

Trabajo de Fin de Grado
Grado en Biología

Monitorización de la recuperación de comunidades macroalgales intermareales expuestas a un vertido al implementarse su tratamiento

Autora:
Iara Carreró Falcao
Directores:
Endika Quintano Erraiz
Nahiara Muguerza Latorre

Índice

Resumen	1
Abstract.....	1
Introducción.....	2
Metodología.....	4
Área de muestreo	4
Estrategia de muestreo	4
Análisis estadístico.....	5
Resultados.....	6
Discusión.....	12
Conclusión.....	15
Referencias	15
Anexo I.....	21
Anexo II.....	22

Resumen

El seguimiento de las comunidades bentónicas tras la implementación de medidas de saneamiento de las aguas es de vital importancia para un uso eficiente de los recursos destinados a la protección de los ecosistemas marinos. Por ello, este estudio tiene como objetivo la monitorización de las comunidades macroalgales en la zona circundante a un vertido situado en Mundaka, desde el inicio de su tratamiento en 2016. Se detectaron diferencias espacio-temporales en términos de composición y abundancia de la comunidad, así como un incremento de algas de morfología compleja y especies perennes a lo largo del tiempo y en un gradiente espacial. Además, los niveles de riqueza de taxones y de diversidad aumentaron al mejorar la calidad de las aguas. La evolución de las comunidades siguió una tendencia general, pero presentó diferencias entre las distintas áreas de muestreo. El proceso de recuperación de las comunidades macroalgales estudiadas se considera incompleto, por lo que es recomendable que la monitorización de su evolución se prolongue en el tiempo.

Abstract

Monitoring benthic communities after the implementation of water sanitation measures is essential for an efficient use of the resources intended for the protection of marine ecosystems. Therefore, this study aims to monitor macroalgal communities in the area surrounding a sewage outfall located in Mundaka, since the beginning of its treatment in 2016. Spatio-temporal differences were detected in terms of community composition and abundance, as well as an increase in morphologically complex algae and perennial species throughout time and on a spatial gradient. Furthermore, the levels of taxa richness and diversity increased as water quality improved. The evolution of the communities followed a general trend but presented differences between the different sampling areas. The recovery process of the macroalgal communities studied is considered incomplete, so it is recommended to keep on monitoring its evolution.

Introducción

La biodiversidad y los procesos de los ecosistemas marinos se encuentran gravemente amenazados por la actividad humana, que no hace sino aumentar (Airoldi *et al.*, 2008; Halpern *et al.*, 2019). La contaminación de las aguas es uno de los problemas ecológicos más importantes de las últimas décadas y supone un gran impacto sobre un amplio rango de seres vivos acuáticos (Häder *et al.*, 2018; Islam & Tanaka, 2004). En base a su origen y al grado de alteración causada, la presencia de contaminantes en los ecosistemas marinos tiene efectos sobre la fauna y flora, tanto directos como indirectos, ya que también generan alteraciones en las propiedades fisicoquímicas del agua como el pH, la toxicidad, la turbidez o la disponibilidad lumínica dependiente de esta última (Borja *et al.*, 2011; Häder *et al.*, 2018).

La contaminación por aguas residuales, consecuencia de la industrialización y urbanización de las zonas costeras, es uno de los tipos más comunes y relevantes de contaminación en el medio marino, con impacto a nivel mundial (Becherucci *et al.*, 2016; O'Connor, 2013; Vinagre *et al.*, 2016). Sus efectos sobre los ecosistemas marinos pueden ser diversos, incluyendo simplificación de las comunidades macroalgales mediante pérdidas de riqueza específica y abundancia (Díez *et al.*, 1999; Johnston & Roberts, 2009; Orfanidis *et al.*, 2001), mayor presencia de especies oportunistas tolerantes a la contaminación (Amaral *et al.*, 2018; Morand & Merceron, 2005), disminución de las especies de macroalgas formadoras de dosel, y dominio de algas incrustantes o de invertebrados (Díez *et al.*, 1999; Rilov *et al.*, 2018; Thibaut *et al.*, 2005). Por otro lado, varios estudios relacionan la reducción de la contaminación con mayor abundancia de algas de morfología compleja (Díez *et al.*, 2013, 1999; Orfanidis *et al.*, 2001; Rubal *et al.*, 2014).

Las macroalgas bentónicas son organismos muy adecuados para comprender los efectos derivados de la exposición prolongada a la contaminación. Esto se debe a que son seres vivos bioacumuladores, que incorporan compuestos químicos del medio ambiente, y dado su carácter sedentario, la adaptación a las condiciones del entorno (incluyendo la contaminación de las aguas) se convierte en su principal estrategia de supervivencia (Gaete-Olivares *et al.*, 2016; Henriques *et al.*, 2015; Wang & Zhao, 2007). Esto tiene como consecuencia una variedad en el grado de tolerancia a diversos contaminantes, lo que genera una gama de sensibilidades a la contaminación dentro de la diversidad taxonómica de las

macroalgas que permite establecer correlaciones entre ciertas especies o morfotipos y la calidad de las aguas, haciendo de las macroalgas estupendos bioindicadores (Carmona *et al.*, 2022; De-Vasconcelos *et al.*, 2019; Díez *et al.*, 1999; Scherner *et al.*, 2012).

A nivel europeo existen regulaciones de la actividad humana en el entorno acuático que pretenden proteger la calidad de las aguas y sus ecosistemas del ya descrito impacto de la contaminación. Entre ellas destacan la Directiva 91/271/CEE sobre Tratamiento de las Aguas Residuales Urbanas (DTARU) y la Directiva 2000/60/CE Marco del Agua (DMA). La primera declara la necesidad de que los vertidos de aguas residuales industriales se sometan a un tratamiento previo para mejorar el estado de las aguas, así como de un seguimiento posterior a la implementación de esta medida. La DMA, que pretende establecer un marco de protección de las aguas costeras, entre otras, refuerza la necesidad de una correcta implementación de la DTARU y de una gestión medioambiental adecuada para mejorar el estado de los ecosistemas acuáticos y garantizar la reducción progresiva de la contaminación de las aguas.

En la costa del municipio de Mundaka (Bizkaia) se sitúa una fábrica de harinas y aceites de pescado que vierte sus aguas residuales en la zona intermareal próxima a sus instalaciones. Se trata de un efluente mixto de aguas de refrigeración (125 m³/h durante una media de 24 h/día) y aguas de limpieza y proceso (60 m³/día). Estas aguas residuales presentan una elevada demanda bioquímica de oxígeno y un alto contenido de sólidos en suspensión, aceites y grasas; características potencialmente dañinas para las comunidades intermareales expuestas al vertido. Desde 2016, sin embargo, estas aguas residuales son tratadas antes de ser vertidas, de acuerdo con la DTARU, que también dicta la necesidad de evaluar las consecuencias ecológicas de esta medida. Sin embargo, ningún estudio ha sido publicado hasta el momento sobre la evolución de las comunidades expuestas al vertido en cuestión.

Este estudio tiene como objetivo analizar la variabilidad espacio-temporal (en términos de composición, abundancia y estructura) de las comunidades macroalgales de la zona intermareal de Mundaka, para evaluar la efectividad del tratamiento del vertido de una fábrica. Se espera una mayor complejidad y un incremento de diversidad en las comunidades macroalgales debido al inicio del tratamiento del vertido.

Metodología

Área de muestreo

El estudio se llevó a cabo en el noreste de la Península Ibérica, dentro del Golfo de Bizkaia (43° 25'N; 2° 42'W), en el tramo de costa circundante a una fábrica de harinas y aceites de pescado, en la localidad de Mundaka, Bizkaia (Figura 1).

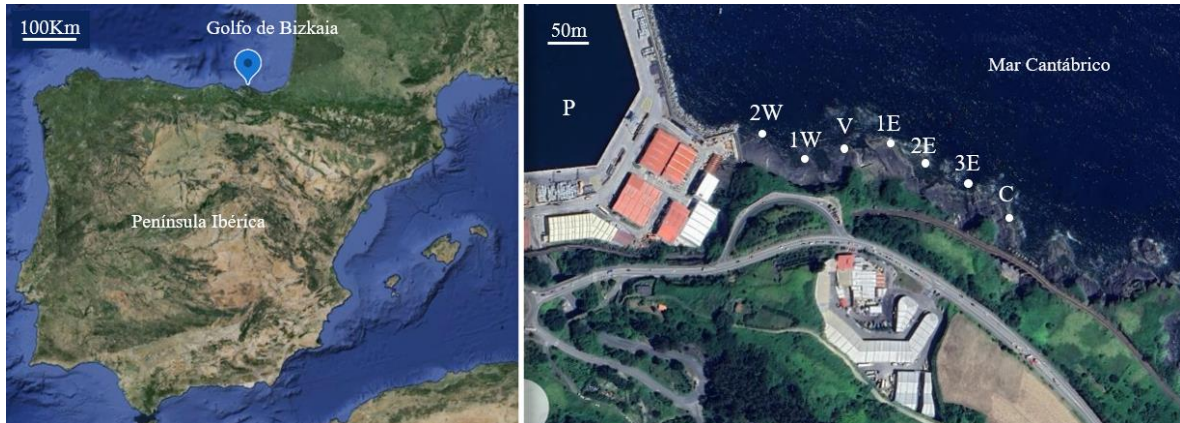


Figura 1: A la izquierda, mapa de la Península Ibérica con un marcador indicando la localización de Mundaka. A la derecha, vista de satélite del tramo de costa próximo a la fábrica con el puerto de Bermeo (P) y las 7 áreas de muestreo señaladas. De izquierda a derecha: dos áreas al oeste del vertido (2W y 1W), el área de vertido (V), tres áreas al este (1E, 2E y 3E) y el área de control (C).

