

**TASAS DE ELONGACIÓN DE FRONDAS DE *Macrocystis pyrifera* (L.) AG.  
EN BAHÍA TORTUGAS, BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO**

**FROND ELONGATION RATES OF *Macrocystis pyrifera* (L.) AG. AT  
BAHÍA TORTUGAS, BAJA CALIFORNIA SUR, MEXICO**

Gustavo Hernández-Carmona\*

Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas  
Apartado postal 592  
La Paz, Baja California Sur, 23000  
México  
E-mail: gcarmona@vmredipn.ipn.mx

Recibido en marzo de 1995; aceptado en octubre de 1995

**RESUMEN**

Se midió la tasa de crecimiento de frondas de *Macrocystis pyrifera* en un manto testigo y otro cosechado trimestralmente, en bahía Tortugas, BCS. Las mediciones se realizaron cada tercer día durante los primeros 15 días de marcadas y se realizó una última medición después de 100 días de crecimiento (estacional). En el manto testigo, la tasa de elongación en función de la longitud de las frondas presentó una tendencia logarítmica, con valores mínimos en verano y máximos en invierno. Este patrón fue consistente con el promedio de crecimiento después de 100 días, variando de 12.8 cm/día en verano a 20.8 cm/día en invierno. No se encontró diferencia significativa en los valores de porcentaje diario de elongación ( $E$ ), variando de 5.4% (primavera) a 8.5% (invierno). Los valores de la tasa estándar de elongación ( $G$ ) tampoco fueron significativamente diferentes, variando de 5.3% (primavera) a 8.8% (invierno), por lo que se consideraron los datos del análisis del crecimiento a los 15 y 100 días para establecer la variación estacional, la cual se relaciona con los parámetros de temperatura y concentración de nutrientes. No se encontraron efectos adversos sobre las plantas de *M. pyrifera* debido a la cosecha del manto experimental, aunque cambió la tendencia de logarítmica a lineal en el crecimiento de primavera y otoño, y se mantuvieron los valores máximos en invierno y mínimos en primavera y verano, tanto en el análisis de los primeros 15 días como en el de los 100 días; los promedios fluctuaron entre 14.7 cm/día (primavera) y 23.3 cm/día (invierno). Los valores de  $E$  fluctuaron de 6.3% (primavera) a 7.2% (invierno) y los valores de  $G$  variaron entre 6.9% (invierno) y 10.1% (primavera), siendo significativamente mayores que los del manto testigo. Con base en los datos obtenidos, se sugieren futuros experimentos para validar los resultados y poder proponer medidas adicionales para la regulación de la cosecha sustentable de los mantos de *M. pyrifera* al sur de su distribución geográfica en México.

*Palabras clave:* *Macrocystis pyrifera*, frondas, elongación, cosecha, bahía Tortugas.

**ABSTRACT**

Growth rates of *Macrocystis pyrifera* fronds were measured in a control and a harvested bed in Bahía Tortugas, BCS. Measurements were taken every third day for the first 15 days after tagging and once again after 100 days. Growth rate in the control bed, as a function of frond length, follows a logarithmic relation, with maximum values in winter and minimum in summer. This pattern was

\* Becario de la Comisión de Operación y Fomento de Actividades Académicas (COFAA) del IPN.

consistent with the 100-day average growth rate, which varied from 12.8 cm/day in summer to 20.8 cm/day in winter. No significant difference was found in the percentage daily growth rate ( $E$ ), ranging from 5.4% (spring) to 8.5% (winter). The standard growth rate ( $G$ ) was not significantly different either, varying from 5.3% (spring) to 8.8% (winter), and the data obtained for average growth over 15 and 100 days were used to determine the seasonal variation, which is related to ambient temperature and nutrient availability. No adverse effects were found due to the experimental harvest, but the logarithmic relation changed to a linear one in spring and fall. Maximum values were also found in winter and autumn, with minimum values in spring and summer in both the 15 and 100-day average growth rates; average growth values after 100 days varied from 14.7 cm/day (spring) to 23.3 cm/day (winter). The  $E$  values ranged from 6.3% (spring) to 7.2% (winter). The  $G$  values varied from 6.9% (winter) to 10.1% (spring) and were significantly greater than those of the control bed. Considering the data obtained in this study, I suggest future experiments to validate the results in order to propose additional regulations for sustaining the harvest of the *M. pyrifera* kelp beds in the southern region of their distribution in Mexico.

*Key words:* *Macrocystis pyrifera*, fronds, elongation, harvest, Bahía Tortugas.

## INTRODUCCIÓN

En México, los mantos de *Macrocystis pyrifera* (L.) Ag. se localizan en la península de Baja California, desde las islas Coronado (32°25'N; 117°15'W) hasta bahía Asunción (27°08'N; 114°18'W) (Hernández-Carmona, 1987; Hernández-Carmona *et al.*, 1991).

Esta especie se cosecha comercialmente desde 1956 en los mantos que crecen en las costas de la península de Baja California, con una extracción promedio de 36,000 t anuales (peso fresco), las cuales se exportan a los Estados Unidos de Norteamérica para su procesamiento y obtención de alginatos (Productos del Pacífico, comunicación escrita). Sin embargo, se ha estimado que existe una biomasa potencial cosechable de 100,000 t, de las cuales el 50% se localiza al sur de su distribución. Estas praderas no han sido sometidas a explotación (Casas-Valdez *et al.*, 1985; Hernández-Carmona *et al.*, 1989a, b, 1991).

Después de una cosecha, los mantos de *M. pyrifera* dependen de su potencial de crecimiento para mantener una biomasa sustentable (North, 1971). El tema de crecimiento ha sido ampliamente documentado para las costas de los Estados Unidos (North y Shaeffer, 1964; North, 1971; Jackson, 1977, 1987; Wheeler y North, 1980; Coon, 1981; Gerard, 1982; Zimmerman, 1983; Zimmerman y Kremer, 1986, entre otros). Sin embargo, en México se tienen pocos estudios de este recurso algal.

