

CENTRO DE INVESTIGACION CIENTIFICA Y DE
EDUCACION SUPERIOR DE ENSENADA

CRECIMIENTO Y PARAMETROS POBLACIONALES DE
PLANTAS SOMERAS DE *Macrocystis Pyerifera* (L.) C. Ag.
(Phaeophyceae: Laminariales) EN PUNTA BANDA, B. C.
ENTRE NOVIEMBRE DE 1985 Y SEPTIEMBRE DE 1986.

T E S I S
MAESTRIA EN CIENCIAS


JORGE GUADALUPE GONZALEZ FRAGOSO

Ensenada, Baja California, Julio de 1989.

RESUMEN de la Tesis de Jorge Guadalupe González Fragoso presentada como requisito parcial para la obtención del grado de MAESTRO EN CIENCIAS en OCEANOLOGIA con opción en ECOLOGIA MARINA. Ensenada, Baja California, México. Julio de 1989.

CRECIMIENTO Y PARAMETROS POBLACIONALES DE PLANTAS SOMERAS DE Macrocystis pyrifera (L.) C. Ag. (Phaeophyceae: Laminariales) EN PUNTA BANDA, B.C. ENTRE NOVIEMBRE DE 1985 Y SEPTIEMBRE DE 1986

Resumen aprobado por:



Dra. Silvia Ibarra Obando
Director de Tesis

Se midieron tasas de crecimiento de frondas, parámetros poblacionales, así como algunas variables ambientales en la región somera (6 a 9 m de profundidad) de un manto de Macrocystis pyrifera de la costa suroeste de Punta Banda, Baja California, México, durante el período comprendido entre noviembre de 1985 y septiembre de 1986. Se marcó un máximo de cinco frondas por planta y se analizó su crecimiento mediante mediciones semanales de longitud, a lo largo de cada una de las tres etapas de trabajo, mismas que tuvieron una duración aproximada de dos meses. Las frondas marcadas se clasificaron por clases de talla, de acuerdo a la longitud medida en cada visita. Con estos datos se obtuvieron tasas de crecimiento estándar (G), representadas como incrementos porcentuales por día. Los parámetros poblacionales registrados al inicio de cada etapa fueron: la distribución de frecuencias por clases de talla de frondas, la densidad de frondas por metro cuadrado y la relación longitud - peso de frondas. Las variables ambientales que se midieron fueron: temperatura del agua, concentración de nutrientes (nitratos y fosfatos) y radiación solar, estimándose cuál de ellas ejerció mayor influencia sobre el crecimiento. Igualmente, se determinó el punto crítico de la temperatura del agua, por encima del cual los niveles de nutrientes pueden ser limitantes al crecimiento de la especie. Se realizó un estudio complementario de variaciones semidiurnas en la temperatura del agua y en la concentración de nutrientes, para conocer la variabilidad natural del medio ambiente en la zona de estudio durante períodos cortos de tiempo.

Durante la segunda mitad del otoño y principios del invierno (noviembre a enero) fueron registradas las menores

tasas de crecimiento, en la primavera (abril y mayo) se alcanzaron las máximas, para después disminuir durante el verano (agosto y septiembre). Los parámetros poblacionales indicaron que en el otoño el manto se encontraba decaído, a fines del invierno y principios de la primavera empezó a recuperarse y repoblarse para que, durante el verano, alcanzara su pleno desarrollo. La radiación solar mostró la mayor influencia sobre el crecimiento y, en segundo orden, los fosfatos. El punto crítico de la temperatura del agua fué de 15° C para ambos nutrientes y se consideró representativo para la zona de estudio. Hubo evidencias de que el nitrógeno de origen inorgánico es un elemento relativamente limitante al crecimiento de *M. pyrifera*, comparado con el fósforo, aunque esto solo se observó en parte del otoño y principios del invierno. Las variaciones semidiurnas en la temperatura del agua y los nutrientes indicaron que hubo estabilidad y homogeneidad vertical en la columna de agua. Estos últimos resultados apoyan la afirmación de que los nitratos ocurrieron en concentraciones limitantes durante las épocas mencionadas. Las tasas de crecimiento estándar (G) medidas en este estudio, caen dentro del rango reportado para el sur de California, E.U.A. y Baja California Sur.

CENTRO DE INVESTIGACION CIENTIFICA Y DE
EDUCACION SUPERIOR DE ENSENADA.

DIVISION DE OCEANOLOGIA
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA

CRECIMIENTO Y PARAMETROS POBLACIONALES DE PLANTAS
SOMERAS DE Macrocystis Pyerifera (L.) C. Ag.
(Phaeophyceae: Laminariales) EN PUNTA BANDA, B.C.
ENTRE NOVIEMBRE DE 1985 Y SEPTIEMBRE DE 1986

TESIS

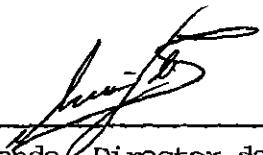
que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para
obtener el grado de MAESTRO EN CIENCIAS presenta:

JORGE GUADALUPE GONZALEZ FRAGOSO

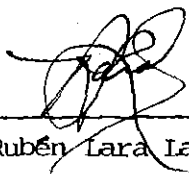
Ensenada, Baja California, Julio de 1989.

TESIS DEFENDIDA POR: JORGE GUADALUPE GONZALEZ FRAGOSO


Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITE:




Dra. Silvia Ibarra Obando, Director del Comité



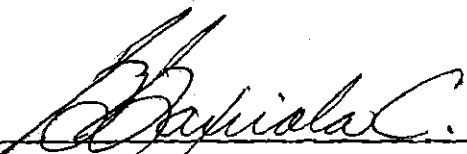
Dr. José Rubén Lara Lara, Miembro del Comité




M.C. Anamaria Escofet Giansone, Miembro del Comité



M.C. Francisco Suárez Vidal, Miembro del Comité



M.C. Gilberto Gaxiola Castro, Jefe del Departamento de Ecología



Dr. José Rubén Lara Lara, Director de la División de Oceanología



Dr. Héctor Echavarría Heras, Director Académico Interino

Julio 07, 1989

DEDICATORIA

A DIOS TODOPODEROSO

de quien provienen toda sabiduría y conocimiento

"El principio de la sabiduría
es el temor de Jehová..."
Proverbios 1:7

"...añadid a vuestra fé virtud;
a la virtud, conocimiento"
2 Pedro 1:5

A mis padres Rafael y Catalina
con todo mi amor y respeto

A mis hermanos y hermanas

Con todo cariño para mi esposa Carolina
por su apoyo moral y espiritual incondicionales

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Silvia Ibarra O., por el gran interés y apoyo mostrados al dirigir este estudio.

Al Dr. Wheeler J. North, por su valiosa asesoría en la realización del trabajo de campo y en el tratamiento de los datos.

Al Dr. Craig Barilotti, por compartir sus experiencias vividas en el fascinante estudio de los bosques de macroalgas.

Al Dr. J. Rubén Lara Lara, por el gran apoyo brindado en la realización de mis estudios en el CICESE, así como al haber formado parte de mi comité de tesis.

A la M.C. Anamaría Esofet y al M.C. Francisco Suárez V., por sus consejos y recomendaciones al formar también parte de mi comité de tesis.

Al Oc. Héctor Atilano y al P.O. Mauricio Alcántara, por la ayuda brindada en los buceos efectuados, ya que sin ella no hubiera sido posible llevar a cabo los muestreos.

Al Biol. Francisco Uribe, por su apoyo desinteresado al facilitarme equipo de buceo del Centro Regional de Investigaciones Pesqueras (C.R.I.P.) del Instituto Nacional de Pesca.

A Juan y Martín, conductores de la embarcación en la que nos desplazábamos a la zona de estudio.

Al Oc. Adán Castillo G., de la Facultad de Ciencias Marinas de la U.A.B.C., por permitirme el uso de reactivos, material y equipo para los análisis de laboratorio.

A la Oc. Miriam Poumián T. y a la M.C. Ma. Elena Solana, por su valiosa asesoría en la aplicación de las pruebas estadísticas.

A los dibujantes Fabián Cabrera y Jose Ma. Domínguez, quienes elaboraron las figuras y tablas de este trabajo.

A todos mis compañeros, por su gran amistad y ayuda durante mi estancia en el CICESE.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología

CONTENIDO

	<u>Página</u>
I. INTRODUCCION	1
I.1. Objetivos	20
I.2. Descripción del área de estudio	21
II. MATERIALES Y METODOS	26
II.1. Tasas de crecimiento de frondas	27
II.2. Parámetros poblacionales	30
II.2.1. Patrón de distribución de tallas de frondas	30
II.2.2. Densidad de frondas	31
II.2.3. Relación longitud - peso de frondas	32
II.3. Medición de variables ambientales	32
II.3.1. Radiación solar	32
II.3.2. Temperatura del agua	33
II.3.2. Análisis de nutrimentos	33
II.4. Determinación del punto crítico en la relación temperatura - concentración de nutrimentos	33
II.5. Variaciones semidiurnas en la temperatura del agua y en la concentración de nutrimentos	34
II.6. Análisis estadístico	35
III. RESULTADOS	38
III.1. Patrón de tasas de crecimiento de frondas	38

CONTENIDO (Continuación)

	<u>Página</u>
III.2. Parámetros poblacionales	42
III.2.1. Patrón de distribución de tallas de frondas	42
III.2.2. Densidad de frondas	44
III.2.3. Relación longitud - peso de frondas	44
III.3. Variables ambientales	45
III.3.1. Radiación solar y temperatura del agua	45
III.3.2. Concentración de nutrimentos	53
III.4. Análisis de la influencia de las variables ambientales sobre el crecimiento	59
III.5. Punto crítico de la temperatura del agua	61
III.6. Variaciones semidiurnas en la temperatura del agua y en la concentración de nutrimentos	67
IV. DISCUSION	68
V. CONCLUSIONES	106
LITERATURA CITADA	109

LISTA DE FIGURAS

<u>Figura</u>	<u>Página</u>
1. (A) Planta adulta (esporofito) de <u>Macrocystis pyrifera</u> . (B) Partes constituyentes de una fronda individual. Tomado de Dawson (1956).	6
2. Localización del área de estudio. La ubicación aproximada del manto de <u>Macrocystis pyrifera</u> analizado se indica con líneas diagonales. Las isobatas se expresan en brazas.	22
3. Tasas de crecimiento estándar de frondas (G) de <u>Macrocystis pyrifera</u> durante el período de estudio. (A) 1a. etapa, total de clases de talla (o-----o); (B) 2a. etapa, clase de talla 0 -2 m (o-----o) y clases de talla de 2 a 8 m (x----x); (C) 3a. etapa, clases de talla de 0 a 4 m (o-----o) y clases de talla de 4 a 8 m (x----x). Las barras verticales indican el error estándar de la media (Sx).	39
4. Distribuciones de frecuencias por clases de talla de frondas de <u>M. pyrifera</u> , al inicio de cada una de las etapas del estudio. (A) 1a. etapa, (B) 2a. etapa, (C) 3a. etapa.	43
5. Recta de regresión por mínimos cuadrados ($r^2 = 0.58$) para la relación longitud - peso de frondas de plantas someras de <u>M. pyrifera</u> . Los valores corresponden al inicio de la 1a. etapa (1o. de noviembre de 1985).	46
6. Recta de regresión por mínimos cuadrados ($r^2 = 0.85$) para la relación longitud - peso de frondas de plantas someras de <u>M. pyrifera</u> . Los valores corresponden al inicio de la 2a. etapa (4 de marzo de 1986).	47

LISTA DE FIGURAS (Continuación)

<u>Figura</u>	<u>Página</u>
7. Recta de regresión por mínimos cuadrados ($r^2 = 0.85$) para la relación longitud - peso de frondas de plantas someras de <u>M. pyrifera</u> . Los valores corresponden al inicio de la 3a. etapa (15 de julio de 1986).	48
8. Radiación solar diaria total (Q) (o—o) y temperatura del agua superficial (x---x) y de fondo (Δ---Δ) durante el período de estudio. (A) 1a. etapa, (B) 2a. etapa, (C) 3a. etapa. Las barras verticales indican el error estándar de la media (Sx).	49
9. Concentración de fosfatos ($PO_4^{=}$) disueltos, en la superficie (o—o) y en el fondo (x---x) durante el período de estudio. (A) 1a. etapa, (B) 2a. etapa, (C) 3a. etapa. Las barras verticales indican el error estándar de la media (Sx).	55
10. Concentración de nitratos (NO_3^-) disueltos, en la superficie (o—o) y en el fondo (x---x) durante el período de estudio. (A) 1a. etapa, (B) 2a. etapa, (C) 3a. etapa. Las barras verticales indican el error estándar de la media (Sx).	57
11. Concentración de fosfatos como una función de la temperatura del agua ambiental. Rectas de regresión para temperaturas mayores ($r^2 = 0.19$) y menores ($r^2 = 0.60$) del punto crítico $15.0^\circ C$.	63
12. Concentración de nitratos como una función de la temperatura del agua ambiental. Rectas de regresión para temperaturas mayores ($r^2 = 0.28$) y menores ($r^2 = 0.74$) del punto crítico $15.0^\circ C$.	63
13. Recta de regresión por mínimos cuadrados ($r^2 = 0.72$) para la relación entre las concentraciones de nitratos y fosfatos obtenidas durante el período de estudio.	66

LISTA DE TABLAS

<u>Tabla</u>	<u>Página</u>
I. Valores del coeficiente de correlación de Spearman (ρ) entre las tasas de crecimiento estándar (G) de frondas, de la clase de talla 0 - 2 m, y las variables ambientales medidas.	60
II. Valores del coeficiente de correlación de Spearman (ρ) entre las tasas de crecimiento estándar (G) de frondas, de las clases de talla 2 - 8 m unidas, y las variables ambientales medidas.	60
III. Análisis de regresión para la relación temperatura - fosfatos (alfa = 0.05). *** = alta significancia; * = baja significancia.	64
IV. Análisis de regresión para la relación temperatura - nitratos (alfa = 0.05). *** = alta significancia; ** = mediana significancia.	64
V. Análisis de regresión para la relación nitratos - fosfatos (alfa = 0.05). *** = alta significancia.	66
VI. Cuadro comparativo de valores de tasas de crecimiento de <u>Macrocystis pyrifera</u> (en % día ⁻¹) reportados para diversos estudios.	70

CRECIMIENTO Y PARAMETROS POBLACIONALES DE PLANTAS
SOMERAS DE Macrocystis pyrifera (L.) S. Ag.
(Phaeophyceae: Laminariales) EN PUNTA BANDA, B.C.
ENTRE NOVIEMBRE DE 1985 Y SEPTIEMBRE DE 1986

I. INTRODUCCION

En el medio ambiente marino como en cualquier otro, los productores primarios -aquellos que fijan carbon inorgánico dentro de compuestos orgánicos utilizando fuentes externas de energía, principalmente la luminosa- están representados por miles de especies de organismos con orígenes muy diferentes (Taylor, 1978). Entre ellos se incluye al fitoplancton, algas bentónicas unicelulares, algas macroscópicas (macroalgas), productores simbióticos como los corales, y plantas superiores como los pastos marinos (Valiela, 1984).

La principal importancia de las plantas marinas radica en que, a pesar de su pequeña biomasa, en proporción al volumen de los océanos, son responsables de más del 30 % de la productividad primaria anual en el mundo (Falkowski, 1980).

Las aguas de la franja litoral de los océanos del mundo son particularmente productivas debido, principalmente, a que reciben aguas continentales que, en promedio, contienen dos

veces más nutrientes (por unidad de volumen) que el agua de mar. Esto es debido a que sustancias orgánicas e inorgánicas terrestres se disuelven en el agua y se percolan a través de rocas y del suelo antes de ser descargadas por aguas continentales. En algunas áreas se suma el efecto de las surgencias (Barnes y Hughes, 1982).

En la zona litoral existen tres categorías de organismos fotosintéticos: (1) protistas similares a los del fitoplancton, pero aquí asociados con sedimentos; (2) macroalgas; y (3) plantas vasculares (fanerógamas) marinas, como los pastos marinos, las plantas de marisma y las de manglar (Barnes y Hughes, 1982). Estas plantas, consideradas bentónicas y que aprovechan las altas concentraciones de nutrientes, están confinadas a la franja costera debido a que la luz limita su crecimiento a la zona eufótica (50 m de profundidad, como límite inferior; Dring, 1982).

Dentro de la zona eufótica, que ocupa un área reducida del lecho marino, la fotosíntesis realizada por organismos bentónicos puede superar a la del fitoplancton, el cual representa a la columna de agua, a la vez que las plantas hacen contribuciones importantes a la producción marina total. Esto último ocurre, principalmente, cuando las macroalgas y las fanerógamas marinas decaen, formando abundante detritus que es consumido por filtroalimentadores (Barnes y Hughes, 1982).

En cuanto a las macroalgas, se les considera los principales productores primarios en las regiones frías y templadas, las fucales intermarealmente y los sargazos -principalmente laminariales- en la franja sublitoral (Barnes y Hughes, 1982). Se ha estimado que densos mantos de macroalgas pueden alcanzar una producción neta del orden de $1000 \text{ g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$, mientras que la del fitoplancton, en las mismas aguas, sería de unos $100 \text{ g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$ (Mann, 1973).

Las fucales, que representan uno de los grupos característicos de los litorales rocosos en las regiones frías y templadas de todo el mundo, son reemplazadas por las laminariales alrededor del nivel inferior de marea viva. Dentro de las laminariales, los sargazos se extienden tan lejos dentro de la zona sublitoral como las intensidades de luz y la disponibilidad de sustrato duro lo permita. En aguas frías claras pueden crecer a profundidades entre 20 y 40 m y extenderse hasta 10 km de la costa, habiendo un suave gradiente en el fondo (Barnes y Hughes, 1982).

La mayor importancia de las macroalgas estriba en su contribución a que el medio ambiente costero sea altamente productivo, el cual sirve como un área de crianza de muchas especies de peces de importancia comercial, y constituye el

hábitat de muchos crustáceos y moluscos de muy alto valor en el mercado, tales como: langostas, cangrejos y abulones (Falkowski, 1980).

En el caso particular de los sargazos ("kelps"), son las algas de mayor tamaño, en el extremo opuesto de la escala a partir del fitoplancton. Se localizan alrededor del mundo, donde las temperaturas del agua en verano no sobrepasan los 20° C, en promedio. En relación a la Corriente de California, la influencia de sus aguas frías permite a los sargazos distribuirse a lo largo de la costa oeste de E.U.A., hasta Baja California Norte (Culliney, 1976).

En el grupo de los sargazos se encuentra Macrocystis, que representa uno de los géneros más ampliamente distribuidos. Se distribuye a lo largo de la costa oeste de Norteamérica, desde el Golfo de Alaska hasta el centro de la Península de Baja California, e igualmente en la costa oeste de Sudamérica y Sudáfrica, y el sur de Australia y Tazmania (Chapman, 1970). Este género se desarrolla en aguas templadas y tolera temperaturas entre los 5 y 25° C. Su distribución vertical comprende profundidades entre los 8 y los 20 m en aguas turbias (North, 1981), y mayores de 40 m en aguas claras. Por lo general, sigue la isobata de las 10 brazas (18 m, aproximadamente; North, 1971). Una característica principal de este género es que sus plantas se

mantienen a sí mismas más por propagación vegetativa que por reproducción, ya que cada fronda (ramificación) que llega a la superficie, sostiene el crecimiento de dos nuevas frondas (Lobban, 1978 a).

En particular, Macrocystis pyrifera (L.) C. Ag. 1821 es la especie más abundante y mayormente estudiada. Pertenece a la división Phaeophyta, clase Heterogeneratae, orden Laminariales y a la familia Lessoniaceae. Posee un ciclo de vida heteromórfico en el que el gametofito haploide es microscópico y el esporofito diploide es macroscópico (Abbot y Hollenberg, 1976). Este último constituye la planta comunmente conocida como Sargazo Gigante (Fig. 1 A), la cual consiste de un conjunto de ramas llamadas frondas y un órgano de fijación llamado hápteron. Este, a su vez, está compuesto de muchas ramificaciones llamadas hápteras con las que la planta se fija a un sustrato duro. En un solo esporofito se han contado más de 130 frondas, incluyendo brotes jóvenes, siendo el número promedio mayor de 30 o 40 (Culliney, 1976).

Cada fronda consiste de una porción en forma de tallo llamada estipe (Fig. 1 B) y numerosas láminas con apariencia de hojas. Una lámina posee en su base un órgano de flotación lleno de gas llamado neumatocisto, el cual se adhiere al estipe por un corto pedicelo. El neumatocisto mantiene la orientación vertical de las frondas en la columna de agua (North, 1971; Zimmerman, 1983).

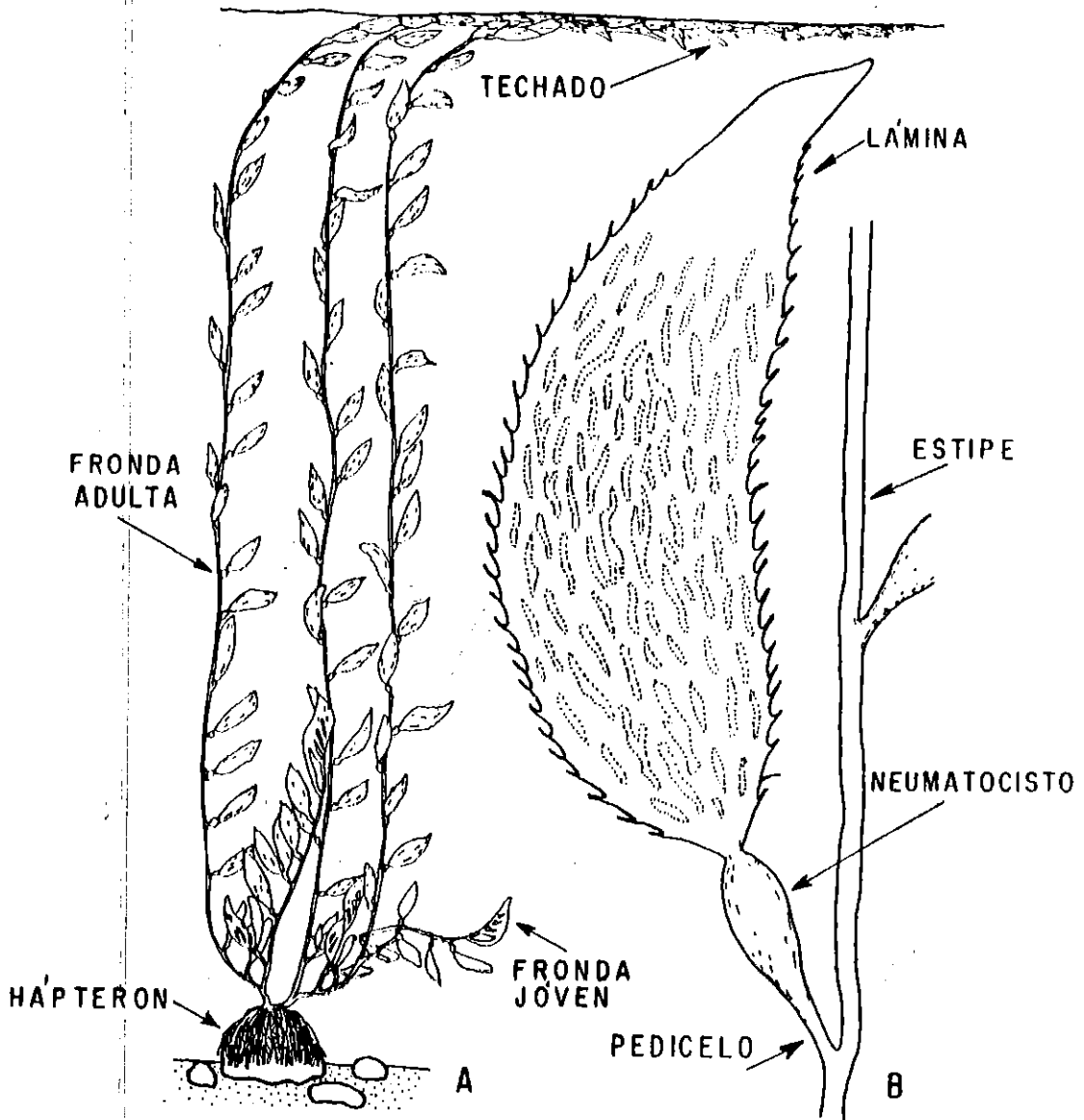


Fig. 1. (A) Planta adulta (esporofito) de *Macrocystis pyrifera*. (B) Partes constituyentes de una fronda individual. Tomado de Dawson (1956).

