂ antropogénico porque influyen en la composición química de las aguas superficiales (Takahashi et al., 1993; Álvarez, 2007; Macreadie et al., 2019).

Carbono en las macroalgas pardas

Las macroalgas pardas realizan fotosíntesis, proceso mediante el cual convierten energía luminosa en energía química (Edding et al., 2006). Este proceso consta de una serie de reacciones luminosas y reacciones de asimilación del carbono. Las primeras dependen de la absorción de luz, realizada por la clorofila y por pigmentos accesorios como la fucoxantina que aumentan la gama de absorción (Nelson & Cox, 2009). La luz

impulsa un flujo de electrones en los cloroplastos, produciendo NADPH y ATP. Luego, con esa energía suministrada y el poder reductor del NADPH, se forman glúcidos a partir de CO₂ y agua (Nelson & Cox, 2009). Entonces, la radiación solar tendrá implicancias fisiológicas en las macroalgas (Edding et al., 2006).

Sin embargo, la utilización de luz, agua y CO₂ para producir compuestos orgánicos, también depende de otros factores, como la temperatura, la desecación y salinidad, el movimiento del agua y la disponibilidad de nutrientes (Edding et al., 2006).

La temperatura controla el metabolismo de las algas, que determina la cantidad de fotosíntesis que puede ocurrir. En general, por sobre los 27°C y por debajo de los 0°C hay poca actividad metabólica (Edding et al., 2006). En el caso del huiro negro, la temperatura adecuada para la germinación de meiosporas, el desarrollo de gametofitos y el crecimiento de esporofitos es entre los 10 y 14°C (Avila et al., 1985).

El fenómeno de El Niño-Oscilación del Sur (ENOS), que es un evento de nivel global, tiene distintos efectos en las masas de agua, entre ellos, el aumento de la temperatura (Schwing et al., 2002). Históricamente, eventos de ENOS producen procesos de extinción local y recolonización de las praderas de huiro negro en el norte de Chile (Camus, 1994). Por ejemplo, entre 1982 y 1983, este fenómeno provocó una gran mortalidad de algas del grupo de Laminariales (Edding, 2001).

Además, en el océano, existen variaciones en la salinidad, dependiendo del origen de las masas de agua y de la cercanía a desembocadura de cursos de aguas continentales (Edding et al., 2006). En las macroalgas, se ha encontrado que la salinidad puede afectar partes del ciclo reproductivo, como la viabilidad de los gametos (Santelices, 2002). También pueden verse afectadas por la desecación, término equivalente al de deshidratación cuando se trata de algas marinas (Lobban & Harrison, 1994), en especial en aquellas que habitan la zona intermareal (Edding et al., 2006). En

el caso del huiro negro, Fonck et al. (1998) observaron que los factores de salinidad y desecación influyen, pues en su estudio la liberación de meiosporas aumentó tras un cambio osmótico al lavar las láminas reproductivas con agua potable, con períodos de desecación de 6 horas.

El movimiento del agua, por su parte, también tiene un efecto en el metabolismo de las algas, ya que facilita el transporte de iones desde y hacia la célula (Hurd, 2000). En la macroalga parda *L. trabeculata*, junto con la modificación del metabolismo, el movimiento de agua hace que varíe su morfología (Venegas et al., 1993). Así, en lugares protegidos, las láminas tienden a ser más anchas y delgadas, mientras que en sectores con mayor movimiento, son más angostas y gruesas (Edding et al., 2006). Adicionalmente, hay que tener en cuenta que en especies que habitan la zona intermareal, los períodos de marea alta y de marea baja generan fluctuaciones de la temperatura que pueden ser considerables y afectar su metabolismo y crecimiento (Rico & Fredriksen, 1996). Entonces, *L. berteroana* y *L. spicata*, que habitan el intermareal y enfrentan los cambios de mareas, igualmente están expuestas a esas variaciones de temperatura dadas por el cambio de marea.

Los nutrientes son fundamentales para el crecimiento de las algas (Edding et al., 2006). Por ello, la disponibilidad de macronutrientes como el nitrógeno o el fósforo es clave. En cuanto a los micronutrientes, entre ellos, hierro y zinc, su disponibilidad tanto en el medio externo como en los tejidos del alga, también es una limitante para el crecimiento (Martin et al.; 1994, Edding et al., 2006). Y entre los efectos que tienen los eventos de ENSO sobre las masas de agua en las costas de Chile está la disminución de los nutrientes (Schwing et al., 2002). Se ha observado que la falta de nutrientes reduce la sensibilidad a la luz, afectando la fotosíntesis (Edding et al., 2006).

Carbono hacia consumidores primarios

La herbivoría, que corresponde al consumo de plantas vivas por algunos organismos heterótrofos (Villouta & Santelices, 1984), se lleva un porcentaje de la biomasa de macroalgas (Duarte & Cebrián, 1996). A modo general, la acción de los herbívoros depende de una compleja red de factores asociados con la abundancia relativa de alimento en el hábitat, el valor nutricional de cada bocado y la exposición al riesgo de ser capturados por sus depredadores (Gowda et al., 2014). Las macroalgas se pueden defender de los herbívoros, tanto generalistas como especialistas, según sus rasgos morfológicos y/o características químicas (Rothäusler et al., 2005) o bien mediante la coalescencia y quimerismo, como ocurre en el huiro negro (Rodríguez et al., 2013; González et al., 2014). Los herbívoros que enfrentan las especies de *Lessonia* en Chile son variados, incluyendo moluscos, crustáceos, equinodermos y peces. Por ejemplo, *L. trabeculata* es consumido por el erizo de mar *Tetrapygus niger* y el caracol marino *Tegula tridentata* (Vásquez, 1989). El erizo *T. niger* también consume huiro negro, junto con el anfípodo *Hyale hirtipalma* (Rothäusler et al., 2005) y el caracol marino *Scurria scurra* (Vega et al., 2016). Los peces *Aplodactylus punctatus*, *Girella laevis*, *Isacia conceptionis* también consumen macroalgas pardas (Pérez-Matus et al., 2012).

Carbono en el detritus

En algunas macroalgas pardas, el detritus se produce mediante dos mecanismos principales: el desprendimiento de un individuo completo de su sustrato y la pérdida de tejido de las láminas (Pessarrodona et al., 2018). Sobre los parámetros que influyen en la tasa de degradación y producción de detritus de las algas marinas, Krumhansl &

Scheibling (2012), hacen un resumen a partir de las estimaciones de producción de detritus de las poblaciones en todo el mundo. Se identifican factores ambientales y biológicos que regulan este proceso. Los factores son el movimiento del agua impulsado por olas y corrientes, tormentas, arrastre por frondas desprendidas, daño y fatiga (producido por carga, abrasión, herbivoría, incrustación de bivalvos y briozoos), temperatura del agua y disponibilidad de nutrientes (Krumhansl & Scheibling, 2012; Barrón et al. 2014). Además, la disponibilidad de luz también influye en la liberación del DOC (Barron et al., 2014).