## INTRODUCTION

In Mexico, beds of *Macrocystis pyrifera* (L.) Ag. are found along the peninsula of Baja California, from the Coronado Islands (32°25'N; 117°15'W) to Bahía Asunción (27°08'N; 114°18'W) (Hernández-Carmona, 1987; Hernández-Carmona *et al.*, 1991).

This species has been commercially harvested since 1956 from beds that grow along the coasts of the Baja California Peninsula, with an average annual harvest of 36,000 t (wet weight) that are exported to the United States to process it for alginate production (Productos del Pacífico, written communication). However, a standing crop of 100,000 t has been estimated, of which 50% is located in the southern part of its distribution. These kelp beds have not been exploited (Casas-Valdez *et al.*, 1985; Hernández-Carmona *et al.*, 1989a, b, 1991).

After a harvest, *M. pyrifera* beds depend on their growth potential to maintain a sustained biomass (North, 1971). Their growth has been widely documented along the coasts of the United States (North and Shaeffer, 1964; North, 1971; Jackson, 1977, 1987; Wheeler and North, 1980; Coon, 1981; Gerard, 1982; Zimmerman, 1983; Zimmerman and Kremer, 1986; among others). However, there are few Mexican studies on this algal resource. North (1971) established a standard growth rate ( $G$ ) of 13% per day for this species in Bahía Tortugas, Baja

North (1971) encontró para esta especie, en bahía Tortugas en Baja California Sur, una tasa estándar de crecimiento ( $G$ ) de 13% por día. González-Fragoso *et al.* (1991) estudiaron el crecimiento de frondas de *M. pyrifera* en aguas someras de Baja California y encontraron una tasa de elongación promedio entre 0.3 y 9.4% por día. Aunque estos estudios proporcionan información valiosa, se desconocen muchos aspectos de la biología de la especie en mantos de aguas profundas en el sur de su distribución, que son factibles de ser explotados comercialmente.

Actualmente, se encuentran concesionados sólo los mantos que se localizan al norte de su distribución, en la zona comprendida desde la frontera con Estados Unidos de Norteamérica hasta el paralelo 20°30'00"N (punta Canoas), y se espera que eventualmente se inicie la explotación de los mantos al sur de su distribución.

Las normas para la cosecha de estas algas en México señalan que se debe efectuar el corte de la planta de forma que no origine el desprendimiento del sustrato de ninguna planta (*Diario Oficial de la Federación*, 16 de marzo de 1994). Sin embargo, se considera que esta medida es insuficiente, ya que no se establece la profundidad de corte ni la frecuencia de la cosecha de un mismo manto, por lo que los estudios que se realicen sobre la biología de esta especie contribuirán a definir las medidas de regulación para el manejo sustentable de este recurso.

La importancia ecológica de *M. pyrifera* y la posibilidad de que en un futuro los mantos al sur de su distribución puedan ser sometidos a explotación, motivaron el estudio de la tasa de elongación de las frondas de esta especie y del efecto que pudiera tener la cosecha sobre el crecimiento y la recuperación de la biomasa cosechada.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Se muestreó una población de *M. pyrifera* en bahía Tortugas, BCS (27°38'N; 114°52'O), entre la primavera de 1985 y el invierno de 1986 (fig. 1).

Se delimitaron dos mantos adyacentes entre sí, a una profundidad promedio de 16 m. En

California Sur. González-Fragoso *et al.* (1991) studied the growth of *M. pyrifera* fronds in shallow waters of Baja California, and found an average elongation rate between 0.3 and 9.4% per day. Although these studies provide valuable information, many aspects of the biology of this species in commercially exploitable deep-water beds along the southern part of its distribution are unknown.

At present, only the beds located in the northern part of its distribution are exploited, from the United States border to parallel 20°30'00"N (Punta Canoas). Exploitation of the beds in the southern part of its distribution is expected to start eventually.

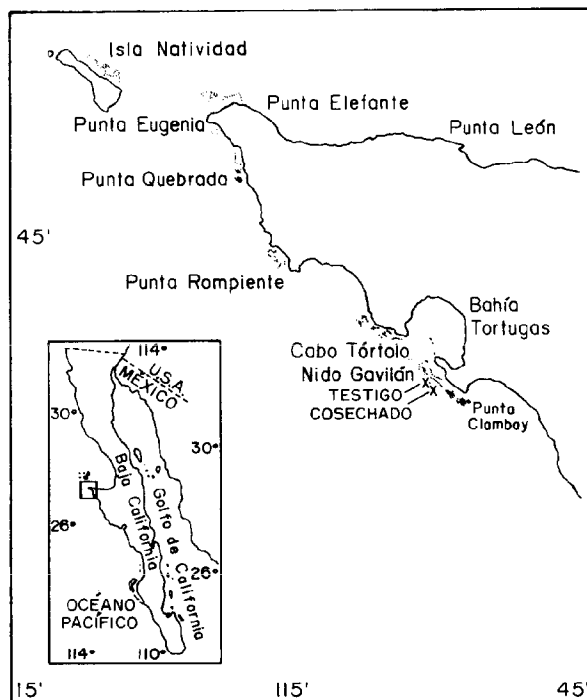
The regulations for harvesting these algae in Mexico stipulate that the plant should be cut in such a manner as to not uproot it (*Diario Oficial de la Federación*, 16 March 1994). However, this is viewed as insufficient, since it does not establish the depth of the cut or how often the same bed can be harvested. Thus, studies conducted on the biology of this species will help to define the regulatory measures necessary for the sustained management of this resource.

The ecological importance of *M. pyrifera* and the possibility of one day exploiting the beds in the southern part of its distribution led to the study of frond elongation rates of this species, and the effect that harvesting might have on growth and recovery of the harvested biomass.

## MATERIAL AND METHODS

A population of *M. pyrifera* was sampled at Bahía Tortugas, BCS (27°38'N; 114°52'W), between the spring of 1985 and winter of 1986 (fig. 1).

