

NOTA CIENTÍFICA

Lessonia berteriana en Perú: Comprobación de la identidad de la especie y diversidad genética en el borde norte de distribución

Lessonia berteriana in Peru: Verification of species identity and genetic diversity at the northern edge of distribution

Karla Pérez-Araneda^{1,2}, Sheyla Zevallos³, Natalia Arakaki⁴, Alex Gamarra⁵,
Patricia Carbajal^{2,6} y Florence Tellier^{1,2*}

¹Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad Católica de la Santísima Concepción, Alonso de Ribera 2850, Concepción, Chile

²Centro de Investigación en Biodiversidad y Ambientes Sustentables (CIBAS), Universidad Católica de la Santísima Concepción, Alonso de Ribera 2850, Concepción, Chile

³Laboratorio de Investigación Acuícola, Instituto del Mar del Perú, Sede Ilo, Jr. Mirave 101, Ilo, Moquegua 18601, Perú

⁴Banco de Germoplasma de Organismos Acuáticos, Área Funcional de Investigaciones en Acuicultura, Instituto del Mar del Perú, Esquina Gamarra y General Valle s/n, Chucuito, Callao, Perú

⁵Área Funcional de Investigaciones de Invertebrados Marinos y Macroalgas, Instituto del Mar del Perú, Esquina Gamarra y General Valle s/n, Chucuito, Callao, Perú

⁶Área Funcional de Investigaciones en Biodiversidad, Instituto del Mar del Perú, Esquina Gamarra y General Valle s/n, Chucuito, Callao, Perú

*Autor correspondiente: ftellier@gmail.com

Abstract. Harvest pressure on brown macroalgae of the *Lessonia* genus has increased in recent years in Peru and Chile, due to the high demand from the global hydrocolloid industry. After a taxonomic review, in 2012, the intertidal species *Lessonia nigrescens* was segregated into two species, being *L. berteriana* distributed in southern Peru and northern Chile (17-30°S). Based on genetic tools we confirm the identification as *L. berteriana* and report its presence up to 15°23'S. It is recommended to update the status of the species into Peruvian regulations and scientific publications.

Key words: Kelp, *Lessonia nigrescens*, distribution range, natural resource management

INTRODUCCIÓN

En el Sistema de Corrientes de Humboldt, se reportan tres géneros de kelps: *Macrocystis*, *Lessonia* y *Eisenia*. Los dos primeros géneros son dominantes entre el centro de Perú (12°S) y Chiloé, Chile (42°S), mientras que *Eisenia* tiene una distribución restringida a las costas peruanas (Ramírez & Santelices 1991) e islas oceánicas de Chile (Silva & Chacana 2005). Los huiros (en Chile) o aracantos (en Perú) son grandes algas pardas que conforman bosques marinos (*sensu* Steneck *et al.* 2002) en el intermareal o submareal rocoso; tienen gran importancia ecológica al proveer hábitat, alimentación y áreas de reproducción y reclutamiento para numerosas especies marinas, algunas de ellas con alto valor comercial (*e.g.*, *Concholepas concholepas*, loco o chanque; Vásquez & Santelices 1984), pero también brindan protección contra la erosión de la costa y otros servicios ecosistémicos (Vásquez *et al.* 2014).

Los géneros *Lessonia* y *Macrocystis* además tienen importancia económica y social, tanto en Chile como en Perú, países donde estas algas son colectadas por pescadores artesanales y luego exportadas para la industria de los hidrocoloides (Porse & Rudolph 2017). Durante los primeros años del siglo XXI, el incremento en el valor económico del recurso y la demanda mundial han provocado un cambio de aprovechamiento: de uso extensivo a través de la colecta de algas varadas producto de la mortalidad natural, a una extracción intensiva de ejemplares vivos. En consecuencia, los gobiernos han resuelto medidas legislativas para limitar la extracción, vía vedas y planes de manejo, a contar de 2002 en Chile y 2005 en Perú. Del mismo modo, se han realizado estudios científico-técnicos sobre los estados del recurso natural para ayudar en la toma de decisiones y evitar la sobreexplotación (véase para mayores detalles Castillo *et al.* 2011 y Tejada *et al.* 2019 para Perú; Vásquez 2016 para Chile). Entre las especies de *Lessonia*, *Lessonia nigrescens* Bory es la preferida por el mercado de los ácidos alginicos, frente a *L. trabeculata* Villouta & Santelices, por su alto rendimiento y menor costo de extracción.