Destinos del detritus

Finalmente, la degradación del detritus depende de la temperatura, condiciones de flujo de agua y resuspensión. La exportación del detritus está dada por sus características físicas, como tamaño y flotabilidad, por procesos de transporte físico, es decir, las corrientes, por la topografía y por las características del sustrato (Krumhansl & Scheibling, 2012).

4. Discusión

En este estudio se cuantificó el potencial de almacenamiento y secuestro de carbono del huiro negro en AMERB del norte de Chile. En cuanto al almacenamiento de carbono, de las estructuras del talo, frondas y estipes almacenan cuatro veces más que el disco de adhesión y, en cuanto a las especies de huiro negro, *L. spicata* almacena casi el doble de carbono que *L. berteroaana*. Además, respecto a cada AMERB, *L. berteroaana* almacena en promedio 1,17 kgC/m² en Punta Frödden y 0,21 kgC/m² en Totalillo Norte, mientras que *L. spicata* almacena 1,71 kgC/m² en Punta de Talca y 0,93 kgC/m² en Chigualoco. Los resultados sugieren que el almacenamiento de carbono promedio de ambas especies de huiro negro es cinco veces mayor al promedio de otras especies de Laminariales. En cuanto al secuestro de carbono de *L. berteroaana* y *L. spicata*, se encontró que este es de 223,4 gC/m²año, valor más de dos veces superior a la mayoría de las otras especies con las que se comparó. Finalmente, se elaboró un modelo conceptual para comprender los procesos de almacenamiento y secuestro de carbono en macroalgas del orden Laminariales, logrando identificar los procesos que permiten el flujo entre los reservorios de carbono y los parámetros que determinan dichos procesos, y dando cuenta de las brechas de conocimiento en torno a los procesos de almacenamiento y secuestro en su conjunto.

En cuanto a las variaciones por estructura del talo, los resultados muestran que en ambas especies los estipes y frondas almacenan significativamente más carbono que el disco de adhesión (Fig. 6). Para cuantificar el almacenamiento de carbono, es frecuente la utilización de las frondas como proxy del carbono total almacenado. Sin embargo, nuestros resultados sugieren que posiblemente sobreestiman los valores reales de almacenamiento de carbono en entornos naturales. Esta diferencia de

almacenamiento entre las estructuras del talo podría tener relación con la función de ellas, puesto que el rol del disco es el de fijación al sustrato, mientras que el de los estipes y frondas es de conducción y asimilación (Scagel et al., 1983). Esto quiere decir que el proceso de fotosíntesis toma lugar en las frondas, por lo tanto, hay una elevada concentración de carbohidratos en dichas estructuras y es desde allí que se abastece de glúcidos al resto del individuo. Además, tal como ocurre en las plantas, donde la diferenciación y elongación de los meristemas que darán origen a los órganos reproductivos o vegetativos se realiza en las ramas (Watson & Casper, 1984), el tejido reproductivo de algunas macroalgas pardas está principalmente en las frondas (González et al., 2012), haciendo que el carbono se almacene allí en forma de carbohidratos o compuestos de reserva. Cabe mencionar que no se obtuvo una diferencia significativa en el almacenamiento de carbono del disco de adhesión entre las dos especies de huiro negro, pero sí en estipes y frondas (Fig. 6). Por lo tanto, la diferencia entre el carbono almacenado por *L. berteroana* y *L. spicata* estaría dada por la biomasa de frondas y estipes y podría deberse a algún atributo morfológico.

En cuanto a las diferencias entre especie de huiro negro, se obtuvo que *L. spicata* almacena significativamente más carbono que *L. berteroana* (Fig. 5). González et al. (2012) estudiaron ambas especies y encontraron diferencias en su morfología externa e interna. En términos de la morfología externa, una primera diferencia es la del tamaño. Los individuos de *L. spicata* son de menor longitud que los de *L. berteroana* (González et al., 2012). El largo del estipe entre el disco de adhesión y la primera dicotomía también es más pequeño en *L. spicata* (González et al., 2012). Además, los individuos de esta especie poseen el pedicelo que sostiene las hojas más corto. Sin embargo, las frondas de *L. spicata* presentan el doble de dicotomías en comparación con las de *L. berteroana* (González et al., 2012). En relación con la morfología interna, ambas especies poseen

una o dos capas de células dérmicas, seguidas por varias capas de tejido cortical y una médula formada por células esféricas e hifas entrelazadas (González et al., 2012). Pero los individuos de *L. spicata* tienen más filas de células formando la corteza y sus células corticales tienen un diámetro más pequeño (González et al., 2012). Justamente es en estas células donde ocurre la fotosíntesis (Gómez et al., 2007), es decir, la fijación de carbono. Adicionalmente, en esta especie, hay mayor abundancia de elementos filamentosos en la médula (González et al., 2012). Para saber si la morfología interna de ambas especies influye realmente en el almacenamiento de carbono, habría que estudiar más a fondo las diferencias entre las células corticales y medulares. Sin embargo, en base a estos antecedentes, la morfología básica de ambas especies de huiro negro si podría influir en su diferencia de almacenamiento de carbono. También, podría ocurrir que exista otro atributo morfológico que las diferencie, por ejemplo, que el grosor de las frondas de *L. spicata* sea mayor, lo que resultaría interesante de evaluar en futuras investigaciones. Finalmente, dado que la densidad de individuos es mayor en *L. spicata*, según este estudio, también podría ser un factor clave para explicar estas diferencias.

Respecto a los resultados sobre el almacenamiento de carbono en las AMERB, medido como kgC/m^2 , la diferencia entre el huiro negro y las demás especies de Laminariales podría deberse a que, en general, la densidad es mayor en Chile (Anexo 3) y a que en aquellos casos donde la densidad es superior a la de Chile, la biomasa es inferior. En relación con la biomasa, el tamaño del alga podría tener una influencia en el almacenamiento de carbono y, a excepción de *M. pyrifera* (UCN, 2018), estas especies son más pequeñas que el huiro negro, el que llega a medir incluso 6 metros de longitud (González et al., 2012). *L. hyperborea* mide en promedio 2 metros y puede llegar a alcanzar los 3 metros de longitud, pero consta de un solo estipe largo (Bekkby et al., 2014), *E. radiata* mide aproximadamente 1 metro de largo, llegando a alcanzar hasta 2

metros (Wernberg et al., 2003) y *L. trabeculata* crece hasta los 2,5 metros (Villouta & Santelices, 1986).

Además, los resultados indican que el secuestro de carbono realizado por el huiro negro es en promedio 1,8 veces mayor que el promedio reportado para otras especies de macroalgas pardas (Tabla V), lo que depende exclusivamente de la PPN de cada especie y de las condiciones ambientales locales. En este caso, no es posible ver diferencias por AMERB, ya que la metodología para calcular el secuestro de carbono propuesta por Krause-Jensen & Duarte (2016) es en base a la PPN y, además del trabajo realizado por Tala & Edding (2007), no se cuenta con otros estudios de productividad en algas pardas de Chile. Lo anterior es relevante, puesto que la productividad varía según condiciones locales (Tala & Edding, 2005; 2007).