Two neighboring beds were delimited, at an average depth of 16 m. The average biomass of each bed was determined by season; 20 surface samples were taken at random by cutting the algae contained in 1 m<sup>2</sup>. When the quadrant was placed where the plant emerges, the plant was cut down to a depth of 1 m. The fronds contained in the quadrant were tied together with a rope, they were then cut



**Figura 1.** Localización geográfica de bahía Tortugas en la península de Baja California, México; x indica la localización de los mantos estudiados.

**Figure 1.** Geographic location of Bahía Tortugas in the Baja California Peninsula, Mexico; x indicates the location of the beds studied.

cada manto se determinó estacionalmente la biomasa promedio; se recolectaron 20 muestras al azar en la superficie del manto en estudio, cortando las algas contenidas en 1 m<sup>2</sup> de superficie. Cuando el cuadrante se localizó precisamente donde emerge una planta, se realizó el corte hasta 1 m de profundidad. Las frondas contenidas en el cuadrante se amarraron con una cuerda; posteriormente, se realizó el corte y se recuperaron, evitando la inclusión de frondas vecinas y, finalmente, se pesaron en fresco (kg/m<sup>2</sup>) (Hernández-Carmona *et al.*, 1989a). Con los datos obtenidos, se calculó la media y el intervalo de confianza al 95%.

Uno de los mantos se dejó intacto y se designó "testigo". El otro se cosechó estacionalmente en forma circular en un radio de 15 m, a

and collected, avoiding the inclusion of neighboring fronds, and weighed (kg/m<sup>2</sup> wet weight) (Hernández-Carmona *et al.*, 1989a). The mean and 95% confidence limits were calculated from the data obtained.

One of the beds was left intact and designated "control". The other, designated "harvested", was harvested seasonally, in a circle with a radius of 15 m, at a depth of 1 m below the water surface. The recovery rate of the canopy biomass of this bed was calculated by measuring the percentage of biomass recovered after the three-month harvest.

In each bed, 15 small fronds (< 3 m) distributed among five plants were tagged using numbered, flexible, plastic rings, placed at the base of the frond. Growth was measured with a

una profundidad de 1 m bajo la superficie del mar, y se designó "cosechado". Para este manto, se calculó el porcentaje de recuperación de la biomasa superficial en relación a la biomasa inicial entre cada cosecha estacional.

En cada uno de los mantos se marcaron 15 frondas pequeñas (< 3 m) distribuidas entre cinco plantas; se emplearon anillos de plástico flexibles numerados, los cuales se colocaron en la base de la fronda. Las mediciones de crecimiento se realizaron con una cinta métrica de plástico, desde la base de la fronda hasta la parte apical. Las mediciones se realizaron en dos periodos: un periodo corto de 15 días, en el que se midieron las frondas cada tercer día, y un periodo largo, en el que se realizó una medición final después de 100 días, es decir en la siguiente estación del año, por lo que los resultados de este periodo se reportan para la estación en que las frondas tuvieron más días de crecimiento. Los muestreos para tomar las mediciones de crecimiento del periodo corto se realizaron en las siguientes estaciones, en los periodos que se indican entre paréntesis: primavera (del 20 de mayo al 3 de junio de 1985), verano (del 26 de agosto al 9 de septiembre de 1985), otoño (del 28 de noviembre al 12 de diciembre de 1985) e invierno (del 22 de febrero al 8 de marzo de 1986).

Se calculó la tasa de crecimiento ( $C$ ) como la diferencia entre la longitud final ( $L_t$ ) y la longitud inicial ( $L_0$ ), entre el número de días comprendidos entre las observaciones ( $t$ ):  $C = (L_t - L_0)/t$ . Con los valores obtenidos, se realizó el ajuste a la mejor regresión por el método de mínimos cuadrados, en función de la longitud de las frondas para cada estación del año. Con los datos de longitud de las frondas recuperadas en el periodo largo (estacional), se calculó la tasa promedio de crecimiento para cada estación del año.

Con la serie de mediciones obtenidas en el periodo de 15 días, se calculó el porcentaje diario de elongación ( $E$ ) para cada par de mediciones de longitud consecutivas, así como la tasa estándar de crecimiento ( $G$ ). Para esto, se siguió el método descrito por North (1971), en el que se hace una correlación lineal entre el porcentaje diario de elongación y el logaritmo

plastic tape measure, from the base of the frond to the apical part. The measurements were carried out in two periods: a short period consisting of 15 days, in which the fronds were measured every third day, and a long period that consisted of a final measurement taken after 100 days, i.e., in the following season. In this manner, the results from this period correspond to the season in which the fronds had more days of growth. The growth measurements during the short period were conducted in the following seasons, during the dates indicated in parentheses: spring (20 May to 3 June 1985), summer (26 August to 9 September 1985), fall (28 November to 12 December 1985) and winter (22 February to 8 March 1986).

The growth rate ( $C$ ) was calculated as the difference between final length ( $L_t$ ) and initial length ( $L_0$ ), divided by the number of days between the observations ( $t$ ):  $C = (L_t - L_0)/t$ . From the values obtained, the best fit was determined by the least squares method, as a function of frond length for each season. The average growth rate per season was calculated using the data on frond length from the long period (seasonal).

The percent daily elongation ( $E$ ) for each pair of consecutive length measurements as well as the standard growth rate ( $G$ ) were calculated using the series of measurements obtained from the 15-day period. The method described by North (1971) was used, in which a linear relation is made between the percent daily elongation and the base ten logarithm of the average length of each pair of consecutive measurements. The intercept on the  $y$  axis represents the standard growth rate:  $E = m \log L + G$ .

During the samplings, surface and bottom temperature were measured daily at the same hour (08:00), using a bucket thermometer.

An analysis of variance was used to compare the average values, and an analysis of covariance was used for the slopes as well as elevations of the curves. In the instances when the hypothesis of equality was rejected, a comparison of the possible combinations was made using the multiple comparison test of Student-Newman-Keuls (Zar, 1974).

base diez de la longitud promedio de cada par de mediciones consecutivas. La intersección en el eje  $y$  representa la tasa estándar de crecimiento:  $E = m \log L + G$ .