El género *Lessonia* ha estado sometido a revisiones taxonómicas, siendo los cambios nomenclaturales incorporados en forma variable en la toma de decisiones. A contar de 1986, en el Sistema de Corrientes de Humboldt (Perú y Chile norte y centro), se reconocen dos especies de *Lessonia*, *L. trabeculata* en el submareal somero y *L. nigrescens* en el intermareal bajo. Esta composición cambió cuando González *et al.* (2012) describen dos especies crípticas hasta entonces denominadas "*L. nigrescens*": *L. berteroa* Montagne al norte de 30°S y *L. spicata* (Suhr) Santelices al sur de 29°S. Esta revisión taxonómica es consecuencia de la acumulación de evidencias mostrando en *L. nigrescens* dos unidades evolutivas diferentes filogenéticamente (Tellier *et al.* 2009), aisladas reproductivamente (Tellier *et al.* 2011a) y con diferencias ecológicas y fisiológicas (Oppliger *et al.* 2011, 2012; luego completado por López-Cristoffanini *et al.* 2013 y Koch *et al.* 2015). Adicionalmente, en las costas peruanas *Lessonia fuscescens* Bory y *L. flavicans* Bory son denominaciones utilizadas para la venta de materia prima y estudios del mercado de alginatos (*e.g.*, Bixler & Porse 2011), aunque estas podrían corresponder a sinónimos de *L. nigrescens* (de Reviere & Asensi 2008).

El límite norte de distribución del complejo de especies intermareales de *Lessonia nigrescens* (en particular, *L. berteroa*) ha estado sujeto a discusiones, a diferencia de lo establecido para su límite sur (Tellier *et al.* 2011b). Las discrepancias entre autores podrían estar relacionadas con variaciones históricas del rango de distribución y/o con confusiones con la especie submareal *L. trabeculata* recién descrita en 1986. Así, los ejemplares colectados por Coker en 1907 al centro del Perú (Ancón, 11°S y Pisco, 13°S) fueron identificados como *L. nigrescens* por Howe (1914), pero luego descartados como ejemplares de esta especie por Searles (1978) y finalmente asignados a *L. trabeculata* por Ramírez & Santelices (1991). Si bien Villouta & Santelices (1986) cuestionan la presencia de *L. nigrescens* al norte de 23°S, en su catálogo, Ramírez & Santelices (1991) la consideran distribuida hasta Mollendo e Ilo (17°S). La evidencia genética aportada por Tellier *et al.* (2009), en base a secuencias nucleotídicas de marcadores mitocondrial y cloroplastidial, indica la presencia de ejemplares del complejo de especies *L. nigrescens* en 16°58'S y 17°37'S, en la costa peruana. No obstante, el artículo de Tellier *et al.*

(2009) no asigna los ejemplares a *L. berteroa* (descrita el 2012), sino a un linaje PP, linaje genético distribuido en la Provincia Peruana (norte de los 30°S); adicionalmente los ejemplares peruanos fueron asignados a uno de los dos clados dentro del linaje PP, el clado norte, cuya distribución se extiende entre ~17°S y 27°S. La revisión taxonómica de González *et al.* (2012) indica que el linaje PP de Tellier *et al.* (2009) corresponde a la especie *L. berteroa*, por lo cual esta especie debería estar considerada distribuida tanto en Perú como en Chile, entre ~17°S y 30°S.

Actualmente, en Perú se sigue reportando *L. nigrescens* en publicaciones científicas, estadísticas pesqueras y exportación, y en documentos oficiales utilizados para la toma de decisiones de manejo y conservación (*e.g.*, Tejada *et al.* 2019). Sin embargo, recientemente en la sección "información complementaria" de la ficha de esta especie del Catálogo Digital de la Biodiversidad Acuática del Perú (IMARPE 2019)¹, se ha citado a *L. berteroa* para el sur de este país. Con respecto a Chile, hay evidencias que, al menos desde el 2014, estos cambios taxonómicos en especies del género *Lessonia* han sido considerados tanto en publicaciones científicas (*e.g.*, Vega *et al.* 2016) como en informes técnico-científicos y en la legislación (*e.g.*, SUBPESCA 2014²). Documentos referidos únicamente al norte o al sur de la región de transición (29-30°S) en general se refieren a una u otra especie, mientras que documentos a nivel nacional indican "ex *L. nigrescens* (*L. berteroa*/*L. spicata*)".

Aun cuando la correcta identificación taxonómica del recurso natural puede ser importante para asegurar la trazabilidad y otorgar un valor agregado a este (Tellier *et al.* 2011b), el cambio taxonómico de *L. berteroa* no está reflejado aún en la normativa peruana, quizás debido a una escasa información genética para ejemplares de este país (dos localidades, en ~17°S), pero también a la asignación de estos ejemplares al linaje PP por Tellier *et al.* (2009), y no directamente a su equivalente *L. berteroa*, descrita el 2012 por González *et al.* en base a ejemplares colectados en Chile.