Las plantas viven entre cuatro y ocho años, y las frondas aproximadamente seis meses. Difiere de la mayoría de las plantas perennes en que su supervivencia está asegurada por una producción continua de frondas y por su habilidad para mantener su vitalidad por algún tiempo en condiciones ambientales adversas o limitantes, más que por permanecer en un estado latente o reducido (Lobban, 1978 a).

En relación a su crecimiento, Clendenning (1969; citado por Guzmán del Proó et al., 1986) lo describe como el más acelerado sobre cualquier planta terrestre o marina, al reportar elongaciones de 50 cm diarios como algo común. Por esta razón Macrocystis se menciona frecuentemente como la planta de crecimiento más rápido en el mundo. Es así que las plantas de M. pyrifera pueden alcanzar longitudes totales mayores a los 50 m (Barnes y Hughes, 1982) y, en condiciones ideales, han llegado a aumentar 25 m con un crecimiento sostenido por más de 120 días (Culliney, 1976).

Por otro lado, las principales causas que provocan la mortalidad de estas algas son: las tormentas, el aumento en la temperatura del agua y el fuerte oleaje (Guzmán del Proó et al., 1986).

M. pyrifera se considera una especie característica de fondos rocosos (aunque puede crecer sobre otros sustratos duros) que forma densos mantos sobre grandes extensiones; por lo general se desarrolla en el infralitoral, aunque ocasionalmente y en algunos lugares se le encuentra en el nivel inferior de la zona de mareas. El límite superior de su distribución en la columna de agua parece estar controlado por la acción del oleaje, el inferior por la intensidad de luz en el fondo. Es así que, entre los principales factores que afectan su distribución vertical, se encuentran: la temperatura del agua, sustrato, exposición al oleaje e intensidad de luz en el fondo (Guzmán del Proó et al., 1986).

La importancia de esta especie puede tratarse desde dos puntos de vista: ecológico y económico. En relación al primero, y de acuerdo a la definición que Odum (1977) da de ecosistema, las poblaciones que Macrocystis forma -comunmente conocidas como bosques o mantos de sargazo- se consideran verdaderos ecosistemas donde otras macroalgas y una variedad muy amplia de peces e invertebrados encuentran las condiciones adecuadas para su desarrollo. Entre sus funciones ecológicas se pueden citar: productor primario de materia orgánica; proveedor de refugio a peces e invertebrados y de sustrato a organismos epibiontes; generador de un efecto de sombreado en el fondo que condiciona a la vegetación asociada y atrae animales que

huyen de la luz brillante; competidor por la energía radiante con el agua; y competidor por espacio con otras algas de gran tamaño, como Cystoceira, Egregia, Pelagophycus y Nereocystis (North, 1971).

Gerard (1976) observó que la baja intensidad del movimiento del agua en verano permite la acumulación de algas bentónicas en los mantos de M. pyrifera. Lo contrario sucede en invierno, cuando aumentan las tasas de exportación de plantas desprendidas por el fuerte movimiento de agua. Estas últimas, representan una importante fuente de energía en forma de materia orgánica para otras comunidades marinas.

La especie bajo estudio se encuentra entre las macrofitas marinas más productivas a nivel mundial (Mann, 1973), principalmente en las costas de California (North, 1971) y en el Océano Indico (Grua, 1964). Se sabe, por ejemplo, que puede fijar grandes cantidades de carbono: de 1 a 4.8 Kg por metro cuadrado cada año (North, comunicación personal; citado por Abbott y Hollenberg, 1976). Por otro lado, Gerard (1976) afirma que la producción neta anual de un bosque de M. pyrifera es comparable a la de un bosque terrestre.

En relación al fitoplancton, en muchas ocasiones M. pyrifera llega a ser más productiva que éste, sobre todo

cuando las concentraciones de nutrimentos ambientales son adecuados (Jackson, 1977; Eppley et al., 1979).

Desde el punto de vista económico, el sargazo gigante es importante porque ha beneficiado al hombre de diversas maneras, proveyéndole yodo, potasio y otros minerales, vitaminas y carbohidratos, y ha sido utilizado como un complemento alimenticio (McPeak y Glantz, 1984), principalmente para forrajes de animales domésticos (Mateus, 1972). Su principal valor, sin embargo, estriba en que constituye la principal fuente de ácido algínico, un carbohidrato coloidal (ficocoloide) común en la matriz intercelular de las feofitas, y que es utilizado en muchas industrias como un agente altamente eficiente como espesante, emulsificante, estabilizador de suspensiones, gelificante y formador de películas. El ácido algínico forma sales con ciertos elementos y compuestos, tales como el sodio, amonio, potasio, calcio y propilenglicol, las cuales se conocen como alginatos (Guzmán del Proó et al., 1986).

La utilidad de los alginatos en alimentos procesados incluye postres, gelatinas, mezclas para malteadas de leche, productos lácteos y alimentos enlatados. Los aderezos para ensaladas son emulsificados y estabilizados con alginatos. En productos de repostería la textura es mejorada y la humedad es retenida con alginatos, desde las harinas

preparadas para pastel hasta los merengues. En alimentos congelados, las propiedades estabilizantes de los alginatos aseguran una textura suave y un descongelamiento uniforme. Una de las funciones poco comunes de estos compuestos es la estabilización de la espuma de cerveza (McPeak y Glantz, 1984).

Entre las aplicaciones de productos de alginatos en otras industrias se cuentan el revestimiento y extendimiento de papel, impresiones textiles, revestimiento de alambre para soldar y productos farmacéuticos. Entre estos últimos se encuentran tabletas, compuestos para impresiones dentales y fórmulas antiácidas (McPeak y Glantz, 1984). Solo unos cuantos países en el mundo controlan la producción de ácido algínico y sus derivados: E.U.A., Inglaterra, Francia, Bélgica, Luxemburgo, Canadá, España, Alemania Federal, Japón y Noruega. Es así que México importa estos productos para sus industrias alimenticia, farmacéutica, textil, papelera, cervecera y de pintura (Guzmán del Proó et al., 1986).

Los estudios básicos sobre la biología y ecología de M. pyrifera han sido muy variados a lo largo de las tres últimas décadas, generando así la información necesaria para estimar su crecimiento y productividad por diferentes métodos. El interés por evaluar la biomasa de M. pyrifera surgió al saberse que produce grandes cantidades de tejido en forma

vegetativa, de tal forma que una parte de la planta puede ser cosechada, conservándose el resto para producir la siguiente cosecha (North, 1980). A este respecto, se ha observado que los tejidos del sargazo gigante se renuevan completamente dos veces al año, permitiendo que los mantos sean cosechados de una a tres veces por año (North, 1972).

Aleem (1956) y North (1957 y 1958) realizaron mediciones directas de biomasa, pesando una gran cantidad de muestras, lo cual resultaba muy laborioso. Grua (1964) utilizó un método alternativo, determinando un peso promedio por metro lineal de fronda.

Por otro lado, se han realizado estudios extensos sobre el crecimiento de esta especie (Neushul, 1959 y 1963; North, 1971; Lobban, 1978 a; Coon, 1981; Gerard y North, 1984; Jackson, 1987) encontrándose que las principales variables ambientales que influyen sobre él son: temperatura del agua, nutrimentos (principalmente nitratos), energía luminosa del sol, profundidad y turbidez. Zentara y Kamykowski (1977) y Zimmerman y Kramer (1984) encontraron que la concentración de nutrimentos está inversamente relacionada con la temperatura del agua. De esta manera, la combinación de altas temperaturas con bajos niveles de nutrimentos pueden disminuir considerablemente los mantos de M. pyrifera.

En un estudio sobre un manto frente a Point Loma, cerca de San Diego, California (Dayton y Tegner, 1984) se observó bajo crecimiento de plantas juveniles a altas temperaturas y bajos niveles de nitrógeno. Otros estudios de laboratorio han mostrado que la irradiancia (Neushul y Haxo, 1963) y los nutrimentos (Gerard, 1982 a; North et al., 1982; Zimmerman, 1983) pueden limitar el crecimiento del sargazo gigante, en especial la disponibilidad de nitrógeno (Wheeler y North, 1980 y 1981). North (1972 a) también ha observado que los cambios estacionales en el crecimiento son proporcionales a las cantidades diarias de energía luminosa solar que penetran la superficie del mar.

En cuanto a la profundidad, cabe mencionar que un manto somero o la región somera de un manto, como en el caso del presente estudio, puede ser importante ya que las condiciones de exposición al oleaje son relativamente benignas, a diferencia de los mantos profundos o las regiones del manto más profundas. Esto permite considerar la supervivencia de las plantas someras a altas latitudes (alrededor de 50° N) lo cual no sucede en plantas profundas ubicadas entre 24 y 25 m (Jackson, 1987). Además, en los mantos de aguas someras se espera que la productividad esté en la porción más alta de su rango, debido a las altas concentraciones de nutrimentos ahí presentadas (North, 1972 b).

También deben tomarse en cuenta algunas relaciones bióticas que afectan el crecimiento y desarrollo de M. pyrifera. Tal es el caso de las incrustaciones de briozoarios, que provocan la pérdida de tejido (Dixon et al., 1981) y la reducción de la penetración de la luz a las láminas (Wing y Clandenning, 1971). Así también, se sabe que las plantas de esta especie constituyen el alimento favorito de algunas especies de erizos y éstos, a su vez, de las nutrias marinas. Durante las últimas décadas, el hombre ejerció una caza inmoderada en contra de las nutrias, atraído por sus codiciadas pieles. Esto trajo como consecuencia el desarrollo de enormes poblaciones de erizos que, durante varios años, disminuyeron considerablemente grandes mantos de sargazo gigante (Harger, 1983). El inicio de la explotación comercial del erizo hace unos quince años ha contribuido enormemente a la recuperación de dichos mantos.

En cuanto a influencias antropogénicas sobre el desarrollo del sargazo gigante, cabe mencionar los grandes volúmenes de aguas residuales tóxicas que son vertidos en áreas costeras cercanas a complejos industriales (Harger, 1983).

Las aplicaciones más importantes de las mediciones de tasas de crecimiento han sido la estimación de la biomasa producida y la de las tasas de rendimiento; teóricamente,

ambas representan la cantidad de tejido que se crea por unidad de tiempo (Ryther et al., 1977; Gerard y North, 1984; Jackson, 1987; Gagné y Mann, 1987). Se ha atribuido la ocurrencia de una considerable variabilidad temporal y espacial en estos parámetros a eventos locales de surgencias, advección horizontal de aguas frías ricas en nutrientes y aportes antropogénicos de aguas costeras y descargas de drenajes (Zimmerman y Kramer, 1984). Esto impide la extrapolación confiable de datos obtenidos en otras zonas geográficas (Gerard y North, 1984; Jackson, 1987), creándose así la necesidad de efectuar una evaluación del crecimiento de la especie en cada sitio de interés.

Los estudios que sobre macroalgas en general se han efectuado en Baja California en las últimas dos décadas, han sido diversos. La mayoría de ellos son producto de tesis profesionales realizadas en la Facultad de Ciencias Marinas, de la Universidad Autónoma de Baja California.

Dentro de los trabajos de Guzmán del Proó et al. (1972) se tienen los estudios realizados en algunas áreas de la costa occidental de Baja California. Estos autores investigaron acerca de la flora macroscópica que vive asociada a los bancos de abulón, dentro de la que se encuentran algunas especies de gran valor comercial, como lo es la misma M. pyrifera.

Se han realizado trabajos sobre algas bentónicas de la Bahía Todos Santos (Aguilar Rosas, 1980), del Estero de Punta Banda (Aguilar Rosas, 1980), de toda la Península de Baja California (Aguilar Rosas, 1982), y de la rada portuaria de Ensenada (Baltazar Valenzuela, 1984). También se han estudiado otro tipo de macroalgas: las flotantes y epífitas asociadas con Zostera marina (Ibarra Obando y Aguilar Rosas, 1985) en Bahía San Quintín. En relación a algas cafés, Pacheco Ruiz (1980) identificó las que se distribuyen entre la Bahía Todos Santos y la frontera con los E.U.A.

Recientemente se han llevado a cabo estudios a nivel químico y físico sobre ficocoloides de importancia comercial contenidos en diversas macroalgas. En relación a los agares, Chang Lee (1983) hizo un análisis químico de ellos y estudió sus propiedades físicas.

Sobre carragenanos, se ha determinado la variación estacional de su rendimiento (Correa Díaz, 1987), y también se han analizado químicamente (Zazueta Gutierrez, 1988). Otro tipo de estudio fué el realizado por Cabello Pasini (1988) sobre fotosíntesis, respiración y crecimiento de Gigartina pectinata, una rodofita potencialmente útil para la extracción de dicho ficocoloide.

En cuanto a Macrocystis pyrifera, los primeros estudios fueron realizados por Guzmán del Proó (1963), quien hizo ver la necesidad de realizar en México estudios bioquímicos sistemáticos del recurso. Por otro lado, Chapa (1963) llevó a cabo el primer estudio biológico de la especie, y propone que se estudie el área ocupada por los mantos cada año y los factores que influyen en su distribución.

Posteriormente, Guzmán del Proó (1968), localiza en mapas los mantos permitidos para la explotación, y Guzmán del Proó et al. (1971) hacen un análisis general de la especie, estableciendo sus límites de distribución desde Isla Coronado, Baja California, hasta Punta San Hipólito, Baja California Sur. Asimismo, localizan los mantos por fotografía aérea con película infrarroja.

Sobre la explotación comercial de M. pyrifera en nuestro país, De la Campa (1974) señala su inicio desde 1956 y su incremento continuo en los siguientes años. En 1977 se alcanzaron 41,700 toneladas húmedas; por su volumen ocupa el segundo lugar entre los productos marinos que se explotan en Baja California (Guzmán del Proó et al., 1986). Los mantos que se han explotado comercialmente se localizan en las siguientes localidades: Isla Coronado, Bahía Descanso, Xatay, Salsipuedes, San Miguel, Islas Todos Santos, Bahía Soledad, Punta Santo Tomás, Punta China, Punta San José, San Isidro, San Jacinto y San Telmo, Baja California (De la

Campa, 1974). Al realizar prospecciones aéreas más recientes en 1981, Torres (comunicación personal, citado por Guzmán del Proó et al., 1986) observó que se están cosechando mantos más al sur, a la altura de Isla San Martín, enfrente de Bahía San Quintín.

En cuanto a su reglamentación, la Ley de Pesca en vigor (1972), no establece veda para su explotación, por lo que la cosecha se realiza durante todo el año, aunque limitada por las condiciones meteorológicas y del mercado. El puerto base de esta pesquería es Ensenada, Baja California; una sola compañía, "Productos del Pacífico", explota el recurso y tiene concesionados los mantos entre Isla Coronado e Isla San Martín (Guzmán del Proó et al., 1986). Con respecto a las áreas de explotación potencial de M. pyrifera en la península de Baja California, se ha observado que las de mayor abundancia se localizan alrededor de Punta Eugenia, de aquí a Bahía Tortugas, en Isla de Cedros y en Arrecife Sacramento, las cuales nunca se han explotado comercialmente (Casas Valdéz et al., 1985).

En relación a los alginatos, en México no existe ninguna instalación industrial para procesar este recurso; únicamente se han hecho estudios a nivel laboratorio por instituciones de investigación. El primero de ellos fué realizado por Ortega y Zaragoza (1983), tendiente a

determinar los parámetros óptimos de extracción del ácido algínico a partir de M. pyrifera. Posteriormente, Casas Valdéz (1985) extrae, cuantifica y caracteriza parcialmente los alginatos de algunas especies de feofitas, y Hernández Carmona y Aguirre Vilchis (1987) analizan las propiedades de intercambio iónico para la extracción de alginatos en M. pyrifera.

Entre los estudios complementarios a este respecto, se cuenta con el de González Fragoso (1983), quien determinó las variaciones individuales en el contenido de ácido algínico dentro de esta especie, el de Hernández Carmona (1985), enfocado a la variación estacional de su contenido, y el de Barrientos (1986), referente al análisis químico de este ficocoloide.

Es también en los últimos años cuando se han realizado los estudios más exhaustivos sobre evaluación, así como de aspectos biológicos y ecológicos en mantos de sargazo gigante de la península de Baja California. En relación a la detección y cuantificación de mantos, Arredondo (1981) utilizó un método en el que combinó imágenes de satélite y de fotografía aérea. Casas Valdéz et al. (1985) aplicaron un método de fotografía aérea vertical con película infrarroja para el cálculo de las áreas cubiertas por mantos de M. pyrifera. Además, llevaron a cabo muestreos en el campo para

calcular la biomasa superficial. Con la combinación de estos datos, se estimó la biomasa cosechable de los mantos de Baja California en el verano de 1982. Hernández y Aguirre (1987) analizaron la etapa de pre-extracción ácida en el proceso de extracción de alginatos.

Por último, Hernández Carmona (1988) llevó a cabo un amplio trabajo sobre evaluación, crecimiento y regeneración de mantos de sargazo gigante en toda su área de distribución en la península de Baja California. En cuanto a crecimiento y regeneración, es el primer estudio realizado en nuestro país.

El presente estudio es una contribución al conocimiento acerca del crecimiento de M. pyrifera en la península de Baja California. El crecimiento se relaciona con la estructura poblacional y con las variables ambientales importantes.

I.1. Objetivos.

- Objetivo general: Estudiar el crecimiento y algunos parámetros poblacionales en plantas someras de Macrocystis pyrifera de la región de Punta Banda, Baja California.

- Objetivos particulares:

1).- Describir el desarrollo de la parte somera de un manto de M. pyrifera con base en:

a) El patrón de tasas de crecimiento de frondas.

b) Los parámetros de la población más representativos.

2).- Determinar la influencia de las principales variables ambientales sobre la biología de la especie.

1.2. Descripción del área de estudio.

El manto de M. pyrifera elegido se encuentra dentro de la Bahía Papalote, en la región suroeste de Punta Banda, hacia el sur de la Bahía de Todos Santos (latitud $31^{\circ} 43'$ N y longitud $116^{\circ} 43'$ W. Fig. 2), entre los 6 y los 25 m de profundidad, aproximadamente. Las razones por las que se eligió esta zona para el desarrollo del estudio son:

- El manto no se explota comercialmente. Este fué un imperativo, ya que de lo contrario se corría el riesgo de perder plantas marcadas. El barco "Sargacero", que cosecha

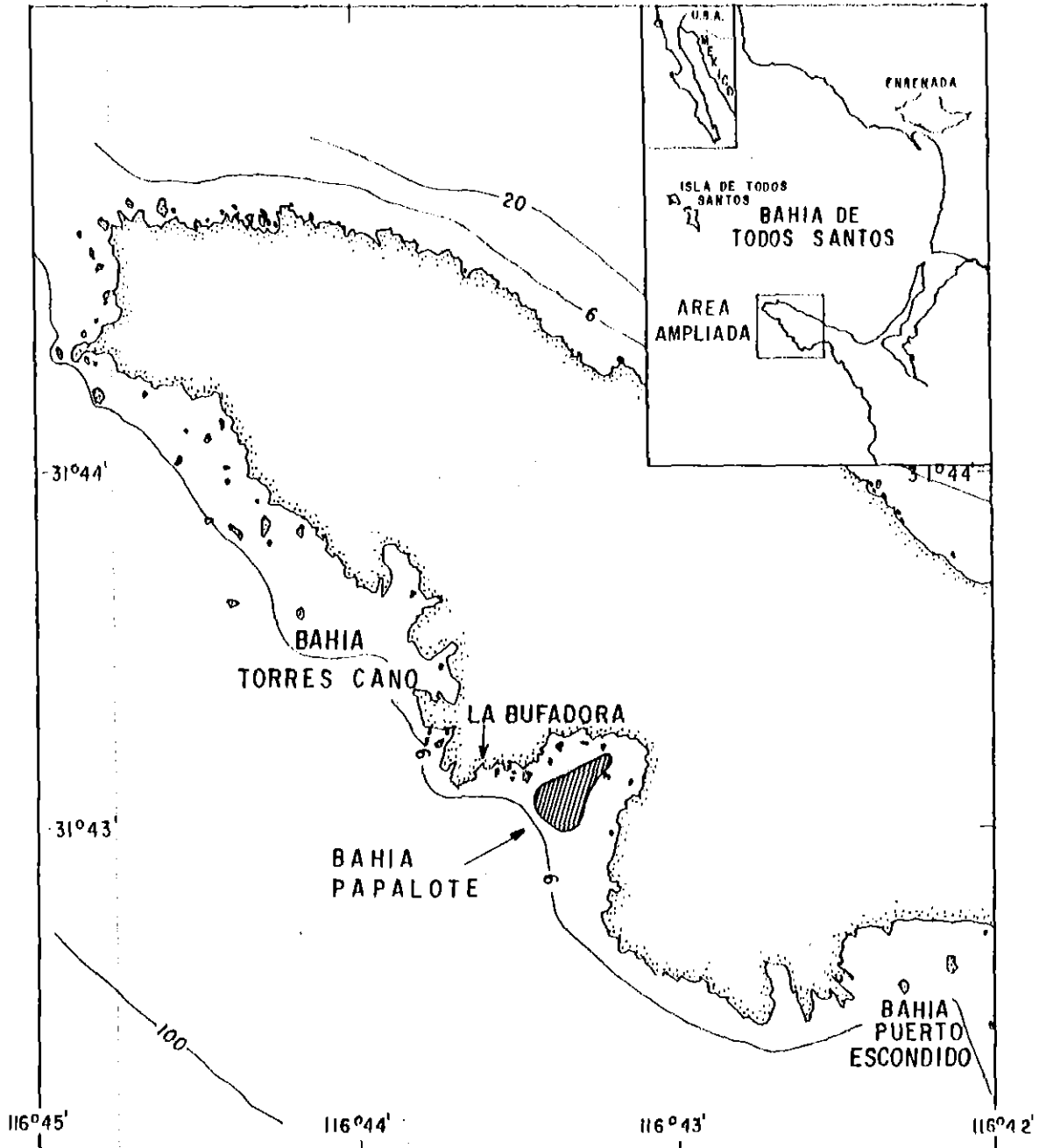


Fig. 2. Localización del área de estudio. La ubicación aproximada del manto de *Macrocyctis pyrifera* analizado se indica con líneas diagonales. Las isobatas se expresan en brazas.

sistemáticamente muchos otros mantos, no entra a esta área por el peligro existente de encallar en las regiones menos profundas, donde se encuentra gran parte del manto.

- La accesibilidad. Al existir una rampa de concreto para deslizar la embarcación, ésta se podía transportar por tierra hasta la zona de estudio. Esto implicó un ahorro considerable de tiempo en las constantes visitas al manto.

- Se trata de una región de alta productividad. La costa de Baja California puede presentar condiciones de surgencia todo el año (Bakun, 1973), y el área de Punta Banda se considera bastante representativa (Amador, 1975), ya que muestra, lejos de la costa, una capa de mezcla que sobrepasa los 30 m de profundidad.

Se ha observado que en las aguas de Punta Banda ocurren períodos activos de surgencias (Cota, 1971; Chávez, 1975). Hubbs (1960) con base en datos de temperatura costera, observó que las zonas de surgencia pueden estar asociadas a puntas y salientes topográficas, como Punta Banda, donde registró las más fuertes anomalías de temperatura.

El efecto principal causado por las surgencias es la fertilización de las aguas superficiales, por medio de aportes de agua fría y profunda rica en nutrimentos. Estos,

al ser absorbidos y utilizados por las macroalgas de la zona costera, pueden incrementar sustancialmente su crecimiento y productividad (Jackson, 1977; North et al., 1982; Zimmerman, 1983). Lo anterior explica el hecho de que la costa de Baja California sea un área productora de Macrocystis (Guzmán del Proó et al., 1971) y de algas industrializables que se aprovechan en la actualidad. En consecuencia, es una zona de pesca ribereña en la que se explotan varias especies de peces, crustáceos y moluscos, muchas de ellas asociadas a mantos de sargazo gigante.

Las aguas frente a la costa de Punta Banda se encuentran dentro del sistema de la Corriente de California (Reid et al., 1968). Estos autores afirman que en estas latitudes la corriente está formada por una mezcla de agua del Subártico, de baja temperatura y salinidad, y agua del Pacífico Central-Norte, de mayor salinidad y temperatura.

En el lado suroeste de Punta Banda, donde se ubica el área de estudio, la pendiente batimétrica es muy abrupta, de tal forma que, a una distancia de 2 km de la costa, la profundidad es de más de 100 m (Amador, 1975). Esta situación determina que el manto de sargazo gigante seleccionado para este estudio abarque el rango de profundidad mencionado (6 a 25 m). Por otro lado, esta batimetría, aunada a la actividad de surgencias, origina una

corriente de fondo muy intensa que continuamente se mueve hacia la orilla, y desde ésta hacia afuera.