En la costa vasca la temperatura promedio del agua en la superficie varía entre 12 °C en febrero y 22 °C en agosto. El oleaje, así como los vientos provienen predominantemente del noroeste (Galparsoro *et al.*, 2010; Viedma-Munoz, 2005). Las mareas en esta costa son semidiurnas, con una amplitud media de 2,5 m, y alcanzando rangos de 4,5 m en mareas vivas (Valencia *et al.*, 2004). Al oeste de la zona de muestreo se encuentra el puerto de Bermeo, mientras que hacia el sudeste se extiende una costa rocosa natural, por lo que las áreas de muestreo presentan diferentes niveles de exposición al oleaje.

Estrategia de muestreo

El muestreo se realizó en 7 áreas distribuidas en un tramo de costa de 500 m orientado hacia el noreste (Figura 1). Dentro de la zona de muestreo se tomaron datos en el área del vertido, en un área de control (a 400 m del vertido), y en dos áreas al oeste y tres al este del vertido, separadas entre sí por 50 m (Figura 1). El estudio se llevó a cabo a finales de la época estival de los años 2012, 2018 y 2022. En cada área se estudiaron, aleatoriamente, 4 superficies (réplicas) de 40 x 40 cm, sobre el sustrato rocoso con poca pendiente en el nivel intermareal

inferior, a aproximadamente 0,75 m del nivel mínimo de la bajamar (cota 0). En cada superficie se estimó visualmente la cobertura de los macrófitos presentes utilizando la escala Braun-Blanquet: + (<1%), 1 (1-5%), 2 (5-25%), 3 (25-50%), 4 (50-75%) y 5 (75-100%). Cada año se tomaron muestras en las 7 áreas descritas, por lo que se obtuvo un total de 84 muestras. Los ejemplares que no fue posible identificar *in situ* se llevaron al laboratorio para su posterior identificación. En los casos en los que no fue posible una identificación a nivel de especie, esta se mantuvo a nivel de género. La nomenclatura utilizada fue, en todos los casos, basada en Guiry & Guiry (2024).

Análisis estadístico

Para el tratamiento de los datos de cobertura, a los rangos de Braun-Blanquet se les atribuyó el valor de cobertura entre 0-100% correspondiente a la mediana de cada intervalo, resultando los siguientes valores: + (0,5%), 1 (3%), 2 (15%), 3 (37,5%), 4 (62,5%) y 5 (87,5%). Los datos obtenidos fueron sometidos a análisis estadísticos con el software PRIMER 6 & PERMANOVA+ (Anderson *et al.*, 2008).

Para explorar la variabilidad espacio-temporal de composición y abundancia de las comunidades macroalgales se llevó a cabo un test PERMANOVA (Permutational Multivariate Analysis of Variance, ver Anderson *et al.*, 2008). Se eligió un nivel de significancia de $\alpha=0,05$ y la ausencia de influencia significativa de los factores como hipótesis nula. En el análisis PERMANOVA se definieron dos factores: Año (fijo) y Área (aleatorio); el primero con tres niveles (2012, 2018, 2022) y el segundo con siete niveles (2W, 1W, V, 1E, 2E, 3E, C). Previamente a los análisis, los datos fueron transformados a raíz cuadrada para disminuir la influencia de los taxones dominantes en los resultados, y la similitud entre las distintas muestras se calculó mediante el índice de Bray-Curtis. Las medias de las cuatro réplicas muestreadas en cada área en cada año se representaron mediante escalamiento multidimensional no-métrico (nMDS) para favorecer la visualización de las variaciones y se establecieron diferentes grupos según el grado de similitud entre muestras. A continuación, se realizó un análisis de porcentaje de similitud (SIMPER) para calcular la contribución (%) de cada taxón a la formación de los distintos grupos observados en nMDS.

Las especies de algas identificadas fueron clasificadas en tres grupos morfofuncionales según Díez *et al.* (2013): calcáreas, complejas y simples. También se seleccionaron las especies perennes. De estas últimas y de cada uno de los grupos morfofuncionales se calculó la cobertura total. Por otro lado, se calcularon el número total de taxones y el índice de Shannon para cada una de las muestras. Para explorar la variabilidad espacio-temporal en las seis variables mencionadas se realizaron PERMANOVAs univariadas, utilizando el mismo diseño descrito para los análisis de abundancia y composición, pero sin transformación previa de los datos y utilizando la distancia euclídea.

Para todos aquellos términos significativos se realizó un posterior análisis PAIRWISE utilizando el estadístico t de Student (Anderson *et al.*, 2008) y para aquellos con un número de permutaciones menor a 100 se aplicó el test Monte Carlo (Anderson & Robinson, 2003).

Resultados

En 2012 se identificaron un total de 33 taxones; en 2018, 39; y en 2022, 46. El grupo más representado fue Florideophyceae, con 38 taxones, mientras que Ulvophyceae y Phaeophyceae presentaron 12 taxones cada una (Anexo I).

En los resultados del análisis PERMANOVA se encontró la interacción Año x Área significativa (Tabla 1), indicando que el patrón de variación temporal presentaba diferencias significativas entre las distintas Áreas. En el nMDS (Figura 2) se observó cómo las muestras con más cercanía geográfica al vertido se situaban hacia la izquierda, y las más alejadas a la derecha. Por otro lado, las muestras de 2012 quedaron agrupadas en la parte inferior, mientras que las de 2018 y 2022 se distribuían más hacia la parte superior (Figura 2). En general, las muestras más alejadas del vertido eran más similares entre sí, ya que se situaban más cerca entre ellas. De acuerdo con los análisis PAIRWISE, se observaron diferencias significativas en todos los casos a excepción de 3E y C, en 2012 y 2018; y 1W y V, en 2022 (Tabla 1).

Con un porcentaje de similitud del 52% se diferenciaron cinco grupos de muestras: A, B, C, D, y E (Figura 2). Por un lado, el grupo A estaba formado exclusivamente por el área del vertido antes de empezar el tratamiento (2012). El grupo B (similitud media entre muestras del 59,5%) incluía las áreas 2W, 1W, 1E en 2012. El grupo C (similitud media entre muestras del 62,8%) lo formaban las áreas 2W, 1W y 1E de 2018, el área 1W de 2022 y las áreas de

vertido de ambos años. En el grupo D (similitud media entre muestras del 58,5%) se encontraban las áreas 1E y 2W de 2022. Por último, el grupo E (similitud media entre muestras del 65,3%) estaba formado por las áreas 2E, 3E y C de los tres años.

Los resultados de SIMPER indicaron que en el grupo A, donde la cobertura algal era escasa, la especie de mayor abundancia era *Bachelotia antillarum* (5,0%), acompañada únicamente por *Ulva prolifera*, aunque con una abundancia mucho menor (0,3%). *B. antillarum* era también la especie con mayor abundancia en el grupo B (36,1%), seguida de *Ellisolandia*

Tabla 1: Arriba, resumen de los resultados del análisis PERMANOVA para testar el efecto de los factores Año (AÑ), Área (AR) y la interacción entre ambos (AÑ x AR) sobre la estructura de las comunidades macroalgales en términos de composición y abundancia. Abajo, resumen de los resultados de los análisis PAIRWISE para los factores Año y Área, indicando la presencia de diferencias significativas con asteriscos.