Frente al aumento de la presión de cosecha sobre el aracanto negro (también llamado negra o cabeza en Perú, huiro negro o chascón en Chile) surge el presente estudio, que tuvo como primer objetivo confirmar la presencia de *L. berteroa* en las costas peruanas, para impulsar su reconocimiento formal tanto en documentos científicos como técnicos del país e identificar el límite norte del rango de distribución de la especie, y realizar una primera caracterización genética.

¹IMARPE. 2019. Ficha técnica de *Lessonia nigrescens* "aracanto negro". Catálogo Digital de la Biodiversidad Acuática del Perú. Instituto del Mar del Perú, Callao <<http://biodiversidadacuatica.imarpe.gob.pe/Catalogo/Especie?id=457>>

²SUBPESCA. 2014. Resolución Exenta 2584-2014. Aprueba cuarto informe de seguimiento de área de manejo que señala. <www.subpesca.cl/portal//615/w3-article-85052.html>

MATERIALES Y MÉTODOS

OBSERVACIONES EN TERRENO

Para identificar el actual rango de distribución de *Lessonia* sp. intermareales, se consideró la información colectada por el Instituto del Mar del Perú (IMARPE) en sus evaluaciones de recursos bentónicos, las que se realizan de forma continua desde el año 2000. Adicionalmente, durante los años 2015 a 2018 se realizaron recorridos en la costa peruana anotando la presencia o ausencia de la especie intermareal de *Lessonia*.

RECOLETA DE MUESTRAS

Para el presente estudio se muestreó en tres localidades del intermareal rocoso de la costa peruana, Marcona (Ica), Atico (Arequipa) e Ilo (Moquegua) (Fig. 1, Tabla 1), cubriendo así toda la distribución conocida de la especie intermareal de *Lessonia* en Perú. En cada localidad, se realizó el muestreo a lo largo de un transecto de 100-150 m, colectando fragmentos de fronda desde discos separados por un mínimo de 1 m. Cada muestra consistió en fragmentos basales de fronda extraídos de talo fresco, sin epifito ni endófito visible. Los fragmentos fueron conservados inmediatamente en una bolsa plástica individual con bolitas de sílica gel para una rápida deshidratación.