II. MATERIALES Y METODOS

Los muestreos se realizaron entre noviembre de 1985 y septiembre de 1986. Este período fué dividido en tres etapas de aproximadamente dos meses cada una. 1a. etapa: del 10. de noviembre de 1985 al 9 de enero de 1986; 2a. etapa: del 4 de marzo al 20 de mayo; 3a. etapa: del 15 de julio al 30 de septiembre de 1986. La mayor parte de las colectas se realizaron con una frecuencia semanal (18 ocasiones) y con menor frecuencia espaciadas cada dos semanas (4 ocasiones) o cada tres (2 ocasiones). Se utilizó una lancha con motor fuera de borda para trasladarse de la costa a la zona somera del manto. Con excepción del trabajo efectuado en la playa al inicio de cada etapa, el cual se explicará más adelante, el resto de actividades durante el muestreo fué realizado por dos buzos, utilizando equipo de buceo autónomo.

Las razones por las que se trabajó solo en la parte somera del manto (entre 6 y 9 m de profundidad; 7.5 m en promedio) son, por un lado, la dificultad de trabajar a mayor profundidad por la fuerte corriente de fondo y, por otro lado, la necesidad de recabar información sobre la dinámica de la parte somera de los mantos de Macrocystis. Esta información no solo representará una aportación al conocimiento de la biología de la especie, sino que permitirá hacer comparaciones con los mantos someros de otras zonas

geográficas y con la información disponible para las zonas profundas de los mantos de la península de Baja California.

II.1. Tasas de crecimiento de frondas.

Se utilizó el método desarrollado por North (1971) para obtener Tasas de Crecimiento Estándar, con base en la elongación de frondas durante un período determinado. En este método, se considera a la tasa de elongación del estipe como un buen índice, no destructivo, de las tasas de crecimiento de la fronda (Lobban, 1978 a). Este índice permite comparar diferentes poblaciones, o una misma población de Macrocystis a lo largo del tiempo.

En cada visita a la zona de estudio se marcó un máximo de 5 frondas por planta, en un total de siete plantas en promedio. Para este efecto, se utilizó listón de tela amarillo sobre el que se escribía un número, o una combinación de número y letra, con tinta indeleble, para poder identificar cada fronda marcada. En esa misma ocasión, se medía la longitud inicial de todas las frondas recién marcadas. En las visitas subsiguientes, las frondas marcadas volvían a ser medidas hasta el término de la etapa correspondiente. De esta manera pudo obtenerse un registro de los incrementos diarios en longitud para las frondas individuales.

Las frondas marcadas fueron clasificadas por clases de talla, las cuales abarcaron intervalos de 2 m: 0 a 2 m, 2.01 a 4 m, y así sucesivamente hasta 10.01 m en adelante (10.01 a ∞). Por razones prácticas, siempre que sea referida una clase de talla, se hará redondeando la cifra (0 - 2 m, 2 - 4 m, etc.). La clase que se asignaba a una fronda, era función de la longitud que tenía en el momento de ser medida.

Para que los datos pudieran ser comparados entre sí, se unificaron dos criterios: (1) los resultados de elongación se expresaron por día, eliminando así las diferencias de los períodos entre mediciones; (2) los incrementos en crecimiento se expresaron como porcentajes, eliminando, a su vez, las diferencias tan amplias entre las longitudes de frondas.

En cuanto al primer criterio, es más práctico expresar el aumento en longitud en una base diaria, aún cuando se utilizan otros índices de crecimiento. Entre éstos últimos, se han utilizado la tasa de elongación de láminas o frondas, expresada en centímetros por día (Chapman y Craigie, 1977; Gerard, 1982 a; Zimmerman y Kramer, 1984), y la tasa de crecimiento específico, expresada en porcentaje de incremento en peso por día (Wheeler y North, 1980; Manley y North, 1984).

Por otro lado, la ventaja principal que se tiene al expresar la elongación en porcentajes, sobre todo en plantas que alcanzan grandes longitudes como M. pyrifera, es que se evita, tanto el subestimar el crecimiento de frondas jóvenes, con aparentes elongaciones pequeñas, como el sobreestimar el de frondas adultas, con aparentes elongaciones grandes. Por ejemplo, en proporción, no es lo mismo que dos frondas, una de 0.5 m y otra de 1.2 m se elonguen 0.2 m durante el mismo período. Por lo tanto, los incrementos en longitud de frondas, serán proporcionales al tamaño que tengan en el momento de ser medidas, con respecto a una medición anterior.

Es así, que uno de los parámetros básicos para expresar el crecimiento de frondas de M. pyrifera será llamado elongación diaria porcentual y designada como E (North, 1971), la cual será expresada matemáticamente de la siguiente manera:

$$E = (L_t/L_o)^{1/t} - 1 \quad (1)$$

donde L_o es la longitud de fronda inicial y L_t la longitud después de un lapso de t días. Los valores de E fueron calculados para cada par de mediciones consecutivas.

El otro parámetro fundamental será llamado tasa de crecimiento estándar y designado como G (North, 1971). Sus

unidades, al igual que en el caso de E, son elongación diaria porcentual ($\% \cdot \text{día}^{-1}$) y está normalizada a una longitud estándar de frondas de 1 m. Se expresa por medio de la siguiente ecuación:

$$\log L = 1/2 (G - E) \quad (2)$$

la cual, en el presente estudio, se utiliza despejando G:

$$G = 2 \log L + E \quad (3)$$

donde L es la longitud de fronda promedio, la cual se tomó como la media aritmética de dos mediciones sucesivas.

II.2. Parámetros poblacionales.

Al inicio de cada una de las etapas se determinaron los siguientes parámetros, con el fin de conocer las condiciones poblacionales del manto en esos momentos:

II.2.1. Patrón de distribución de tallas de frondas.

Es un índice de la condición de las plantas y de las características de su desarrollo al inicio de cada etapa. La condición en que se encuentra la población se manifiesta por la frecuencia de ocurrencia de frondas de diferentes tallas.

Una mayor abundancia de frondas pequeñas (jóvenes) indica una época de reproducción activa. Por el contrario, cuando las frondas de mayor tamaño (adultas) son más abundantes, se infiere que predomina el crecimiento vegetativo.

Para determinar la distribución de tallas de frondas en el campo, se colocaba entre las plantas adultas un cable marcado cada 2 m. Este cable se mantenía vertical dentro de la columna de agua con un peso de concreto atado en el fondo y una boya atada en la superficie. En cada planta se contaba el total de frondas que quedaban dentro de cada intervalo de 2 m, desde el fondo hasta la parte más distal, que en muchos casos se extendía sobre la superficie. De esta manera pudo obtenerse un registro de la frecuencia de ocurrencia de frondas de diferentes tallas, clasificadas por clases que van desde 0 a 2 m hasta 16.01 a 18 m, en forma similar a la clasificación hecha para las tasas de crecimiento.

II.2.2. Densidad de frondas.

Utilizando un cuadrante de 1 m², y en función del tiempo máximo de buceo permitido por un tanque de aire (aproximadamente 45 minutos), se realizaban varios conteos al azar (12 en promedio) del número total de frondas incluídas dentro de dicha área. Estos conteos se hacían cerca de la base de las plantas. Del total de conteos, se obtenía un número promedio de frondas por metro cuadrado.

II.2.3. Relación longitud - peso de frondas.

Esta relación es un índice de qué tan lineal fué el incremento, en peso de frondas, con respecto al de longitud. Unas tres o cuatro plantas adultas eran cortadas desde su órgano de fijación (hápteron) y mantenidas húmedas dentro del agua, cerca de la rampa de desembarque. Una por una, las plantas eran extendidas sobre la rampa y separadas por frondas individuales. Estas últimas se medían con una cinta métrica y se pesaban con una balanza tipo romana (dinamómetro). Con estos datos se realizaba una regresión lineal por mínimos cuadrados de longitud contra peso húmedo de frondas, para así determinar el nivel de correlación entre ambos parámetros.

II.3. Medición de variables ambientales.

II.3.1. Radiación solar.

Utilizando un actinógrafo KAHLSTICO, colocado sobre el techo del edificio del CICESE de la Av. Ruiz y calle 17, se obtuvo un registro continuo de la radiación solar diaria total sobre la superficie terrestre ($\text{cal}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$) para el período completo de estudio en la región de la Bahía de Todos Santos.

II.3.2. Temperatura del agua.

En cada visita al área de estudio se tomaron lecturas, en la superficie y en el fondo, con un termómetro de cubeta.

II.3.3. Análisis de nutrimentos.

En cada visita, se tomaban muestras de agua por triplicado, tanto de superficie como de fondo, en botellas de polietileno de 250 ml. Se mantenían en frío dentro de una hielera y se congelaban en el laboratorio para su posterior análisis. Se determinaron concentraciones de fosfatos y de nitratos con los métodos de Strickland y Parsons (1972).

II.4. Determinación del punto crítico en la relación temperatura - concentración de nutrimentos.

Para determinar la temperatura por encima de la cual se considera que la concentración de nutrimentos se hace limitante para el crecimiento de M. pyrifera, se graficaron todos los puntos que representan las concentraciones de nutrimentos, nitratos o fosfatos, contra las temperaturas correspondientes. Posteriormente se realizaron dos regresiones por mínimos cuadrados, siendo la primera con los

puntos correspondientes a las temperaturas menores a un posible punto crítico y sus concentraciones respectivas, y la segunda con los de las temperaturas mayores a dicho punto crítico con sus concentraciones.

Para elegir el par de rectas de regresión que mejor representaran este efecto, se probaron tres posibles puntos críticos: 14.5, 15.0 y 15.5° C, estimando que entre estas temperaturas se encontrara, de acuerdo a los resultados reportados por Zentara y Kamykowski (1977) y Zimmerman (1983) para latitudes similares. Se escogió la temperatura que tuvo asociadas las rectas con mayores coeficientes de determinación (r).

II.5. Variaciones semidiurnas en la temperatura del agua y en la concentración de nutrimentos.

Este fué un estudio complementario que se realizó al finalizar el período regular de estudio con el propósito de tener una idea de la variabilidad natural y, por lo tanto, de lo focal que pueden ser los resultados aquí presentados.

El día 21 de octubre de 1986 se realizaron cuatro muestreos a diferente hora, en la parte central de la región somera del manto estudiado. Se midió la temperatura del agua, superficial y de fondo, con un termohalino. Este

aparato también permitió registrar la profundidad (9 m en promedio) por medio del cable que conecta el sensor al aparato. La profundidad medida representa la máxima registrada a lo largo del estudio.

Igualmente, se tomaron muestras de agua por triplicado, tanto de superficie como de fondo (éstas últimas por medio de una botella Van-Dorn), las cuales fueron sometidas al mismo proceso descrito para el análisis de nutrimentos. Las horas de muestreo fueron 13:05, 15:32, 18:27 y 21:40. Originalmente se había planeado abarcar un ciclo diurno (24 horas), colectando las muestras de agua y haciendo las mediciones de temperatura, aproximadamente cada dos horas. La hora inicial del muestreo se eligió de tal forma que, completando el ciclo al día siguiente, aún hubiera luz del día. Por problemas de visibilidad al oscurecer, lo cual no se creyó que fuera a ser limitante, y por la imprevista perturbación del mar ocurrida a esas horas, solo pudieron llevarse a cabo los muestreos mencionados.

II.6. Análisis estadístico.

Para que el total de datos obtenidos, tanto de las tasas de crecimiento estándar de frondas (G) como de las variables ambientales medidas, pudieran ser comparados entre sí a diferentes niveles y así determinar la significación de las

variaciones observadas, fueron sometidos al siguiente análisis estadístico:

- Pruebas a priori: Para decidir si la prueba estadística a la que se someterían los datos debía ser paramétrica o no paramétrica, se utilizaron la prueba de Kolmogorov-Smirnov para ajuste a la distribución normal y la prueba de homogeneidad de varianzas de Bartlett. En algunos casos fué necesario someter los datos a una transformación logarítmica decimal para que estas pruebas fueran aceptadas.

- Pruebas paramétricas: Prueba t pareada, análisis de varianza (ANOVA) de una vía, en la que para algunos casos se efectuó la prueba de comparaciones múltiples conocida como diferencia mínimamente significativa (LSD), y ANOVA de dos vías.

- Pruebas no paramétricas: ANOVA no paramétrico de una vía conocido como prueba de Kruskal-Wallis, que en la mayoría de los casos se efectuó junto con la prueba de comparaciones múltiples, ANOVA no paramétrico de dos vías conocido como prueba de Wilson y el coeficiente de correlación de rangos de Spearman (ρ ; Spearman, 1904). Este último se utilizó para estimar el grado de influencia que las variables ambientales medidas tuvieron sobre el crecimiento de frondas.

En todos los casos se consideró un nivel de significación del 5 % (alfa = 0.05). Las pruebas se realizaron por medio de programas contenidos en el paquete MINITAB y en los paquetes estadísticos ESIMSL y PECS, utilizando equipo de cómputo PRIME 750 del CICESE.

III. RESULTADOS

III.1. Patrón de tasas de crecimiento de frondas.

Los valores de las tasas de crecimiento estándar de frondas (G) a lo largo de cada una de las tres etapas del estudio, se presentan en la Fig. 3. Cada punto representa un valor, por fecha de muestreo, para un promedio de cierto número de frondas, de acuerdo a la clase o clases de talla incluidos en él.

Los valores de las tasas de crecimiento estándar no se integraron en una sola gráfica debido a dos razones: no hubo continuidad inmediata entre una etapa y otra, y se detectaron diferencias significativas al comparar tanto las tres etapas en el tiempo ($p < 0.001$) como las cuatro clases de talla entre sí ($p < 0.02$). Asimismo, se observó interacción significativa entre el tiempo y las clases de talla ($p < 0.04$; Prueba de Wilcoxon). Considerando el total de datos por clases de talla para todo el estudio, la clase 0 - 2 m fué la única significativamente diferente de las tres restantes (Prueba de Kruskal-Wallis con comparaciones múltiples, $p < 0.02$).

Analizando cada una de las tres etapas en lo particular, se obtuvieron resultados diferentes al comparar entre clases

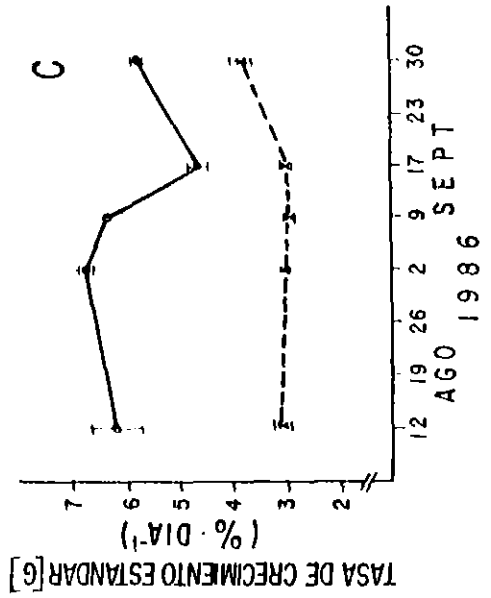
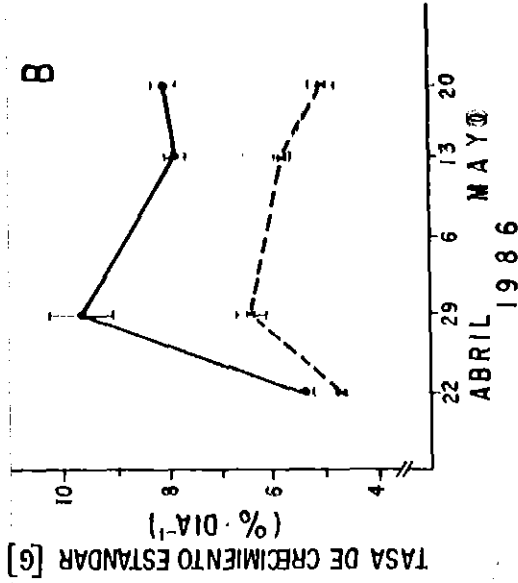
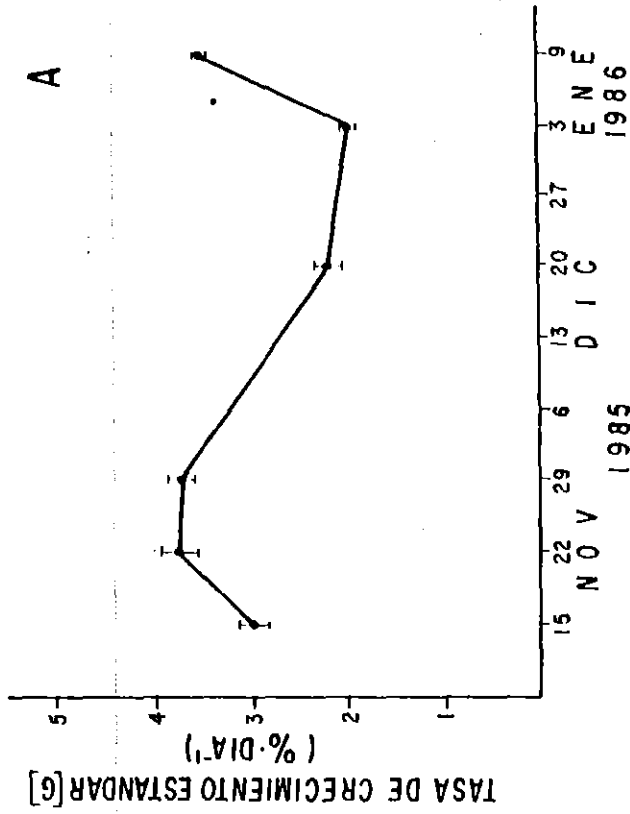


Fig. 3. Tasas de crecimiento estandar de frondas (G) de *Macrocystis pyrifera* durante el periodo de estudio. (A) 1a. etapa, total de clases de talla (—○—); (B) 2a. etapa, clase de talla 0-2 m (—○—) y clases de talla de 2 a 8 m (---○---); (C) 3a. etapa, clases de talla 0 a 4 m (—○—) y clases de talla de 4 a 8 m (---○---). Las barras verticales indican el error estandar de la media ($S\bar{x}$).

de talla. Durante la 1a. etapa, ninguna clase mostró evidencias de crecer a una tasa significativamente diferente de las demás (Prueba de Kruskal-Wallis, $p > 0.6$), por lo que se representan los promedios globales, sin diferenciar entre clases de talla (Fig. 3 A). Para la 2a. etapa, la clase 0 - 2 m creció significativamente más rápido que las restantes tres clases (Prueba de Kruskal-Wallis con comparaciones múltiples, $p < 0.03$), por lo que se ilustra por separado (Fig. 3 B). Por último, en la 3a. etapa las tasas de crecimiento se agruparon de la siguiente manera: por un lado las clases 0 - 2 y 2 - 4 m y, por otro lado, las clases 4 - 6 y 6 - 8 m, ya que entre ellas no hubo diferencias significativas, lo que sí ocurrió al comparar las dos primeras con las dos últimas (ANOVA; LSD -diferencia mínimamente significativa-, $p < 0.001$). Es así que las clases 0 - 2 y 2 - 4 m crecieron considerablemente más rápido que las otras dos (Fig. 3 C).

Los valores de G variaron en un rango de $2.0 \% \cdot \text{día}^{-1}$, el 20 de diciembre de 1985, a $9.6 \% \cdot \text{día}^{-1}$, el 29 de abril de 1986. El valor promedio de cada una de las etapas fué: 1a. etapa (noviembre - enero) = 3.1, 2a. etapa (abril - mayo) = 5.8, y 3a. etapa (agosto - septiembre) = $4.7 \% \cdot \text{día}^{-1}$.

Durante la 1a. etapa (otoño e invierno) se detectaron las menores tasas de crecimiento ($2.0 \% \cdot \text{día}^{-1}$) aumentando a

sus máximos valores en la 2a. etapa (primavera; 9.6% día⁻¹) para después disminuir en la 3a. etapa (verano) a valores intermedios (Fig. 3).

Volviendo al análisis de cada una de las etapas, ahora en relación al tiempo, puede apreciarse la magnitud de las fluctuaciones de una a otra fecha de muestreo. Durante la 1a. etapa se detectaron diferencias altamente significativas entre los promedios por fechas de muestreo (Prueba de Kruskal-Wallis, $p > 0.0001$). Después de un ligero incremento del primero al segundo muestreo (3.0 a 3.7% día⁻¹) (Fig. 3 A), ocurrió una disminución sucesiva hasta las menores tasas registradas en todo el estudio (2.0% día⁻¹; 20 de diciembre de 1985) para después tender a incrementarse de nuevo (3.5% día⁻¹).

En cuanto a los valores de la 2a. etapa, también fueron altamente significativos entre ellos (Prueba de Kruskal-Wallis, $p > 0.005$). Se observó un rápido aumento del 22 al 29 de abril de 1986, sobre todo en la clase 0 - 2 m (5.3 a 9.6% día⁻¹) fecha esta última en la cual se registraron las más altas tasas de crecimiento dentro del período total del estudio (Fig. 3 B). Posteriormente, se observó una disminución en las clases 2 - 4 m en adelante, hasta el final de esta etapa (6.4 a 5.0% día⁻¹); en el caso de la clase 0 - 2 m, las tasas disminuyeron para el 13 de

mayo ($7.8 \% \cdot \text{día}^{-1}$) y vuelven a elevarse ligeramente el 20 del mismo mes ($8.0 \% \cdot \text{día}^{-1}$).

Finalmente, en relación a las tasas de crecimiento para la 3a. y última etapa, las clases 0 - 2 y 2 - 4 m unidas mostraron una fuerte disminución (6.7 a $4.6 \% \cdot \text{día}^{-1}$) posterior a un incremento moderado (6.2 a $6.7 \% \cdot \text{día}^{-1}$) para que al final del estudio volviera a ocurrir un aumento ($5.8 \% \cdot \text{día}^{-1}$) (Fig. 3 C). Las clases 4 - 6 y 6 - 8 juntas exhibieron el crecimiento más uniforme, en el transcurso de esta etapa, sobresaliendo un ligero incremento hacia el final (3.0 a $3.8 \% \cdot \text{día}^{-1}$). No se observaron diferencias significativas entre fechas de muestreo (ANOVA, $p > 0.2$).

III.2. Parámetros poblacionales.

III.2.1. Patrón de distribución de tallas de frondas.

Se presentan las distribuciones de frecuencias por clases de tallas de frondas registradas al inicio de cada una de las tres etapas de trabajo (Fig. 4). Al inicio de la primera etapa del estudio (10. de noviembre de 1985), las frondas de tallas pequeñas fueron las más abundantes: de 0 - 2 a 6 - 8 m (Fig. 4 A). Esto indica que era una época de producción de nuevas frondas en plantas adultas. Al iniciarse la segunda etapa (4 de marzo de 1986) se observó un

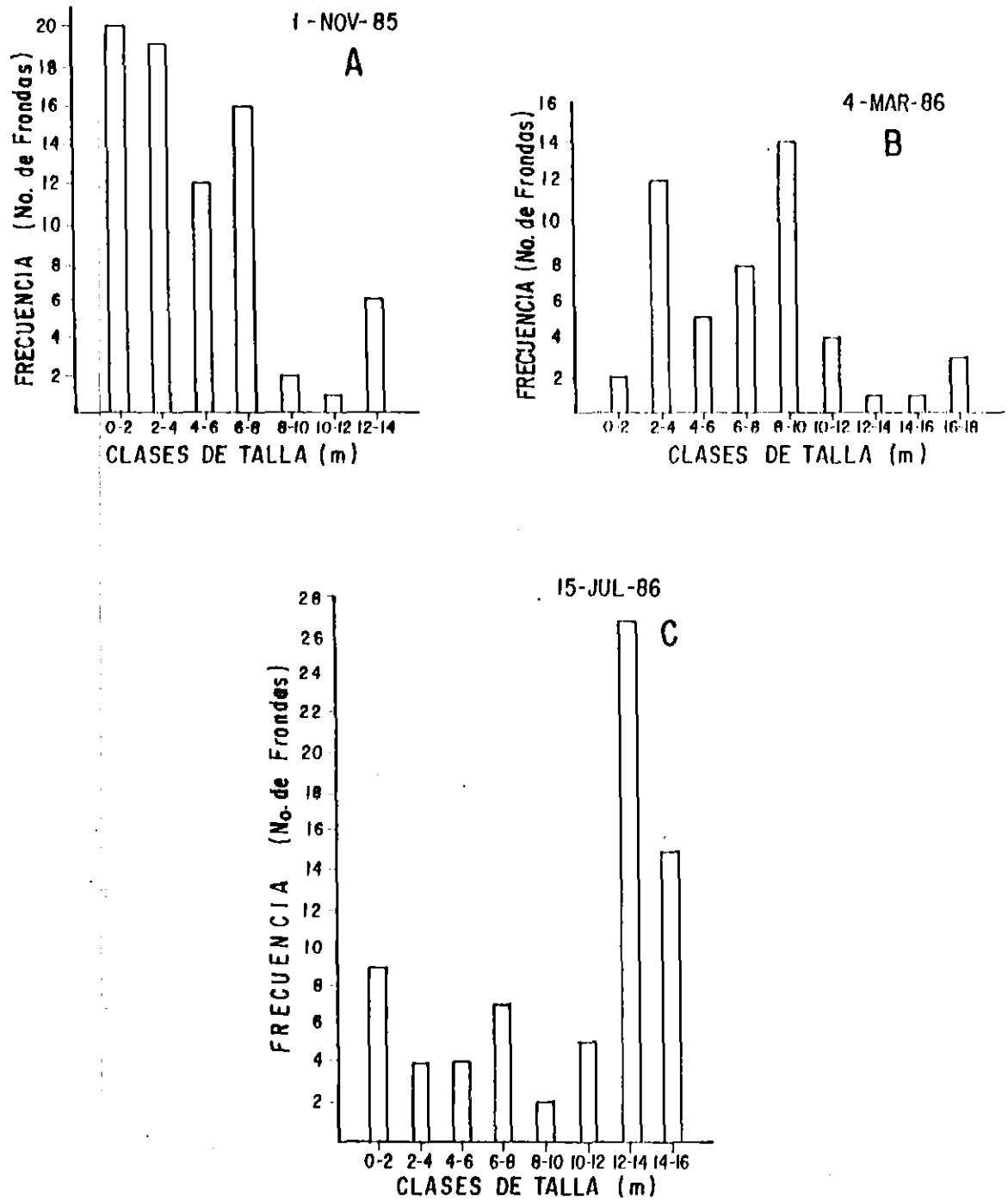


Fig. 4. Distribuciones de frecuencias por clases de talla de frondas de *M. pyrifera*, al inicio de cada una de las etapas del estudio. (A) 1a. etapa, (B) 2a. etapa, (C) 3a. etapa.

deplazamiento de las mayores frecuencias hacia las tallas intermedias (8 - 10 m) (Fig 4 B), y para el principio de la tercera etapa (15 de julio), la mayoría de las frondas eran de talla grande (de 12 - 14 a 14 - 16 m) (Fig. 4 C).