Durante los muestreos, se tomaron registros diarios de temperatura superficial y de fondo, con un termómetro de cubeta, a la misma hora (08:00).

Para la comparación de los valores promedio se empleó el análisis de varianza y para la comparación de las pendientes, así como las elevaciones de las curvas, se empleó el análisis de covarianza. En los casos en que se rechazó la hipótesis de igualdades, se compararon las posibles combinaciones mediante el análisis de comparación múltiple, con la prueba de Student-Newman-Keuls (Zar, 1974).

## RESULTADOS

El manto testigo presentó los mayores valores de biomasa promedio superficial en verano, 8.1 kg/m<sup>2</sup>, y los menores en otoño, 5.1 kg/m<sup>2</sup>. La biomasa superficial del manto cosechado trimestralmente disminuyó de primavera, 7.7 kg/m<sup>2</sup>, a otoño, 4.3 kg/m<sup>2</sup>. Sin embargo, el porcentaje de recuperación de la biomasa superficial, que puede ser considerada la producción de biomasa trimestral, siempre fue superior al 70% respecto al valor de biomasa calculado en la estación en que fue cosechado. En invierno, la biomasa incrementó a 6.2 kg/m<sup>2</sup> y la recuperación de su biomasa fue superior al 100%. Comparando la biomasa promedio entre los dos mantos, mediante un análisis de varianza, sólo se encontraron diferencias significativas para los valores de verano en que la biomasa fue mayor en el manto testigo y los cambios en las otras estaciones corresponden a fluctuaciones naturales, como lo demuestra la variación en el manto testigo (tabla 1).

En el manto testigo, la correlación entre la longitud de las frondas y la tasa de crecimiento para el periodo de 15 días presentó el mejor ajuste para la regresión logarítmica, y los coeficientes de correlación fueron significativos para todas las curvas ( $\alpha = 0.05$ ). Las mayores tasas de crecimiento se presentaron durante invierno, seguido por otoño, primavera y verano

## RESULTS

The control bed presented the highest values of average canopy biomass in summer, 8.1 kg/m<sup>2</sup>, and the lowest in fall, 5.1 kg/m<sup>2</sup>. The canopy biomass of the bed harvested every three months decreased from spring, 7.7 kg/m<sup>2</sup>, to fall, 4.3 kg/m<sup>2</sup>. However, the recovery rate of the canopy biomass, which can be considered the trimestrial biomass production, was always greater than 70%, with respect to the biomass value calculated in the season when it was harvested. In winter, biomass increased to 6.2 kg/m<sup>2</sup> and biomass recovery was greater than 100%. Using an analysis of variance to compare average biomass between both beds, significant differences were found only in the summer values, when biomass was greater in the control bed and the changes in the other seasons correspond to natural fluctuations, as demonstrated by the variation in the control bed (table 1).

In the control bed, the correlation between frond length and growth rate during the 15-day period presented the best fit in the logarithmic regression, and the correlation coefficients were significant for all the curves ( $\alpha = 0.05$ ). The greatest growth rates occurred during winter, followed by fall, spring and summer (fig. 2). Significant difference ( $\alpha = 0.05$ ) was found between the spring-summer and summer-winter curves.

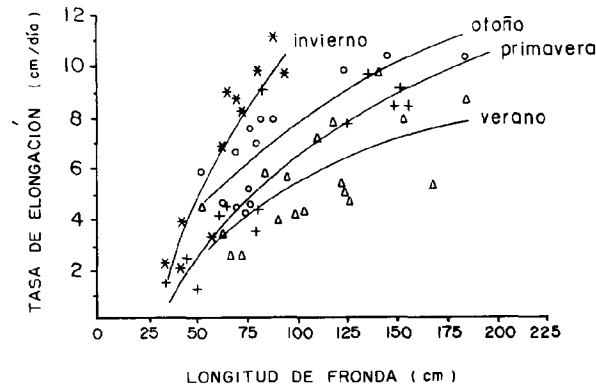
In the harvested bed, the best fit was found with the linear regression for spring and fall, whereas the best fit for the logarithmic regression was found, as in the control bed, during the summer and winter. In all cases, the correlation coefficients were significant for all the curves ( $\alpha = 0.05$ ). The tendency in this bed was almost the same as in the control bed, presenting the greatest growth rates in winter and fall; however, the growth in summer was slightly greater (fig. 3).

The percent daily elongation ( $E$ ) was similar in all seasons in the control bed: spring = 5.4%, summer = 6.2%, fall = 7.1% and winter = 8.5%. The standard growth rate ( $G$ ) was also similar during the summer (8.3), fall

**Tabla 1.** Variación estacional de la biomasa promedio superficial (kg/m<sup>2</sup>) en un manto testigo y un manto cosechado, en bahía Tortugas, BCS, México.

**Table 1.** Seasonal variation in the average surface biomass (kg/m<sup>2</sup>) of one control and one harvested bed, at Bahía Tortugas, BCS, Mexico.

Estación del año	Manto testigo		Manto cosechado		
	Biomasa promedio	Intervalo de confianza	Biomasa promedio	Intervalo de confianza	Porcentaje de recuperación
Primavera	6.28	(5.3-7.2)	7.75	(6.7-8.7)	---
Verano	8.13	(6.4-9.6)	6.12	(4.6-7.5)	70
Otoño	5.16	(4.2-6.0)	4.30	(3.4-5.1)	70
Invierno	6.08	(5.2-6.8)	6.20	(4.7-7.6)	>100



**Figura 2.** Tasa de elongación de frondas de *Macrocystis pyrifera* después de 15 días, para el manto testigo en bahía Tortugas, BCS, México; + = primavera, Δ = verano, o = otoño, \* = invierno.

**Figure 2.** Frond elongation rate of *Macrocystis pyrifera* after 15 days, for the control bed at Bahía Tortugas, BCS, Mexico; + = spring, Δ = summer, o = fall, \* = winter.