En cuanto al conocimiento que se tiene para evaluar tanto almacenamiento como secuestro de carbono, se identificaron las variables y flujos que tienen implicancias en ambos procesos para las macroalgas pardas, siendo plasmadas en un modelo conceptual. Por una parte, el almacenamiento está relacionado con la producción de biomasa, por lo tanto, tiene que ver con la dinámica de las poblaciones, que varía de forma estacional (Tala & Edding, 2007) y también según la extracción por pesquería en cada localidad. Por otra parte, el secuestro depende de variables físicas y biológicas que exportarán fuera del lecho del alga parte de esa biomasa en forma de detritus (Krause-Jensen & Duarte, 2016). Respecto al almacenamiento de carbono, hay variables que afectan ciertos procesos que están bien documentadas y se han realizado estudios para cuantificar esta relación, como es el caso de los parámetros que determinan el proceso de fotosíntesis. Sin embargo, respecto a la producción de detritus y su traslado fuera del lecho del alga, se desconoce la magnitud en que los parámetros identificados afectan en los procesos que rigen el sistema específicamente en Laminariales. No hay mayores

estudios, además de los trabajos de Krumhansl & Scheibling (2012) y Krause-Jensen & Duarte (2016), que hablan de macroalgas, pero de forma amplia. Esto es una brecha de información pensando en la idea de poder cuantificar el secuestro de *L. berteroa* y *L. spicata*, pues la información existente aún es vaga y los modelos son muy generales. Por lo tanto, es necesario trabajar en modelos matemáticos que integren lo que ocurre a nivel poblacional en la generación de biomasa con lo que ocurre a nivel proceso-funcional en el traspaso de materia.

Cabe destacar que este estudio no estuvo libre de limitaciones, entre ellas, el hecho de que la metodología utilizada para calcular el almacenamiento de carbono usa los valores que se obtienen en base a la biomasa y densidad, por lo tanto, los resultados dependen de características poblacionales. En el caso de *L. berteroa* y *L. spicata*, la biomasa varía siguiendo un patrón estacional (Tala & Edding, 2005). En ese sentido, es relevante la estación en que se realiza el muestreo, lo que podría limitar nuestros resultados, ya que los datos de biomasa en Totalillo Norte fueron tomados en primavera de 2021, a diferencia de las otras AMERB donde fue en invierno de 2021. Además, el porcentaje de peso seco se calculó en base a muestras colectadas en primavera de 2022, mientras que la densidad se midió en invierno de 2021 en Punta de Talca y Chigualoco, en otoño de 2022 en Punta Frödden y en primavera de 2022 en Totalillo Norte. Esta falta de uniformidad en la toma de datos se debe a la complejidad de las colectas, las que muchas veces dependen de las condiciones climáticas (eg., marejadas, mareas). Además, otra limitación a considerar es en cuanto a la comparación de almacenamiento y secuestro entre especies del mismo orden, ya que podrían existir diferencias metodológicas en la toma de datos respecto de los otros estudios con que se comparan los resultados. Finalmente, acerca de la metodología para estimar el secuestro de carbono, hay que tener en cuenta que el porcentaje que Krause-Jensen &

Duarte (2016) establecen como carbono secuestrado de la PPN es un valor que se obtiene mediante una aproximación de Monte Carlo aplicada a la recopilación de datos de distintos informes de carbono en sumideros en el océano, principalmente de algas pardas y verdes (Krause-Jensen & Duarte, 2016). En esta aproximación, además de juntar especies de diferentes líneas evolutivas, se mezclan datos de especies submareales con especies intermareales, lo que claramente podría estimar de forma incorrecta los parámetros asociados al carbono.

A pesar de las limitaciones, este estudio ofrece una primera aproximación sobre el aporte del huiro negro al almacenamiento y secuestro de carbono en las costas chilenas. De manera general, si se analizan las diferencias en el almacenamiento de carbono por estructura del talo y especie y, además se considera que la dinámica en las poblaciones de *L. berteroana* y *L. spicata* está retratada por sus valores de biomasa y densidad en cada AMERB, que a su vez están marcadas principalmente por variables climáticas según la estación del año, queda expuesta la importancia de tratar de incorporar dichas variables de estacionalidad, morfología y demografía en las metodologías de cálculo del carbono capturado y almacenado por el huiro negro. Adicionalmente, considerando que en Chile el huiro negro es un recurso que se explota intensivamente y desde bancos naturales, debería existir un registro nacional de la información técnica de sus poblaciones. En ese sentido, la SUBPESCA en conjunto con SERNAPESCA han trabajado en el levantamiento de información sobre el estado de las poblaciones y los desembarques. De hecho, en los últimos años se han realizado diversos estudios de evaluaciones directas e indirectas (e.g., González et al., 2002; Vásquez et al., 2008; Bitecma, 2018; UCN, 2018; ECOS, 2020). No obstante, dado que los resultados a nivel nacional no se encuentran estandarizados, no es posible compararlos. Las metodologías utilizadas en dichos estudios para medir el estado de las

diferentes poblaciones son similares, mas no iguales ni comparables y, a pesar de que el Instituto de Fomento Pesquero (IFOP) elaboró un procedimiento de muestreo para AMERB en 2019 (SUBPESCA, 2019), este sigue dejando abierta, por ejemplo, la opción de entregar los resultados de biomasa en unidades de masa o en unidades de masa por unidad de área, lo que puede resultar problemático si se desconoce la extensión total de la zona de estudio para así poder transformar los datos.

Además, para tener un valor más certero para aplicar estrategias de mitigación asociadas al carbono azul, mediante la propuesta de Krause-Jensen & Duarte (2016), se hace urgente evaluar cuánta biomasa se produce por unidad de tiempo en las distintas AMERB. Sin embargo, existen otras maneras de estimar el secuestro de carbono realizado por macroalgas pardas, como es el caso de la metodología aplicada por Watanabe et al. (2020) con *Sargassum* o Pessarrodona et al. (2018) con *Laminaria hyperborea*. En este último estudio, se estima la magnitud del flujo de carbono vía desprendimiento de individuos completos de su sustrato o pérdida de tejido de las frondas y encuentran una relación entre la temperatura y la exportación de POC (Pessarrodona et al., 2018), apoyando la idea de que los patrones de estacionalidad estarían afectando el secuestro de carbono. También, existen estudios que muestran una alta abundancia de ADN de Laminariales entre los 3000 y 4000 m de profundidad en el océano (Ortega et al., 2019). Por lo tanto, hay una consistencia con la idea de que se exporta carbono fuera del bosque de algas y resulta imprescindible estudiar a nivel local y específico esa transferencia de materia orgánica que podría llegar a los sedimentos de la plataforma continental o al océano profundo.

A la luz de estos resultados, en que el potencial de almacenamiento y secuestro de carbono de *L. berteriana* y *L. spicata* es mayor al de otras especies de Laminariales, se refuerza la necesidad de priorizar la implementación de acciones locales de manejo

del recurso, que incorporen el registro de variables como zona del talo, estacionalidad, población, especies, entre otros. Por otra parte, se hace urgente desarrollar estrategias que maximicen la gestión contra el cambio climático, asociadas a las políticas de protección de estos bosques de macroalgas o programas de repoblamiento como soluciones basadas en la naturaleza (SbN), que permitan sinérgicamente la mitigación y adaptación a estos cambios para disminuir sus impactos en los territorios y sus habitantes.