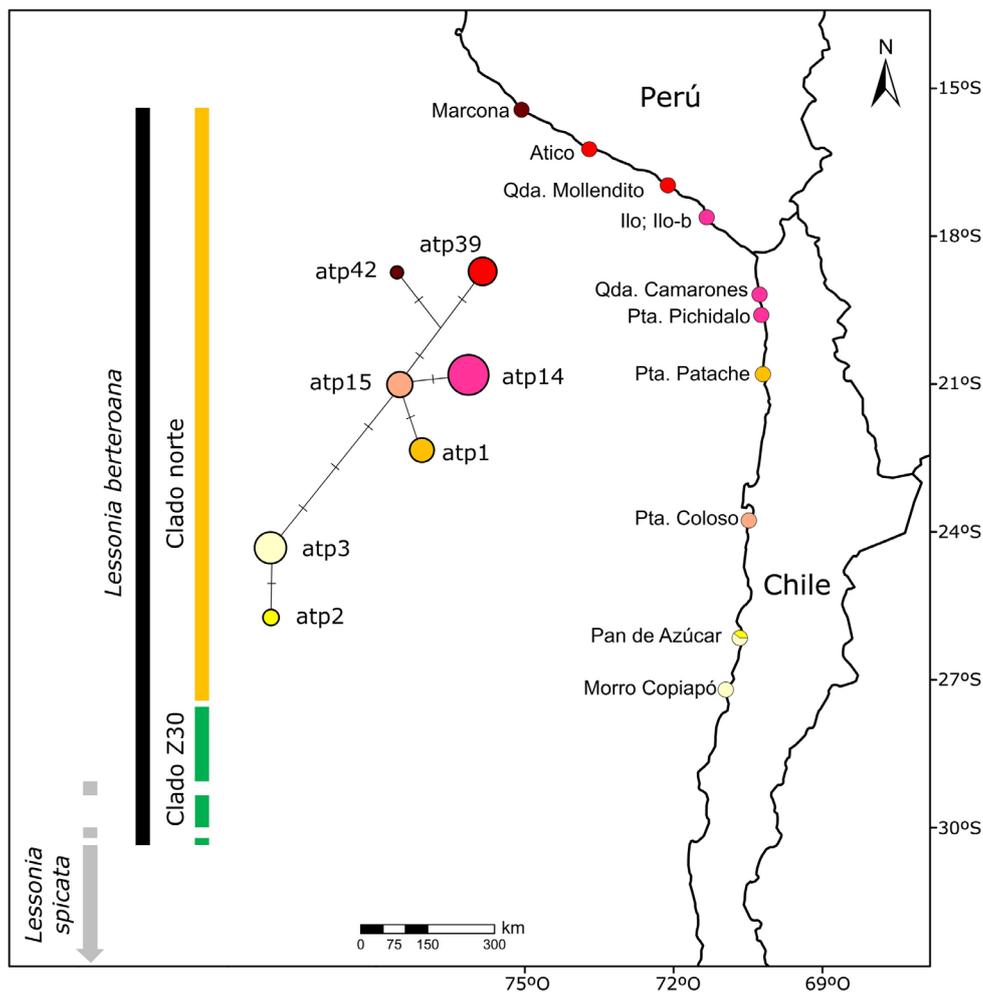


Figura 1. Distribución geográfica de *Lessonia berteriana* e información genética obtenida con el marcador atp8/trnS. Izquierda: rango de distribución de *L. berteriana*, especificando los clados detectados por Tellier *et al.* (2009), según el presente estudio y datos publicados previamente. Se indica también el norte de la distribución de *L. spicata*. Centro: relaciones entre haplotipos del clado norte de *L. berteriana*; cada círculo y color corresponde a un haplotipo; el tamaño de los círculos es proporcional al número total de individuos presentando dicho haplotipo; las barras perpendiculares indican al número de pasos mutacionales entre haplotipos. Derecha: cada círculo representa una localidad del clado norte; la proporción de la torta indica la frecuencia de individuos para cada haplotipo y el código de color corresponde al código utilizado en la red de haplotipo / Geographic distribution of *Lessonia berteriana* and genetic information obtained with the marker atp8/trnS. Left: distribution range of *L. berteriana*, based on results of the present study and previously published data, with details of the two clades detected by Tellier *et al.* (2009). The northern range limit of *Lessonia spicata* is also indicated for information. Center: Haplotype network depicting the relationship among haplotypes within the north clade of *L. berteriana*; each circle and color represent a haplotype; the size of the circles is proportional to the total number of individuals showing that particular haplotype; perpendicular bars between each haplotype pair indicate mutational steps among them. Right: each circle represents a location from the north clade of *L. berteriana*, and the proportion of pie chart indicates the frequency of individuals for each haplotype. Color codes are identical as for haplotype network

Tabla 1. Características de las localidades consideradas en el presente análisis del clado norte de *Lessonia berteroa*. Se indica el código utilizado para identificar cada localidad, las coordenadas (latitud y longitud), así como el número de especímenes secuenciados (N) y las frecuencias haplotípicas para el marcador mitocondrial atp8/trnS y el marcador cloroplastidial Rubisco Spacer (RS) / Characteristics of the localities included in the present analysis of the north clade of *Lessonia berteroa*. For each site, the abbreviated site code and the geographic coordinates (latitude and longitude) are indicated, as well as the number of sequenced specimens (N) and haplotype frequencies for the mitochondrial atp8/trnS marker and the chloroplastic Rubisco Spacer (RS)

Localidad	Código	Coordenadas	atp8/trnS		RS	
			N	Frec. haplotípica	N	Frec. haplotípica
Marcona	MAR	15°24'S / 75°08'O	8	atp42 = 1,0	1	rs1 = 1,0
Atico	ATE	16°13'S / 73°40'O	5	atp39 = 1,0	1	rs1 = 1,0
Qda Mollendito*	QMO	16°58'S / 72°07'O	30	atp39 = 1,0	0	--
Ilo*	ILO	17°37'S / 71°20'O	5	atp14 = 1,0	5	rs1 = 1,0
Ilo 2018	ILOb	17°39'S / 71°21'O	5	atp14 = 1,0	1	rs1 = 1,0
Qda. Camarones*	CAC	19°11'S / 70°16'O	30	atp14 = 1,0	2	rs1 = 1,0
Pta. Pichidalo*	PCH	19°36'S / 70°14'O	29	atp14 = 1,0	2	rs1 = 1,0
Pta. Patache*	PAT	20°48'S / 70°12'O	28	atp1 = 1,0	2	rs1 = 1,0
Pta. Coloso*	COL	23°46'S / 70°29'O	30	atp15 = 1,0	5	rs1 = 1,0
Pan de Azúcar*	SLD	26°09'S / 70°40'O	29	atp2 = 0,45, atp3 = 0,55	5	rs2 = 1,0
Morro Copiapó*	MOC	27°12'S / 70°57'O	30	atp3 = 1,0	5	rs3 = 1,0
11 localidades			229		29	