En conjunto, estas observaciones muestran que aquellas frondas que se produjeron hacia mediados del otoño (1a. etapa) fueron desarrollándose durante los siguientes meses hasta alcanzar su talla máxima en el verano (3a. etapa) (Fig. 4).

III.2.2. Densidad de frondas.

La densidad promedio de frondas por metro cuadrado estimadas al inicio de cada una de las tres etapas, fué de 12, 45 y 99 frondas/m², respectivamente. Estos resultados muestran que durante el otoño de 1985, por lo menos la parte somera del manto estudiado, se encontraba decaído (12 frondas/m²). Hacia la primavera de 1986 ocurrió una recuperación del mismo (45 frondas/m²) que continuó hasta el verano, cuando el manto alcanzó su máxima densidad (99 frondas/m²).

III.2.3. Relación longitud - peso de frondas.

La recta de regresión lineal por mínimos cuadrados entre la longitud y el peso de frondas al inicio de la primera etapa, muestra una gran dispersión de puntos (baja correlación entre la longitud y el peso de frondas) (Fig. 5). Las rectas de regresión al inicio de la segunda y tercera etapas muestran una mayor correlación (Figs. 6 y 7).

Esta diferencia indica que durante el otoño el incremento en peso de frondas no observó una buena relación con respecto al incremento en longitud (Fig. 5). A la vez, ésto es evidencia de que el manto no tenía las condiciones ambientales adecuadas para su desarrollo. Durante el resto del estudio, el aumento en longitud de frondas se reflejó en un aumento proporcional en el peso de las mismas (Figs. 6 y 7), lo cual es muestra del estado más saludable de las plantas, así como de la presencia de mejores condiciones para su desarrollo.

III.3. Variables ambientales.

III.3.1. Radiación solar y temperatura del agua.

Se presentan los promedios semanales de radiación solar diaria total (Q), y los promedios, por fechas de muestreo, de la temperatura del agua para cada etapa del estudio (Fig. 8).

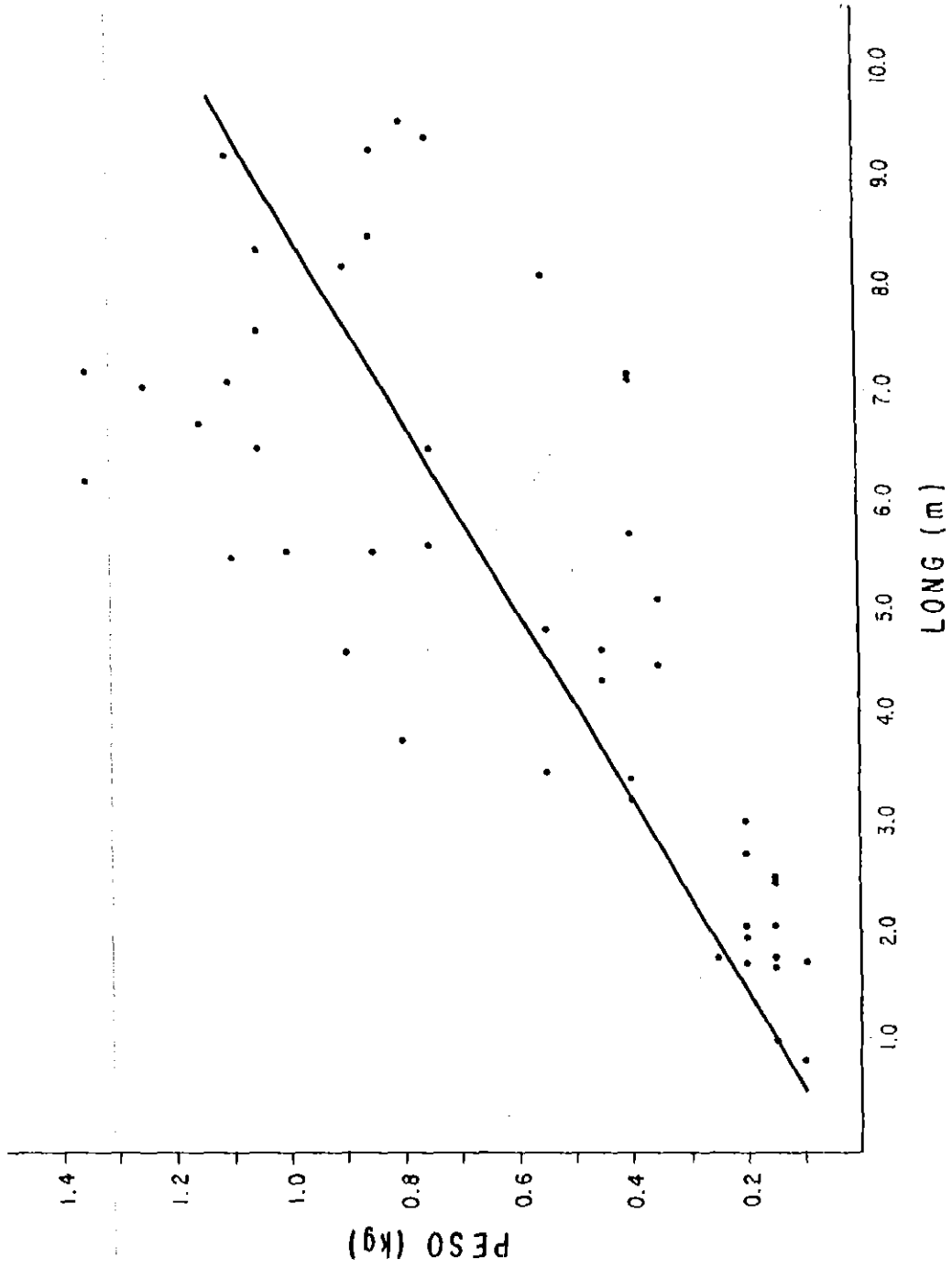


Fig. 5. Recta de regresión por mínimos cuadrados ($r^2 = 0.58$) para la relación longitud - peso de frondas de plantas someras de *M. pyrifera*. Los valores corresponden al inicio de la 1ª etapa. (1º de Noviembre de 1985).

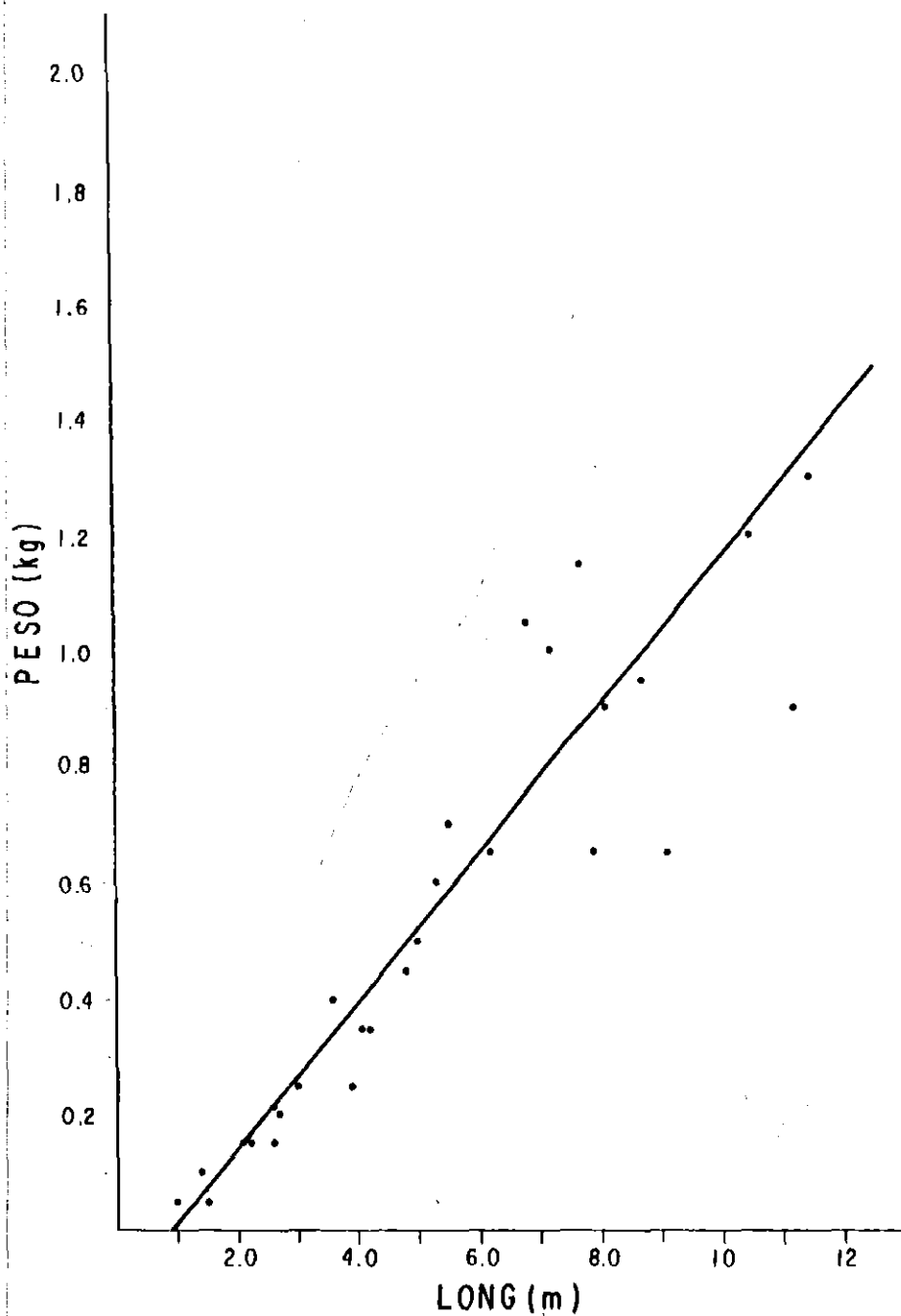


Fig. 6. Recta de regresión por mínimos cuadrados ($r^2 = 0.85$) para la relación longitud - peso de frondas de plantas someras de *M. pyrifera*. Los valores corresponden al inicio de la 2a. etapa (4 de Marzo de 1986).

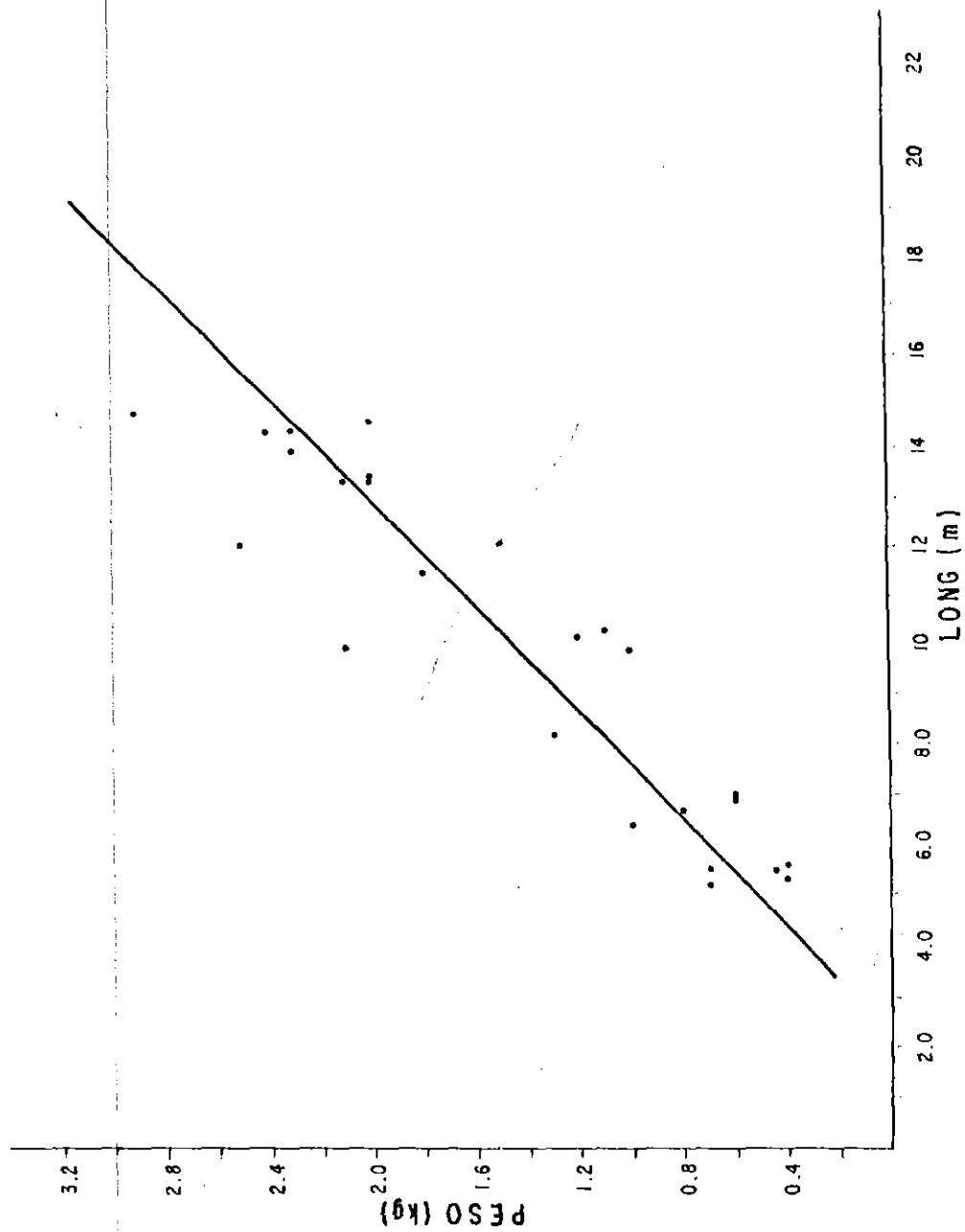


Fig. 7. Recta de regresión por mínimos cuadrados ($r^2=0.85$) para la relación longitud-peso de frondas de plantas someras de *M. pyrifera*. Los valores corresponden al inicio de la 3a. etapa. (15 de julio de 1986).

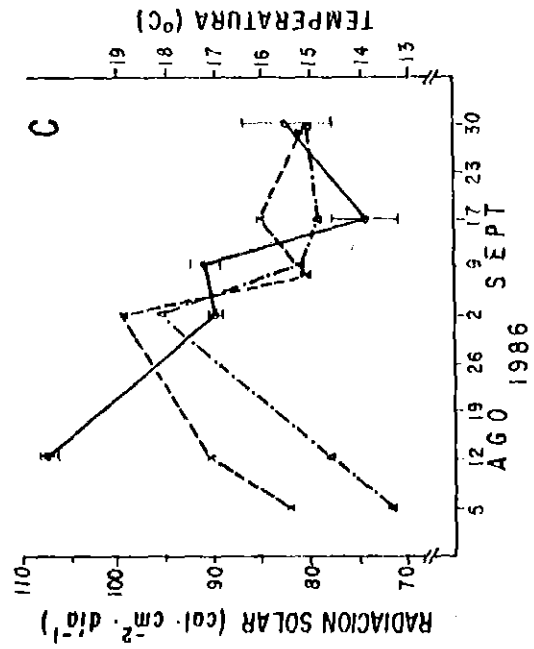
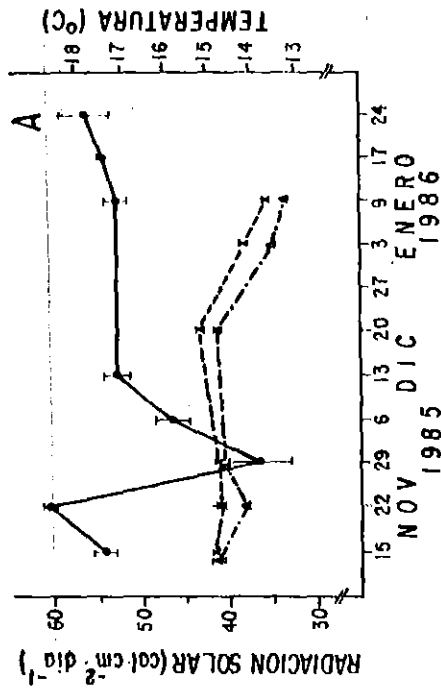
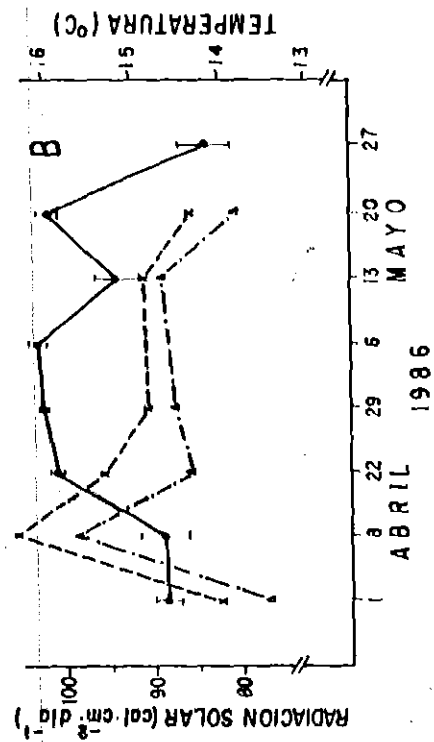


Fig. 8. Radiación solar diaria total (Q) (—○—) y temperatura del agua superficial (x---x) y de fondo (—x---x) Durante el periodo de estudio. (A) 1a. etapa, (B) 2a. etapa, (C) 3a. etapa. Las barras verticales indican el error estándar de la media ($S\bar{x}$).

- Radiación solar: Los valores más elevados se observaron en agosto de 1986 y los más bajos en noviembre de 1985. Los valores promedio para cada una de las etapas fueron: 1a. etapa = 52.01, 2a. etapa = 95.81 y 3a. etapa = 87.58 $\text{cal}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$. En términos generales, durante la 1a. etapa (otoño e invierno) se registraron los menores valores ($36.42 \text{ cal}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$) en la 2a. etapa (primavera) se alcanzaron y se mantuvieron altos promedios para que, en la 3a. etapa (verano) se alcanzaran los máximos valores registrados ($107.49 \text{ cal}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$) (Fig. 8). Al comparar las tres etapas del estudio, se observaron diferencias altamente significativas entre ellas (Prueba de Kruskal-Wallis, $p = 0$); aplicando la prueba de comparaciones múltiples, se encontró que estas diferencias fueron significativas entre todas y cada una de las etapas.

Con respecto a las variaciones dentro de cada etapa, en la 1a. de ellas hubo diferencias significativas al comparar los promedios semanales, principalmente entre la cuarta y quinta semanas de noviembre (Prueba de Kruskal-Wallis; comparaciones múltiples, $p > 0.01$). La mayor fluctuación fue la brusca disminución durante la quinta semana de noviembre (Fig. 8 A), cuando se registraron los menores valores de radiación solar del período total del estudio ($36.42 \text{ cal}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$) después de haber ocurrido los mayores valores de esta etapa una semana antes ($60.64 \text{ cal}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$).

Posteriormente, vuelve a incrementarse gradualmente hasta la segunda semana de diciembre, manteniéndose sin cambios considerables hasta fines de enero.

Durante la 2a. etapa, también se encontraron diferencias altamente significativas en tiempo, siendo la más importante la ocurrida entre la tercera y cuarta semanas de mayo (Prueba de Kruskal-Wallis; comparaciones múltiples, $p > 0.001$). Después de mantenerse en un mismo promedio entre la primera y segunda semanas de abril (Fig. 8 B), ocurrió un fuerte incremento durante la tercera semana ($101.13 \text{ cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$) para seguir aumentando ligeramente hasta la primera semana de mayo ($102.86 \text{ cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$). De aquí se presentó una disminución y otro aumento para que, en la última semana de mayo y a fines de esta etapa, se presentara la disminución más brusca hasta los menores valores dentro de la misma (101.88 a $83.77 \text{ cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$).

En relación a la 3a. etapa, la mayoría de sus valores también mostraron diferencias significativas entre ellos (Prueba de Kruskal-Wallis; comparaciones múltiples, $p < 0.0001$). Es durante la segunda semana de agosto (Fig. 8 C) que se registraron los máximos valores de radiación solar de todo el período de estudio ($107.49 \text{ cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$), seguidos de una fuerte disminución en la primera semana de septiembre ($90.22 \text{ cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$). Este último valor se mantiene sin

grandes cambios hasta la segunda semana, para después disminuir a los los menores valores de esta etapa ($74.35 \text{ cal cm}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$). Hacia el final, ocurrió el único incremento en esta etapa.

- Temperatura del agua: A lo largo del período de estudio, la temperatura del agua fluctuó entre 13.6 y 18.9°C , en la superficie, y entre 13.2 y 18.1°C , en el fondo. Los valores más altos, tanto de superficie como de fondo, se registraron el 2 de septiembre (verano, 3a. etapa), y los más bajos el 9 de enero (invierno, 1a. etapa).

Al comparar las temperaturas en el tiempo y en el espacio, se observaron diferencias altamente significativas entre etapas ($p < 0.001$), más no así entre profundidades ($p > 0.1$; Prueba de Wilson).

Analizando las variaciones dentro de las etapas, en la 1a. de ellas hubo diferencias altamente significativas entre fechas de muestreo, así como entre superficie y fondo (ANOVA, $p < 0.001$).

En apariencia, durante la 1a. etapa las temperaturas de ambas profundidades fueron muy similares (Fig. 8 A), como se esperaría, sobre todo en el invierno, cuando ocurre mayor mezcla en la columna de agua. Lo más sobresaliente son las

dos disminuciones continuas durante las dos primeras semanas de enero, de tal manera que en la segunda semana se alcanzan los promedios de temperatura más bajos registrados en el período de estudio, tanto de superficie como de fondo (13.6 y 13.2° C, respectivamente).

En cuanto a la 2a. etapa, las lecturas de temperatura fueron significativamente diferentes en el tiempo ($p = 0.008$) y entre profundidades ($p = 0.009$; ANOVA). Las mediciones más altas durante esta etapa se registraron el 8 de abril (16.3° C en superficie y 15.6° C en fondo) sobresaliendo así mismo la estratificación térmica del 22 del mismo mes (Fig. 8 B).

Finalmente, en la 3a. etapa también se detectaron diferencias altamente significativas, lo mismo entre fechas de muestreo como entre profundidades (ANOVA, $p < 0.001$) Resaltan dos situaciones importantes: por un lado, las grandes estratificaciones termales del 5 y 12 de agosto, además de la que ocurrió el 2 de septiembre en menor magnitud; por otro lado, entre el 12 de agosto y el 2 de septiembre se registró el mayor incremento en la temperatura de fondo (de 14.6 a 18.1° C) (Fig. 8 C) del período de estudio.