PERMANOVA

Source	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)
AÑ	2	22930	11465	3,3712	0,0002
AR	6	81008	13501	50,277	0,0001
AÑxAR	12	40810	3400,8	12,664	0,0001
Res			268,54		

PAIRWISE

	2W	1W	V	1E	2E	3E	C
12, 18	*	*	*	*	*	*	*
12, 22	*	*	*	*	*	*	*
18, 22	*	*	*	*	*	*	*

	12	18	22
2W, 1W	*	*	*
2W, V	*	*	*
2W, 1E	*	*	*
2W, 2E	*	*	*
2W, 3E	*	*	*
2W, C	*	*	*
1W, V	*	*	*
1W, 1E	*	*	*
1W, 2E	*	*	*
1W, 3E	*	*	*
1W, C	*	*	*
V, 1E	*	*	*
V, 2E	*	*	*
V, 3E	*	*	*
V, C	*	*	*
1E, 2E	*	*	*
1E, 3E	*	*	*
1E, C	*	*	*
2E, 3E	*	*	*
2E, C	*	*	*
3E, C	*	*	*

elongata y *Gelidium pusillum* (con abundancias de 19,5% y 14,8%, respectivamente) (Tabla 2). En el grupo C predominaban las especies laminares de *Ulva* (18,6%), aunque también presentaba abundancias similares a las del grupo B de *E. elongata* y *G. pusillum* (14,4% y 14,3%, respectivamente) y presencia relativamente alta de *B. antillarum* (18,9%). Una especie destacable el grupo C era *Caulacanthus ustulatus*, con una abundancia mucho mayor que en el resto de grupos (7,5%). El grupo D presentaba elevados y similares niveles de abundancia de *Ceramium echionotum* y *E. elongata* (27,3% y 26,4%, respectivamente). En este grupo también destacaban *Lithophyllum incrustans* y *Chondracanthus acicularis*, con abundancias de 18,2% y 5,6%, respectivamente. Por último, en el grupo E, la especie con mayor abundancia (83,7%) era *E. elongata*, pero también fueron relevantes los valores de abundancia de *L. incrustans* (23,3%) y *Mesophyllum lichenoides* (6,7%). Otras especies, como *Jania rubens* o *Asparagopsis armata* presentaban valores de abundancia bajos en el grupo E, pero bastante mayores que en los otros grupos (Tabla 2). A pesar de presentar

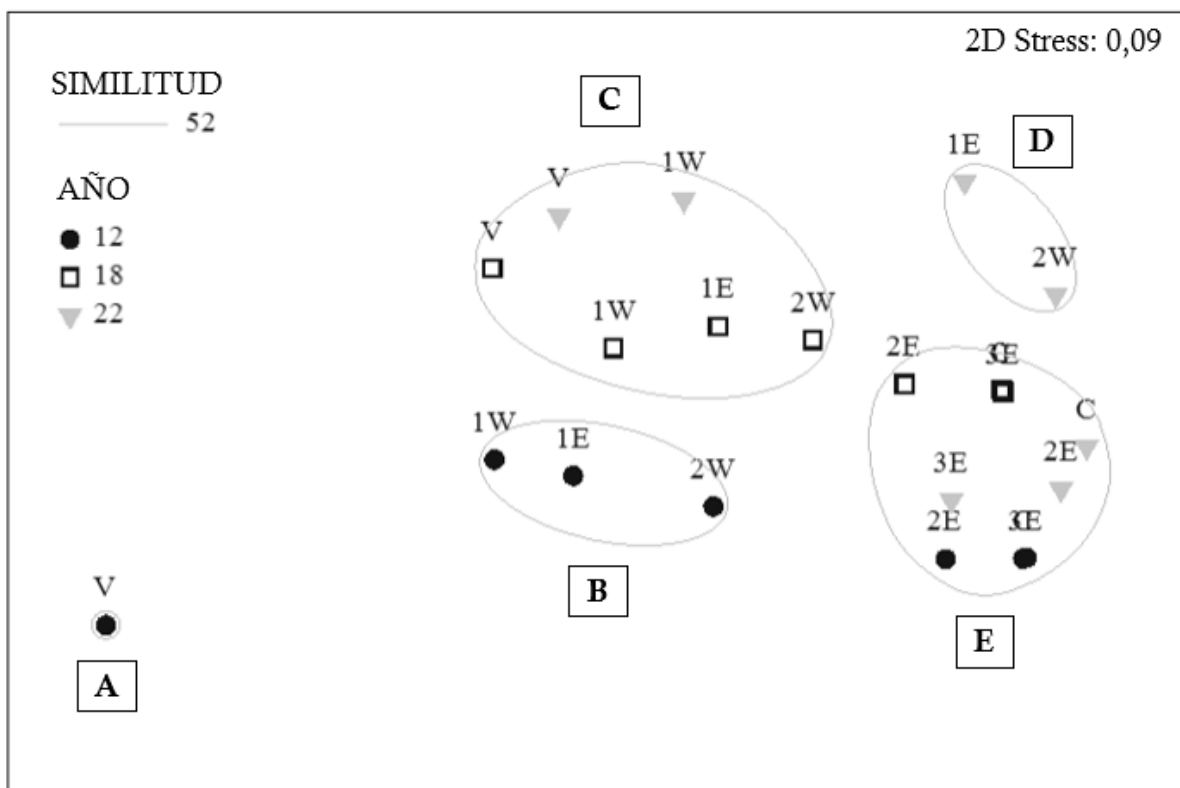


Figura 2: Representación nMDS de la distribución de las muestras (promedio de las cuatro réplicas) basada en el índice de similitud de Bray-Curtis con relación al año y el área de muestreo. Los datos están transformados a raíz cuadrada. Las líneas cerradas delimitan los cinco grupos de muestras existentes a un nivel de similitud del 52%.

Tabla 2: Resumen de los resultados del análisis SIMPER, indicando la abundancia media (A.M.) de cada taxón en cada grupo. Solo se muestran las especies con contribuciones (C) superiores al 1% en al menos uno de los grupos.

Taxones	Grupo B		Grupo C		Grupo D		Grupo E	
	A.M. (%)	C (%)	A.M. (%)	C (%)	A.M. (%)	C (%)	A.M. (%)	C (%)
<i>Acrosorium ciliolatum</i>	0,00	0,00	0,03	0,23	0,15	2,10	0,29	1,41
<i>Antithamnionella ternifolia</i>	0,19	0,00	0,01	0,05	0,09	0,00	0,32	1,88
<i>Asparagopsis armata</i>	0,00	0,00	0,01	0,06	0,02	0,00	0,46	2,02
<i>Bachelotia antillarum</i>	36,12	27,56	18,92	14,72	0,00	0,00	0,44	0,35
<i>Bonnemaisonia hamifera</i>	0,00	0,00	0,00	0,05	0,48	3,58	0,03	0,27
<i>Caulacanthus ustulatus</i>	0,00	0,00	7,45	15,33	0,58	1,05	0,27	0,49
<i>Ceramium echionotum</i>	0,00	0,00	1,00	0,95	27,25	30,56	3,10	2,95
<i>Chondracanthus acicularis</i>	0,00	0,00	0,06	0,31	5,62	4,37	0,25	1,04
<i>Colpomenia peregrina</i>	0,00	0,00	0,08	0,31	0,44	3,15	0,01	0,02
<i>Derbesia tenuissima</i>	0,01	0,00	0,04	0,23	0,34	1,05	0,18	1,09
<i>Ellisolandia elongata</i>	19,45	23,02	14,44	15,56	26,42	28,12	83,72	41,02
<i>Gastroclonium reflexum</i>	0,00	0,00	0,03	0,45	0,72	3,15	0,23	1,35
<i>Gayliella flaccida</i>	0,00	0,00	0,00	0,05	0,36	2,53	0,00	0,00
<i>Gelidium pulchellum</i>	0,41	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,28	1,28
<i>Gelidium pusillum</i>	14,82	24,15	14,29	19,90	1,04	1,05	0,26	0,56
<i>Jania rubens</i>	0,20	0,99	0,07	0,55	0,18	2,53	0,72	2,68
<i>Lithophyllum incrustans</i>	4,58	3,21	4,04	4,50	18,23	14,65	23,33	19,49
<i>Mesophyllum lichenoides</i>	0,04	0,00	0,71	1,95	1,02	1,05	6,66	9,70
<i>Pseudoralfsia verrucosa</i>	0,04	0,00	0,01	0,06	0,01	0,00	0,21	1,14
<i>Tiffaniella capitata</i>	4,49	5,95	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Ulva intestinalis</i>	0,00	0,00	0,21	1,45	0,07	1,05	0,00	0,00
<i>Ulva prolifera</i>	5,06	7,84	0,00	0,06	0,06	0,00	0,00	0,06
<i>Ulva</i> spp. (laminar)	3,10	6,59	18,58	21,02	0,01	0,00	0,59	2,54

valores de abundancia muy bajos, en el grupo E cabe destacar la presencia de *Halopteris scoparia*, *Gelidium attenuatum* y *Pterosiphonia complanata*, debido a su carácter bioindicador.

Los resultados del análisis PERMANOVA para las algas de morfología calcárea (de ahora en adelante algas calcáreas) (Anexo I) mostraron diferencias significativas para ambos factores Año y Área (Anexo II, Tabla 1). El análisis PAIRWISE reveló un aumento significativo en cobertura de algas calcáreas entre las muestras previas al inicio del tratamiento (2012) y las posteriores, pero sin diferencias significativas entre 2018 y 2022 (Anexo II, Tabla 1; Figura 3, a). La cobertura de este grupo morfofuncional alcanzaba valores significativamente más altos hacia el este que hacia el oeste del vertido (Anexo II, Tabla 1; Figura 3, b).