*localidades cuyos datos fueron publicados por Tellier *et al.* (2009)

ANÁLISIS DE MUESTRAS

Luego de fragmentar manualmente el tejido seco con tijeras finas, la extracción de ADN de las 18 muestras se realizó mediante kit comercial (Thermo Scientific GeneJET kit, Thermo Scientific™), siguiendo las especificaciones del proveedor.

Se analizaron entre 5 y 8 muestras por localidad con el marcador mitocondrial atp8/trnS y una muestra por localidad con el marcador cloroplastidial espaciador de la RuBisCo (RuBisCo Spacer, RS). El marcador mitocondrial atp8/trnS, que incluye el espaciador intergénico, parte del gen *atp8* y parte del ARNt *trnS*, fue amplificado con los partidores desarrollados por Engel *et al.* (2008) y utilizando el programa y las condiciones de amplificación en cadena de la polimerasa (PCR) descritas por Voisin *et al.* (2005). El marcador cloroplastidial RS está compuesto por el espaciador intergénico de la ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa/oxigenasa (RuBisCo) y partes de las secuencias que codifican para las subunidades grande y pequeña de la RuBisCo. Se utilizaron los partidores RS1 y RS2 de Yoon & Boo (1999) y el protocolo y condición de PCR descritos por Tellier *et al.* (2009). Todas las reacciones fueron realizadas utilizando dNTPs y ADN polimerasa GoTaq, de Fermelo Biotec (Promega, Madison, EE.UU.), en un termociclador Veriti (Applied Biosystems, Foster City, EE.UU.). La purificación de los productos de PCR y la secuenciación con el partidore sentido correspondiente (atp8/trnS-F o RS1) fueron realizadas por Macrogen Inc. (Seúl, Corea del Sur).

ANÁLISIS DE DATOS

Las secuencias fueron visualizadas y editadas en Chromas v 2.01 (McCarthy 1998) y sometidas a un análisis BLAST en GenBank (BLASTn 2.2.24+, Altschul *et al.* 1990). Mediante la función ClustalW de BIOEDIT 7.2.5 (Hall 1999), cada set de secuencias obtenido fue alineado con los datos publicados por Tellier *et al.* (2009), incluyendo secuencias de *L. berteroa* y *L. spicata* (como *L. nigrescens*) y de *L. trabeculata*, entre otros. Con el objetivo de facilitar los análisis comparativos de datos, consideramos la misma nomenclatura que Tellier *et al.* (2009) para denominar los haplotipos.

Los alineamientos finales fueron verificados visualmente. Corresponden a: a) 155 pares de bases (pb) para el marcador atp8/trnS, incluyendo 13 pb del final 3' del gen *atp8*, la región intergénica *atp8/trnS*, y 23 pb del final 5' del gen *trnS*; y b) 560 pb para el espaciador de la RuBisCo (RS): 198 pb del final 3' del gen *rbcL*, el espaciador de la RuBisCo y 121 pb del final 5' del gen *rbcS*.

Para representar las relaciones genealógicas entre haplotipos, se construyeron redes de haplotipos con el algoritmo Median-Joining implementado en NETWORK v 5.0.1.1 (Copyright© 2015 Fluxus Technology Ltd.)³ (Bandelt *et al.* 1999).

³<www.fluxus-engineering.com>

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

LÍMITE NORTE DE DISTRIBUCIÓN DE *L. BERTEROANA*

Las observaciones en terreno, así como la evidencia genética recopilada en este estudio, sugieren que *L. berteriana* se distribuye en el intermareal entre Marcona e Ilo (Fig. 2). Los especímenes más norteños de *L. berteriana* en el intermareal fueron encontrados en Marcona, Región Ica (15°22'S), observando una disminución en el intermareal inferior, generalmente limitada a pequeños islotes o "peñeríos" que sobresalen a distancias cercanas a la costa. Cabe indicar que en Marcona se reporta también la presencia de *L. trabeculata*, en el submareal somero de fondo duro y hasta los 30 m de profundidad (Carbajal & Gamarra 2018) y una fuerte abundancia de *Macrocystis pyrifera* (Linnaeus) C.Agardh en el intermareal inferior y

hasta los 5 m de profundidad, lo que podría estar limitando la presencia de *L. berteriana* en el borde costero. Al norte de Marcona (15°S), no se ha observado ejemplares intermareales de *Lessonia*.