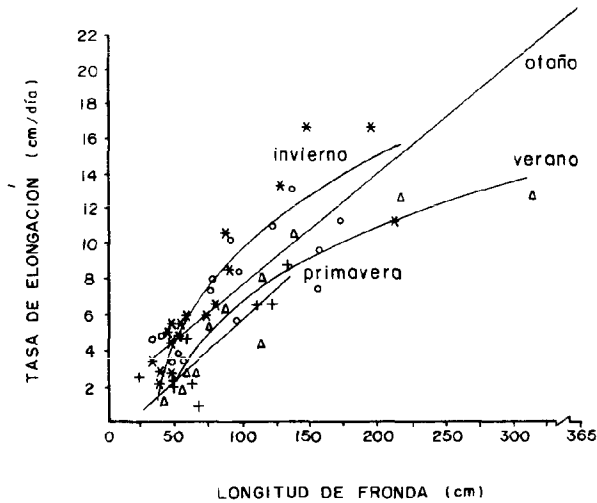
(fig. 2). Se encontró diferencia significativa ( $\alpha = 0.05$ ) entre la curva de primavera-verano y verano-invierno.

En el manto cosechado, se encontró un mejor ajuste para la regresión lineal durante las estaciones de primavera y otoño, mientras que en las estaciones de verano e invierno se mantuvo el mejor ajuste para la regresión logarítmica, como en el manto testigo. En todos los casos, los coeficientes de correlación fueron significativos para todas las curvas ( $\alpha = 0.05$ ). En este manto, se mantiene aproximadamente la

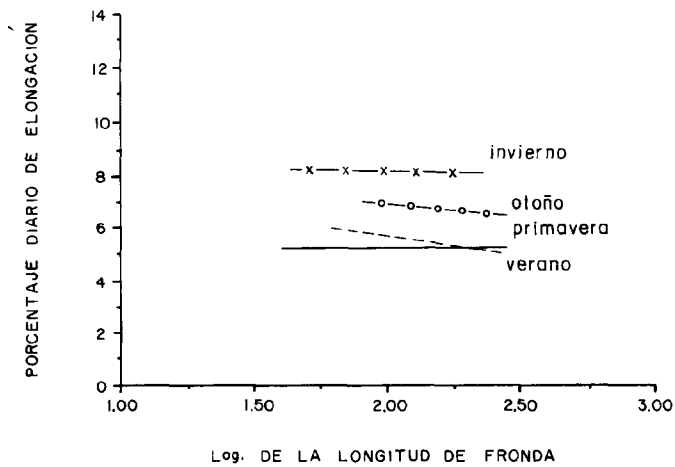
(8.4) and winter (8.8), whereas in spring (5.3) it was significantly less (fig. 4).

In the harvested bed,  $E$  was also similar: spring = 6.3%, summer = 7.0%, fall = 7.2% and winter = 7.2%. The  $G$  values were significantly different between them: spring (10.1), summer (12.2), fall (14.4) and winter (6.9), and significantly greater than the values found for the control bed (fig. 5).

The growth rate of the fronds sampled after 100 days, in the control bed, presented a tendency similar to that found in the growth

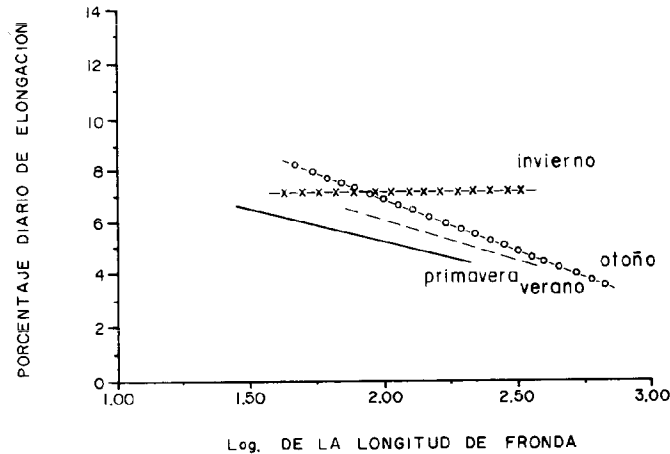


**Figura 3.** Tasa de elongación de frondas de *Macrocyctis pyrifera* después de 15 días, para el manto cosechado en bahía Tortugas, BCS, México; + = primavera, Δ = verano, o = otoño, \* = invierno.  
**Figure 3.** Frond elongation rate of *Macrocyctis pyrifera* after 15 days, for the harvested bed at Bahía Tortugas, BCS, Mexico; + = spring, Δ = summer, o = fall, \* = winter.



**Figura 4.** Porcentaje diario de elongación en función del logaritmo de la longitud de las frondas de *Macrocyctis pyrifera* por estación del año, en un manto testigo en bahía Tortugas, BCS; — primavera, --- verano, o—o— otoño, x—x— invierno.  
**Figure 4.** Percent daily elongation as a logarithmic function of frond length of *Macrocyctis pyrifera* by season, in a control bed at Bahía Tortugas, BCS; — spring, --- summer, o—o— fall, x—x— winter.





**Figura 5.** Porcentaje diario de elongación en función del logaritmo de la longitud de las frondas de *Macrocystis pyrifera* por estación del año, en un manto cosechado en bahía Tortugas, BCS; — primavera, --- verano, o-o- otoño, x-x- invierno.

**Figure 5.** Percent daily elongation as a logarithmic function of frond length of *Macrocystis pyrifera* by season, in a harvested bed at Bahía Tortugas, BCS; — spring, --- summer, o-o- fall, x-x- winter.

**Tabla 2.** Crecimiento promedio estacional de frondas juveniles de *Macrocystis pyrifera*, después de 100 días de crecimiento en bahía Tortugas, BCS, México. Los valores extremos son el intervalo de confianza para la media (centro) al 95% de confianza.

**Table 2.** Average seasonal growth of *Macrocystis pyrifera* juvenile fronds, after 100 days of growth at Bahía Tortugas, BCS, Mexico. The extreme values are the 95% confidence limits of the mean (middle).