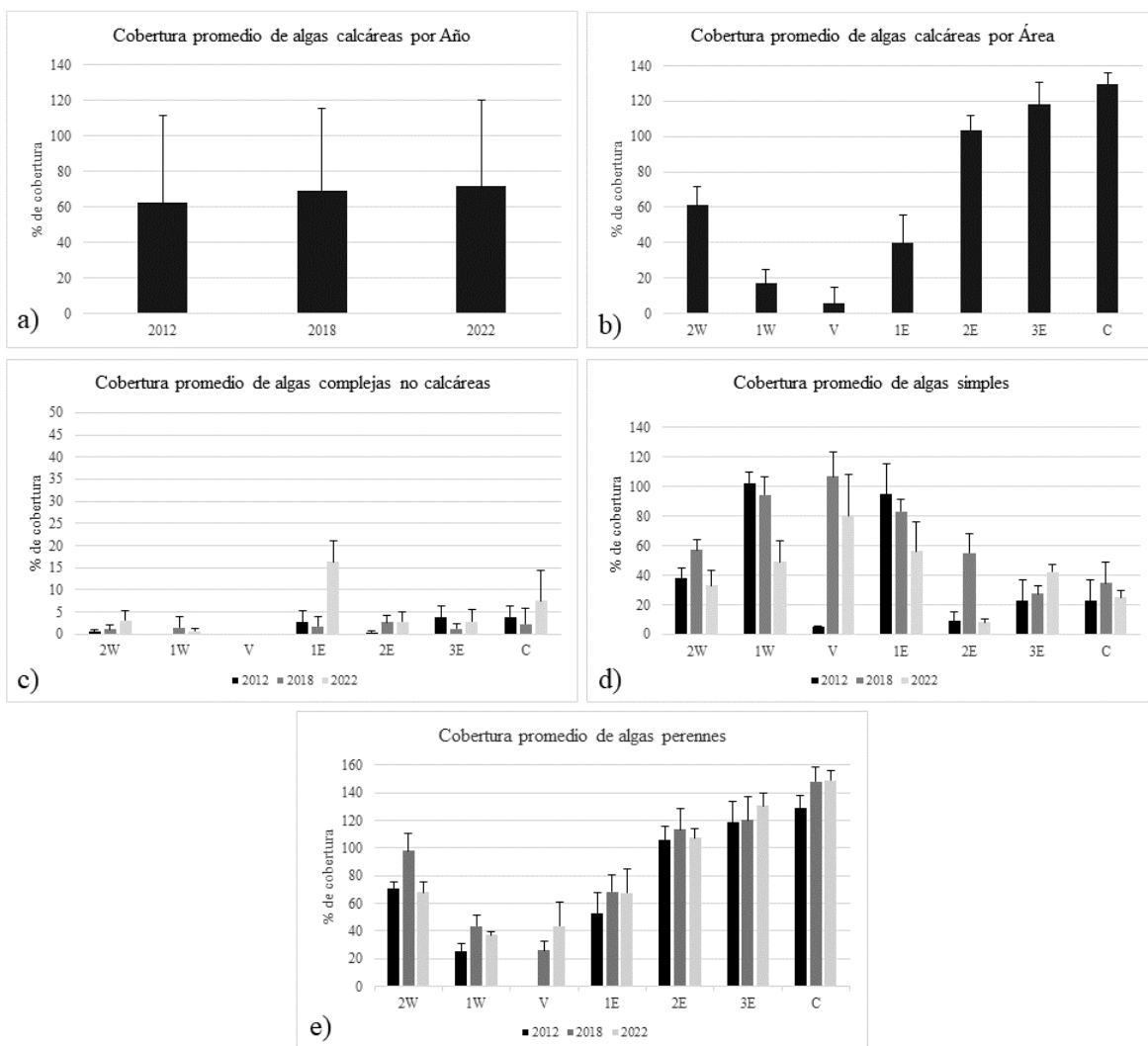


Figura 3: Media de cobertura (%) de las algas a) calcáreas con respecto al Año de muestreo, b) calcáreas con respecto al Área de muestreo; c) complejas no calcáreas, d) simples, e) perennes, por Año y Área de muestreo. Las barras de error corresponden a la desviación estándar.

Los resultados del análisis PERMANOVA para las algas de morfología compleja no calcárea (de ahora en adelante algas complejas) (Anexo I) reflejaron que la interacción AÑ x AR era significativa, por lo que existían diferencias entre los patrones de variación temporal de las distintas áreas (Anexo II, Tabla 2). El análisis PAIRWISE reveló que en 2012 la cobertura de algas complejas aumentaba significativamente hacia el oeste del área de vertido (V) y hacia el este del área 2E, mientras que en 2018 las distintas áreas no presentaban diferencias significativas para la cobertura de este grupo morfofuncional (Anexo II, Tabla 2; Figura 3, c). Solo se encontraron diferencias significativas en la cobertura de algas complejas entre el inicio y el final del estudio en las áreas 2W, 1W y 1E (Anexo II, tabla 2). En 2022, por otro lado, el área 1E presentaba una cobertura de algas complejas significativamente mayor al

del resto de áreas (Anexo II, Tabla 2; Figura 3, c). Este grupo de algas estaba completamente ausente en el área de vertido y, en general, presentaba coberturas más altas en las áreas hacia el este que hacia el oeste de este (Anexo II, Tabla 2; Figura 3, c).

Los resultados del análisis PERMANOVA para las algas de morfología simple (de ahora en adelante algas simples) (Anexo II, Tabla 3) reflejaron que la interacción AÑ x AR era significativa, por lo que existían diferencias entre los patrones de variación temporal de las distintas áreas (Anexo II, Tabla 3). El análisis PAIRWISE reveló que, en 2012, la cobertura de algas simples era significativamente más alta en las áreas 1W y 1E, seguido por los valores de 2W, 3E y C, mientras que en el punto de vertido y en 2E la cobertura era significativamente menor (Anexo II, Tabla 3; Figura 3, d). Entre 2012 y 2018 solo se encontraron diferencias significativas en la abundancia de algas simples en las áreas 2W, V y 2E, mientras que entre 2018 y 2022 esto ocurría en todas las áreas excepto el área de vertido y el área de control (Anexo II, Tabla 3). Entre 2012 y 2022 solo se encontraron diferencias significativas en la abundancia de algas simples en las áreas 1W, V, 1E y 3E (Anexo II, Tabla 3). En 2022 los datos de cobertura de algas simples se homogeneizaban hacia la costa oeste del vertido, mientras que las áreas al este presentaban variaciones significativas sin una tendencia marcada. En general, los análisis PAIRWISE mostraron que la cobertura de estas especies era mayor en las áreas más cercanas al punto de vertido (Anexo II, Tabla 3).

Los resultados del análisis PERMANOVA para las algas perennes (Anexo I) reflejaron que la interacción AÑ x AR era significativa, por lo que existían diferencias entre los patrones de variación temporal de las distintas áreas (Anexo II, Tabla 4). Según los análisis PAIRWISE, en 2012 y 2018 la cobertura de algas perennes aumentaba significativamente en todas las áreas excepto entre 2E y 3E (Figura 3, e). En 2022, solo las áreas a más de 50 m del vertido presentaban diferencias significativas en la cobertura de este grupo. Con respecto a la variación temporal, según los análisis PAIRWISE, entre 2012 y 2018 se encontraron diferencias significativas en la abundancia de algas perennes en todas las áreas excepto 1E, 2E y 3E (Anexo II, Tabla 4). Entre 2018 y 2022 solo se encontraron diferencias significativas en 2W (Anexo II, Tabla 4).

Los resultados del análisis PERMANOVA para la riqueza de taxones reflejaron que la interacción AÑ x AR era significativa, por lo que existían diferencias entre los patrones de variación temporal de las distintas áreas (Anexo II, Tabla 5). Por lo general, se encontraron

más taxones en 2018 y 2022 que, en 2012, y cabe destacar que en las áreas 2E y 2W se alcanzaron los máximos en número de taxones en 2018, en lugar de en 2022 (Figura 4, a). Con respecto a la influencia del factor Área, los análisis PAIRWISE mostraron una clara tendencia ascendente en el número de taxones según las áreas se encontraban más alejadas del punto de vertido, alcanzando valores más altos al este que al oeste (Anexo II, Tabla 5; Figura 4, a). En 2012 el factor Área perdía influencia sobre la riqueza de taxones en las áreas al este de 1E, mientras que en 2018 esto ocurría al este de 2E, y en 2022 al este de 3E (Anexo II, Tabla 5). Entre el inicio del estudio y el final se encontraron diferencias significativas en riqueza de taxones en todas las áreas excepto 3E y C (Anexo II, Tabla 5).