III.3.2. Concentración de nutrimentos.

- Fosfatos: Se obtuvo un registro de las concentraciones de fosfatos, expresadas como promedios por fechas de muestreo, y de acuerdo a la profundidad, durante cada etapa del estudio (Fig. 9). Los valores más altos se observaron, tanto en superficie como en fondo, el 5 de agosto (1.12 y 1.34 μM , respectivamente); los más bajos fueron registrados, superficialmente, el 22 de abril (0.25 μM) y, en el fondo, el 20 de diciembre (0.22 μM).

Al comparar las concentraciones que abarcaron el período total de estudio, se encontraron diferencias altamente significativas entre las tres etapas ($p < 0.001$) y ligeramente significativas entre profundidades ($p < 0.03$; ANOVA). Dentro de cada etapa, en la 1a. de ellas los valores entre fechas de muestreo y entre superficie y fondo fueron también significativamente diferentes (ANOVA; $p < 0.001$ y $p < 0.03$, respectivamente). Las estratificaciones más fuertes en esta etapa se observaron el 15 de noviembre y el 3 de enero (Fig. 9 A) y los mayores cambios en el tiempo fueron los dos incrementos sucesivos entre el 20 de diciembre y el 9 de enero.

En cuanto a la 2a. etapa, de nuevo hubo diferencias altamente significativas, tanto en el tiempo como entre profundidades (ANOVA, $p < 0.001$). Dos sucesos sobresalientes son la brusca disminución en la concentración superficial

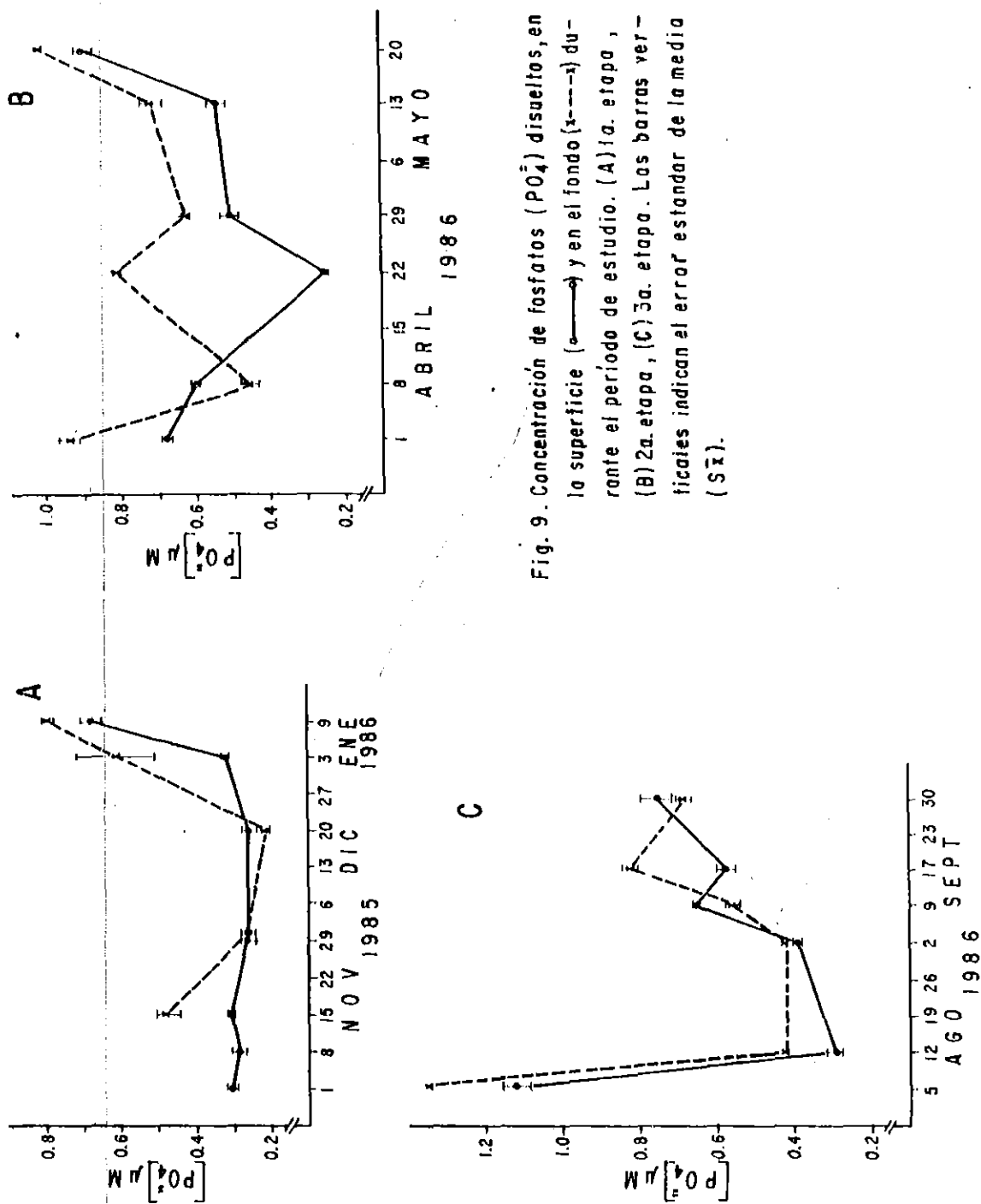


Fig. 9. Concentración de fosfatos (PO_4) disueltos, en la superficie (—●—) y en el fondo (---x---) durante el período de estudio. (A) 1a. etapa, (B) 2a. etapa, (C) 3a. etapa. Las barras verticales indican el error estándar de la media ($S\bar{x}$).

entre el 8 y el 22 de abril (0.60 a 0.25 μM) cuando se detecta el valor más bajo en superficie de todo el estudio (Fig. 9 B) y, en esta misma fecha, la mayor estratificación vertical del período total en la concentración de fosfatos (0.25 μM en superficie y 0.81 μM en fondo). Esto último coincide con la estratificación térmica ya mencionada (Fig. 8 B) y con la segunda mayor estratificación en la concentración de nitratos (Fig. 10 B). También es notorio el aumento en los fosfatos entre el 13 y 20 de mayo (Fig. 9 B).

Asimismo, la 3a. etapa mostró que las concentraciones de fosfatos fueron significativamente diferentes, tanto al compararlas entre fechas de muestreo ($p > 0.001$) como entre profundidades ($p = 0.003$; ANOVA). Es en esta etapa en la que se observó la más brusca caída en los niveles de fosfatos, entre el 5 y el 12 de agosto (Fig. 9 C). Después se presenta una recuperación progresiva.

- Nitratos: Los valores de las concentraciones de nitratos también se presentan como promedios por fecha de muestreo, y de acuerdo a la profundidad, en la Fig. 10. Las mayores concentraciones se registraron al inicio de la 2a. etapa (10. de abril), tanto en la superficie como en el fondo (7.87 y 8.21 μM , respectivamente) y las menores el 8 de noviembre, en la superficie (0.46 μM) y el 2 de

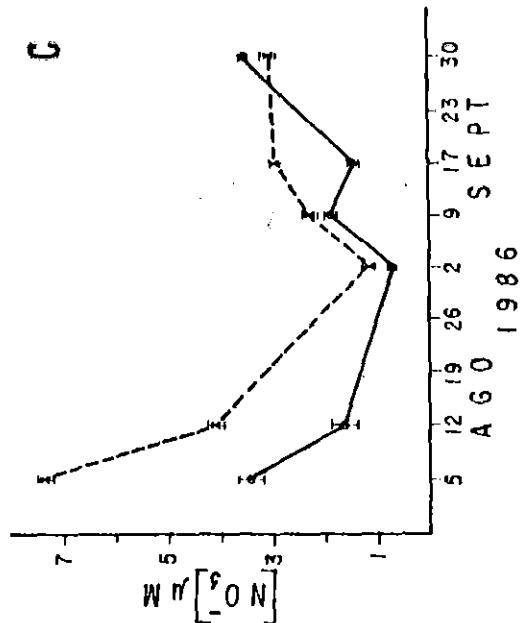
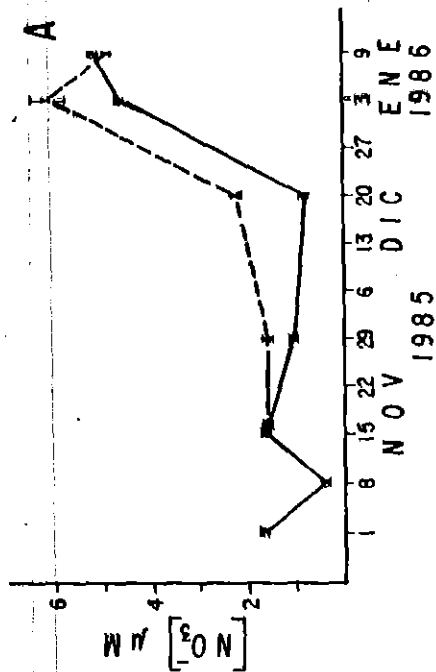
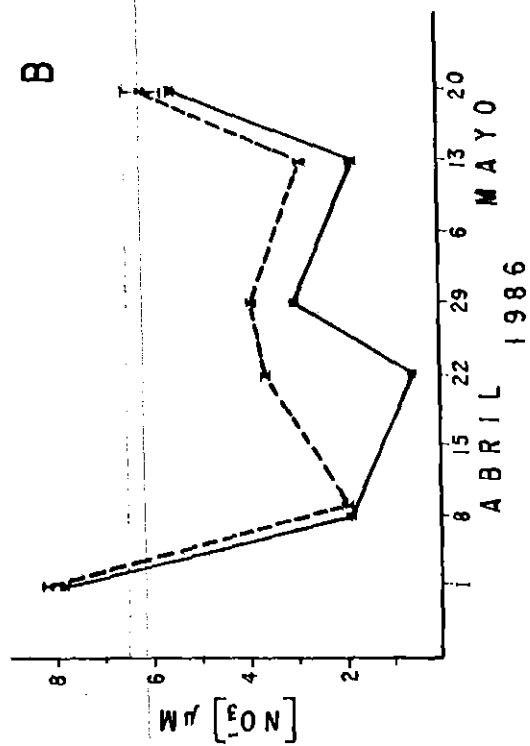


Fig. 10. Concentración de nitratos (NO_3^-) disueltos, en la superficie (\circ — \circ) y en el fondo (\times — \times) durante el periodo de estudio. (A) 1a. etapa, (B) 2a. etapa (C) 3a. etapa. Las barras verticales indican el error estándar de la media ($S\bar{x}$).

septiembre, en el fondo (1.2 μM). Al comparar las tres etapas, no se observaron diferencias significativas entre ellas (Prueba de Wilson, $p > 0.1$), mas si se detectaron entre superficie y fondo (Prueba de Kruskal-Wallis, $p < 0.02$).

Analizando dentro de cada etapa, se obtuvieron los mismos resultados, ya que en las tres etapas los valores fueron significativamente diferentes, tanto entre fechas de muestreo como entre profundidades (ANOVA, $p < 0.001$).

En términos generales, puede afirmarse que las concentraciones de nitratos siguen las mismas tendencias de variación que las de fosfatos (Figs. 9 y 10). Es así que la principal fluctuación en la 1a. etapa fué el alto incremento al final de la misma (Fig. 10 A). Entre la primera y segunda fechas de la 2a. etapa se registró la más grande disminución de todo el período de estudio (Fig. 10 B), la estratificación del 22 de abril ya mencionada (0.59 μM en superficie y 3.63 μM en fondo) y un considerable incremento hacia el final. Finalmente, es al inicio de la 3a. etapa (5 de agosto) cuando se observó la mayor estratificación (3.44 μM en superficie y 7.33 μM en fondo) (Fig. 10 C). Así mismo, hacia mediados de esta etapa, se abaten al mínimo los niveles en la superficie (0.74 μM) para que posteriormente se recuperen gradualmente.

III.4. Análisis de la influencia de las variables Ambientales sobre el crecimiento.

Se presentan los valores del coeficiente de correlación de rangos de Spearman (ρ) así como su significancia, al correlacionar las tasas de crecimiento estándar (G) con cada variable ambiental medida (Tablas I y II). Para todos los casos, se utilizaron los promedios por fechas de muestreo y para superficie y fondo, en los casos de la temperatura del agua y la concentración de nutrimentos.

Como puede observarse y debido a que, como se mencionó anteriormente, la clase de talla 0 - 2 m tuvo tasas de crecimiento significativamente mayores a las otras clases de talla, se presentan por separado los coeficientes de correlación entre G y las variables ambientales medidas, exclusivamente para esta clase de talla (Tabla I). Según estos resultados, la radiación solar fué la única que tuvo una correlación significativa con el crecimiento ($\rho = 0.8626$, $p = 0.001$). En las otras variables no se detectó correlación significativa.

Los coeficientes para las tres clases de talla restantes, unidas entre sí, se presentan en la Tabla II. Se observa que la radiación solar y el crecimiento de frondas tuvieron una menor correlación que en el caso de la clase 0 -

TABLA I. Valores del coeficiente de correlación de Spearman (ρ) entre las tasas de crecimiento estándar (G) de frondas, de la clase de talla 0-2m, y las variables ambientales medidas.

VARIABLE AMBIENTAL	ρ	SIGNIFICANCIA
RADIACION SOLAR	0.8626	0.001
TEMPERATURA (SUPERFICIE)	0.3080	0.284
TEMPERATURA (FONDO)	0.2095	0.472
FOSFATOS (SUPERFICIE)	0.4237	0.149
FOSFATOS (FONDO)	0.3681	0.216
NITRATOS (SUPERFICIE)	0.1923	0.529
NITRATOS (FONDO)	0.1758	0.566

TABLA II. Valores del coeficiente de correlación de Spearman (ρ) entre las tasas de crecimiento estándar (G) de frondas, de las clases de talla 2-8m unidas, y las variables ambientales medidas.

VARIABLE AMBIENTAL	ρ	SIGNIFICANCIA
RADIACION SOLAR	0.5429	0.045
TEMPERATURA (SUPERFICIE)	0.1413	0.615
TEMPERATURA (FONDO)	0.2184	0.434
FOSFATOS (SUPERFICIE)	0.3344	0.243
FOSFATOS (FONDO)	0.3802	0.180
NITRATOS (SUPERFICIE)	0.0462	0.876
NITRATOS (FONDO)	-0.0110	0.970

2 m ($\rho = 0.5429$, $p = 0.045$). Al igual que en la tabla precedente, no se detectó una influencia significativa de las otras variables ambientales.

Por otro lado, se estimó la influencia de las mismas variables sobre el crecimiento dentro de cada etapa. No se presentan los resultados ya que, aunque en algunos casos las correlaciones fueron relativamente altas ($\rho = 0.8$, -0.8 , 0.7 , etc.), ninguna fué significativa. Esto se debe a que, mientras menos sean las parejas de datos a comparar, como es el caso de cada etapa por separado (4 o 5 comparaciones), el valor crítico del coeficiente tiende a ser mayor. Por ejemplo, para $N = 5$, ρ debe valer 0.9; y para $N = 4$, debe ser igual a 1.0 (el máximo valor posible) a un $\alpha = 0.05$ (Siegel, 1972).

Solo como referencia, cabe hacer notar que después de la radiación solar, los fosfatos disueltos ocupan un segundo lugar de influencia relativa para con el crecimiento, seguidos de la temperatura del agua y, por último, los nitratos. Este mismo orden se obtuvo tanto para la clase de talla 0 - 2 m como para las clases restantes (Tablas I y II).

III.5. Punto crítico de la temperatura del agua.

Se presenta la relación entre la temperatura del agua y las concentraciones de fosfatos y nitratos (Figs. 11 y 12, respectivamente). El par de rectas de regresión representadas en cada caso, son aquellas en las que la temperatura y estos nutrimentos tuvieron mayores coeficientes de determinación (r^2). En ellas se incluyen las concentraciones que corresponden a temperaturas, tanto menores como mayores de 15° C. Es así que esta temperatura se consideró como el punto crítico, arriba del cual los nutrimentos se consideraron limitantes al crecimiento de M. pyrifera.

La discontinuidad en la relación temperatura - nutrimentos está dada por dos ecuaciones de rectas con diferentes características, las cuales describen dicha relación, tanto para fosfatos como para nitratos (Tablas III y IV). En ambos casos, debajo del punto crítico, el incremento en la concentración de nutrimentos fué constante a medida que disminuía la temperatura. Esto se muestra por la alta correlación entre ambas variables ($r^2 = 0.6$ y 0.74 , para fosfatos y nitratos, respectivamente). Por otra parte, arriba del punto crítico, la disminución en la concentración de nutrimentos no fué uniforme, sino con muchas fluctuaciones, sobre todo en los fosfatos ($r^2 = 0.19$ y 0.28 , para fosfatos y nitratos, respectivamente) (Figs. 11 y 12).

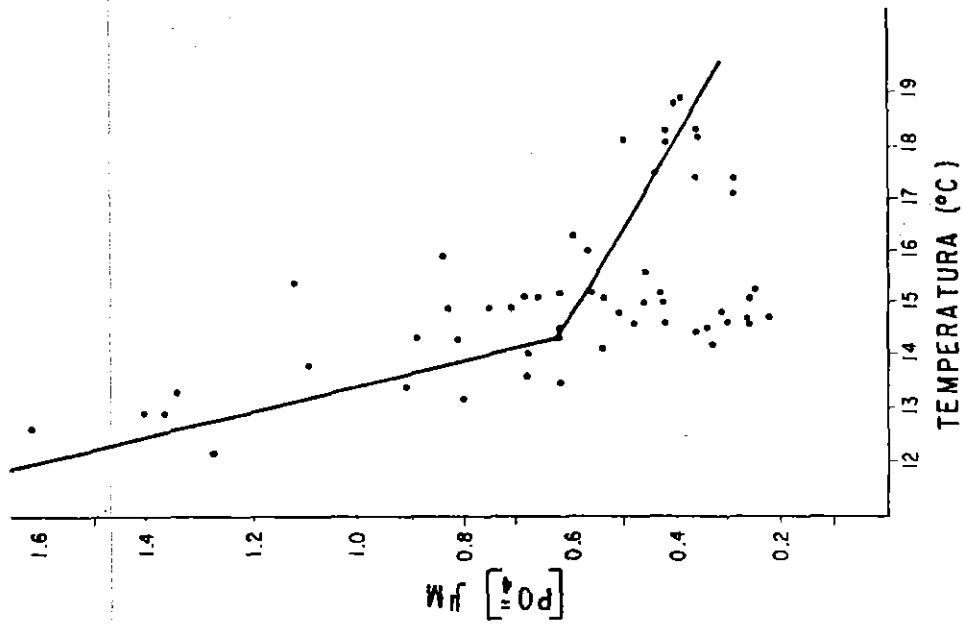


Fig. 11. Concentración de fosfatos como una función de la temperatura del agua ambiental. Rectas de regresión para temperaturas mayores ($r^2=0.19$) y menores ($r^2=0.60$) del punto crítico 15.0 °C.

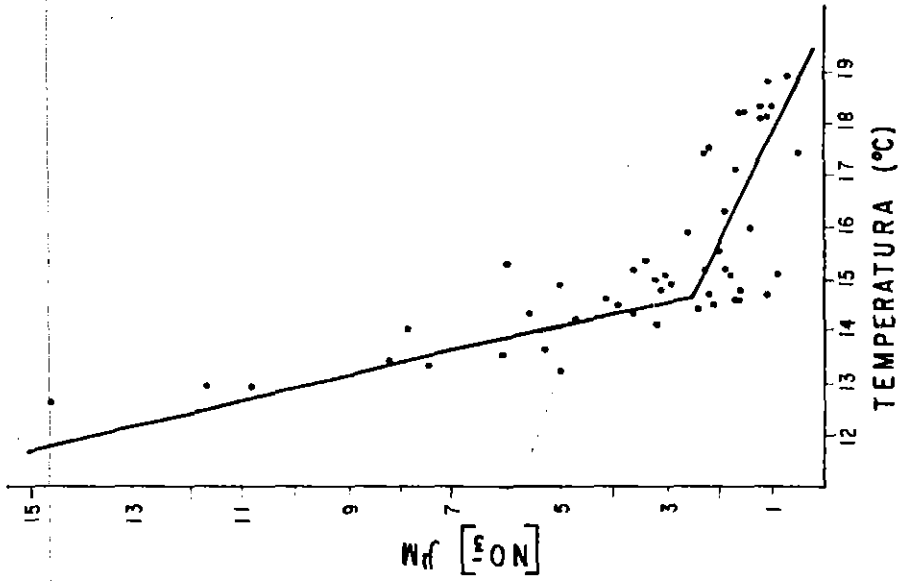


Fig. 12. Concentración de nitratos como una función de la temperatura del agua ambiental. Rectas de regresión para temperaturas mayores ($r^2=0.28$) y menores ($r^2=0.74$) del punto crítico 15.0 °C.

TABLA III. Análisis de regresión para la relación temperatura-fosfatos
(alfa = 0.05). *** = alta significancia ; * =baja significancia.

RANGO DE TEMPERATURA	PENDIENTE	INTERCEPCION EN y	r ²	F	
< 15 °C	-0.42	6.64	0.60	40.96	***
> 15 °C	-0.06	1.50	0.19	5.44	*

TABLA IV. Análisis de regresión para la relación temperatura-nitros
(alfa = 0.05).***= alta significancia ; **= mediana significancia.

RANGO DE TEMPERATURA	PENDIENTE	INTERCEPCION EN y	r ²	F	
< 15 °C	-4.07	62.49	0.74	78.37	***
> 15 °C	-0.32	7.04	0.28	9.18	**

El hecho de que la discontinuidad entre las dos rectas para ambos casos se ubique gráficamente en otra temperatura que no corresponde al punto crítico obtenido de 15°C (14.3°C para fosfatos y 14.7°C para nitratos, aproximadamente) se debe a las diferentes posiciones de los puntos en las coordenadas de un caso a otro, ya que nunca serán las mismas. Esto determina el valor de las pendientes en las rectas ajustadas, y las pendientes, a su vez, determinan el punto de intersección de las dos rectas. Estas diferencias se observan entre las Figs. 11 y 12, las cuales comparten el mismo punto crítico, obtenido de acuerdo al método antes mencionado.

Por otro lado, y con el fin de determinar cuál de los dos nutrimentos se presentó en concentraciones más limitantes en comparación al otro, durante el período y en la zona de estudio, se realizó un análisis de regresión lineal entre el total de datos de fosfatos y nitratos (Fig. 13). Se observó una alta correlación entre ambos nutrimentos (Tabla V).

El hecho de que la recta de regresión tenga su punto de intersección en la ordenada, correspondiente a los fosfatos, muestra que al existir éstos disueltos a una concentración de $0.28\ \mu\text{M}$, la concentración de nitratos era cero. Esto es una evidencia de que existió una deficiencia de nitratos -cuando los niveles de nutrimentos fueron bajos- o un excedente de fosfatos -cuando las concentraciones de nutrimentos fueron

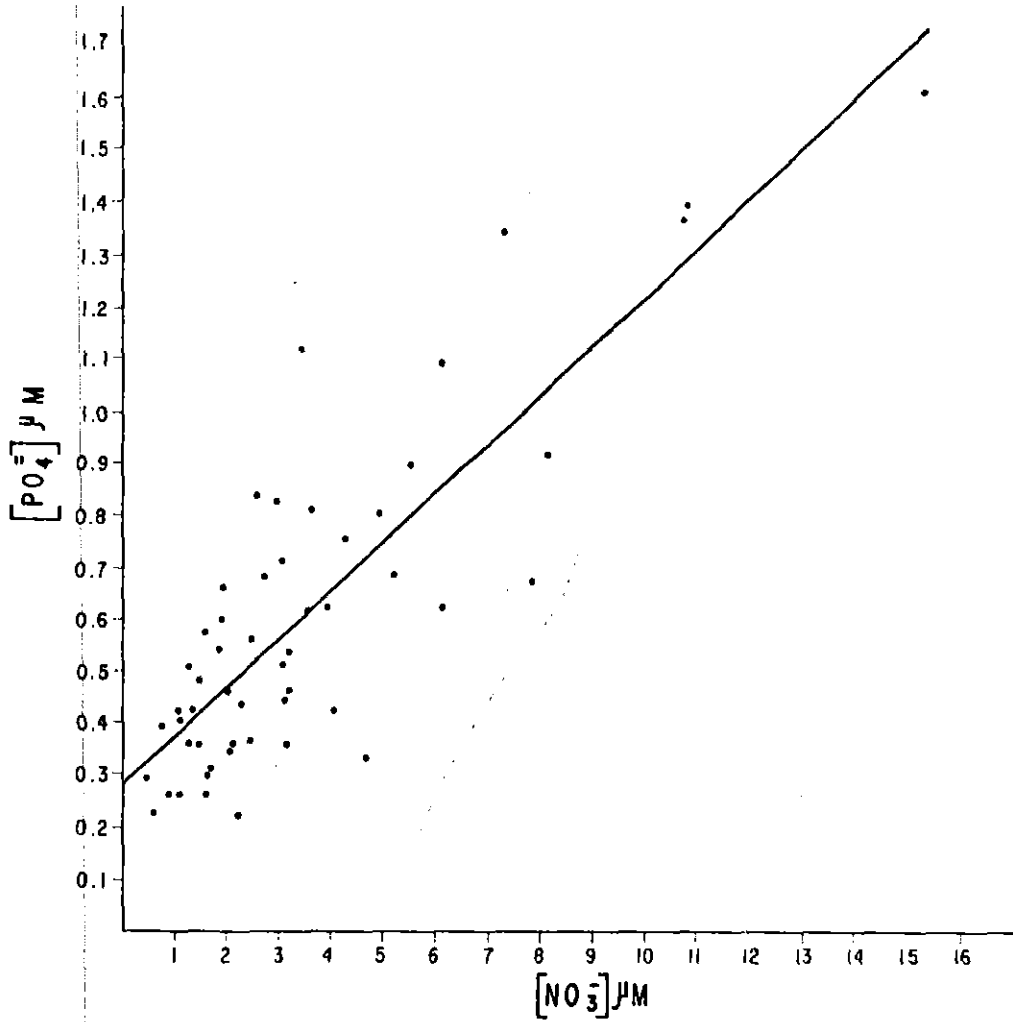


Fig. 13. Recta de regresión por mínimos cuadrados ($r^2 = 0.72$) para la relación entre las concentraciones de nitratos y fosfatos obtenidas durante el periodo de estudio.