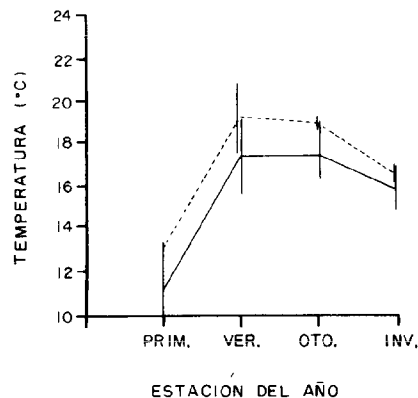
Periodo de crecimiento	Manto testigo (cm/día)	Manto cosechado (cm/día)
Verano	9.41 < 12.88 < 16.35	5.29 < 19.03 < 22.77
Otoño	12.88 < 15.99 < 19.10	16.38 < 18.50 < 20.62
Invierno	19.08 < 20.83 < 22.58	21.83 < 23.36 < 24.89
Primavera	12.17 < 14.75 < 17.33	11.90 < 14.75 < 17.54

misma tendencia que en el manto testigo, con mayores tasas de crecimiento en invierno y otoño; sin embargo, en éste el crecimiento fue ligeramente mayor en verano (fig. 3).

El porcentaje diario de elongación (*E*) fue similar para las diferentes estaciones en el manto testigo: primavera = 5.4%, verano = 6.2%, otoño = 7.1% e invierno = 8.5%. La tasa

analysis during the 15-day period, with a maximum value in winter, 20.8 cm/day, and minimum in summer, 12.8 cm/day (table 2). The values were significantly different ( $\alpha = 0.10$ ), except between spring and fall and between spring and summer.

The harvested bed presented the same tendency of maximum growth during winter,



**Figura 6.** Variación estacional de la temperatura superficial (---) y de fondo (—) en bahía Tortugas, BCS, durante 1985-1986. Las barras verticales indican el intervalo de confianza para la media al 95% de confianza.

**Figure 6.** Seasonal variation in surface (---) and bottom (—) temperature at Bahía Tortugas, BCS, during 1985-1986. The vertical bars indicate the 95% confidence limits of the mean.

estándar de crecimiento ( $G$ ) también fue similar para las estaciones de verano (8.3), otoño (8.4) e invierno (8.8), mientras que en primavera (5.3), ésta fue significativamente menor respecto a las otras estaciones (fig. 4).

En el caso del manto cosechado,  $E$  también fue similar: primavera = 6.3%, verano = 7.0%, otoño = 7.2% e invierno = 7.2%. Los valores de  $G$  fueron significativamente diferentes entre ellos: primavera (10.1), verano (12.2), otoño (14.4) e invierno (6.9), y significativamente mayores que los valores encontrados para el manto testigo (fig. 5).

En el manto testigo, la tasa de crecimiento para las frondas muestreadas después de 100 días presentó la misma tendencia que en el análisis del crecimiento durante los primeros 15 días, con un valor máximo en invierno, 20.8 cm/día, y mínimo en verano, 12.8 cm/día (tabla 2). Los valores fueron significativamente diferentes ( $\alpha = 0.10$ ), excepto entre primavera y otoño y entre primavera y verano.

En el caso del manto cosechado, también se presentó la tendencia de mantener una tasa máxima de crecimiento durante invierno, 23.3 cm/día, seguido por otoño, 18.5 cm/día, pero en este caso el menor crecimiento ocurrió

23.3 cm/day, followed by fall, 18.5 cm/day, but lowest growth occurred in spring, 14.7 cm/day (table 2). The values found were significantly different ( $\alpha = 0.10$ ), except between summer and fall. Although the  $C$  values in the harvested bed were higher than the control bed, significant differences were not found ( $\alpha = 0.10$ ), except during the summer.

The lowest surface water temperature, 12°C, occurred during spring and the highest, 19°C, in summer. Bottom temperature presented this same behavior, but was approximately one degree lower, except in summer. The minimum, 11.2°C, occurred in spring and the maximum, 17.3°C, in summer and fall (fig. 6).

## DISCUSSION

At Bahía Tortugas, in a control bed (unexploited) of *Macrocystis pyrifera*, maximum growth occurred during winter and minimum during summer. This was corroborated with the analysis of the growth curve during the first 15 days after tagging and the average growth after 100 days, in which the fronds grew 20.8 cm/day in winter and 12.8 cm/day

en primavera, 14.7 cm/día (tabla 2). Los valores encontrados fueron significativamente diferentes ( $\alpha = 0.10$ ), excepto entre verano y otoño. A pesar de que los valores de  $C$  del manto cosechado fueron más altos que los del manto testigo, no se encontró diferencia significativa ( $\alpha = 0.10$ ), excepto para la estación de verano.

La temperatura mínima superficial del agua se presentó durante primavera, con 12°C, y el máximo se presentó en verano, con 19°C. La temperatura de fondo mantuvo el mismo comportamiento que la temperatura superficial, con aproximadamente un grado menos, a excepción de verano. El mínimo se presentó en primavera, con 11.2°C, y el máximo en verano y otoño, con 17.3°C (fig. 6).