Los resultados del análisis PERMANOVA para la diversidad reflejaron que la interacción AÑ x AR era significativa, por lo que existían diferencias entre los patrones de variación temporal de las distintas áreas (Anexo II, Tabla 6). Solo se encontraron valores del índice de Shannon excepcionalmente bajos ($H'(\log_e) < 2$) en el área de vertido (independientemente del año de muestreo) y en algunas muestras tomadas en 2012 en otras áreas (Figura 4, b). Entre 2012 y 2018, los análisis PAIRWISE encontraron diferencias significativas en los valores de diversidad de todas las áreas excepto 1E, 3E y C (Anexo II, Tabla 6). Entre 2018 y 2022 las diferencias se detectaron solo en las áreas 2E y 3E (Anexo II, Tabla 6).

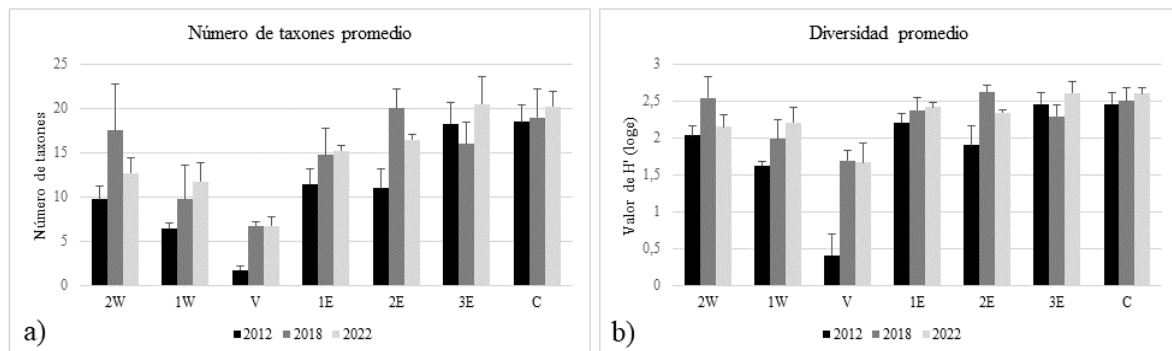


Figura 4: Valores de a) riqueza de taxones, b) diversidad promedio, por Año y Área de muestreo. Las barras de error corresponden a la desviación estándar.

Discusión

Este trabajo revela la existencia de diferencias espacio-temporales en términos de composición y abundancia de la comunidad estudiada. Además, se detecta un aumento general en riqueza de taxones y diversidad desde el inicio del tratamiento del vertido de la fábrica de harinas de pescado, así como un incremento en cobertura de algas complejas y

perennes. Este cambio temporal de la comunidad es similar a la variabilidad espacial, en la que las variables mencionadas también aumentan en las áreas más lejanas al vertido y, por tanto, menos contaminadas, especialmente en las situadas hacia el este del vertido. Las algas simples, por otro lado, muestran valores de abundancia mayores en las áreas próximas al vertido, destacando un incremento de estas en el vertido a partir de 2018. A pesar de las tendencias generalizadas descritas, los cambios en la estructura de la comunidad difieren entre las distintas áreas de muestreo.

Al inicio del estudio, las condiciones en el área de vertido apenas permitían el crecimiento macroalgal, desarrollándose únicamente *Bachelotia antillarum* y *Ulva prolifera*, dos especies oportunistas con alta tolerancia a la contaminación, características de un hábitat muy degradado en el nivel intermareal inferior, cuya gran capacidad reproductiva permite su dominancia en entornos poco favorables (Becherucci *et al.*, 2018; Díez *et al.*, 2009; Gubelit, 2022; Rodríguez *et al.*, 1997). En las áreas cercanas, la comunidad presentaba un mayor número de taxones que en el vertido, y la aún dominante *B. antillarum* se encontraba acompañada de especies bioindicadoras de ambientes degradados como *Gelidium pusillum* (Díez *et al.*, 2009; Gorostiaga *et al.*, 2004). Los reducidos valores de diversidad y número de taxones, especialmente a menos de 100 m del vertido (2W, 1W, 1E, 2E), respaldan el alto grado de perturbación de la comunidad estudiada antes del inicio del tratamiento del vertido, donde algas perennes y de morfología compleja estaban prácticamente ausentes (Arévalo *et al.*, 2007; Díez *et al.*, 2009).

La presencia de *Ellisolandia elongata* en áreas circundantes al vertido, especialmente a partir de 2018, indica una ligera recuperación de la comunidad. Las algas calcáreas presentan, en general, más tolerancia al estrés que el resto de algas complejas, y representan un progreso desde una comunidad dominada por algas de morfología simple hacia un ecosistema más sano. *Ellisolandia elongata* es una especie bioindicadora relacionada con ambientes moderadamente degradados y que, al igual que en el presente estudio, a menudo se encuentra acompañada por especies como *Caulacanthus ustulatus* o *Lithophyllum incrustans* (Díez *et al.*, 2013; Gorostiaga *et al.*, 2004; Mangialajo *et al.*, 2008; Sabri *et al.*, 2020). Por otro lado, las algas complejas como *Halopteris scoparia*, *Gelidium attenuatum* y *Pterosiphonia complanata* presentan coberturas mayores en las áreas más alejadas del vertido, aumentando hacia el final del estudio debido a su alta sensibilidad a la contaminación, reflejando una

mejora del estado de la comunidad (Díez *et al.*, 2009). Sin embargo, conocidas especies autóctonas de morfología compleja que son bioindicadoras de aguas limpias, como *Ericaria selaginoides* o *Bifurcaria bifurcata*, (Gorostiaga *et al.*, 2004; Huguenin *et al.*, 2019) no han sido halladas en las inmediaciones del vertido en ninguno de los años del muestreo. Esto podría indicar que la comunidad se halla todavía en vías de recuperación, ya que las áreas cercanas al vertido se encuentran en una zona bastante protegida, mientras que en el área de control la ausencia de estas especies probablemente se deba a una mayor exposición al oleaje (Gorostiaga *et al.*, 2004).

En las áreas cercanas al vertido (a menos de 100 m de distancia) se observa un aumento de la riqueza y la diversidad, mientras que en las áreas más lejanas los valores son más homogéneos a lo largo del tiempo, probablemente debido a una menor influencia inicial del vertido sobre sus comunidades. Los incrementos en los valores de estas variables concuerdan con los resultados obtenidos en otros estudios de recuperación de comunidades macroalgales bentónicas (Díez *et al.*, 2009; 2013; Soltan *et al.*, 2001) y podrían ser consecuencia de una disminución de la eutrofización debida al tratamiento del vertido (Amaral *et al.*, 2018). En las áreas 2W y 2E, a una distancia intermedia del vertido, se alcanzan los máximos de diversidad y de riqueza de taxones en 2018, lo que podría relacionarse con la hipótesis de la perturbación intermedia (Connell, 1978). Según esta, las áreas a una distancia temporal y espacial intermedia de la fuente de perturbación presentarían los mayores valores en diversidad y riqueza de especies, debido a menores niveles de competición que en los hábitats más favorables.

El número de taxones promedio y la cobertura de algas calcáreas y complejas, todas variables directamente relacionadas con una mayor calidad de las aguas, presentan valores más altos en las áreas hacia el este del vertido que las situadas a la misma distancia hacia su oeste. Este fenómeno podría deberse a la localización al oeste del puerto de Bermeo, con elevada influencia antropogénica (Borja & Collins, 2004). Dado que los vientos dominantes en la zona provienen del noroeste, no podrían ser responsables de desviar el contenido del vertido hacia el oeste, y una hipótesis alternativa solo podría atribuir este fenómeno a corrientes locales o a una menor exposición al oleaje en el lado oeste (Galpasoro *et al.*, 2010).

Las algas perennes presentan un patrón de variación espacial opuesto al de las especies simples, ya que la gran mayoría de algas perennes son complejas y calcáreas. Estas algas

suelen presentar un crecimiento más lento que supone una desventaja frente a las especies de algas simples oportunistas que proliferan en los ambientes más degradados al aumentar la disponibilidad de nutrientes (Cloern, 2001). Además, estas últimas, una vez establecidas, inhiben el crecimiento de macroalgas perennes, agravando su desaparición (Airoldi, 1998). Los resultados de este estudio con respecto a la cobertura de especies perennes concuerdan con numerosos artículos que han relacionado el declive en macroalgas perennes con la contaminación de las aguas (Díez *et al.*, 2009; Pinedo *et al.*, 2007; Thibaut *et al.*, 2005).

Conclusión

Este trabajo ha detectado un incremento de la complejidad estructural de las comunidades macroalgales en la zona circundante al vertido estudiado desde el inicio de su tratamiento. El proceso de recuperación tiene aún margen de mejora, ya que todavía no se han establecido algunas especies sensibles a la contaminación que son bioindicadoras de una mayor calidad de las aguas, por lo que es recomendable continuar la monitorización del estado de las comunidades macroalgales de la zona, para verificar que la recuperación sigue en curso. De cara al estudio de la recuperación de comunidades macroalgales en otras zonas, sería conveniente que las áreas de muestreo tuviesen, en la medida de lo posible, condiciones similares de exposición al oleaje.