5. Conclusiones

A partir de los resultados de este estudio y teniendo en cuenta sus limitaciones, se concluye que:

- Hay variación de almacenamiento de carbono entre las distintas estructuras del talo del huiro negro, ya que frondas y estipes almacenan más carbono que el disco de adhesión.
- Hay variación de almacenamiento de carbono entre las especies hermanas que se comercializan bajo el mismo nombre, pues *L. spicata* almacena más carbono que *L. berteriana*.
- El almacenamiento de carbono del huiro negro en Punta Frödden, Totoralillo Norte, Punta de Talca y Chigualoco es en promedio cinco veces mayor al promedio de otras especies de Laminariales en otras áreas geográficas.
- El huiro negro secuestra 223,4 gC/m²año, mientras que la mayoría de las otras especies con que se comparó secuestran menos de la mitad.
- Las variables que explican el almacenamiento y secuestro de carbono son poblacionales (biológicas, morfológicas) y ambientales (ecológicas, biogeoquímicas, físicas) y en Chile existen brechas de información principalmente respecto a la producción de detritus y su traslado fuera del bosque de macroalgas.

6. Bibliografía

- Aller-Rojas, O., Moreno, B., Aponte, H. & Zavala, J. (2020). Carbon storage estimation of *Lessonia trabeculata* kelp beds in Southern Peru: an analysis from the San Juan de Marcona region. *Carbon Management*, 11(5): 525-532.
- Alvarez, S. (2007). Principios generales del ciclo del carbono en el océano. En: Hernández, B. & Gaxiola, G. (eds.), *Carbono en los Ecosistemas Acuáticos de México*. SEMARNAT, INE, CICESE, 11-28.
- Ávila, M., Hoffmann, A.J. & Santelices, B. (1985). Interacciones de temperatura, densidad de flujo fotónico y fotoperíodo sobre el desarrollo de etapas microscópicas de *Lessonia nigrescens* (Phaeophyta, Laminariales). *Revista Chilena de Historia Natural*, 58: 71-82.
- Bala, G. (2013). Digesting 400 ppm for global mean CO₂ concentration. *Current Science* 104: 1471-1472.
- Barrales, H.L. & Lobban, C. S. (1975). The comparative ecology of *Macrocystis pyrifera*, with emphasis on the forests of Chubut, Argentina. *Journal of Ecology*, 63 (2): 657-677.
- Barrón, C., Apostolaki, E.T. & Duarte, C.M. (2014). Dissolved organic carbon fluxes by seagrass meadows and macroalgal beds. *Frontiers in Marine Science*, 1: 42.
- Bayley, D.T.I., Marengo, I. & Pelembe, T. (2017). Giant kelp "blue carbon" storage and sequestration value in the Falkland Island. *South Atlantic Environment Research Institute*. 27 pp.
- Bayley, D.T.I., Brickle, P., Brewin, P.E., Golding, N. & Pelembe, T. (2021). Valuation of kelp forest ecosystem services in the Falkland Islands: A case study integrating blue carbon sequestration potential. *One Ecosystem*, 6.
- Bekkby, T., Rinde, E., Gundersen, H., Norderhaug, K. M., Gitmark, J. K. & Christie, H. (2014). Length, strength and water flow: relative importance of wave and current exposure on morphology in kelp *Laminaria hyperborea*. *Marine Ecology Progress Series*, 506: 61-70.
- Bitecma. (2018). Diagnóstico de la situación de la pesquería de algas pardas y propuesta de manejo en la V y VI regiones. Informe Final FIPA N° 2016-45. 262 pp.
- Camus, P.A. (1994). Dinámica geográfica en las poblaciones de *Lessonia nigrescens* Bory (Pheophyta) en el norte de Chile: importancia de la extinción local durante eventos El Niño de gran intensidad. *Revista de Investigaciones Científicas y Tecnológicas, Serie Ciencias del Mar*, 3: 58-70.

Chen, S., Xu, K., Ji, D., Wang, W., Xu, Y., Chen, C. & Xie, C. (2020). Release of dissolved and particulate organic matter by marine macroalgae and its biogeochemical implications. *Algal Research*, 52.

Collantes, G., Riveros, R. & Acevedo, M. (1997). Fenología reproductiva de *Durvillaea antarctica* (Phaeophyta, Durvillaeales) del intermareal de caleta Montemar, Chile central. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 32(2): 111-116.

Decreto N°49. CHILE. Crea Consejo Nacional para la implementación de la Agenda 2030 para el Desarrollo Sostenible. Ministerio de Relaciones Exteriores, Santiago, Chile, 24 de mayo de 2016.

De La Cruz, M.E., Valdez, J.E., Gaxiola, G., Mariano, M. & Espinosa, T.L. (2010). Flujos de CO₂ océano-atmósfera. En: Gaxiola, G. & Durazo, R. (eds.), *Dinámica del Ecosistema Pelágico frente a Baja California 1997-2007*. SEMARNAT, INE, CICESE, UABC, 165-180.

Duarte, C.M. (2017). Reviews and syntheses: Hidden forests, the role of vegetated coastal habitats in the ocean carbon budget. *Biogeosciences*, 14(2): 301-310.

Duarte, C.M. & Cebrián, J. (1996). The fate of marine autotrophic production. *Limnology and Oceanography*, 41(8): 1758-1766.

Duarte, C.M., Gattuso, J.P., Hancke, K., Gundersen, H., Filbee-Dexter, K., Pedersen, M.F., Middelburg, J.J., Burrows, M.T., Krumhansl, K.A., Wernberg, T., Moore, P., Pessarrodona, A., Øberg, S.B., Sousa-Pinto, I., Assis, J., Queirós, A.M., Smale, D.A., Bekkby, T., Serrão, E.A. & Krause-Jensen, D. (2022). Global estimates of the extent and production of macroalgal forests. *Global Ecology and Biogeography*, 31 (7): 1422-1439.

Duarte, C.M., Losada, I.J., Hendriks, I.E., Mazarrasa, I. & Marbà, N. (2013). The role of coastal plant communities for climate change mitigation and adaptation. *Nature Climate Change*, 3: 961-968.

ECOS. (2020). Evaluación de biomasa y análisis del estado de explotación de las praderas naturales de algas pardas (*L. trabeculata*, *L. berteriana/spicata* y *Macrocystis pyrifera*) en las zonas de libre acceso de la III región de Atacama y IV región de Coquimbo. Informe Final FIPA N° 2017-53.

Edding, M. (2001). Diversidad biológica y perturbación ambiental. En: Alveal, K. & Antezana, T. (eds.), *Sustentabilidad de la Biodiversidad. Un problema actual. Bases científico-técnicas. Teorizaciones y proyecciones*. Universidad de Concepción, Concepción, 807-821.

Edding, M., Fonk, E.A. & Macchiavello, J.E. (1994). *Lessonia*. En: Akatsuka I. (ed.), *Biology of Economic Algae*. SPB Academic Publishing, The Hague: 407-446.