## DISCUSIÓN

En bahía Tortugas, para un manto testigo (sin explotación) de *Macrocystis pyrifera*, se presenta una tasa de crecimiento máximo durante invierno y mínimo durante verano. Esto se comprobó con el análisis de las curvas de crecimiento durante los primeros 15 días después de que se marcaron y el crecimiento promedio después de 100 días, en que las frondas crecieron, en promedio, 20.8 cm/día en invierno y 12.8 cm/día en verano. Mediante el cálculo de  $G$ , no fue posible detectar esta variación, ya que los valores no fueron significativamente diferentes, variando de 8.8% diario en invierno a 8.3% diario en verano, excepto en primavera, cuando el valor fue más bajo (5.3% por día). Sin embargo, estos valores sirven de comparación con lo reportado por otros autores: North (1971) encontró, en los mantos del sur de California, valores de  $G$  entre 5.6 y 8.0% diario, mientras que González-Fragoso *et al.* (1991) obtuvieron valores entre 3.0 y 9.4% diario para frondas de plantas de aguas someras de Baja California, los cuales se encuentran dentro de los valores obtenidos en este estudio. Los datos de González-Fragoso *et al.* (1991) coinciden con este trabajo, en que las tasas de elongación más bajas se presentan durante verano; sin embargo, los datos no coinciden en los valores máximos, ya que estos autores los encuentran

in summer. It was not possible to detect this variation with the  $G$  calculation, since the values were not significantly different, varying from 8.8% per day in winter to 8.3% per day in summer, except in spring when the value was lower (5.3% per day). However, these values can be compared to those reported by other authors: North (1971), found  $G$  values between 5.6 and 8.0% per day for beds in Southern California, whereas González-Fragoso *et al.* (1991) obtained values between 3.0 and 9.4% per day for fronds of shallow-water plants off Baja California that fall within the values obtained in this study. González-Fragoso *et al.*'s (1991) data coincide with this study, in that the lowest elongation rates occur in summer; however, the data do not coincide with regard to the maximum values, since these authors found them in spring and this study found them in winter. This shows a difference in frond elongation rates possibly due to the different plants used in the studies, shallow in the first and deep in the second, or possibly to oceanographic differences between the locations where these populations grow.

Sea temperature is one of the principal factors that affects growth of these algae (North, 1971; Burgman and Gerard, 1990). However, in upwelling zones such as Bahía Tortugas, temperature is related to nutrient concentration, with low concentrations occurring at high temperatures and high concentrations at low temperatures (Zimmerman, 1983). This author developed an equation that inversely relates these factors. If this pattern is applied to the study area, the maximum temperatures in summer can be related to the low concentrations of nutrients and can limit the growth of *M. pyrifera* fronds.

Zimmerman (1983) and Zimmerman and Kremer (1986) found a growth pattern similar to that which occurs in Bahía Tortugas: a high elongation rate in winter and low in summer. Even though the lowest temperature occurred in spring (11.2°C at the bottom) and maximum elongation rates would be expected to occur in this season, this can be explained by Zimmerman's (1983) hypothesis: when fall arrives and temperature decreases and the concentration of

en primavera, mientras que en este caso fue en invierno. Esto demuestra una diferencia en la tasa de elongación de frondas que se puede deber a que en el primer caso son plantas someras y en el segundo profundas, o posiblemente a diferencias oceanográficas entre las localidades donde se desarrollan estas poblaciones.

La temperatura del mar es uno de los principales factores que afectan el crecimiento de estas algas (North, 1971; Burgman y Gerard, 1990). Sin embargo, se sabe que en las zonas de surgencia, como bahía Tortugas, la temperatura está relacionada con la concentración de nutrientes, y se encuentran bajas concentraciones con altas temperaturas y altas concentraciones con bajas temperaturas (Zimmerman, 1983). Este último autor desarrolló una ecuación que relaciona de manera inversa estos factores. Si este patrón se aplica a la zona de estudio, los valores máximos de temperatura en verano pueden estar relacionados con bajas concentraciones de nutrientes y pueden limitar el crecimiento de las frondas de *M. pyrifera*.

Zimmerman (1983) y Zimmerman y Kremer (1986) encontraron un patrón de crecimiento similar al que se presenta en bahía Tortugas, con una alta tasa de elongación durante el invierno y baja durante el verano. Aunque los valores más bajos de temperatura se presentaron en primavera (11.2°C en el fondo) y se debería esperar que las tasas de elongación máximas se presentaran en esta estación, se puede explicar con la hipótesis de Zimmerman (1983): posiblemente, cuando llega el otoño, se presenta una disminución de la temperatura con una mayor concentración de nutrientes, y las plantas emplean la estrategia de primeramente producir nuevas frondas y posteriormente iniciar una etapa de rápida elongación en invierno.

De acuerdo con los datos de crecimiento en el periodo de medición estacional (100 días), estas frondas alcanzan la superficie después de tres meses, lo que explica que los valores de biomasa máxima se presentan durante el verano. Otra posibilidad es que exista un tiempo de retraso entre la incorporación de nutrientes y su utilización, así como la existencia de una reserva interna de nitrógeno, la cual ha sido documentada por diversos autores (Chapman y

nutrients increases, the plants first produce new fronds and then initiate a stage of rapid elongation in winter.

According to the growth data from the period of seasonal measurement (100 days), these fronds reach the surface after three months, thus explaining the values of maximum biomass that occur in summer. Another possibility is that a time lag exists between the intake and absorption of nutrients, as well as the existence of an internal nitrogen reserve, which has been documented by several authors (Chapman and Craigie, 1977; Chapman *et al.*, 1978; Chapman and Lindley, 1980; Wheeler and North, 1980; North *et al.*, 1982; Gerard, 1982). Under natural conditions, there is a seasonal variation in the frond elongation rate of this species, this being lowest in summer and greatest in winter, which contributes to the occurrence of maximum biomass values in summer.

In the harvested bed, the greatest growth rates were also found to occur in winter and the lowest in spring and summer. However, in both the analysis of growth during the first 15 days and of average seasonal growth (100 days), greater growth was observed in summer than in spring. The growth analysis, as a function of frond length, shows a logarithmic tendency in winter and summer, whereas in spring and fall, the best fit was a linear regression. The standard growth rate of this bed presented significantly higher values than the control bed, and these were higher than those previously found by other authors (Coon, 1981; Gerard, 1982; North, 1971; González-Fragoso *et al.*, 1991); a maximum *G* value of 14.4% per day was obtained in fall. The average seasonal growth values (100 days) were also higher than those of the control bed and were statistically different (except between summer and fall); the tendency found in the short period continued, with the maximum value in winter (23.36 cm/day) and minimum in spring (14.75 cm/day). Clendenning (1971) states that harvesting can have positive effects on a bed, due to increased light penetration that reaches the small juvenile fronds and promotes their growth via photosynthesis. This could have been the case in this bed and why significantly greater *G* values occurred here than in the control.