Referencias

- Airoldi, L. (1998). Roles of disturbance, sediment stress, and substratum retention on spatial dominance in algal turf. *Ecology*, 79, 2759–2770. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[2759:RODSSA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[2759:RODSSA]2.0.CO;2)
- Airoldi, L., Balata, D., & Beck, M.W. (2008). The gray zone: relationships between habitat loss and marine diversity and their applications in conservation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366 (1-2), 8–15. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.07.034>
- Amaral, H.B.F., Reis, R.P., de Oliveira-Figueiredo, M.A., & de Gusmão-Pedrini, A. (2018). Decadal shifts in macroalgae assemblages in impacted urban lagoons in Brazil. *Ecological Indicators*, 85, 869–877. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.11.055>

- Anderson, M. J., & Robinson, J. (2003). Generalized discriminant analysis based on distances. *Australian & New Zealand Journal of Statistics*, 45 (3), 301–318. <https://doi.org/10.1111/1467-842X.00285>
- Anderson, M.J., Gorley, R.N., & Clarke, K.R. (2008). *PERMANOVA+ for PRIMER: guide to software and statistical methods*. Plymouth: PRIMER-E.
- Arévalo, R., Pinedo, S., & Ballesteros, E. (2007). Changes in the composition and structure of Mediterranean rocky-shore communities following a gradient of nutrient enrichment: Descriptive study and test of proposed methods to assess water quality regarding macroalgae. *Marine Pollution Bulletin*, 55, 104–113. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2006.08.023>
- Becherucci, M.E., Santiago, L., Benavides, H.R., & Vallarino, E.A. (2016). Assessing sewage impact in a South-West Atlantic rocky shore intertidal algal community. *Marine Pollution Bulletin*, 106, 388–394. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.02.038>
- Becherucci, M. E., Jaubet, M. L., Bottero, M. S., Llanos, E. N., Elias, R., & Garaffo, G. V. (2018). Rapid sewage pollution assessment by means of the coverage of epilithic taxa in a coastal area in the SW Atlantic. *Science of the Total Environment*, 628, 826–834. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.02.024>
- Borja, Á., & Collins, M. (2004). *Oceanography and marine environment in the Basque Country*. Amsterdam: Elsevier.
- Borja, Á., Galparsoro, I., Irigoien, X., Iriondo, A., Menchaca, I., Muxika, I., ... Rodríguez, J.G. (2011). Implementation of the European Marine Strategy Framework Directive: a methodological approach for the assessment of environmental status, from the Basque Country (Bay of Biscay). *Marine Pollution Bulletin*, 62, 889–904. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2011.03.031>
- Carmona, J., Salinas, V.H., & Borrero, A.C. (2022). The macroalgae ecological quality index (MEQI) in the Basin of Mexico: A proposal of aquatic bioindicators for peri-urban rivers. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 93 (1), 13. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2022.93.3899>

- Cloern, J. (2001). Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine Ecology Progress Series*, 210, 223–253. <http://dx.doi.org/10.3354/meps210223>
- Connell, J.H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199, 1302–1310. <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226125534-007>
- De Vasconcelos, E.R.T.P.P., Vasconcelos, J.B., Reis, T.N.D.V., Cocentino, A.D.L.M., Mallea, A.J.A., Martins, G.M., ... Fujii, M.T. (2019). Macroalgal responses to coastal urbanization: relative abundance of indicator species. *Journal of Applied Phycology*, 31, 893–903. <https://doi.org/10.1007/s10811-018-1639-3>
- Diez, I., Santolaria, A., Secilla, A., & Gorostiaga, J.M. (2009). Recovery stages over long-term monitoring of the intertidal vegetation in the ‘Abra de Bilbao’ area and on the adjacent coast (N. Spain). *European Journal of Phycology*, 44 (1), 1–14. <https://doi.org/10.1080/09670260802158642>
- Diez, I., Santolaria, A., Muguerza, N., & Gorostiaga, J.M. (2013). Measuring restoration in intertidal macrophyte assemblages following sewage treatment upgrade. *Marine Environmental Research*, 84, 31–42. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2012.11.006>
- Diez, I., Secilla, A., Santolaria, A., & Gorostiaga, J. M. (1999). Phytobenthic intertidal community structure along an environmental pollution gradient. *Marine Pollution Bulletin*, 38 (6), 463–472. [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(98\)90161-8](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(98)90161-8)
- Galparsoro, I., Borja, Á., Legorburu, I., Hernández, C., Chust, G., Liria, P., & Uriarte, A. (2010). Morphological characteristics of the Basque continental shelf (Bay of Biscay, northern Spain); their implications for Integrated Coastal Zone Management. *Geomorphology*, 118 (3-4), 314–329. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2010.01.012>
- Gaete-Olivares, H., Moyano-Lagos, N., Jara-Gutierrez, C., Carrasco-Kittelsen, R., Lobos-Valenzuela, G., & Hidalgo-Lillo, M. E. (2016). Assessment oxidative stress biomarkers and metal bioaccumulation in macroalgae from coastal areas with mining activities in Chile. *Environmental Monitoring and Assessment*, 188, 1–11. <https://doi.org/10.1007/s10661-015-5021-5>

- Gorostiaga, J.M., Borja, A., Dies, I., Frances, G., Pagola-Carte, S., Saiz-Salinas, J.I. (2004). Recovery of benthic communities in polluted systems. In A. Borja & M. Collins (Eds.), *Oceanography and Marine Environment of the Basque Country* (pp. 554–555). Amsterdam: Elsevier.
- Gubelit, Y. I. (2022). Opportunistic macroalgae as a component in assessment of eutrophication. *Diversity*, *14* (12), 1112. <https://doi.org/10.3390/d14121112>
- Guiry, M.D. & Guiry, G.M. (2024). *AlgaeBase. World-wide electronic publication*, University of Galway. <https://www.algaebase.org>; consultado el 23 de abril de 2024.
- Häder, D. P., Banaszak, A. T., Villafañe, V. E., Narvarte, M. A., González, R. A., & Helbling, E. W. (2020). Anthropogenic pollution of aquatic ecosystems: Emerging problems with global implications. *Science of the Total environment*, *713*, 136586. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.136586>
- Halpern, B. S., Frazier, M., Afflerbach, J., Lowndes, J. S., Micheli, F., O'Hara, C., ... & Selkoe, K. A. (2019). Recent pace of change in human impact on the world's ocean. *Scientific Reports*, *9* (1), 11609. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-47201-9>
- Henriques, B., Rocha, L. S., Lopes, C. B., Figueira, P., Monteiro, R. J., Duarte, A. D. C., ... & Pereira, E. (2015). Study on bioaccumulation and biosorption of mercury by living marine macroalgae: prospecting for a new remediation biotechnology applied to saline waters. *Chemical Engineering Journal*, *281*, 759–770. <https://doi.org/10.1016/j.cej.2015.07.013>
- Huguenin, L., Lalanne, Y., de Casamajor, M. N., Gorostiaga, J. M., Quintano, E., Salerno, M., & Monperrus, M. (2019). Impact of wastewater treatment plant discharges on macroalgae and macrofauna assemblages of the intertidal rocky shore in the southeastern Bay of Biscay. *Continental Shelf Research*, *181*, 34–49. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2019.04.014>
- Islam, M. S., & Tanaka, M. (2004). Impacts of pollution on coastal and marine ecosystems including coastal and marine fisheries and approach for management: a review and synthesis. *Marine Pollution Bulletin*, *48* (7-8), 624–649. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2003.12.004>

- Johnston, E. L., & Roberts, D. A. (2009). Contaminants reduce the richness and evenness of marine communities: a review and meta-analysis. *Environmental Pollution*, 157 (6), 1745–1752. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2009.02.017>
- Mangialajo, L., Chiantore, M., & Cattaneo-Vietti, R. (2008). Loss of furoid algae along a gradient of urbanisation, and structure of benthic assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 358, 63–74. <https://doi.org/10.3354/meps07400>
- Morand, P., & Merceron, M. (2005). Macroalgal population and sustainability. *Journal of Coastal Research*, 21 (5), 1009–1020. <https://doi.org/10.2112/04-700A.1>
- O'Connor, N. (2013). Impacts of sewage outfalls on rocky shores: Incorporating scale, biotic assemblage structure and variability into monitoring tools. *Ecological Indicators*, 29, 501–509. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.01.020>
- Orfanidis, S., Panayotidis, P., & Stamatis, N. (2001). Ecological evaluation of transitional and coastal waters: a marine benthic macrophytes-based model. *Mediterranean Marine Science*, 2 (2), 45–66. <https://doi.org/10.12681/mms.266>
- Pinedo, S., García, M., Satta, M.P., de Torres, M., & Ballesteros, E. (2007). Rocky-shore communities as indicators of water quality: A case study in the Northwestern Mediterranean. *Marine Pollution Bulletin*, 55, 126–135. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2006.08.044>
- Rilov, G., Peleg, O., Yeruham, E., Garval, T., Vichik, A., & Raveh, O. (2018). Alien turf: Overfishing, overgrazing and invader domination in south-eastern Levant reef ecosystems. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 28 (2), 351–369. <https://doi.org/10.1002/aqc.2862>
- Rodríguez, L., Bárbara, I., & Pérez-Cirera, J. L. (1997). Sensibilidad frente a la contaminación de algunas algas bentónicas de las rías de Pontevedra y A Coruña (NO de España). *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)*, 7, 40–41.
- Rubal, M., Veiga, P., Reis, P. A., Bertocci, I., & Sousa-Pinto, I. (2014). Effects of subtle pollution at different levels of biological organisation on species-rich assemblages. *Environmental Pollution*, 191, 101–110. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2014.04.019>