Edding, M., Tala, F. & Vásquez, J. (2006). Fotosíntesis, productividad y algas marinas. En: Squeo, F. & Cardemil, L. (eds.), *Fisiología Vegetal*. Ediciones Universidad de La Serena.

Fath, B.D., Jorgensen, S.E., & Scharler, U.M. (2011). Ecological Modeling in Environmental Management: History and Application. En: Wolanski, E. & McLusky, D.S. (eds.), *Treatise on Estuarine and Coastal Science*, 9: 23-33.

Filbee-Dexter, K. & Wernberg, T. (2020). Substantial blue carbon in overlooked Australian kelp forests. *Scientific Reports*, 10: 12341.

Fonck, E., Venegas, M., Tala, F. & Edding, M. (1998). Artificial induction of sporulation in *Lessonia* (Phaeophyta, Laminariales). *Journal Applied of Phycology*, 10: 399-403.

Frigstad, H., Gundersen, H., Andersen, G.S., Borgersen, G., Kvile, K.O., Krause-Jensen, D., Boström, C., Bekkby, T., D'Auriac, M.A., Ruus, A., Thormar, J., Asdal, K. & Hancke, K. (2021). Blue Carbon - climate adaptation, CO₂ uptake and sequestration of carbon in Nordic blue forests, results from the Nordic Blue Carbon Project. Nordic Council of Ministers.

Gattuso, J.P., Frankignoulle, M. & Wollast, R. (1998). Carbon and carbonate metabolism in coastal aquatic ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29(1): 405-434.

Gobierno de Chile. (2022). Nuestro país. [en línea] Disponible en: <https://www.gob.cl/nuestro-pais/>

González, A., Beltran, J., Hiriart-Bertrand, L., Flores, V., De Reviere, B., Correa, J.A & Santelices, B. (2012). Identification of cryptic species in the *Lessonia nigrescens* complex (Phaeophyceae, Laminariales). *Journal of Phycology*, 48(5): 1153-1165.

González, A., Borrás-Chavez, R., Beltrán, J., Flores, V., Vásquez, J.A. & Santelices, B. (2014). Morphological, ultrastructural, and genetic characterization of coalescence in the intertidal and shallow subtidal kelps *Lessonia spicata* and *L. berteroa* (Laminariales, Heterokontophyta). *Journal of Applied Phycology*, 26: 1107-1113.

González, Y., Tapia, C., Wilson, A., Garrido, J. & Ávila, M. (2002). Estrategias de Explotación Sustentable Algas Pardas en la Zona Norte de Chile. Instituto de Fomento Pesquero Informe Final Proyecto FIP N° 2000-19.

Gómez, I., Orostegui, M. & Huovinen, P. (2007). Morpho-functional patterns of photosynthesis in the South Pacific kelp *Lessonia nigrescens*: effects of UV radiation on ¹⁴C fixation and primary photochemical reactions. *Journal of Phycology*, 43, 55-64.

Gowda, J., Gariblandi, L., Pirk, G., Blackhall, M., Chaneton, E., De Paz, M., Diaz, S., Galende, G., Mazía, N., Paritsis, J., Raffaele, E., Relva, M.A. & Sasal, Y. (2014). Herbívoros: actores clave. En: Raffaele, E., De Torres Curth, M., Morales, C.L. & Kitzberger, T. (eds.), *Ecología e Historia Natural de la Patagonia Andina*, Buenos Aires, Argentina.

Hernández-Carmona, G., García, O., Robledo, D. & Foster, M. (2000). Restoration techniques for *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyceae) populations at the southern limit of their distribution in Mexico. *Botanica Marina*, 43: 273-284.

Hill, R., Bellgrove, A., Macreadie, P., Petrou, K., Beardall, J., Steven, A. & Ralph, P. (2015). Can macroalgae contribute to blue carbon? An Australian perspective. *Limnology and Oceanography*, 60: 1689-1706.

Hoffmann, A. & Santelices, B. (1997). *Flora marina de Chile central*. Ediciones Pontificia Universidad Católica de Chile. 432 pp.

Hobday, A. J. (2000). Abundance and dispersal of drifting kelp *Macrocystis pyrifera* rafts in the Southern California Bight. *Marine Ecology Progress Series*, 195: 101-116.

Hurd, C. (2000). Water motion, marine macroalgal physiology and production. *Journal of Phycology*, 36: 453-472.

Jiao, N., Wang, H., Xu, G. & Aricò, S. (2018). Blue carbon on the rise: challenges and opportunities. *National Science Review*, 5: 464-468.

Konotchick, T., Prinnell, P.E., Dayton, P.K. & Leichter, J.J. (2012). Vertical distribution of *Macrocystis pyrifera* nutrient exposure in southern California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 106: 85-92.

Krause-Jensen, D. & Duarte, C.M. (2016). Substantial role of macroalgae in marine carbon sequestration. *Nature Geoscience*, 9 (10): 737-742.

Krause-Jensen, D., Lavery, P., Serrano, O., Marba, N., Masque, P. & Duarte, C.M. (2018). Sequestration of macroalgal carbon: the elephant in the Blue Carbon room. *Biology Letters*, 14: 20180236.

Krumhansl, K. & Scheibling, R. (2012). Production and fate of kelp detritus. *Marine Ecology Progress Series*, 467: 281-302.

Ley N°20.437. CHILE. Modifica la Ley General de Pesca y Acuicultura en materia de Áreas de Manejo y Registro Pesquero Artesanal. Ministerio de Economía, Fomento y Turismo; Subsecretaría de Pesca, Santiago, Chile, 29 de mayo de 2010.

Lobban, C.S. & Harrison, P.J. (1994). Seaweed ecology and physiology. Cambridge University Press. New York. 366 pp.

Mabin, C.J.T., Johnson, C.R. & Wright, J.T. (2019). Physiological response to temperature, light, and nitrates in the giant kelp *Macrocystis pyrifera* from Tasmania, Australia, Marine Ecology Progress Series, 614: 1-19.

Macreadie, P.I., Anton, A., Raven, J.A., Beaumont, N., Connolly, R.M., Friess, D.A., Kelleway, J.J., Kennedy, H., Kuwae, T., Lavery, P.S., Lovelock, C.E., Smale, D.A., Apostolaki, E.T., Atwood, T.B., Baldock, J., Bianchi, T.S., Chmura, G.L., Eyre, B.D., Fourqurean, J.W., Hall-Spencer, J.M., Huxham, M., Hendriks, I.E., Krause-Jensen, D., Laffoley, D., Luisetti, T., Marbà, N., Masque, P., McGlathery, K.J., Megonigal, J.P., Murdiyarso, D., Russell, B.D., Santos, R., Serrano, O., Silliman, B.R., Watanabe, K. & Duarte, C. M. (2019). The future of Blue Carbon science. Nature Communications, 10, 3998.

Mansilla, A., Gérard, K., Boo, G H., Ramírez, M.E., Ojeda, J., Rosenfeld, S., Murcia, S., Marambio, J., González-Wevar, C., Calderón, M.S., Boo, S.M. & Faugeron, S. (2020). Populations of a new morphotype of corrugate *Lessonia* Bory in the Beagle Channel, sub-Antarctic Magellanic ecoregion: a possible case of on-going speciation. Cryptogamie, Algologie, 41(11): 105-119.