TABLA V. Análisis de regresión para la relación nitratos-fosfatos (alfa = 0.05). *** = alta significancia.

PENDIENTE	INTERCEPCION EN y	r^2	F	
0.09	0.28	0.72	132.03	***

altas- o ambas condiciones simultáneas, en momentos determinados del período de estudio.

III.6. Variaciones semidiurnas en la temperatura del agua y en la concentración de nutrimentos.

Los valores de temperatura de este estudio complementario no mostraron diferencias significativas ni entre profundidades (prueba t pareada, $p > 0.05$), ni entre horas de muestreo (ANOVA, $p < 0.5$). De la misma manera, ni los fosfatos ni los nitratos disueltos fueron significativamente diferentes con la profundidad o el tiempo. En el caso de los fosfatos, el ANOVA fué significativo a $p < 0.5$ en ambos casos. Para los nitratos, la Prueba de Wilson para profundidades y tiempo solo fué significativa a $p > 0.6$ y $p > 0.08$, respectivamente. Estos resultados indican que entre las 13:05 y las 21:40 hrs., hubo estabilidad y homogeneidad vertical en la columna de agua.

IV. DISCUSION

Los resultados indican que las mayores tasas de crecimiento de frondas ocurrieron durante la primavera (abril y mayo), disminuyendo a partir del verano, y con valores mínimos en otoño e invierno. Los parámetros poblacionales indicaron que en el otoño el manto se encontraba decaído, hacia fines del invierno y principios de la primavera empezó a recuperarse, alcanzando su máximo desarrollo, tanto en tamaño como en densidad de plantas, durante el verano. Las variables ambientales medidas cuyo comportamiento tuvo más influencia con las variaciones en el crecimiento, fueron la radiación solar y la concentración de fosfatos. El punto crítico en la temperatura del agua fué de 15° C. Las variaciones semidiurnas en la temperatura del agua y en la concentración de nutrimentos no mostraron cambios significativos.

En cuanto a los valores de tasas de crecimiento estándar (G), y para efectos de análisis estadísticos, se utilizaron datos de las primeras cuatro clases de talla (0 - 2 a 6 - 8 m), porque fueron más abundantes y las que estuvieron presentes en la mayoría de las fechas de muestreo. A lo largo del estudio, la presencia de otras clases de talla mayores fué muy esporádica y no se consideraron representativas de la región somera del manto analizado.

Otras clases de talla que estuvieron presentes en algunos meses fueron: 8 - 10 m (noviembre, 1 fronda; diciembre, 2 frondas; mayo, 5 frondas) y 10 - m (enero, 1 fronda; agosto, 2 frondas; septiembre, 1 fronda). El hecho de no haberlas incluido en el mencionado análisis, no modifica las tendencias observadas ya que, además de ser muy pocos datos, sus tasas de crecimiento estuvieron dentro del promedio encontrado en la fecha de muestreo correspondiente.

Con el propósito de comparar los valores de las tasas de crecimiento obtenidos para la zona del presente estudio (Bahía Papalote, Baja California) con aquellos reportados para otras zonas geográficas, se recopilaron datos diversos sobre las condiciones en que se han efectuado varios estudios sobre crecimiento de Macrocystis pyrifera (Tabla VI). Una característica común a todos estos estudios es que las unidades de tasas de crecimiento se expresan en las mismas unidades ($\% \cdot \text{día}^{-1}$), no obstante que en algunos de ellos se utilizó un método diferente, como lo es la tasa de crecimiento específico.

Una diferencia que debe resaltarse al comparar estos resultados es si el estudio se realizó en condiciones naturales, sin modificar artificialmente ninguna variable, o experimentales, controlando alguna variable biótica o ambiental. En cuanto a los estudios en condiciones

TABLE VI - Cuadro comparativo de valores de tasas de crecimiento de *Macrocystis pyrifera* (en % · día⁻¹) reportados para diversos estudios.

AUTOR	ZONA DE ESTUDIO	PROFUNDIDAD (m)	RANGO DE TEMP. (°C)	METODO EMPLEADO	TASAS DE CRECIMIENTO	OBSERVACIONES
North (1971)	Bahía Tortugas B.C. Sur (agua fría)	13.7	20	tasa de crecim. estandar (G)	7.3 - 13.0	Condiciones naturales
"	" (agua fría)	"	12.5	"	4.2 - 9.1	"
"	La Jolla, Cal.	10.7	12.0 - 17.7	"	5.6	"
"	B. Tortugas, B.C.S.	13.7	13.5 - 14.5	"	8.01	"
Wheeler y North (1980)	St. Croix Marine Station, Texas	—	12 - 13	tasa de crecim. específico	7 - 19	Cultivo experimental (flujo continuo, agua de fondo)
"	Kerakhoff Mar. Lab. Corona del Mar, Cal.	—	11 - 12	"	8.0 - 14.5	Cultivo experimental (flujo no continuo, agua superf.)
"	"	—	"	"	7.0 - 16.5	" (agua de fondo)
Wheeler y North (1981)	Cristal Cove Grid, California (33°34'N, 117°50'W)	6.1	—	tasa de crecim. estandar (G)	4.8 - 9.4	Estructuras artificiales experimentales
Gerard (1982)	Isla Santa Catalina California (33°27'N, 118°29'W)	9	15.5 - 16.0	tasa de crecim. específico	0.9 - 3.6	Estructuras artificiales experimentales
Gerard (1984)	Laguna Beach California	11	15.5 - 24.0	tasa de crecim. estandar (G)	4.8 - 8.0	Estr. artif. experimentales durante El Niño 1982-83
Gerard y North (1984)	Isla Santa Catalina, California (33°20'N, 118°30'W)	9	14.0 - 18.2	"	6.2 - 7.4	Experimento de trasplante
Manley y North (1984)	Kerckhoff Mar. Lab. Corona del Mar, Cal.	—	10.0 - 14.0	tasa de crecim. específico	6.0 - 26.0	Cultivo exper. concentraciones crecientes de nitratos, concen. crecientes de fosfatos
"	"	—	"	"	2.0 - 23.0	"
Hernandez Carmona (1988)	Bahía Tortugas Baja Cal. Sur	16.0	11.2 - 19.0	tasa de crecim. estandar (G)	5.3 - 8.8	Condiciones naturales (manto testigo)
"	"	"	"	"	6.9 - 14.4	Condiciones experimentales (manto cosechado)
Este estudio	Bahía Papalote, B.C. (31°43'N, 116°43'W)	7.5	12.6 - 18.9	"	2.0 - 9.6	Condiciones naturales

naturales, North (1971) reportó la tasa más alta ($13\% \text{ día}^{-1}$) medida en Bahía Tortugas, Baja California Sur y en la época que el agua es tibia (20° C). El hecho de que M. pyrifera crezca más rápido en aguas tibias que frías en esta zona, el mismo autor lo considera una adaptación de la especie para aquella latitud, la cual está cerca del límite sur de su distribución en el hemisferio norte.

En un segundo nivel de magnitud de las tasas de crecimiento para condiciones naturales, se encuentra el máximo valor promedio obtenido en el presente estudio ($9.6\% \text{ día}^{-1}$). También se observa que el valor inferior del rango de variación del mismo ($2.0\% \cdot \text{día}^{-1}$) es el mínimo que se reporta en la Tabla VI cuando no se controla ninguna variable. El valor promedio para los mantos sujetos a condiciones naturales es $7.2\% \cdot \text{día}^{-1}$, y el del presente estudio $5.8\% \cdot \text{día}^{-1}$. Esto muestra que las tasas obtenidas para Bahía Papalote, caen dentro de un mismo orden de magnitud que los reportados para el sur de California y Baja California Sur.

En relación a estudios experimentales, sobresalen tres condiciones bajo las cuales se han calculado tasas de crecimiento sustancialmente más altas que cuando no se controla ninguna variable:

1.- Cuando las plantas se cultivan dentro de un flujo continuo o no-continuo de agua de mar (tasas máximas de 14.5 $\%$ ·día⁻¹ con agua superficial, y de 16.5 y 19 $\%$ ·día⁻¹ con agua de fondo; Wheeler y North, 1981).

2.- Cuando las plantas se cultivan incrementando gradualmente las concentraciones de nitratos y fosfatos (tasas máximas de 23 $\%$ ·día⁻¹ con fosfatos, y 26 $\%$ ·día⁻¹ con nitratos; Manley y North, 1984).

3.- Cuando las plantas son cosechadas de una manera similar a como se hace comercialmente (tasa máxima de 14.4 $\%$ día⁻¹, en comparación con una tasa de 8.8 $\%$ día⁻¹ correspondiente a un manto testigo no cosechado; Hernández Carmona, 1988).

La forma como se practica la cosecha comercial en California y Baja California, es removiendo todo el tejido de la planta que se encuentre hasta una profundidad de 4 pies (1.3 m) de la superficie (North, 1968). Con respecto al efecto que produce la cosecha, Clendenning (1971) menciona que ésta puede ser beneficiosa debido al incremento en la penetración de la luz a mayor profundidad, al no existir ya el techado que se lo impedía. De esta manera, la luz llega a las pequeñas frondas jóvenes, ubicadas cerca de la base de las plantas, estimulando así su crecimiento vía fotosíntesis.

Es así que la cosecha del techado superficial, único método de explotación comercial de M. pyrifera es, en sí misma, un factor determinante que permite un aumento significativo en la productividad de los mantos. Esto se refleja en una mayor producción de materia prima para la industrialización del recurso.

Por otro lado, es importante mencionar que en la mayoría de los estudios que se han hecho sobre crecimiento de Macrocystis, se han utilizado los métodos de tasa de crecimiento estándar (G) o el de tasa de crecimiento específico, ambos expresados en $\% \cdot \text{día}^{-1}$ (Tabla VI)). Aún otro método reportado para M. angustifolia, la tasa de crecimiento relativo (Coon, 1981), expresa el crecimiento en las mismas unidades.

Con el propósito de tener una base de comparación de los valores de tasas de crecimiento estándar de frondas (G) con otro que se expresara en las mismas unidades ($\% \cdot \text{día}^{-1}$) se calculó la tasa de crecimiento específico para algunas de las mediciones sucesivas de peso. Estas se obtuvieron por interpolación en las rectas ajustadas por mínimos cuadrados para la relación longitud - peso de frondas. Los cálculos se hicieron de acuerdo a la ecuación descrita por Manley y North (1984), observándose que los valores son similares a los del presente estudio y siguen las mismas tendencias, por lo que no se reportan.

Pocos son los estudios en los que se ha utilizado algún método expresado en unidades no porcentuales, tal como la tasa de elongación de frondas en $\text{cm} \cdot \text{día}^{-1}$ (Gerard, 1982). Una gran ventaja en un método expresado en porcentaje, como se hizo ver anteriormente, es que permite comparar el crecimiento de frondas con grandes diferencias de tamaño, lo cual no es posible cuando se utilizan elongaciones.

Por otra parte, con los datos del presente estudio se intentó estimar la variación en longitud de frondas en el transcurso del tiempo, es decir, de acuerdo a su edad, por medio del procedimiento descrito por Bariloti (no publicado). No se contó con los datos suficientes para obtener esta información, principalmente porque se requerían mediciones sucesivas de longitud de frondas individuales por un período aproximado de 6 meses, que es la edad promedio de una fronda. En este estudio, los períodos de mediciones sucesivas más prolongados fueron de 2 meses, aproximadamente.

Ahora bien, analizando los resultados del presente estudio, pudo observarse que el crecimiento através del tiempo mostró un patrón estacional bien definido (Fig. 3). Este debe considerarse específico para la localidad y período de estudio, tomando en cuenta que tiene sus características

distintivas comparado con los estudios arriba mencionados, y que el medio ambiente es cambiante. En particular, una posible explicación a la disminución del crecimiento posterior a las mayores tasas, principalmente en la clase de talla 0 - 2 m (Fig. 3 B), es que los tejidos de crecimiento rápido en las plantas juveniles disminuyen con el tiempo durante su período de desarrollo (Manley y North, 1984).

Tomando en cuenta el gran número de variables ambientales que pueden afectar al crecimiento, no puede esperarse que siempre ocurran variaciones estacionales bien definidas en éste (Jackson, 1987). Por ejemplo, North (1971) observó pequeñas fluctuaciones en el patrón estacional de las tasas de crecimiento de la especie, tal vez porque los cambios ambientales tienden a cancelarse uno al otro. Con base en lo antes expuesto puede entenderse mejor por qué en un estudio de este tipo, relacionado con el ciclo de desarrollo de un organismo, se presentan variaciones significativas entre diferentes áreas geográficas. Es así que, para fines comparativos, se debe establecer claramente las condiciones ambientales que prevalecen en las zonas sujetas a comparación.

En cuanto a la parte del manto en la que se trabajó, es importante recordar que los datos sobre tasas de crecimiento solo deben considerarse representativos de la región somera,

ya que se sabe que el crecimiento de frondas también está condicionado por la profundidad a la cual la planta crece (Coon, 1981). Como se mencionó con anterioridad, el manto de Bahía Papalote, objeto del presente estudio, se extiende de la costa hacia afuera, hasta una profundidad aproximada de 25 m, donde se espera que las condiciones ambientales difieran significativamente de la región menos profunda.

Por otro lado, Dean y Jacobsen (1984) en un estudio sobre crecimiento de plantas juveniles de sargazo gigante trasplantadas a dos mantos del sur de California, encontraron que en las partes más profundas la irradiancia llega a ser suficientemente baja. Esto es debido al sombreado que ejercen las plantas adultas, que limita la distribución de las juveniles. Este efecto de sombreado se intensifica cuando se forman densos techados por plantas adultas.

Jackson (1987) al modelar el crecimiento de M. pyrifera, observó que a menor profundidad el número de frondas por planta, la biomasa total y la superficial fueron mayores, pero la tasa de crecimiento específico fué menor. Miller y Geibel (1973) con plantas de M. pyrifera del sur de California, y Lobban (1978 a), con plantas de M. integrifolia de British Columbia, Canadá, observaron esta misma tendencia. Este último autor señala que tal fenómeno pudo deberse a un complejo de factores extrínsecos y/o

intrínsecos que regulan la longitud final del estipe. Afirma que el cese en el crecimiento es un fenómeno superficial, y que en aguas someras las frondas crecen alrededor de dos veces la distancia del fondo a la superficie. Es así que el crecimiento de una fronda se detiene cuando, después de alcanzar la superficie, se elonga una longitud similar a la profundidad de la columna de agua. En el manto analizado durante este estudio, y con base en lo antes expresado, se esperaría que las plantas de la zona profunda crezcan más rápido, y su densidad de frondas por planta, así como su biomasa total y superficial fueran menores que en la región somera.

Jackson (1987) también explica que la parte somera de un manto, en relación a latitudes altas, puede ser importante en cuanto a la supervivencia de plantas. Por ejemplo, este autor afirma que a altas latitudes (alrededor de 50° N), los mantos de Macrocystis solo pueden desarrollarse en aguas someras, ya que a profundidades entre 24 y 25 m, las plantas no están en capacidad de crecer. Esto es debido a que la luz llega con bajas intensidades a esa profundidad y en dichas latitudes. En cuanto a la latitud en que se localiza el manto del presente estudio (31° N), esta condición no fué tan limitante, ya que se observó que las plantas crecen hasta una profundidad aproximada de 30 m, gracias a que la luz solar penetra a mayor profundidad por su menor ángulo de incidencia.

En cuanto al método empleado para estudiar el crecimiento de M. pyrifera en el presente estudio, se cree que la frecuencia con la que se realizaron la mayoría de los muestreos (cada 8 días) es adecuada. Si los períodos entre mediciones fueran más largos, se perdería información acerca de las posibles variaciones que a corto plazo las frondas presenten en su elongación. Por otro lado, el hacer mediciones más continuas (cada tercer día o diarias), aunque se lograría mayor precisión, hubiera originado un mucho mayor gasto de recursos y tiempo, debido a que se tenía que recorrer por tierra una distancia relativamente larga (alrededor de 35 km). Además, el período total de mediciones periódicas, aunque se dividió en tres etapas, abarcó aproximadamente 11 meses. Es así que, una mayor frecuencia de muestreos solo se recomienda cuando el manto a estudiar se encuentre a una menor distancia, y que se trate de períodos cortos de mediciones continuas (1 o 2 semanas como promedio).

Si se planea, como en el presente caso, seguir el crecimiento por períodos largos de tiempo, es recomendable que no se pierda, a la medida de las posibilidades, la continuidad en las mediciones. Así podrán obtenerse historias completas de la elongación de frondas individuales. Asimismo, el haber marcado nuevas frondas en diferentes

momentos, sobre todo juveniles, permitió que en fechas posteriores a la inicial de cada etapa, se contara siempre con frondas de diferentes tamaños y edades, y así poder comparar las diferencias en elongación en diversas épocas del año, de acuerdo a estas dos características.

Ahora bien, el número de frondas marcadas que se mantuvo a lo largo del estudio (20 en promedio), aunque permitió abarcar las diversas tallas registradas, se cree que debió ser más grande, con el propósito de tener una mayor cantidad de réplicas por clase de talla en cada fecha de muestreo. En general, mientras más frondas se marquen a lo largo del período de estudio, mayor número de datos se tendrán para estimar sus tasas de crecimiento.

En cuanto a los parámetros poblacionales, al analizar las distribuciones de tallas de frondas (Fig. 4), se observa que en ninguna época del año las frondas se distribuyen uniformemente, siendo un rango de talla diferente el que predomina en un momento dado. Esto es un indicador de que existen ciertas épocas del año en las que ocurre una mayor producción de frondas nuevas, en lo cual se utiliza gran parte de la energía destinada para el crecimiento. En tales condiciones, las frondas adultas, sobre todo las seniles, han cesado de crecer y tienden a desprenderse de las plantas (Fig. 4 A). Esta situación explica con la desaparición del techado durante el oton.

Las frondas que se encontraban en pleno desarrollo predominaron en primavera (2a. etapa) (Fig. 4 B), y aquellas que se extendían sobre la superficie predominaron en otoño (3a. etapa) (Fig. 4 C). Con esta dinámica de crecimiento, es durante el verano cuando el techado superficial alcanza su mayor densidad y biomasa.

Cousens (1985) afirma que se espera que ocurra un sesgo extremo en la distribución de tallas en poblaciones de algas maduras que forman densos agrupamientos, como es el caso del sargazo gigante. Entre las variables que se han señalado por tener una influencia en la variación estacional del tamaño máximo de frondas, está la intensidad del movimiento del agua (Gerard, 1976 y Zimmerman y Kramer, 1984). Estos autores encontraron que el movimiento del agua en la columna era menor en el verano, lo cual permitía la permanencia en las plantas de frondas grandes y maduras, así como la acumulación de otras algas bentónicas. Por otro lado, observaron el máximo movimiento del agua en el invierno, lo que provocaba el desprendimiento de dichas frondas. Este fenómeno es inducido por las tormentas características de esta época en el sur de California y en Baja California. Los resultados del presente estudio fueron consistentes con las observaciones de Gerard (1976), ya que las frondas de mayor tamaño fueron más frecuentes durante el verano (Fig. 4 C).

Comparando las densidades de frondas registradas en las tres épocas del año analizadas, se observa el repoblamiento del manto en primavera, manifestado tanto por la producción de nuevas frondas en plantas ya existentes (Fig. 4 A) como por el reclutamiento de nuevos esporofitos. Este último hecho ocurrió más intensamente a principios de abril. Gerard (1976) observó algo similar en un manto de Point Cabrillo, California, y atribuyó los cambios estacionales en la densidad de plantas y frondas a un ciclo anual de pérdida y reclutamiento de éstas. En repetidas ocasiones, Anderson y North (1969), desde Punta Banda, Baja California hasta Point Buchon, en el centro de California, observaron que los juveniles de Macrocystis se hacen escasos a fines de invierno para aparecer en gran número a principios de primavera. De la misma manera, en un estudio sobre el crecimiento y muerte de Macrocystis spp. en la costa oeste de Canadá (Lobban, 1978 a), se define solo una época clara de reclutamiento en abril. Esto es evidencia de que tal género de feofita, al ser perenne, se mantiene a sí misma más por crecimiento vegetativo que por reproducción sexual.

En relación a la cantidad promedio de conteos de frondas por metro cuadrado para calcular la densidad (12 en promedio), se considera que fué representativa ya que, además

de que fué un número razonable, se cuidó de hacerlos aleatoriamente en diferentes partes del manto.

En cuanto a la relación longitud - peso de frondas, la baja correlación observada entre ambas variables al inicio de la primera etapa ($r^2 = 0.58$; Fig. 5), puede deberse a que, durante el otoño, las plantas adultas y maduras están en decadencia y muchas de ellas van perdiendo tejido. Lo anterior se apoya en el hecho de que la mayor dispersión de puntos se dá en frondas mayores de 3 m de longitud, y en que las tallas grandes son menos frecuentes que las pequeñas (Fig. 4 A). Dichas frondas adultas debieron alcanzar su máximo desarrollo durante el verano anterior, cuando empiezan a ocurrir condiciones adversas para el crecimiento, como se verá más adelante.

En este estudio se observó que hacia fines de agosto y principios de septiembre fueron más frecuentes las frondas en las que habían desaparecido los meristemos apicales, dando lugar a frondas terminales, y frondas rotas, lo cual apoya lo antes dicho. En este mismo sentido, la mayor correlación que guardan la longitud y el peso de frondas en el resto del estudio ($r^2 = 0.85$; Figs. 6 y 7) puede indicar que en la primavera y el verano la condición de las plantas fué más saludable. Esto se entiende mejor al observar que entre fines de invierno (Fig. 4 B) y principios de verano (Fig. 4 C) las frondas que eran jóvenes alcanzan las mayores tallas

en plena etapa de crecimiento y sin haber sufrido pérdidas significativas de tejido.

Una recomendación para tener menos fuente de error al pesar las frondas que se utilicen para calcular la relación longitud - peso, es mantenerlas en humedad continua, aún durante el tiempo en el que se tienen extendidas para separarlas antes de pesarlas. Esto es debido a que las frondas que se pesan al final pierden más agua que las pesadas al principio. Una alternativa puede ser el humedecer cada fronda momentos antes de ser pesada.

En resumen, los resultados de los parámetros poblacionales, indican que durante el otoño y el invierno el manto se encuentra decaído, durante la primavera empieza a recuperarse para alcanzar, durante el verano, su máximo desarrollo. Jackson (1987), utilizando en su modelo de crecimiento de M. pyrifera el número de frondas por planta como parámetro de la población, obtuvo básicamente los mismos resultados. En todas las simulaciones que realizó, la mayor densidad de frondas por planta tuvo lugar durante el verano y la menor durante el invierno.