- Sabri, H., Boularhbar, H., Maarouf, A., Sbahi, S., Hasni, M., Boundir, Y., ... & Cherifi, O. (2020). First assessment of pollution impact at Essaouira coast (Morocco) using biotic and abiotic parameters and the red algae *Ellisolandia elongata* as potential bioindicator of organic pollution. *Applied Ecology and Environmental Research*, 18 (6), 7717–7738. https://doi.org/10.15666/aeer/1806_77177738
- Scherner, F., Barufi, J. B., & Horta, P. A. (2012). Photosynthetic response of two seaweed species along an urban pollution gradient: evidence of selection of pollution-tolerant species. *Marine Pollution Bulletin*, 64 (11), 2380–2390. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.08.012>
- Soltan, D., Verlaque, M., Boudouresque, C.F., & Francour, P. (2001). Changes in macroalgal communities in the vicinity of a Mediterranean sewage outfall after the setting up of a treatment plant. *Marine Pollution Bulletin*, 42, 59–70. [https://doi.org/10.1016/s0025-326x\(00\)00116-8](https://doi.org/10.1016/s0025-326x(00)00116-8)
- Thibaut, T., Pinedo, S., Torras, X., & Ballesteros, E. (2005). Long-term decline of the populations of Fucales (*Cystoseira* spp. and *Sargassum* spp.) in the Albères coast (France, North-western Mediterranean). *Marine Pollution Bulletin*, 50, 1472–1489. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2005.06.014>
- Valencia, V., Franco, J., Borja, A., & Fontán, A. (2004). Hydrography of the southeastern Bay of Biscay. In A. Borja & M. Collins (Eds.), *Oceanography and Marine Environment of the Basque Country* (pp. 159–194). Amsterdam: Elsevier.
- Viedma-Munoz, M. (2005). El régimen de vientos en la cornisa cantábrica. *Nimbus: Revista de climatología, meteorología y paisaje*, 15-16, 203-222.
- Vinagre, P.A., Pais-Costa, A.J., Gaspar, R., Borja, Á., Marques, J.C., & Neto, J.M. (2016). Response of macroalgae and macroinvertebrates to anthropogenic disturbance gradients in rocky shores. *Ecological Indicators*, 61, 850–864. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.10.038>
- Wang, X. C., & Zhao, H. M. (2007). Uptake and biodegradation of polycyclic aromatic hydrocarbons by marine seaweed. *Journal of Coastal Research*, 1056–1061. <https://doi.org/10.2112/jcr-si50-191.1>

Anexo I

Inventario de taxones identificados y su grupo morfofuncional (MF): Calcáreas (CA), complejas (CO) o simples (S). Los taxones perennes están indicados con un asterisco a la derecha del grupo MF.

Rojas	Grupo MF
Florideophyceae	
<i>Acrosorium ciliolatum</i> (Harvey) Kylin 1924	S
<i>Aglaothamnion</i> sp.	S
<i>Aglaothamnion tripinnatum</i> (C.Agardh) Feldmann-Mazoyer 1941	S
<i>Ahnfeltiopsis devoniensis</i> (Greville) P.C.Silva & DeCew 1992	CO*
<i>Antithamnionella ternifolia</i> (Hooker f. & Harvey) Lyle 1922	S
<i>Asparagopsis armata</i> Harvey 1855	S
<i>Bonnemaisonia hamifera</i> Hariot 1891	S
<i>Callithamnion granulatum</i> (Ducluzeau) C.Agardh 1828	S
<i>Caulacanthus ustulatus</i> (Turner) Kützing 1843	S*
<i>Centroceras clavulatum</i> (C.Agardh) Montagne 1846	S
<i>Ceramium</i> sp.	S
<i>Ceramium botryocarpum</i> A.W.Griffiths ex Harvey 1848	S
<i>Ceramium ciliatum</i> (J.Ellis) Ducluzeau 1806	S
<i>Ceramium echionotum</i> J.Agardh 1844	S
<i>Champia parvula</i> (C.Agardh) Harvey 1853	S
<i>Chondracanthus acicularis</i> (Roth) Fredericq 1993	CO*
<i>Chondria coerulea</i> (J.Agardh) Sauvageau 1897	S*
<i>Ellisolandia elongata</i> (J.Ellis & Solander) K.R.Hind & G.W.Saunders 2013	CA*
<i>Gastroclonium reflexum</i> (Chauvin) Kützing 1849	S
<i>Gayliella flaccida</i> (Harvey ex Kützing) T.O.Cho & L.M.McIvor 2008	S
<i>Gelidium attenuatum</i> (Turner) Thuret ex Bornet 1892	CO*
<i>Gelidium pulchellum</i> (Turner) Kützing 1868	S*
<i>Gelidium pusillum</i> (Stackhouse) Le Jolis 1863	S*
<i>Gelidium spinosum</i> (S.G.Gmelin) P.C.Silva 1996	CO*
<i>Herposiphonia</i> sp.	S
<i>Hypnea musciformis</i> (Wulfen) J.V.Lamouroux 1813	S
<i>Hypoglossum hypoglossoides</i> (Stackhouse) Collins & Hervey 1917	S
<i>Jania rubens</i> (Linnaeus) J.V.Lamouroux 1816	CA*
<i>Leptosiphonia fibrata</i> (Dillwyn) Savoie & G.W.Saunders 2019	S
<i>Lithophyllum incrustans</i> Philippi 1837	CA*
<i>Mesophyllum lichenoides</i> (J.Ellis) Me.Lemoine 1928	CA*
<i>Nitophyllum punctatum</i> (Stackhouse) Greville 1830	S
<i>Olokunia atropurpurea</i> (P.Crouan & H.Crouan) Pestana, Lyra, Cassano & J.M.C.Nunes 2021	CO*
<i>Polysiphonia</i> sp.	S
<i>Pseudoceramium tenerimum</i> (G.Martens) Barros-Barreto & Maggs 2023	S
<i>Pterosiphonia complanata</i> (Clemente) Falkenberg 1897	CO*
<i>Tiffaniella capitata</i> (Bornet) Doty & Meñez 1960	S
<i>Vertebrata thuyoides</i> (Harvey) Kuntze 1891	S
Verdes	
Ulvophyceae	
<i>Blidingia minima</i> (Nägeli ex Kützing) Kylin 1947	S
<i>Bryopsis plumosa</i> (Hudson) C.Agardh 1823	S
<i>Chaetomorpha linum</i> (O.F.Müller) Kützing 1845	S
<i>Cladophora laetevirens</i> (Dillwyn) Kützing 1843	S
<i>Cladophora lehmanniana</i> (Lindenberg) Kützing 1843	S
<i>Codium adhaerens</i> C.Agardh 1822	CO*
<i>Codium fragile</i> (Surinagar) Hariot 1889	S
<i>Derbesia tenuissima</i> (Moris & De Notaris) P.Crouan & H.Crouan 1867	S
<i>Lychaete pellucida</i> (Hudson) M.J.Wynne 2017	S
<i>Ulva</i> spp. (laminar)	S
<i>Ulva intestinalis</i> Linnaeus 1753	S
<i>Ulva prolifera</i> O.F.Müller 1778	S
Pardas	
Phaeophyceae	
<i>Bachelotia antillarum</i> (Grunow) Gerloff 1959	S
<i>Cladostephus spongiosus</i> (Hudson) C.Agardh 1817	CO*
<i>Colpomenia peregrina</i> Sauvageau 1927	S
<i>Dictyota cyanoloma</i> Tronholm, De Clerck, A.Gómez-Garreta & Rull Lluç 2010	S
<i>Dictyota dichotoma</i> (Hudson) J.V.Lamouroux 1809	S
<i>Halopteris scoparia</i> (Linnaeus) Sauvageau 1904	CO*
<i>Pseudoralfsia verrucosa</i> (Areschoug) Parente, Fletcher & G.W.Saunders 2020	CO*
<i>Sargassum vulgare</i> C.Agardh, nom. illeg. 1820	CO*
<i>Sphacelaria cirrosa</i> (Roth) C.Agardh 1824	S
<i>Sphacelaria rigidula</i> Kützing 1843	S
<i>Taonia atomaria</i> (Woodward) J.Agardh 1848	S
<i>Zanardinia typus</i> (Nardo) P.C.Silva 2000	CO*

Anexo II

Resúmenes de los resultados de los análisis univariados realizados.