Las prospecciones y evaluaciones del recurso (como *L. nigrescens*) realizadas por el Instituto del Mar del Perú indican que la abundancia es mayor en el intermareal inferior de sustrato rocoso entre Atico e Ilo (Vásquez *et al.* 2012, Tejada *et al.* 2019). En Ilo, se había reportado poblaciones naturales y colecta de este recurso a partir de material varado (Castillo *et al.* 2011), mientras que en Atico se evidenciaron extracciones pesqueras de *Lessonia* en el 2009 (IMARPE 2010)⁴. Observaciones personales confirman la extracción no autorizada de *Lessonia* intermareales por pescadores algueros, tanto en Atico como en Ilo, en el 2018.



Figura 2. *Lessonia berteriana* en Perú: localidades, hábitat y extracción de ejemplares. A) Punta Lobo Fino, Marcona. B) Atico, Arequipa. C) Ilo, Moquegua. D) Playa Gentilares, Ilo, Moquegua. E) Frondas expuestas sobre el intermareal rocoso en Ilo, Moquegua. F) Transporte de un ejemplar en Atico, Arequipa. G) Remoción de un ejemplar mediante barroteo en Atico, Arequipa. Fotografías de los autores / *Lessonia berteriana* in Peru: locations, habitat and specimen harvesting. A) Punta Lobo Fino, Marcona. B) Atico, Arequipa. C) Ilo, Moquegua. D) Playa Gentilares, Ilo, Moquegua. E) Fronds on the exposed rocky intertidal zone in Ilo, Moquegua. F) Transport of a specimen in Atico, Arequipa. G) Specimen harvesting using pry bars in Atico, Arequipa. Photographs by authors

⁴IMARPE. 2010. Extracción Exploratoria Macroalgas V (Puerto Viejo - Quebrada Honda, Provincia de Caravelí, Región Arequipa) R.M. N° 515-2009-PRODUCE. Instituto del Mar del Perú, Callao. <http://www.imarpe.pe/imarpe/archivos/macro_algas/arch_macroal/EEM%20V.pdf>

IDENTIFICACIÓN DE ESPECIE

La comparación mediante BLASTn muestra que las secuencias obtenidas para Rubisco Spacer son idénticas al haplotipo rs1 de Tellier *et al.* (2009), mientras que para atp8/trnS se encontraron los haplotipos atp14 y atp39, además de un haplotipo nuevo, denominado atp42 y separado de atp39 por dos pasos mutacionales. Se depositó en GenBank la secuencia de este haplotipo (Número de Acceso: MT900253). Los haplotipos tanto rs1 como atp14 y atp39 son exclusivos de la especie *L. berteroa* según Tellier *et al.* (2009) (como linaje PP) y González *et al.* (2012), por lo cual se puede afirmar que los ejemplares colectados en Perú corresponden efectivamente a esta especie.

Debido a la presencia de un importante polimorfismo en el marcador mitocondrial, se presentan aquí solo los resultados para el clado norte (15°S-27°S) de *L. berteroa* (Tabla 1, Fig. 1), consistiendo en siete haplotipos y nueve sitios polimórficos. Al incorporar el haplotipo atp42, la tipología de la red de haplotipos sigue similar a la reportada por Tellier *et al.* (2009).

Los tres haplotipos detectados en Perú para atp8/trnS presentan diferentes distribuciones geográficas (Fig. 1), con una ausencia de polimorfismo intra-localidad (incluyendo la localidad para la cual se estudiaron 30 ejemplares). Estas características de distribución parchosa de haplotipos corrobora lo descrito por Tellier *et al.* (2009) para la costa chilena.

Si bien el número de muestras analizadas no permite realizar una caracterización filogeográfica precisa del norte de distribución de *L. berteroa*, podemos no obstante confirmar la presencia de esta especie al menos hasta 15°26'S de latitud y recomendar estudios a menor escala para determinar si el haplotipo atp42 es efectivamente de extensión geográfica limitada. Recientemente un patrón similar ha sido reportado en la especie de kelp *Macrocystis pyrifera* por Salavarría *et al.* (2018), al completar el estudio filogeográfico de Macaya & Zuccarello (2010) para la costa peruana. Estas observaciones sugieren la necesidad de completar los estudios genéticos de macroalgas presentes en Perú, para mejorar nuestro entendimiento de los procesos evolutivos que ocurren en el límite norte de distribución, particularmente en estas áreas afectadas por eventos cálidos (*e.g.*, Oscilaciones del Sur-El Niño).