Marín V.H. & Delgado L.E. (2008). Modelos conceptuales en ecología de ecosistemas: descubriendo al elefante. Revista Chilena de Historia Natural, 81(3): 437-439.

Martin, J.H., Coale, K.H., Johnson, K.S., Fitzwater, S.E., Gordon, R.M., Tanner, S.J., Hunter, C.N., Elrod, V.A., Nowicki, J.L., Coley, T.L., Barber, R.T., Lindley, S., Watson, A.J., Van Scoy, K. & Law, C.S. (1994). Testing the iron hypothesis in ecosystems of the Equatorial Pacific Ocean. Nature, 371: 123-129.

Mora-Soto, A., Aguirre, C., Iriarte, J.L., Palacios, M., Macaya, E.C. & Macias-Fauria, M. (2022). A song of wind and ice: Increased frequency of marine cold-spells in southwestern Patagonia and their possible effects on giant kelp forests. Journal of Geophysical Research: Oceans, 127(6).

Mora-Soto, A., Capsey, A., Friedlander, A.M., Palacios, M., Brewin, P.E., Golding, N., Dayton, P., Van Tussenbroek, B., Montiel, A., Goodell, W., Velasco-Charpentier, C., Hart, T., Macaya, E.C., Pérez-Matus, A. & Macias-Fauria, M. (2021). One of the least disturbed

marine coastal ecosystems on Earth: Spatial and temporal persistence of Darwin's sub-Antarctic giant kelp forests. *Journal of Biogeography*, 48(10): 2562-2577.

Nelson, D.L. & Cox, M.M. (2009). *Lehninger Principios de Bioquímica*. Ediciones Omega. Pp 742-791.

Ortega, A., Geraldi, N.R., Alam, I., Kamau, A.A., Acinas, S.G., Logares, R., Gasol, J.M., Massana, R., Krause-Jensen, D. & Duarte, C.M. (2019). Important contribution of macroalgae to oceanic carbon sequestration. *Nature Geoscience*, 12: 748-754.

Pérez-Matus, A., Pledger, S., Díaz, F.J., Ferry, L.A. & Vásquez, J.A. (2012). Plasticidad en la selección de alimento y estructura trófica de los peces asociados a bosques de macroalgas pardas del norte de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 85: 29-48.

Pessarrodona, A., Assis, J., Filbee-Dexter, K., Burrows, M.T., Gattuso, J.P., Duarte, C.M., Krause-Jensen, D., Moore, P.J., Smale, D.A. & Wernberg, T. (2022). Global seaweed productivity. *Science Advances*, 37(8), eabn2465.

Pessarrodona, A., Moore, P.J., Sayer, M.D.J. & Smale, D.A. (2018). Carbon assimilation and transfer through kelp forests in the NE Atlantic is diminished under a warmer ocean climate. *Global Change Biology*, 24(9): 4386-4398.

Ramírez, M.E. & Santelices, B. (1991). Catálogo de las algas marinas bentónicas de la costa temperada del Pacífico de Sudamérica. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Católica de Chile, Monografías Biológicas, 5: 1-437.

Raven, J. (2018). Blue carbon: past, present and future, with emphasis on macroalgae. *Biology Letters*, 14: 20180336.

Rico, J.M. & Fredriksen, S. (1996). Effects of environmental factors on net photosynthesis and growth of intertidal species of the genus *Gelidium* (Gelidiaceae, Rhodophyta) in northern Spain. *Scientia Marina* (Barcelona) 60: 265-273.

Rodríguez, D., Oróstica, M.H., & Vásquez, J.A. (2013). Coalescence in wild organisms of the intertidal population of *Lessonia berteroa* in northern Chile: management and sustainability effects. *Journal of Applied Phycology*, 26(2): 1115-1122.

Rosenfeld, S., Mendez, F., Calderón, M.S., Bahamonde, F., Rodríguez, J. P., Ojeda, J., Marambio, J., Gorny, M. & Mansilla, A. (2019) A new record of kelp *Lessonia spicata* (Suhr) Santelices in the Sub-Antarctic Channels: implications for the conservation of the "huero negro" in the Chilean coast. *PeerJ*, 7: 7610.

Rothäusler, E., Macaya, E.C., Molis, M., Wahl, M. & Thiel, M. (2005). Experimentos de laboratorio para examinar las defensas inducibles muestran respuestas variables en macroalgas pardas y rojas de ambientes templados. *Revista Chilena de Historia Natural*, 78: 603-614.

Santelices, B. (1989). *Algas marinas de Chile*. Ediciones Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago. 399 pp.

Santelices, B. (2002). Recent advances in fertilization ecology of macroalgae. *Journal of Phycology*, 38: 4-10.

Scagel, R., Bandoni, R., Rouse, G., Schofield, W., Stein, J. & Taylor, T. (1983). *El Reino Vegetal, los grupos de plantas y sus relaciones evolutivas*. Ed Omega, Barcelona.

Schwing, F.B., Murphree, T., de Witt, L. & Green, P.M. (2002). The evolution of oceanic and atmospheric anomalies in the northeast Pacific during El Niño and La Niña events of 1995-2001. *Progress in Oceanography*, 54: 459-491.

Searles, R.B. (1978). Genus *Lessonia* Bory (Phaeophyta, Laminariales) in Southern Chile and Argentina. *British Journal of Phycology*, 13: 361-381.

SERNAPESCA. (2022). Boletines Informativos Regionales. Región de Atacama. [en línea] Disponible en: http://www.sernapesca.cl/sites/default/files/boletin_sectorial_region_de_atacama_-_1er_trimestre_2022.pdf

SUBPESCA. (2019). Borrador de Procedimiento de Muestreo de Evaluación Directa en Áreas de Manejo. Programa de Seguimiento Pesquerías Bajo Régimen de Áreas de Manejo 2018. IFOP. [en línea] Disponible en: https://www.subpesca.cl/portal/616/articles-103332_documento.pdf

Takahashi, T., Olafsson, J., Goddard, J.G., Chipman, D.W. & Sutherland, S.C. (1993). Seasonal variations of CO₂ and nutrients in the high-latitude surface oceans: a comparative study. *Global Biogeochemical Cycles*, 7(4): 843-878.

Tala, F. & Edding, M. (2005). Growth and loss of distal tissue in blades of *Lessonia nigrescens* and *Lessonia trabeculata* (Laminariales). *Aquatic Botany*, 82: 39-54.

Tala, F. & Edding, M. (2007). First estimates of productivity in *Lessonia trabeculata* and *Lessonia nigrescens* (Phaeophyceae, Laminariales) from the southeast Pacific. *Phycological Research*, 55(1): 66-79.

Tellier, F., Vega, J.M.A., Broitman, B.R., Vásquez, J.A., Valero, M. & Faugeton, S. (2011). The importance of having two species instead of one in kelp management: the *Lessonia nigrescens* species complex. *Cahiers de Biologie Marine* 52(4): 455-465.

UCN. (2018). Evaluación de biomasa y análisis del estado de explotación de las praderas naturales de algas pardas (huir negro, huir palo y huir flotador) en las áreas de libre acceso de la XV región de Arica y Parinacota, I región de Tarapacá y II región de Antofagasta. Informe Final FIPA N° 2017-52.