Analizando el grado de influencia que las variables ambientales medidas tuvieron sobre el crecimiento de frondas,

la única época del año en que influyeron directamente fué a principios del invierno. Esto se afirma porque el inicio de un incremento sustancial en el crecimiento (Fig. 3 A) coincide con una disminución en la temperatura del agua, con un aumento en la radiación solar (Fig. 8 a) y con un fuerte incremento en la concentración de nutrientes (Figs. 9 A y 10 A). Esta influencia puede ser en forma individual o combinada, como ocurre con la temperatura y los nutrientes. Resultados similares fueron observados por Chapman y Craigie (1977), con la diferencia que en una estación profunda (18 m) el crecimiento rápido se inició hasta mediados de invierno, dos meses después del incremento estacional en los nitratos.

De acuerdo al nivel de correlación que las variables ambientales medidas tuvieron con las tasas de crecimiento a lo largo del período total de estudio, el orden descendente de su influencia fué: radiación solar, concentración de fosfatos disueltos, temperatura del agua y concentración de nitratos disueltos.

En el transcurso del tiempo, desde que se inició el estudio sobre el crecimiento y producción de M. pyrifera, han sido diferentes los criterios expuestos en cuanto a la influencia ejercida por variables ambientales, según los diversos resultados obtenidos. North (1971) concluyó que la temperatura determina el crecimiento, ya que muchas de las

algas cafés más productivas se encuentran en áreas de agua fría. Una posición mucho más difundida es que la limitación de nutrimentos sea la que más afecta al crecimiento del sargazo gigante (Jackson, 1977; Gerard, 1982 b; Zimmerman y Kramer, 1984). En relación a esto, se ha afirmado que las fluctuaciones en los patrones de crecimiento del alga pudieran ser explicados por la variación espacial y temporal de nutrimentos (Jackson, 1977; North et al., 1982). De estos nutrimentos, los de nitrógeno, y especialmente los nitratos, se han sugerido como los más limitantes al crecimiento de macrofitas marinas costeras (Chapman y Craigie, 1977; Chapman et al., 1978; Topinka, 1978; Haines y Wheeler, 1978; Hanisak, 1979; North, 1980; Wheeler y North, 1980; North et al., 1981). Un aspecto aún más esencial es que el transporte de nitratos dentro de la zona eufótica se considera como el principal regulador de la producción, tanto de fitoplancton como de Macrocystis en las aguas costeras del sur de California (Eppley et al., 1979).

Por otro lado, la desaparición del techado en los mantos durante el otoño (Jackson, 1977; North et al., 1982) y la declinación en el crecimiento de los adultos durante verano y otoño (Jackson, 1977; Wheeler y North, 1980; Gerard, 1982 a; Zimmerman y Kramer, 1984), tal y como ocurre en el presente estudio, se ha atribuido a bajas concentraciones ambientales de nitrógeno. En los resultados de este estudio

se observa que después del fuerte incremento invernal en la concentración de nitratos (Fig. 10 A) viene una considerable disminución durante la primera mitad de la primavera, para después mostrar fluctuaciones diversas (Fig. 10 B y C).

Contrariamente a lo que pudiera haberse esperado, el patrón de tasas de crecimiento no se comportó igual, ya que sus máximos valores se alcanzaron y se conservaron durante la primavera (Fig. 3 B) para después disminuir durante el verano (Fig. 3 C). Es así que el crecimiento no mostró una clara correlación con los nitratos ambientales, ni en la superficie ni en el fondo (Tablas I y II). Wheeler y North (1981) reportaron resultados similares. En cambio, las altas tasas de crecimiento en primavera observadas en Bahía Papalote coincide con el hecho de que los máximos niveles de nitrógeno total en las feofitas se encuentran durante la primavera en latitudes templadas (Black, 1949; Macpherson y Young, 1952).

Una explicación al mantenimiento del crecimiento a tasas relativamente altas durante la primavera podría ser la acumulación de nitratos internos en reservorios, para su utilización durante épocas en las que los niveles externos disminuyen o hasta son agotados. Estos nutrimentos internos pueden mantener el crecimiento durante un cierto tiempo (Chapman y Craigie, 1977; Chapman et al., 1978; Chapman y

Lindley, 1980; Wheeler y North, 1981; Gerard, 1982 a; North et al., 1982), aunque el almacenamiento de nitrógeno de nitratos no es muy común en las feofíceas, ya que la mayoría está presente como nitrógeno orgánico (Wheeler y North, 1980).

En un experimento de utilización de reservas internas de nitrógeno, Gerard (1982 a) observó que cuando éstas son altas, M. pyrifera puede mantener crecimiento relativamente rápido durante dos o tres semanas en ausencia de un aporte significativo de nitrógeno externo.

Por otro lado, es importante mencionar que, de acuerdo a un modelo basado en la absorción de nitratos in situ (Gerard, 1982 b), se requieren concentraciones de 2 μM para sostener el crecimiento a una tasa de 4 $\% \cdot \text{día}^{-1}$, típica de poblaciones costeras. Con relación a lo anterior, en el presente estudio se observó lo siguiente:

- Durante noviembre y diciembre (otoño) los nitratos fueron menores a 2 μM , con excepción del promedio de fondo del 20 de diciembre (Fig. 10 A). Este hecho coincidió con las tasas de crecimiento, que durante otoño y principios de invierno siempre fueron menores a 4 $\% \cdot \text{día}^{-1}$ (Fig. 3 A).

- Durante abril y mayo (primavera) los nitratos, al menos en el fondo, siempre ocurrieron a concentraciones iguales o mayores a $2 \mu\text{M}$ (Fig. 10 B). Por su parte, las tasas de crecimiento durante el mismo período siempre estuvieron arriba de $4 \text{ \%} \cdot \text{día}^{-1}$, notándose que las frondas de la clase de talla 0 - 2 m crecieron significativamente más rápido que el resto (Fig. 3 B). En particular, esto último pudo deberse a que los nitratos en el fondo, al no haber estado en ningún momento en concentraciones limitantes, permitieron un mayor crecimiento de las frondas más pequeñas que se encontraban cerca del fondo.

- Durante agosto y septiembre (verano) solo el 5 de agosto y el 30 de septiembre las concentraciones de nitratos superficiales fueron mayores de $2 \mu\text{M}$. En cambio, en el fondo, solo el 2 de septiembre el valor promedio fué menor a dicha concentración (Fig. 10 C). En cuanto al crecimiento, lo más evidente fué que las tasas de frondas pequeñas (0 - 4 m) siempre fueron mayores a $4 \text{ \%} \cdot \text{día}^{-1}$, y lo contrario sucedió con las frondas de tallas grandes (4 - 8 m) (Fig. 3 B). En forma similar a lo dicho para la primavera, los nitratos en el fondo debieron mantener el crecimiento de las frondas de tallas menores a tasas moderadas, contrariamente a los de superficie, los cuales limitaron significativamente el crecimiento de las frondas mayores.

Por otro lado, el sostenimiento de altas tasas de crecimiento durante la primavera, especialmente de las frondas más pequeñas (Fig. 3 B), a pesar de las relativamente bajas y a veces limitantes concentraciones de nitratos ambientales (Fig. 10 B), pudo deberse a que al principio de la primavera los nitratos fueron lo suficientemente altos para ser absorbidos y almacenados dentro de las plantas. De ser así, el nitrógeno almacenado también debió haber ayudado a sostener el crecimiento rápido de las frondas pequeñas y el crecimiento moderado en el resto de frondas durante la primavera (Fig. 3 B). Es posible que este compuesto en las plantas haya sido agotado hasta el verano y haber ayudado a mantener el crecimiento también durante esta época, aunque en menor escala (Fig. 3 C). Chapman y Craigie (1977), afirman que esta habilidad de las Laminariales de talo voluminoso para almacenar compuestos de nitrógeno y carbono para su uso posterior en períodos de deficiencia, explica su muy superior productividad anual, en comparación con el fitoplancton.

En resumen, durante el otoño y principios de invierno, para todas las frondas, y durante el verano, para las frondas mayores de 4 m, las bajas concentraciones de nitratos fueron limitantes al crecimiento de M. pyrifera en la zona de estudio.

Debido a la variación independiente que las tasas de crecimiento han presentado en relación a los nitratos, se ha sugerido que otras variables, tales como irradiancia, temperatura, limitación por otros nutrimentos o movimiento del agua, pueden jugar un importante papel en determinar dichas tasas (Jackson, 1977; Wheeler y North, 1981). En un estudio sobre crecimiento de juveniles de sargazo gigante en dos mantos entre Oceanside y San Clemente, en el sur de California, Dean y Jacobsen (1984), afirman que la limitación de las variables ambientales al crecimiento depende de la época del año; por ejemplo, la irradiancia en invierno y la temperatura y nitrógeno a fines de verano y otoño. Otra posibilidad que ellos discuten es que estas variables pueden actuar sinérgicamente con otros para determinar los patrones de distribución del crecimiento, tales como tormentas (Rosenthal et al., 1974) y pastoreo (Dean et al., 1984).

Como puede observarse en el presente trabajo, los fosfatos disueltos en el agua tuvieron una mayor relación que los nitratos con el crecimiento (Tablas I y II). Una posible explicación a este hecho es lo que antes se había mencionado en cuanto a que los fosfatos se hayan presentado menos veces que los nitratos en concentraciones limitantes, o más veces en niveles excedentes (Fig. 13). De esta manera, las plantas de sargazo pudieron haber tenido durante mayores períodos fosfatos disponibles para absorberlos, asimilarlos y

utilizarlos, antes que los nitratos, para su crecimiento. En relación a ésto, se ha observado que la absorción de nitratos y amonio por M. pyrifera está limitada cuando se encuentran a bajas concentraciones en el medio ambiente (Chapman et al., 1978; Haines y Wheeler, 1978; Topinka, 1978).

También se ha afirmado que el nitrógeno tal vez limite al crecimiento antes que el fósforo, sobre todo en aguas superficiales, debido a que el agua costera puede contener en promedio 0.35 μM de ortofosfato (Pi) cuando la concentración de nitratos es indetectable (menos de 0.05 μM ; Manley y North, 1984). Estos mismos autores hacen ver que el crecimiento de la planta entera pudiera estar limitado por múltiples nutrimentos, mientras que un meristemo determinado estaría limitado por un nutrimento específico. Por otro lado mencionan, lo mismo que Manley (1985), que esta especie también crea reservas de fósforo mediante su absorción y almacenamiento durante períodos de altas concentraciones ambientales.

Por otro lado, y tomando en cuenta las variaciones entre nitratos y fosfatos, puede notarse que siguen patrones muy similares (Figs. 9 y 10). Una característica muy particular que se observó en ambos nutrimentos, fué la marcada estratificación entre sus concentraciones de superficie y fondo el día 22 de abril, principalmente en los fosfatos.

Esta estratificación fué la mayor registrada en todo el período de estudio, la cual también coincidió con una clara estratificación termal (Fig. 8 B). La similitud estacional en las variaciones de estos nutrientes, se debe a que ambos entran a los mantos de sargazo vía surgencias y por los escurrimientos continentales (Jackson, 1977; North et al., 1982). Estas dos variables, aunque no fueron estimadas, son muy importantes por la relación tan estrecha que los nutrientes guardan con ellos, de tal manera que la tasa de absorción de nutrientes por las plantas está determinada no solo por la concentración de éstos en el medio, como lo es para el fitoplancton, sino además por la mezcla del agua que estos fenómenos originan (Munk y Riley, 1952).

En las aguas templadas del Pacífico, las surgencias ocurren principalmente de marzo a julio y los escurrimientos durante la temporada de lluvias, de noviembre a marzo. Debido a esto, es más probable que el período estacional más prolongado de bajos aportes y de escasez, al menos de nitrógeno ambiental, sea a principios del otoño, después de que las reservas internas de las plantas se han agotado (Gerard, 1982 a). Se sabe que las poblaciones de M. pyrifera del sur de California están expuestas a altas concentraciones de nitratos ambientales más frecuentemente y por intervalos más largos durante el período de surgencias de primavera que durante el período de otoño, en el que no hay

surgencias (North et al., 1982). Esto podría explicar, tanto las menores tasas de crecimiento de frondas como las mínimas concentraciones de nutrimentos, observadas en el presente estudio, entre noviembre y diciembre de 1985 (Figs. 3 A, y 9 A y 10 A, respectivamente).

Es conocido que, al no ocurrir surgencias, se presenta una estratificación vertical con altas concentraciones de nitratos solo cerca del fondo, lo cual resultaría en una severa limitación de nitrógeno para el crecimiento (Gerard, 1982 b). Este autor afirma que tal comportamiento no es común en los mantos de sargazo del sur de California por ser una zona de surgencias. Una alternativa cuando llega a presentarse dicha limitación cerca de la superficie, es la ocurrencia del fenómeno de translocación de nutrimentos, tanto de nitrógeno (Jackson, 1977), como de fósforo (Manley, 1985) de las partes profundas más maduras de las plantas a las regiones superficiales de tejidos inmaduros. Así se compensa esta limitación y se mantiene el crecimiento.

El manto de Bahía Papalote, motivo del presente estudio se localiza dentro de las aguas templadas del Pacífico y, por lo tanto, debe poseer sus mismas características. Además, ya se había mencionado que se considera representativa en cuanto a condiciones de surgencia (Amador, 1975). Este fenómeno puede ser una fuente de nutrimentos no evaluada previamente

para sistemas de macroalgas bentónicas, ya que origina un movimiento vertical hacia arriba de la termoclina, y las concentraciones de nutrimentos en el agua fría debajo de ésta pueden ser muy altas (Zimmerman y Kramer, 1984).

Como se mencionó antes, la costa de Baja California puede presentar condiciones de surgencia todo el año (Bakun, 1973). Este autor reporta índices promedio de surgencia bastante altos para el mes de mayo de 1971 en la costa oeste de Norte América; Amador (1975) determina las surgencias más intensas cerca de Punta Banda durante abril y mayo del mismo año, y Chávez (1975) observa condiciones de surgencia en marzo y mayo de 1974. En relación al presente estudio, es muy posible que durante marzo de 1986 hayan ocurrido las principales surgencias, las cuales pudieron haber logrado altas concentraciones ambientales de nutrimentos que las plantas acumularon, como ya antes se explicó, para mantener el crecimiento durante la primavera y el verano de 1986.

Analizando la radiación solar, puede observarse que las más altas tasas de crecimiento durante abril y mayo coinciden con un período de alta irradiancia superficial. La disminución en las tasas de crecimiento hacia fines de mayo también se relaciona con una baja irradiancia (Figs. 3 B y 8 B). En primavera se presentaron los mayores valores en la tasa de crecimiento, principalmente para la menor clase de

talla (0 - 2 m), tal vez porque, además del aumento sustancial en la radiación solar, aún no existía un efecto de sombreado que limitara el crecimiento. Dicho efecto es causado por los techados que se extienden sobre la superficie de los mantos durante el verano.

Esto puede entenderse mejor al analizar las diferencias entre el crecimiento de las frondas pequeñas y el de las frondas grandes durante esta época. Ya se había mencionado que, considerando el período total del estudio y la 2a. etapa (primavera), la clase de talla 0 - 2 m fué la única que creció significativamente más rápido que el resto. Asimismo, se sabe que el crecimiento de dicha clase mostró una mayor correlación con la radiación solar ($\rho = 0.8626$) que las restantes clases de talla con la misma variable ambiental ($\rho = 0.5429$). Aún así, en ambos casos las correlaciones fueron significativas ($p = 0.001$ y 0.045 , respectivamente) (Tablas I y II).

Una posible explicación a esta situación es que las plantas juveniles y las nuevas frondas que se produjeron a principios de la primavera fueron mayormente estimulados que las frondas adultas por medio de la luz solar, lo cual originó que sus tasas de crecimiento se incrementaran más rápidamente hasta alcanzar sus máximos valores a fines de abril de 1986 (Fig. 3 B). El hecho de que aún no existía un

techado bien desarrollado favoreció este efecto. En cambio, todo lo contrario sucedió en agosto, cuando ya existía un techado superficial y la radiación solar alcanzó sus máximos valores, más no fué así con el crecimiento (Figs. 8 C y 3 C, respectivamente). Esta afirmación puede apoyarse también en que durante verano (julio de 1986), la densidad de frondas aumentó a sus máximos niveles (99 frondas/m² en promedio), y las frondas más numerosas fueron las de las tallas mayores (Fig. 4 C). Estas frondas formaron el techado superficial y crearon dicho efecto de sombreado capaz de limitar la penetración de luz a las porciones sub-superficiales y profundas del manto. Jackson (1987) estima resultados similares en su modelo de crecimiento de M. pyrifera.

Yá desde mucho tiempo atrás, Neushul (1959 y 1968) afirmó que estos densos techados pueden reducir las intensidades de luz submarinas en más de 100 veces. En un estudio sobre este aspecto (Anderson y North, 1969), solo 1 de 18 mediciones tomadas bajo techados bien formados estuvo por encima del umbral de crecimiento, por lo que la acción de sombreado limita el desarrollo de gametofitos en mantos de sargazo maduros.

La acción limitante de la luz también puede discutirse desde otros dos puntos de vista: la profundidad y la absorción de nutrimentos por las plantas. En cuanto al

primero, Dean y Jacobsen (1984) observaron que la irradiancia fué en ocasiones lo suficientemente baja, sobre todo en las porciones más profundas del manto, para limitar la distribución de juveniles. Ahora bien, aunque en general los valores de sub-umbral aumentan con el incremento de la profundidad por la mayor absorción de la luz por el agua, Anderson y North (1969) afirman que no siempre ocurre ésto debido a dos variables. Por un lado, a grandes profundidades se reduce el oleaje cerca del fondo, evitando poner en suspensión muchas partículas dispersantes y absorbentes de luz. Por otro lado, con frecuencia los afloramientos de plancton son más intensos cerca de la costa en aguas someras, compitiendo por energía radiante con las macroalgas.

También es importante mencionar que el hecho de que ocurran mayores tasas fotosintéticas a profundidades entre 3 y 6 m, donde los niveles de nutrientes son más altos y a pesar de la poca cantidad de luz, sugiere que la fotosíntesis se relaciona con las concentraciones de nutrientes (Jackson, 1977).

En algunos de los estudios arriba mencionados y en otros que analizan aspectos tales como la producción de biomasa (Ryther et al., 1977), la competencia algal (Dayton et al., 1984), el reclutamiento y crecimiento de juveniles (Deysher y Dean, 1984), frecuentemente se concluye que la luz es la

principal limitante en las poblaciones algales, debido principalmente al sombreado del techado. En un proyecto sobre repoblamiento en mantos de M. pyrifera del sur de California que duró varios años, North (1972 b) observó que los cambios estacionales en la productividad son proporcionales a la cantidad de luz solar que penetra en la superficie del mar.

Para poder determinar en qué momento la intensidad luminosa se hace limitante al crecimiento, debe estimarse el rango de luz dentro del cual éste ocurre en condiciones aceptables. Anderson y North (1969) reportan que de todas las determinaciones de intensidades de luz submarinas realizadas en Punta Banda, Baja California y Point Buchon, en el centro de California, solo el 5 % estuvieron debajo del umbral para el crecimiento de gametofitos. A este respecto es importante mencionar que las mediciones casi siempre se hicieron en días claros, ya que, aquellas tomadas en días nublados, por lo general estuvieron debajo de dicho umbral. En el presente estudio fueron comunes las neblinas, sobre todo en el invierno, época en la que de por sí la radiación solar muestra bajas intensidades.

Con respecto a la absorción de nutrimentos en relación a la irradiancia, se ha observado que, tanto los nitratos (Gerard, 1982 b) como los fosfatos (Manley, 1985; Schmitz y

Svirastava, 1979) son más rápidamente absorbidos con una adecuada iluminación que en oscuridad. Esto resulta en una lenta absorción por tejidos profundos y una absorción más rápida por tejidos en o justo debajo de la superficie. Este comportamiento ayuda a entender mejor el decaimiento de las tasas de crecimiento durante el verano, al haber poca cantidad de luz disponible en las porciones sub-superficiales de las plantas, aunado a una disminución en la disponibilidad de nutrimentos al ser absorbidos (Figs. 3 C, 9 C y 10 C).

En cuanto a los fosfatos, Manley (1985) reporta que su absorción es adecuada aún en la oscuridad, indicando que la respiración puede suplir energía para absorber cuando la fotosíntesis es deficiente. Este autor también observó que la temperatura óptima para la absorción de ortofosfato (P_i) fué de 24° C, la cual es típica de verano. Lo anterior confirma que es durante esta época cuando las tasas de absorción de nutrimentos son máximas.

Una aplicación práctica de la relación del crecimiento de M. pyrifera con variables ambientales es expuesta por Gerard y North (1984), quienes afirman que un método para predecir rendimientos en poblaciones cosechadas comercialmente, sería el definir relaciones entre parámetros del crecimiento y variables potencialmente limitantes. De esta manera se podría utilizar información ambiental de

sitios específicos para predecir crecimiento, producción y pérdida de biomasa, y rendimiento.

Ahora bien, con respecto a aspectos bióticos, se mencionó anteriormente que el incrustamiento de briozoarios sobre las frondas, también puede afectar en menor grado el crecimiento de M. pyrifera (Dixon et al., 1981; Wing y Clendenning, 1971). Los primeros autores afirman que un grueso incrustamiento hace más frágiles a las láminas, ocasionando pérdida de tejido, la cual también sucede por el pastoreo de predadores de briozoarios. Además de la asociación entre el incrustamiento y la pérdida de tejido, se ha notado una relación inversa entre el incrustamiento y el crecimiento (Neushul y Haxo, 1963; Lobban, 1978 b).

Un efecto de las gruesas incrustaciones de Membranipora membranacea -el briozoario epífita más común del sargazo gigante- es el reducir la penetración de la luz a las láminas en un 50 % menos que las láminas sin incrustaciones (Wing y Clendenning, 1971). A lo largo del presente estudio nunca se encontraron cantidades considerables de briozoarios en las plantas marcadas y medidas, por lo que no se reportan datos al respecto. Esto puede considerarse un índice de que el manto estudiado siempre estuvo en condiciones adecuadas para su desarrollo, al menos en cuanto a temperatura, ya que, al aumentar ésta, se incrementan dichas incrustaciones.

En relación al punto crítico de la temperatura del agua, el cual está en relación directa con la ubicación de la termoclina en la columna de agua, se determinó en 15° C para la zona de estudio. Esta se considera una condición netamente local que puede variar de una localidad a otra, dependiendo del comportamiento muy particular que tengan las variables ambientales que se midan. Con respecto a la importancia de lo limitante que llega a ser una alta temperatura, Gerard (datos no publicados, citado por Gerard, 1982 a) menciona que en la Cuenca de San Pedro, California, temperaturas mayores a 15° C están correlacionadas con concentraciones ambientales de nitratos y nitritos menores de $1 \mu\text{M}$. Con base en los resultados del presente estudio se puede notar que, con excepción del 20 de diciembre (en superficie) y del 8 de abril (en superficie y fondo), durante el otoño, principios del invierno y durante la primavera, la temperatura del agua no rebasó el punto crítico de 15° C (Fig. 8 A y B). En cambio, durante el verano, únicamente los días 5 y 12 de agosto y el 17 de septiembre (solo en el fondo) la temperatura estuvo por debajo del punto crítico (Fig. 8 C).

También puede notarse que los nutrimentos guardaron una fuerte relación inversa con la temperatura (Figs. 8, 9 y 10). Estos resultados muestran, apoyando resultados anteriores, que el crecimiento de las frondas mayores de 4 m

(las más cercanas a, o sobre la superficie) estuvo limitado por un efecto combinado de altas temperaturas y bajos niveles de nutrimentos, durante los meses de agosto y septiembre de 1986 (Fig. 3 C). En apariencia, durante dichos meses el crecimiento se vé limitado, tanto por altas temperaturas como por bajos niveles de nutrimentos. Esta información permite un mejor entendimiento de las bajas tasas de crecimiento durante el otoño y parte del verano (Fig. 3 a y c).

Zimmerman y Kramer (1984) obtuvieron resultados similares, estableciendo como punto crítico 15.5° C. La relación temperatura - nitratos que describen es característica de la costa del sur de California (Zentara y Kamykowski, 1977; Eppley et al., 1979). El manto de M. pyrifera en el que trabajaron se encuentra en la parte protegida de la Isla Santa Catalina, por lo que la columna de agua estuvo usualmente estratificada termalmente y las temperaturas del agua a 2 m de profundidad nunca fueron menores de 14° C por más de una hora a la vez.