Se demuestra que el aracanto negro (también llamado negra o cabeza) en Perú corresponde a la especie *L. berteroa*, cuya distribución se extiende entonces desde al menos 15°26'S en Perú hasta 30°S en Chile. Por ello, se recomienda actualizar el nombre científico del recurso natural en la futura normativa peruana. Adicionalmente,

los registros sobre la presencia de *L. fuscescens* y de *L. flavicans* en las costas peruanas deberían ser revisados, puesto que probablemente corresponden a *L. berteroa*. Por mientras, recomendamos no usar las denominaciones “*L. fuscescens*” ni “*L. flavicans*” para algas de Perú.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por el Convenio de Cofinanciamiento 017-2016-FONDECYT de CONCYTEC - Perú, por el Convenio 066-INNOVATE PERÚ-IAPIP-2017 del Ministerio de la Producción de Perú y por el Proyecto de Investigación DIN 22/2016 otorgado por la Dirección de Investigación de la Universidad Católica de la Santísima Concepción. Agradecemos los comentarios y observaciones de los tres revisores, los que han permitido la mejora del manuscrito.

LITERATURA CITADA

- Altschul SF, W Gish, W Miller, EW Myers & DJ Lipman. 1990. Basic local alignment search tool. *Journal of Molecular Biology* 215(3): 403-410.
- Bandelt HJ, P Forster & A Rohl. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution* 16(1): 37-48.
- Bixler HJ & H Porse. 2011. A decade of change in the seaweed hydrocolloids industry. *Journal of Applied Phycology* 23(3): 321-335.
- Carbajal P & A Gamarra. 2018. Guía para recolección y reconocimiento de macroalgas comerciales del Perú. *Informes del Instituto del Mar del Perú* 45(2): 169-181.
- Castillo R, A Tejada, V Castañeda & R Pastor. 2011. Diagnóstico y estado de la macroalga parda aracanto *Lessonia nigrescens* en el litoral de Arequipa, Perú. 2007. *Informes del Instituto del Mar del Perú* 38(4): 429-440.
- De Reviers B & A Asensi. 2008. Illustrated catalogue of types of species historically assigned to *Lessonia* (Laminariales, Phaeophyceae) preserved at PC, including a taxonomic study of three South-American species with a description of *L. searlesiana* sp. nov. and a new lectotypification of *L. flavicans*. *Cryptogamie, Algologie* 30(3): 209-249.
- Engel CR, E Billard, M Voisin & F Viard. 2008. Conservation and polymorphism of mitochondrial intergenic sequences in brown algae (Phaeophyceae). *European Journal of Phycology* 43(2): 195-205.
- González A, J Beltrán, L Hiriart-Bertrand, V Flores, B de Reviers, JA Correa & B Santelices. 2012. Identification of cryptic species in the *Lessonia nigrescens* complex (Phaeophyceae, Laminariales). *Journal of Phycology* 48(5): 1153-1165.
- Hall TA. 1999. BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95*98*NT. *Nucleic Acids Symposium Series* 41: 95-98.
- Howe MA. 1914. The marine algae of Peru. *Memoirs of the Torrey Botanical Club* 15: 1-185.