Vásquez, J.A. (1989) Estructura y organización de huirales submareales de *Lessonia trabeculata*. Tesis de Doctorado en Ciencias. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.

Vásquez, J.A. (2008). Production, use and fate of Chilean brown seaweeds: resources for a sustainable fishery. *Journal of Applied Phycology*, 20 (5), 7-17.

Vásquez, J.A. (2016). The brown seaweeds fisheries in Chile. En: Heimo Mikkola (ed.). *Fisheries and Aquaculture in the Modern World*. IntechOpen. Pp. 123-141.

Vásquez J.A., Tala, F., Vega, J.M.A., Edding, M., Guerrero, M., Piaget, N., Bodini, A., Rojas, R., Yáñez, D., Valera, R., Bastías, H., Díaz, F., Miranda, L. & Araya, A. (2008). Bases ecológicas y evaluación de usos alternativos para el manejo de praderas de algas pardas de la III y IV regiones. Informe final FIP N° 2005-22.

Vega, J.M.A., Asorey, C.M. & Piaget, N. (2016). Asociación *Scurria-Lessonia*, indicador de integridad ecológica en praderas explotadas de huir negro *Lessonia berteroa* (ex *L. nigrescens*) en el norte de Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 51(2): 337-345.

Venegas, M., Matsuhira, B. & Edding, M. (1993). Alginate composition of *Lessonia trabeculata* (Phaeophyta: Laminariales) growing in exposed and sheltered habitats. *Botanica Marina*, 36: 47-51.

Villouta, E. & Santelices, B. (1984). Estructura de la comunidad submareal de *Lessonia* (Phaeophyta, Laminariales) en Chile norte y central. *Revista chilena de Historia Natural*, 57: 111-122.

Villouta, E. & Santelices, B. (1986). *Lessonia trabeculata* sp. nov. (Laminariales, Phaeophyta), a new kelp from Chile. *Phycologia*, 25: 81-86.

Watanabe, K., Yoshida, G., Hori, M., Umezawa, Y., Moki, H. & Kuwae, T. (2020). Macroalgal metabolism and lateral carbon flows can create significant carbon sinks. *Biogeosciences*, 17: 2425-2440.

Watson, M.A. & Casper, B.B. (1984). Morphogenetic constraints on patterns of carbon distribution in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15: 233-258.

Wernberg, T., Coleman, M.A., Babcock, R.C., Bell, S.Y., Bolton, J.J., Connell, S.D., Hurd, C.L., Johnson, C.R., Marzinelli, E.M., Shears, N.T., Steinberg, P.D., Thomsen, M.S., Vanderklift, M.A., Vergés, A. & Wright, J.T. (2019). Biology and ecology of the globally significant kelp *Ecklonia radiata*. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 57: 265-324.

Wernberg, T., Coleman, M., Fairhead, A., Miller, S. & Thomsen, M. (2003). Morphology of *Ecklonia radiata* (Phaeophyta: Laminariales) along its geographic distribution in southwestern Australia and Australasia. *Marine Biology*, 143: 47-55.

Zhang, Y., Zhang, J., Liang, Y., Li, H., Li, G., Chen, X., Zhao, P., Jiang, Z., Zou, D., Liu, X. & Liu, J. (2017). Carbon sequestration processes and mechanisms in coastal mariculture environments in China. *Science China Earth Sciences*, 60(12): 2097-2107.

Anexos

Anexo 1. Tabla con la masa total (kg) y masa del disco (kg) de cada individuo colectado por AMERB. Datos colectados por el equipo del proyecto FONDEF.IDeA ID17I10080 "Quimeras: una Solución-basada en la naturaleza + (I+D) para restaurar ecosistemas intermareales con *Lessonia* spp, y reducir el impacto ecológico y socioeconómico del cambio climático".

| N° alga | Punta Frödden | | Totoralillo Norte | | Punta de Talca | | Chigualoco | |
|------------|-----------------|---------------------|-------------------|---------------------|-----------------|---------------------|-----------------|---------------------|
| | Masa total (kg) | Masa del disco (kg) | Masa total (kg) | Masa del disco (kg) | Masa total (kg) | Masa del disco (kg) | Masa total (kg) | Masa del disco (kg) |
| 1 | 24,72 | 3,63 | 11,24 | 2,05 | 28,36 | 6,00 | 16,40 | 2,40 |
| 2 | 16,24 | 2,23 | 7,32 | 1,20 | 54,3 | 12,17 | 12,50 | 2,30 |
| 3 | 12,77 | 2,22 | 11,55 | 2,32 | 14,04 | 3,10 | 53,65 | 5,61 |
| 4 | 18,44 | 2,19 | 3,32 | 0,72 | 10,98 | 2,48 | 13,30 | 1,63 |
| 5 | 14,72 | 1,43 | 18,12 | 4,58 | 8,93 | 1,89 | 9,45 | 1,64 |
| 6 | 15,3 | 2,62 | 19,55 | 4,17 | 24,02 | 4,00 | 18,40 | 4,54 |
| 7 | 13,26 | 1,74 | 9,89 | 3,13 | 7,50 | 1,00 | 13,15 | 1,7 |
| 8 | 13,15 | 2,15 | 11,45 | 2,15 | 9,50 | 1,50 | 24,70 | 2,89 |
| 9 | 11,59 | 1,42 | 18,27 | 4,20 | 10,00 | 2,00 | 18,75 | 3,38 |
| 10 | 11,35 | 1,88 | 8,03 | 1,83 | 5,50 | 0,50 | 20,90 | 1,98 |
| 11 | 8,88 | 1,68 | 8,98 | 1,89 | 6,50 | 2,00 | 21,45 | 3,52 |
| 12 | 6,96 | 0,98 | 12,21 | 3,11 | 20,50 | 4,00 | 23,20 | 4,50 |
| 13 | 7,10 | 1,55 | 8,79 | 1,46 | 21,00 | 5,00 | 38,50 | 7,41 |
| 14 | 7,46 | 1,22 | 22,78 | 5,81 | 17,50 | 5,00 | 15,90 | 2,66 |
| 15 | 8,42 | 1,28 | 11,14 | 2,55 | 4,50 | 1,00 | 11,10 | 1,27 |
| 16 | 7,72 | 1,81 | 16,48 | 3,76 | 6,00 | 1,50 | 22,20 | 3,00 |
| 17 | 3,36 | 0,54 | 8,41 | 1,87 | 21,50 | 5,50 | 10,15 | 1,48 |
| 18 | 3,74 | 0,71 | 7,20 | 1,77 | 6,00 | 1,00 | 24,15 | 2,41 |
| 19 | 5,05 | 0,90 | 16,87 | 2,69 | 7,50 | 0,50 | 18,60 | 2,08 |
| 20 | 10,06 | 2,50 | 5,55 | 1,62 | 9,10 | 1,00 | 21,40 | 3,89 |
| Promedio | 11,01 | 1,73 | 11,91 | 2,64 | 14,66 | 3,06 | 20,39 | 3,01 |
| Desv. Est. | 5,28 | 0,74 | 5,15 | 1,29 | 11,72 | 2,77 | 10,27 | 1,56 |