En contraste, como ya se mencionó, en las aguas de la región de Punta Banda ocurre una gran mezcla gran parte del año (Bakun, 1973; Amador, 1975), lo cual explica que la mayor parte del otoño, principios del invierno y en la primavera, las temperaturas estuvieran por debajo del punto crítico, cuando los niveles de nutrimentos son limitantes al

crecimiento. Cabe mencionar que fué durante el verano cuando se detectaron algunas fuertes y continuas estratificaciones térmicas (Fig. 8 C), lo cual coincide con altas temperaturas, bajas concentraciones de nutrimentos (principalmente en superficie) (Figs. 9 C y 10 C), bajas tasas de crecimiento de las frondas de 4 m en adelante (también cerca de, o sobre la superficie) (Fig. 3 C), así como con la existencia de un techado superficial. Por otro lado, lo más probable es que dicha mezcla, debida a continuas surgencias, no haya permitido que la relación temperatura - nutrimentos fuera directa por encima del punto crítico (Figs. 10 y 11), a diferencia del estudio anterior. Esta situación nunca permitiría un abatimiento significativo de nutrimentos en la zona de estudio.

Es importante mencionar que la temperatura del agua y los nutrimentos guardan una relación latitudinal bien definida, conforme a la cual una cierta concentración de nutrimentos ocurre a temperaturas cada vez más frías conforme aumenta la latitud. Es decir, la temperatura a la cual un nutrimento se agota, disminuye del ecuador a los polos. (Zentara y Kamykowski, 1977).

Por último, el hecho de que no se hayan detectado cambios significativos entre períodos cortos de tiempo en cuanto a la temperatura y los nutrimentos (variaciones

semidiurnas), muestra que tal vez se necesitaba un período de muestreo semicontinuo más prolongado, ya que, al menos los nitratos, mostraron aumentos y disminuciones proporcionales a la temperatura. Esta situación apoya la suposición de que los nitratos hayan ocurrido en concentraciones limitantes, al menos en otoño, ya que estos últimos muestreos se efectuaron dentro de esta época (octubre). Las condiciones climáticas adversas impidieron realizar los muestreos restantes para completar por lo menos un ciclo diurno.

Todo lo anteriormente expuesto en cuanto a las condiciones en que se desarrolló el sargazo gigante en la zona y en el período de estudio, muestra evidencias claras de que el crecimiento de la especie estuvo limitado por la radiación solar y la concentración de nutrimentos, principalmente, solo en la segunda mitad del otoño y en la primera mitad del invierno.

North (1971) afirma que no se había encontrado ninguna evidencia de crecimiento reducido para poblaciones costeras, y Gerard (1982 a) hace ver que las reservas internas de M. pyrifera son adecuadas para lograr que la inanición por nitrógeno no sea común en los mantos del sur de California. Por su parte, Zimmerman y Kramer (1984) discuten que el hecho de que los mantos de sargazo de costas continentales puedan recibir mayores entradas de nutrimentos que los que se

localizan alrededor de islas, como en su caso, permiten que el crecimiento tal vez nunca esté limitado por nutrimentos.

Debido a ésto, se concluye que la zona de estudio presenta condiciones medio - ambientales que permiten un continuo crecimiento de M. pyrifera , similar al de las zonas reportadas como más productivas.

V. CONCLUSIONES

1).- Las tasas de crecimiento de frondas de Macrocystis pyrifera para plantas someras del manto de Bahía Papalote, estuvieron dentro de un mismo orden de magnitud que los reportados para otras zonas geográficas (2.0 a 9.6 %·día⁻¹; 5.8 %·día⁻¹ en promedio). en promedio) estuvieron dentro de un mismo orden de magnitud que los reportados para otras zonas geográficas.

2).- Las tasas de crecimiento de frondas de M. pyrifera mostraron un patrón estacional bien definido: en otoño e invierno se detectaron los menores valores, aumentando a los máximos en primavera, para después ir disminuyendo paulatinamente a partir del verano.

3).- Los parámetros poblacionales mostraron que en la segunda mitad del otoño el manto se encontraba decaído, inició su recuperación en primavera y alcanzó su máximo desarrollo durante el verano.

4).- La única época del año en que todas las variables ambientales medidas interactuaron para influir directamente sobre el crecimiento de las plantas, fué al inicio del invierno.

5).- La variable ambiental que tuvo mayor influencia en el crecimiento de la especie fué la radiación solar.

6).- Los nitratos ocurrieron más ocasiones en concentraciones limitantes al crecimiento que los fosfatos.

7).- La única época del año en que el crecimiento de las frondas en general estuvo continuamente limitado, fué la segunda mitad del otoño y la primera mitad del invierno, debido a:

a) la baja radiación solar

b) las bajas concentraciones de nutrimentos, principalmente de nitratos

8).- La recuperación del manto en primavera, representada por el reclutamiento de plantas juveniles y el rápido crecimiento de frondas jóvenes, fué estimulado por:

a) la alta radiación solar

b) la ausencia de un techado superficial bien desarrollado sobre el manto

c) las altas concentraciones de nutrimentos, debidas a las surgencias de principios de primavera

9).- Las menores tasas de crecimiento en frondas pequeñas (0 a 4 m), y aquellas aún menores en frondas grandes (4 a 8 m) durante el verano, fueron causadas por:

- a) la disminución de las reservas internas de nitrógeno y fósforo, acumuladas a principios de la primavera
- b) las altas temperaturas, principalmente en la superficie
- c) las bajas concentraciones de nutrimentos, principalmente en la superficie
- d) la poca penetración de luz hasta el fondo del manto, debida al techado superficial ya desarrollado

10).- El punto crítico de la temperatura del agua, por encima del cual los niveles de nutrimentos llegaron a ser limitantes al crecimiento del sargazo gigante fué 15° C.

11).- La zona de estudio presenta condiciones medio - ambientales que permiten un continuo crecimiento de Macrocystis pyrifera, similar al de las zonas reportadas como más productivas.

LITERATURA CITADA

- Abbott, I.A. y G.J. Hollenberg. 1976. Marine algae of California. Stanford University Press. Stanford. 827 pp.
- Aguilar Rosas, L.E. 1980. Algas bentónicas de la Bahía Todos Santos, Baja California. Tesis profesional. Escuela Superior de Ciencias Marinas, U.A.B.C. Ensenada, B.C. 83 pp.
- Aguilar Rosas, R. 1980. Algas bentónicas y fanerógamas del Estero de Punta Banda, Baja California, durante verano y otoño. Tesis profesional. Escuela Superior de Ciencias Marinas, U.A.B.C. Ensenada, B.C. 43 pp.
- Aguilar Rosas, M.A. 1982. Un estudio sobre algas bentónicas de Baja California, México. Tesis profesional. Escuela Superior de Ciencias Marinas, U.A.B.C. Ensenada, B.C. 138 pp.
- Aleem, A.A. 1956. Quantitative underwater study of benthic communities inhabiting kelp beds off California. Science 123:183
- Amador Buenrostro, A. 1975. Características de las áreas de surgencias en las aguas adyacentes a la Bahía de Todos Santos. Tesis profesional. Escuela Superior de Ciencias Marinas, U.A.B.C. Ensenada, B.C. 54 pp.
- Anderson, E.K. y W.J. North. 1969. Light requirements of juvenile and microscopic stages of giant kelp, Macrocystis. Proc. Intl. Seaweed Symp. 6:3-15
- Arredondo, G.S. 1981. Estudio sobre la factibilidad de detectar y cuantificar mantos de sargazo mediante técnicas de procesamiento digital de imágenes multiespectrales. Coord. Gral. de los Servicios Nacionales de Estadística Geográfica e Informática. México. 26 pp.
- Bakun, A. 1973. Coastal upwelling indices, west coast of North America. 1946- 71. NOAA Rept. NMFS,SSRF-671. 85 pp.
- Baltazar Valenzuela, E. 1984. Estudio de algas bentónicas de la rada portuaria de Ensenada, Baja California, México. Tesis profesional. Escuela Superior de Ciencias Marinas, U.A.B.C. Ensenada, B.C. 41 pp.

- Barnes, R.S.K. y R.N. Hughes. 1982. An introduction to marine ecology. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 339 pp.
- Barrientos, M.L. 1986. Análisis del alginato de Egregia menziesii colectada en las localidades de San Miguel y Punta Banda, Baja California. Tesis profesional. Escuela Superior de Ciencias Marinas, U.A.B.C. Ensenada, B.C. 43 pp.
- Black, W.A.P. 1949. Seasonal variations in chemical composition of some of the littoral seaweeds common to Scotland. II. Fucus serratus, Fucus vesiculosus, Fucus spiralis and Pelvetia canaliculata. J. Soc. Chem. Ind. Lond. 68:183-189
- Cabello Pasini, A. 1988. Fotosíntesis, respiración y crecimiento in situ de Gigartina pectinata (Dawson) en Bahía de Los Angeles. Tesis de Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias Marinas, U.A.B.C. Ensenada, B.C. 42 pp.
- Casas Valdéz, M. 1982. Avance para la industrialización de los alginatos en México. CICIMAR. Serie Técnica No. 1. 30 pp.
- Casas Valdéz, M. 1985. Extracción, cuantificación y caracterización parcial de alginatos de algunas especies de feofitas de las costas de México. Inv. Mar. CICIMAR 2(1):46-58
- Casas Valdéz, M., G. Hernández Carmona, J.R. Torres V. e I. Sánchez. 1985. Evaluación de mantos de (Macrocystis pyrifera "Sargazo Gigante" en la península de Baja California (verano de 1982). Inv. Mar. CICIMAR 2(1):1-17
- Clandenning, K.A. 1971. Photosynthesis and general development in Macrocystis pyrifera, p. 169-190. En: The biology of giant kelp beds (Macrocystis) in California (w.j. North, ed.). Nova Hedwigia 32
- Cota Villavicencio, A. 1972. Estudio oceanográfico químico de la surgencia localizada en la zona de Punta Banda, Baja California. Tesis profesional. Escuela Superior de Ciencias Marinas, U.A.B.C. Ensenada, B.C. 63 pp.
- Coon, D. 1981. Studies of whole plant growth in Macrocystis angustifolia. Botanica Marina 24:19-27
- Cousens, R. 1985. Frond size distributions and the effects of the algal canopy on the behavior of Ascophyllum nodosum (L.) Le Jolis. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 92:231-249

- Culliney, J.L. 1976. The forests of the sea. Life and death on the continental shelf. Sierra Club Books. San Francisco. 290 pp.
- Chang Lee, M.V. 1983. Análisis químico y propiedades físicas de los agares de Gracilaria verrucosa y Pterocladia capillacea. Tesis profesional. Escuela Superior de Ciencias Marinas, U.A.B.C. Ensenada, B.C. 36 pp.
- Chapa, S.H. 1963. La explotación de algas de Baja California. Trab. Divulg. Dir. Gral. de Pesca e Ind. Conexas 9(84):1-32
- Chapman, A.R.O. y J.S. Craigie. 1977. Seasonal growth in Laminaria longicruris: relations with dissolved inorganic nutrients and internal reserves of nitrogen. Mar. Biol. 40:197-205
- Chapman, A.R.O., J.W. Markham y K. Luning. 1978. Effect of nitrate concentration on the growth and physiology of Laminaria sacharina (Phaeophyta) in culture. J. Phycol. 14:195-198
- Chapman, A.R.O. y J.E. Lindley. 1980. Seasonal growth of Laminaria solidungula in the canadian high arctic in relation to irradiance and dissolved nutrient concentrations. Mar. Biol. 57:1-5
- Chapman, V.J. 1970. Marine algae of New Zealand. Nova Hedwigia. 56 pp.
- Chávez García, M.C. 1975. Algunas condiciones de surgencia durante la primavera de 1974, para el área adyacente a Punta Banda, Baja California. Tesis profesional. Escuela Superior de Ciencias Marinas, U.A.B.C. Ensenada, B.C. 62 pp.
- Dawson, E.Y. 1956. How to know the seaweeds. W.M.C. Brown Company Publishers. 197 pp.
- Dayton, P.K. y M.J. Tegner. 1984. Catastrophic storms, El Niño, and patch stability in a southern California kelp community. Science 224:283-285
- Dayton, P.K., V. Currie, T. Gerrodette, B. Keller, R. Rosenthal y D.V. Tresca. 1984. Patch dynamics and stability of southern California kelp communities. Ecol. Monogr. 54:253-289

- Dean, T.A. y F.R. Jacobsen. 1984. Growth of juvenile Macrocystis pyrifera (Laminariales) in relation to environmental factors. Mar. Biol. 83:301-311
- Dean, T.A., S.C. Schroeter y J.D. Dixon. 1984. Effects of grazing by two species of sea urchins (Strongylocentrotus franciscanus and Lytechinus anamesus) on recruitment and survival of two species of kelp (Macrocystis pyrifera and Pterygophora californica). Mar. Biol. 78:301-313
- De la Campa, S. 1974. El sargazo gigante. La cosecha de algas comerciales en Baja California. Instituto Nacional de Pesca. Serie Divulgación 6:7-10
- Deysher, L.E. y T.A. Dean. 1984. Critical irradiance levels and the interactive effects of quantum irradiance and dose of gametogenesis in the giant kelp, Macrocystis pyrifera. J. Phycol. 20:520-524
- Dixon, J.D., S.C. Schroeter y J. Kastendiek. 1981. Effects of the encrusting bryozoan Membranipora membranacea on the loss of blades and fronds by the giant kelp Macrocystis pyrifera (Laminariales). J. Phycol. 17:341-345
- Dring, M.J. 1982. The biology of marine plants. Edward Arnold, Limited. London. 199 pp.
- Eppley, R.W., E.H. Renger y W.G. Harrison. 1979. Nitrate and phytoplankton production in southern California coastal waters. Limnol. Oceanogr. 24:483-494
- Falkowski, P.G. 1980. Primary productivity in the sea. Plenum Press. New York. 531 pp.
- Foster, M.S. 1975. Algal succession in a Macrocystis pyrifera forest. Mar. Biol. 32:313-329
- Gagné, J.A. y K.H. Mann. 1987. Evaluation of four models used to estimate kelp productivity from growth measurements. Mar. Ecol. Prog. Ser. 37:35-44
- Gerard, V.A. 1976. Some aspects of material dynamics and energy flow in a kelp forest in Monterey Bay, California. Ph.D. thesis. Univ. Ca. S.C. 173 pp.
- , 1982 a. Growth and utilization of internal nitrogen reserves by the giant kelp Macrocystis pyrifera in a low nitrogen environment. Mar. Biol. 66:27-35

- . 1982 b. In situ rates of nitrate uptake by giant kelp, Macrocystis pyrifera (L.) C. Agardh: tissue differences, environmental effects, and predictions of nitrogen-limited growth. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 62:214-224
- . 1984. Physiological effects of El Niño on giant kelp in southern California. Mar. Biol. Letters 5:317-322
- Gerard, V.A. y W.J. North. 1984. Measuring growth, production, and yield of the giant kelp, Macrocystis pyrifera. Hidrobiologia 116/117:321-324
- González Fragoso, J.G. 1983. Variaciones individuales en la composición química y determinación del tamaño mínimo de muestra en mantos de Macrocystis pyrifera (L.) C. Ag. Tesis profesional. Escuela Superior de Ciencias Marinas, U.A.B.C. Ensenada, B.C. 47 pp.
- Grua, P. 1964. Premieres donées sur les biomasses de l'herbier a Macrocystis pyrifera de la baie du Morbihan (Archipel Kerguelen). La Terre et la Vie 2:215-220
- Guzmán del Proó, S.A. 1963. Las algas marinas como recurso natural explotable. La necesidad de realizar en México estudios sistemáticos y bioquímicos de este recurso. Trab. Divulg. Dir. Gral. de Pesca e Ind. Conexas 13(130):1-40
- . 1968. Programa nacional sobre algas marinas mexicanas. Avances de investigación. Trab. Divulg. Dir. Gral. de Pesca e Ind. Conexas 13(130):41-68
- Guzmán del Proó, S.A., M. Casas Valdéz, A. Díaz Carrillo, M.L. Díaz López, J. Pineda Barrera y M.E. Sánchez Rodríguez. 1986. Diagnóstico sobre las investigaciones y explotación de las algas marinas en México. Inv. Mar. CICIMAR 3(II):1-63
- Guzmán del Proó, S.A., S. De la Campa y J.L. Granados. 1971. El sargazo gigante Macrocystis pyrifera y su explotación en Baja California. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 32:15-49
- Guzmán del Proó, S.A., S. De la Campa y M. Pineda. 1972. Flora macroscópica asociada a los bancos de abulón (Haliotis spp.) en algunas áreas de la costa occidental de la Baja California. Memorias. IV Congreso Nacional de Oceanografía. México. p. 257-263

- Hanisak, M.D. 1979. Nitrogen limitation of Codium fragile ssp. tormentosoides as determined by tissue analysis. Mar. Biol. 50:333-337
- Harger, B.W. 1983. A historical overview of kelp in southern California, p. 70-83. En: Southern Calif. Water Res. Proj. and the Ins. of Mar. Res. of the Univ. of Calif. (W. Bascom, ed.)
- Hernández Carmona, G. 1985. Variación estacional del contenido de alginatos en tres especies de feofitas de Baja California Sur, México. Inv. Mar. CICIMAR 2(1):29-45
- , 1988. Evaluación, crecimiento y regeneración de mantos de Macrocystis pyrifera en la costa occidental de la península de Baja California, México. Tesis de Maestría en Ciencias. CICIMAR, IPN. La Paz, B.C.S. 118 pp.
- Hernández Carmona, G. y M. Aguirre Vilchis. 1987. Propiedades de intercambio iónico de Macrocystis pyrifera durante la pre-extracción ácida, para la extracción de alginatos. Inv. Mar. CICIMAR 3(2):53-64
- Hubbs, C.L. 1968. Data reports. Surface waters at shore stations. U.S. Coast. Scripps Inst. of Oceanography. p. 14-69
- Jackson, G.A. 1977. Nutrients and productin of giant kelp Macrocystis pyrifera, off southern California. Limnol. Oceanogr. 22:979-995
- , 1987. Modelling the growth and harvest yield of the giant kelp Macrocystis pyrifera. Mar. Biol. 95:611-624
- Lobban, C.S. 1978 a. The growth and death of the Macrocystis sporophyte (Phaeophyceae, Laminariales). Phycologia 17:196-212
- , 1978 b. Growth of Macrocystis integrifolia in Barkley Sound, Vancouver Island, B.C. Can. J. Bot. 56:2707-2711
- Macpherson, M.G. y E.G. Young. 1952. Seasonal variation in the chemical composition of the Fucaceae in the maritime provinces. Can. J. Bot. 30:67-77
- Manley, S.L. 1985. Phosphate uptake by blades of Macrocystis pyrifera (Phaeophyta). Botanica Marina 28:237-244

- Manley, S.L. y W.J. North. 1984. Phosphorus and the growth of juvenile Macrocystis pyrifera (Phaeophyta) sporophytes. J. Phycol. 20:389-393
- Mann, K.H. 1973. Seaweeds: their productivity and strategy for growth. Science 182:975-981
- Mateus, H. 1972. Estudio integral tecnológico sobre el aprovechamiento de Macrocystis pyrifera (L.) C. Agardh 1820 como complemento alimenticio aviar. Tesis profesional. Escuela Superior de Ciencias Marinas, U.A.B.C. Ensenada, B.C. 66 pp.
- McPeáak, R.H. y D. Glantz. 1984. Harvesting California's kelp forests. Oceanus 27(1):19-26
- Miller, D.J. y J.J. Geibel. 1973. Summary of blue rockfish and lingcod life histories; a brief ecology study; and giant kelp, Macrocystis pyrifera, experiments in Monterey Bay, California. Calif. Dept. Fish and Game, Fish. Bull. 158:1-131
- Munk, W.H. y G.A. Riley. 1952. Absorption of nutrients by aquatic plants. J. Mar. Res. 11:215-240
- Neushul, M. 1959. Studies on the growth and reproduction of the giant kelp, Macrocystis. Ph.D. thesis. Univ. Ca. 134 pp.
- . 1963. Studies on the giant kelp, Macrocystis. II. Reproduction. Am. Jour. Bot. 50:354-359
- . 1968. Submarine illumination in Macrocystis beds, cap. 10. En: The biology of giant kelp beds (Macrocystis) in California (W.J. North, ed.). Nova Hedwigia 32
- Neushul, M. y F.T. Haxo. 1963. Studies on the giant kelp, Macrocystis. I. Growth of young plants. Am. J. Bot. 50:349-353
- North, W.J. 1957. Experimental ecology. Kelp Inv. Prog., Ann. Rept., 1 July - 30 Sept., 1957. Univ. Calif., Inst. Mar. Res., IMR Ref. 57:11-28
- . 1958. Experimental ecology. Kelp Inv. Prog., Univ. Calif., Inst. Mar. Res., IMR Ref. 58

- . 1968. Effects of canopy cutting on kelp growth: comparison of experimentation with theory. Fish. Bull. Calif. 139:223-254
- . 1971. Growth of the individual fronds of the mature giant kelp, Macrocystis, p. 123-168. En: The biology of giant kelp beds (Macrocystis) in California (W.J. North, ed.). Nova Hedwigia 32
- . 1972 a. Observation on populations of Macrocystis, p. 75-92. En: Contributions to the systematics of the benthic marine algae of the North Pacific (I.A. Abbott y M. Kurogi, ed.). Japanese Society of Phycologists
- . 1972 b. Kelp productivity. Ann. Rept., Kelp Habitat Improvement Proj. 1 July 1971 - 30 June 1972. Calif Inst. Tech. 78 pp.
- . 1980. Review Paper. Biomass from marine macroscopic plants. Solar Energy 25:387-395
- . 1981. Kelp I. Chemtech. 11:294-298
- North, W.J., V.A. Gerard y R.H. McPeak. 1981. Experimental fertilizing of coastal Macrocystis beds. Proc. Intl. Seaweed Symp. 10:613-618
- North, W.J., V.A. Gerard y J.S. Kuwabara. 1982. Farming Macrocystis at coastal and oceanic sites, p. 247-262. En: Synthetic and degradative processes in marine macrophytes (L.M. Srivastava, ed.). Walter de Gruyter and Co., Berlin
- Odum, E.P. 1977. The emergence of ecology as a new integrative discipline. Science 195:1289-1293
- Ortega Ceseña, G. y A. Zaragoza García. 1983. Determinación de los parámetros de extracción de ácido alginico del alga café Macrocystis pyrifera. Tesis profesional. Escuela Superior de Ciencias Marinas, U.A.B.C. Ensenada, B.C. 103 pp.
- Reid, J.L., G.I. Roden y J.G. Wyllie. 1958. Studies of the California current system. CALCOFI Prog. Rept. 1 July 1956 - 1 Jan. 1958. p. 27-57
- Rosenthal, R.J., W.D. Clarke y P.K. Dayton. 1974. Ecology and natural history of a stand of giant kelp, Macrocystis pyrifera, off Del Mar, California. Fish. Bull. U.S. 72:670-684

- Ryther, J.H., B.E. Lapointe, R.W. Stenberg y L.D. Williams. 1977. Cultivation of seaweeds as a biomass source for energy. Proc. Fuels from Biomass Symp. Univ. Ill. Urbana. COO-4225-1. p. 83-98
- Schmitz, K. y L.M. Srivastava. 1979. Long distance transport in Macrocystis integrifolia. II. Tracer experiments with ^{14}C and ^{32}P . Plant Physiol. 63:1003-1009
- Spearman, C. 1904. The proof and measurement of association between two things. Am. Jour. of Psychology 15:72-101
- Strickland, J.D.H. y T.R. Parsons. 1972. A practical handbook of seawater analysis. Bull. Fish. Res. Board Can. 167. 310 pp.
- Taylor, F.J.R. 1978. Problems in the development of an explicit hypothetical phylogeny of the larval eukaryotes. Biosystems 10:67-89
- Topinka, J.A. 1978. Nitrogen uptake by Fucus spiralis (Phaeophyceae). J. Phycol. 14:241-247
- Valiela, I. 1984. Marine ecological processes. Springer Verlag New York Inc. New York. 546 pp.
- Wheeler, P.A. y W.J. North. 1980. Effect of nitrogen supply on nitrogen content and growth rate of juvenile Macrocystis pyrifera (Phaeophyta) sporophytes. J. Phycol. 16:577-582
- , 1981. Nitrogen supply, tissue composition and frond growth rates for Macrocystis pyrifera off the coast of southern California. Mar. Biol. 64:59-69
- Wing, B.L. y K.A. Clendenning. 1971. Kelp surfaces and associated invertebrates. Nova Hedwigia (suppl.) 32:319-341
- Zentara, S.J. y D. Kamykowski. 1977. Latitudinal relationships among temperature and selected plant nutrients along the west coast of North and South America. J. Mar. Res. 35:321-326
- Zimmerman, R.C. 1983. Seasonal patterns in the productivity of a giant kelp (Macrocystis pyrifera) forest: the effect of nutrient availability. Ph.D. thesis. Univ. S. Calif. 182 pp.

Zimmerman, R.C. y J.J. Kramer. 1984. Episodic nutrient supply to a kelp forest ecosystem in southern California. J. Mar. Res. 42:591-604