- Koch K, M Thiel, F Tellier, W Hagen, M Graeve, F Tala, P Laeseke & K Bischof. 2015. Species separation within the *Lessonia nigrescens* complex (Phaeophyceae, Laminariales) is mirrored by ecophysiological traits. *Botanica Marina* 58(2): 81-92.
- López-Cristoffanini C, F Tellier, R Otaiza, JA Correa & L Contreras-Porcía. 2013. Tolerance to air exposure: A feature driving the latitudinal distribution of two sibling kelp species. *Botanica Marina* 56(5-6): 431-440.
- Macaya EC & GC Zuccarello. 2010. Genetic structure of the giant kelp *Macrocystis pyrifera* along the southeastern Pacific. *Marine Ecology Progress Series* 420: 103-112.
- McCarthy C. 1998. Chromas 2.6.6. Griffith University. <<https://technelysium.com.au/wp/chromas/>>.
- Oppliger LV, JA Correa, S Faugeron, J Beltrán, F Tellier, M Valero & C Destombe. 2011. Sex ratio variation in the *Lessonia nigrescens* complex (Laminariales, Phaeophyceae): Effect of latitude, temperature, and marginality. *Journal of Phycology* 47(1): 5-12.
- Oppliger LV, JA Correa, AH Engelen, F Tellier, V Vieira, S Faugeron, M Valero, G Gomez & C Destombe. 2012. Temperature effects on gametophyte life-history traits and geographic distribution of two cryptic kelp species. *PLoS ONE* 7(6): e39289. <doi: 10/gf4km7>
- Porse H & B Rudolph. 2017. The seaweed hydrocolloid industry: 2016 updates, requirements, and outlook. *Journal of Applied Phycology* 29(5): 2187-2200.
- Ramírez ME & B Santelices. 1991. Catálogo de las algas marinas bentónicas de la costa temperada del Pacífico de Sudamérica, 219 pp. Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago.
- Salavarría E, E Macaya, P Gil-Kodaka, S Paul & L Troccoli. 2018. Haplotype diversity of *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyceae: Laminariales) in the central and southern coast of Peru. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 13(4): 311-319.
- Searles RB. 1978. The genus *Lessonia* Bory (Phaeophyta, Laminariales) in Southern Chile and Argentina. *British Phycological Journal* 13(4): 361-381.
- Silva PC & ME Chacana. 2005. Marine algae from Islas San Félix y San Ambrosio (Chilean Oceanic Islands). *Cryptogamie Algologie* 26(1): 103-118.
- Steneck RS, MH Graham, BJ Bourque, D Corbett, JM Erlandson, JA Estes & MJ Tegner. 2002. Kelp forest ecosystems: Biodiversity, stability, resilience and future. *Environmental Conservation* 29(4): 436-459.
- Tejada A, D Baldarrago & A Gamarra. 2019. Evaluación del recurso *Lessonia nigrescens* Bory de Saint-Vincent, 1826 entre Yerbabuena y Pocoma, Región Moquegua, setiembre - octubre 2015. *Informes del Instituto del Mar del Perú* 46(1): 45-51.
- Tellier F, AP Meynard, JA Correa, S Faugeron & M Valero. 2009. Phylogeographic analyses of the 30°S south-east Pacific biogeographic transition zone establish the occurrence of a sharp genetic discontinuity in the kelp *Lessonia nigrescens*: Vicariance or parapatry? *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53(3): 679-693.
- Tellier F, J Tapia, S Faugeron, C Destombe & M Valero. 2011a. The *Lessonia nigrescens* species complex (Laminariales, Phaeophyceae) shows strict parapatry and complete reproductive isolation in a secondary contact zone. *Journal of Phycology* 47: 894-903.
- Tellier F, JMA Vega, BR Broitman, JA Vásquez, M Valero & S Faugeron. 2011b. The importance of having two species instead of one in kelp management: The *Lessonia nigrescens* species complex. *Cahiers de Biologie Marine* 52: 455-465.
- Vásquez JA. 2016. The brown seaweeds fishery in Chile. In: Mikkola H (ed). *Fisheries and aquaculture in the modern world*, pp. 123-141. InTech Open, London.
- Vásquez JA & B Santelices. 1984. Comunidades de macroinvertebrados en discos adhesivos de *Lessonia nigrescens* Bory (Phaeophyta) en Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 57: 131-154.
- Vásquez J, R Castillo-Rojas, J Zavala-Huambachano, A Tejada-Cáceres & J Mamani-Maquera. 2012. I. Programa de investigación de las algas pardas en el sur del Perú. 2011-2015. Informe, Instituto del Mar del Perú, Vol. Extraordinario: 1-57.
- Vásquez JA, S Zuñiga, F Tala, N Piaget, DC Rodríguez & JMA Vega. 2014. Economic valuation of kelp forests in northern Chile: Values of goods and services of the ecosystem. *Journal of Applied Phycology* 26(2): 1081-1088.
- Vega JM, CM Asorey & N Piaget. 2016. Asociación *Scurria-Lessonia*, indicador de integridad ecológica en praderas explotadas de huiro negro *Lessonia berteroa* (ex *L. nigrescens*) en el norte de Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 51(2): 337-345.
- Villouta E & B Santelices. 1986. *Lessonia trabeculata* sp. nov. (Laminariales, Phaeophyta), a new kelp from Chile. *Phycologia* 25(1): 81-86.
- Voisin M, CR Engel & F Viard. 2005. Differential shuffling of native genetic diversity across introduced regions in a brown alga: Aquaculture vs. maritime traffic effects. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 102(15): 5432-5437.
- Yoon HS & SM Boo. 1999. Phylogeny of Alariaceae (Phaeophyta) with special reference to *Undaria* based on sequences of the RuBisCo spacer region. *Hydrobiologia* 398/399: 47-55.

Recibido el 27 de agosto de 2019 y aceptado el 26 de agosto de 2020

Editor asociado: Loretto Contreras P.