Anexo 2. Tabla con el contenido de carbono en las estructuras del talo en cada AMERB. EF corresponde a estipes y frondas, mientras que D, a disco de adhesión. Datos medidos por el equipo del proyecto FONDEF.IDeA ID17110080 "Quimeras: una Solución-basada en la naturaleza + (I+D) para restaurar ecosistemas intermareales con *Lessonia* spp, y reducir el impacto ecológico y socioeconómico del cambio climático".

| N° alga | Punta Frödden | | Totoralillo Norte | | Punta de Talca | | Chigualoco | |
|---------|----------------|---------------|-------------------|---------------|----------------|---------------|----------------|---------------|
| | Carbono EF (%) | Carbono D (%) | Carbono EF (%) | Carbono D (%) | Carbono EF (%) | Carbono D (%) | Carbono EF (%) | Carbono D (%) |
| 1 | 23,354 | 26,359 | 25,839 | 23,342 | 26,166 | 15,563 | 16,387 | 17,608 |
| 2 | 24,819 | 25,939 | 20,108 | 25,684 | 23,876 | 16,444 | 18,559 | 17,741 |
| 3 | 29,679 | 26,617 | 26,832 | 21,665 | 23,295 | 21,384 | 18,814 | 22,981 |
| 4 | 25,988 | 27,513 | 29,063 | 21,680 | 18,044 | 13,765 | 19,330 | 17,805 |
| 5 | 29,135 | 24,990 | 25,723 | 24,049 | 27,246 | 16,564 | 15,691 | 18,350 |
| 6 | 26,610 | 25,984 | 24,001 | 24,804 | 24,465 | 16,609 | 16,150 | 16,680 |
| 7 | 22,684 | 26,971 | 27,156 | 20,475 | 26,032 | 19,312 | 18,796 | 17,279 |
| 8 | 26,970 | 29,111 | 26,923 | 28,121 | 26,447 | 14,081 | 13,211 | 15,824 |
| 9 | 25,546 | 24,380 | 27,180 | 18,876 | 26,456 | 10,147 | 11,304 | 14,178 |
| 10 | 28,208 | 25,660 | 27,924 | 25,611 | 23,340 | 16,681 | 18,562 | 15,264 |
| 11 | 27,968 | 24,130 | 26,852 | 23,251 | 26,139 | 12,361 | 20,111 | 15,906 |
| 12 | 25,995 | 24,734 | 25,338 | 26,246 | 22,499 | 16,105 | 17,943 | 19,129 |
| 13 | 28,999 | 27,225 | 24,103 | 23,398 | 27,314 | 19,899 | 15,905 | 15,061 |
| 14 | 27,807 | 20,779 | 27,881 | 18,943 | 26,486 | 16,786 | 18,164 | 17,117 |
| 15 | 25,045 | 28,518 | 30,681 | 18,080 | 21,839 | 26,963 | 24,755 | 17,299 |
| 16 | 28,129 | 25,427 | 19,510 | 17,076 | 27,550 | 19,435 | 17,442 | 17,494 |
| 17 | 29,103 | 24,458 | 28,658 | 18,663 | 26,514 | 14,518 | 16,847 | 13,700 |
| 18 | 28,973 | 26,879 | 25,236 | 26,607 | 24,725 | 12,140 | 19,692 | 15,256 |
| 19 | 28,148 | 25,672 | 21,637 | 22,354 | 27,610 | 18,509 | 18,518 | 14,918 |
| 20 | 29,451 | 23,733 | 24,168 | 24,499 | 26,045 | 11,871 | 14,374 | 13,983 |

Anexo 3. Tabla con el carbono almacenado por distintas especies de macroalgas pardas en distintos lugares, según la biomasa, porcentaje de masa seca, porcentaje de carbono y densidad. En el caso de *L. trabeculata* (Aller-Rojas et al. 2020), los valores de biomasa no corresponden a distintas estaciones del año, sino datos diferentes de distintos sitios geográficos. ¶El porcentaje de masa seca de *L. hyperborea* (Pessarrodona et al., 2018) es un rango entre los valores obtenidos para cada estructura: lámina base, lámina distal y estipe. ‡La densidad de *L. hyperborea* (Pessarrodona et al., 2018) es un rango inferido a partir de un gráfico.

| Especie | Lugar | Biomasa (kg/m ²) | | | % masa seca | % carbono | | Densidad (ind/m ²) | | Carbono almacenado (kg/m ²) | Referencia |
|-----------------------------|-----------------------------------|------------------------------|-----------|-------|-------------|-----------|-----------|--------------------------------|-----------|---|--------------------------------|
| | | otoño | primavera | | | otoño | primavera | otoño | primavera | | |
| <i>Ecklonia radiata</i> | Gran Arrecife del Sur (Australia) | 1,07 | 1,07 | | - | 30 | 30 | 6,85 | 6,85 | 0,32 | Filbee-Dexter & Wernberg, 2020 |
| <i>Laminaria hyperborea</i> | Atlántico Nordeste (Gran Bretaña) | 17,5 | 7,5 | | 14-32¶ | 31,25 | 31,25 | 8-12‡ | 8-12‡ | 0,14 | Pessarrodona et al., 2018 |
| <i>Macrocystis pyrifera</i> | Islas Falkland (Malvinas) | 1,4 | 8 | | 10 | 30 | 30 | 0,40 | 0,40 | 0,09 | Bayley et al., 2017 |
| <i>Macrocystis pyrifera</i> | Islas Falkland (Malvinas) | 1,4 | 8 | | 10 | 30 | 30 | 0,25 | 0,29 | 0,04 | Bayley et al., 2021 |
| <i>Lessonia flavicans</i> | Islas Falkland (Malvinas) | 12 | 12 | | 16 | 23,44 | 27,23 | 0,72 | 0,64 | 0,05 | Bayley et al., 2021 |
| <i>Lessonia trabeculata</i> | Islas Falkland (Malvinas) | 21 | 17 | | 26,3 | 21,21 | 22,32 | 0,72 | 0,64 | 0,17 | Bayley et al., 2021 |
| <i>Lessonia trabeculata</i> | San Juan de Marcona (Perú) | 8,75 | 8,33 | 15,24 | 12,99 | 28,84 | 28,84 | - | - | 0,43 | Aller-Rojas et al., 2020 |
| <i>Lessonia berteroa</i> | Punta Frödden (Chile) | 30,58 | - | | 16,2 | 27,13 | - | - | 2,78 | 1,52 | este estudio |
| <i>Lessonia berteroa</i> | Totalillo Norte (Chile) | - | 42,84 | | 16,2 | - | 25,74 | 3,6 | 3,6 | 1,51 | este estudio |
| <i>Lessonia spicata</i> | Punta de Talca (Chile) | 22,49 | - | | 18,2 | 25,1 | - | - | 1,53 | 1,03 | este estudio |
| <i>Lessonia spicata</i> | Chigualoco (Chile) | 35,50 | - | | 17,1 | 17,53 | - | 1,74 | - | 1,14 | este estudio |