Tabla 1: Arriba, resumen de los resultados del análisis PERMANOVA para testar la influencia de los factores Año (AÑ), Área (AR) y la interacción entre ambos (AÑ x AR) sobre la cobertura de algas calcáreas. Abajo, resumen de los resultados del análisis PAIRWISE para la interacción Año x Área, indicando la presencia de diferencias significativas con asteriscos.

PERMANOVA					
Source	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)
AÑ	2	1277	638,49	10,604	0,0039
AR	6	1,79E+05	29791	284,74	0,0001
AÑxAR	12	722,53	60,211	0,57549	0,8589
Res	63	6591,4	104,62		

PAIRWISE	
12, 18	*
12, 22	*
18, 22	
2W, 1W	*
2W, V	*
2W, 1E	*
2W, 2E	*
2W, 3E	*
2W, C	*
1W, V	*
1W, 1E	*
1W, 2E	*
1W, 3E	*
1W, C	*
V, 1E	*
V, 2E	*
V, 3E	*
V, C	*
1E, 2E	*
1E, 3E	*
1E, C	*
2E, 3E	*
2E, C	*
3E, C	*

Tabla 2: Arriba, resumen de los resultados del análisis PERMANOVA para testar la influencia de los factores Año (AÑ), Área (AR) y la interacción entre ambos (AÑ x AR) sobre la cobertura de algas complejas no calcáreas. Abajo, resumen de los resultados del análisis PAIRWISE para la interacción Año x Área, indicando la presencia de diferencias significativas con asteriscos.

PERMANOVA					
Source	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)
AÑ	2	185,54	92,771	2,4951	0,1079
AR	6	4,08E+02	67,942	10,219	0,0001
AÑxAR	12	446,17	37,181	5,5921	0,0001
Res	63	418,87	6,6488		

PAIRWISE							
	2W	1W	V	1E	2E	3E	C
12, 18					*		
12, 22	*	*		*			
18, 22				*			
	12	18	22				
2W, 1W	*	*	*				
2W, V	*	*	*				
2W, 1E			*				
2W, 2E							
2W, 3E							
2W, C	*						
1W, V							
1W, 1E			*				
1W, 2E							
1W, 3E	*						
1W, C	*						
V, 1E			*				
V, 2E		*					
V, 3E	*						
V, C	*						
1E, 2E			*				
1E, 3E			*				
1E, C							
2E, 3E	*						
2E, C	*						
3E, C							

Tabla 3: Arriba, resumen de los resultados del análisis PERMANOVA para testar la influencia de los factores Año (AÑ), Área (AR) y la interacción entre ambos (AÑ x AR) sobre la cobertura de algas simples. Abajo, resumen de los resultados del análisis PAIRWISE para la interacción Año x Área, indicando la presencia de diferencias significativas con asteriscos.

PERMANOVA					
Source	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)
AÑ	2	10310	5154,8	2,0847	0,1651
AR	6	4,33E+04	7224,8	43,1	0,0001
AÑxAR	12	29672	2472,7	14,751	0,0001
Res	63	10561	167,63		

PAIRWISE							
	2W	1W	V	1E	2E	3E	C
12, 18	*	*	*	*	*	*	*
12, 22	*	*	*	*	*	*	*
18, 22	*	*	*	*	*	*	*

	12	18	22
2W, 1W	*	*	*
2W, V	*	*	*
2W, 1E	*	*	*
2W, 2E	*	*	*
2W, 3E	*	*	*
2W, C	*	*	*
1W, V	*	*	*
1W, 1E	*	*	*
1W, 2E	*	*	*
1W, 3E	*	*	*
1W, C	*	*	*
V, 1E	*	*	*
V, 2E	*	*	*
V, 3E	*	*	*
V, C	*	*	*
1E, 2E	*	*	*
1E, 3E	*	*	*
1E, C	*	*	*
2E, 3E	*	*	*
2E, C	*	*	*
3E, C	*	*	*

Tabla 4: Arriba, resumen de los resultados del análisis PERMANOVA de la influencia de los factores Año (AÑ), Área (AR) y la interacción entre ambos (AÑ x AR) sobre la cobertura de algas perennes. Abajo, resumen de los resultados del análisis PAIRWISE para la interacción Año x Área, indicando la presencia de diferencias significativas con asteriscos.

PERMANOVA					
Source	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)
AÑ	2	4555,2	2277,6	6,3043	0,013
AR	6	1,44E+05	23990	197,54	0,0001
AÑxAR	12	4335,3	361,28	2,9748	0,0022
Res	63	7651	121,44		

PAIRWISE							
	2W	1W	V	1E	2E	3E	C
12, 18	*	*	*	*	*	*	*
12, 22	*	*	*	*	*	*	*
18, 22	*	*	*	*	*	*	*

	12	18	22
2W, 1W	*	*	*
2W, V	*	*	*
2W, 1E	*	*	*
2W, 2E	*	*	*
2W, 3E	*	*	*
2W, C	*	*	*
1W, V	*	*	*
1W, 1E	*	*	*
1W, 2E	*	*	*
1W, 3E	*	*	*
1W, C	*	*	*
V, 1E	*	*	*
V, 2E	*	*	*
V, 3E	*	*	*
V, C	*	*	*
1E, 2E	*	*	*
1E, 3E	*	*	*
1E, C	*	*	*
2E, 3E	*	*	*
2E, C	*	*	*
3E, C	*	*	*

Tabla 5: Arriba, resumen de los resultados del análisis PERMANOVA de la influencia de los factores Año (AÑ), Área (AR) y la interacción entre ambos (AÑ x AR) sobre el número total de taxones de las comunidades macroalgales. Abajo, resumen de los resultados del análisis PAIRWISE para la interacción Año x Área, indicando la presencia de diferencias significativas con asteriscos.

PERMANOVA					
Source	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)
AÑ	2	267,52	133,76	7,2203	0,0117
AR	6	1,79E+03	298,77	54,996	0,0001
AÑxAR	12	222,31	18,526	3,4102	0,0006
Res	63	342,25	5,4325		

PAIRWISE							
	2W	1W	V	1E	2E	3E	C
12, 18	*	*	*	*	*	*	*
12, 22	*	*	*	*	*	*	*
18, 22	*	*	*	*	*	*	*

	12	18	22
2W, 1W	*	*	*
2W, V	*	*	*
2W, 1E	*	*	*
2W, 2E	*	*	*
2W, 3E	*	*	*
2W, C	*	*	*
1W, V	*	*	*
1W, 1E	*	*	*
1W, 2E	*	*	*
1W, 3E	*	*	*
1W, C	*	*	*
V, 1E	*	*	*
V, 2E	*	*	*
V, 3E	*	*	*
V, C	*	*	*
1E, 2E	*	*	*
1E, 3E	*	*	*
1E, C	*	*	*
2E, 3E	*	*	*
2E, C	*	*	*
3E, C	*	*	*

Tabla 6: Arriba, resumen de los resultados del análisis PERMANOVA de la influencia de los factores Año (AÑ), Área (AR) y la interacción entre ambos (AÑ x AR) sobre la diversidad de las comunidades macroalgales. Abajo, resumen de los resultados del análisis PAIRWISE para la interacción Año x Área, indicando la presencia de diferencias significativas con asteriscos.

PERMANOVA					
Source	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)
AÑ	2	3,2078	1,6039	5,1623	0,0167
AR	6	1,35E+01	2,2557	71,064	0,0001
AÑxAR	12	3,7284	0,3107	9,7884	0,0001
Res	63	1,9997	3,17E-02		

PAIRWISE							
	2W	1W	V	1E	2E	3E	C
12, 18	*	*	*	*	*	*	*
12, 22	*	*	*	*	*	*	*
18, 22	*	*	*	*	*	*	*

	12	18	22
2W, 1W	*	*	*
2W, V	*	*	*
2W, 1E	*	*	*
2W, 2E	*	*	*
2W, 3E	*	*	*
2W, C	*	*	*
1W, V	*	*	*
1W, 1E	*	*	*
1W, 2E	*	*	*
1W, 3E	*	*	*
1W, C	*	*	*
V, 1E	*	*	*
V, 2E	*	*	*
V, 3E	*	*	*
V, C	*	*	*
1E, 2E	*	*	*
1E, 3E	*	*	*
1E, C	*	*	*
2E, 3E	*	*	*
2E, C	*	*	*
3E, C	*	*	*