Craigie, 1977; Chapman *et al.*, 1978; Chapman y Lindley, 1980; Wheeler y North, 1980; North *et al.*, 1982; Gerard, 1982). Bajo condiciones naturales, las frondas de esta especie presentan una variación estacional en la tasa de elongación de sus frondas, siendo mínima en verano y máxima en invierno, lo cual influye en que los valores de máxima biomasa se presenten durante el verano.

En el manto cosechado experimentalmente, también se encontró que las mayores tasas de crecimiento se presentan durante invierno y las menores en primavera y verano. Sin embargo, tanto en el análisis del crecimiento de los primeros 15 días como del crecimiento promedio estacional (100 días), se observó mayor crecimiento en verano que en primavera. El análisis del crecimiento en función de la longitud de las frondas muestra que se mantuvo la tendencia logarítmica en invierno y verano, mientras que en primavera y otoño el mejor ajuste se presentó en la regresión lineal. Los valores de la tasa estándar de crecimiento de dicho manto fueron significativamente mayores que los del manto testigo y éstos fueron más altos que los encontrados con anterioridad por otros autores (Coon, 1981; Gerard, 1982; North, 1971, González-Fragoso *et al.*, 1991); se obtuvo el máximo en otoño, con un valor de  $G$  de 14.4% diario. Los valores de crecimiento promedio estacional (100 días) también fueron más altos que los del manto testigo y fueron estadísticamente diferentes entre ellos (excepto entre verano y otoño); se mantuvo la tendencia encontrada en el periodo de medición corto, con el valor máximo en invierno (23.36 cm/día) y mínimo en primavera (14.75 cm/día). Clendenning (1971) menciona que la cosecha de un manto puede tener efectos beneficiosos debido al incremento de la penetración de la luz, la cual llega hasta las pequeñas frondas juveniles, promoviendo así su crecimiento vía fotosíntesis. Éste pudo haber sido el caso para este manto, por lo que se encuentran valores de  $G$  significativamente mayores que en el manto testigo.

En California se han llevado a cabo experimentos sobre el efecto de la cosecha de *M. pyrifera*. Miller y Geibel (1973) mencionan que sólo existe la regulación del corte de las algas a

Experimentos have been conducted in California on how harvesting affects *M. pyrifera*. Miller and Geibel (1973) state that only cutting the algae 1.2 m below the water surface is regulated, but that there are no restrictions on the frequency of harvesting or the percentage of the bed that should be harvested. These authors mention that consecutive cuts made on the same plant in one year causes the entire plant to be uprooted. McCleneghan and Houk (1985) found that harvesting reduces the efficiency of the holdfast due to decreased hapteral growth, thus increasing plant mortality due to uprooting. Barilotti *et al.* (1985), however, did not find any adverse effects on harvested beds.

Even though, in this study, no adverse effects were found on frond elongation in the bed subjected to trimestrial harvesting, the recovery rate of the biomass did not exceed 70% after the first two harvests. According to the data obtained from the 100-day period, the seasonal growth rate is between 14 cm/day (fall) and 23 cm/day (winter). Since these values represent growth at 100 days, they can also be interpreted as the length, in meters, reached during this period. Therefore, if the fronds were allowed to grow for one month more (30 days), they would reach a length between 18.2 and 30 m, depending on the season, thus achieving their maximum development and 100% recuperation of their biomass.

The results obtained suggest that the trimestrial harvesting of *M. pyrifera* beds does not adversely affect plant growth, but that they require 30 days more to recover the level of biomass prior to the harvest. However, in order to obtain the conclusive results necessary to make recommendations on the management of this resource, an experiment is recommended that consists of a semicommercial or commercial harvest with a periodicity of four months, a minimum of three repetitions and three controls, alternating the distributions of the beds selected and measuring recovery in terms of biomass and effect on frond growth. Experiments on harvesting depth are not recommended, since most of the biomass of this species is found from the surface to 1 m depth;

1.2 m bajo la superficie del mar, pero que no existen restricciones en cuanto a la frecuencia de cosecha o el porcentaje del manto que debe ser cosechado. Estos autores mencionan que cuando se realizan cortes consecutivos sobre una misma planta en un año se produce el desprendimiento de toda la planta. McCleneghan y Houk (1985) encontraron que la cosecha reduce la eficiencia del rizoide por la disminución del crecimiento hapteral, aumentando la mortalidad de las plantas por desprendimiento. Sin embargo, Barilotti *et al.* (1985) no encuentran ningún efecto adverso sobre los mantos que son cosechados.

En este estudio, a pesar de que no se encontraron efectos adversos en la elongación de frondas del manto sometido a cosecha trimestral, el porcentaje de recuperación de la biomasa no superó el 70% después de las primeras dos cosechas. De acuerdo con los datos obtenidos para el periodo de medición a los 100 días, la tasa de crecimiento estacional se encuentra entre 14 cm/día (otoño) y 23 cm/día (invierno). Como los valores representan el crecimiento a los 100 días, también pueden verse como la longitud en metros alcanzada en este periodo, por lo que si se permitiera que las frondas crecieran durante un mes más (30 días), alcanzarían una longitud de 18.2 a 30 m, dependiendo de la estación del año, con lo que llegarían a su máximo desarrollo y seguramente recuperarían el 100% de su biomasa.

Los resultados obtenidos sugieren que la cosecha trimestral de los mantos de *M. pyrifera* no causa efectos adversos sobre el crecimiento de las plantas, pero requieren 30 días más para recuperar el nivel de biomasa que tenían antes del corte. Sin embargo, para llegar a resultados concluyentes que permitan hacer recomendaciones de manejo sustentable del recurso, se recomienda hacer un experimento de cosecha semicomercial o comercial, con una periodicidad de cuatro meses y un mínimo de tres réplicas experimentales y tres testigos, alternados en la distribución de los mantos seleccionados, y medir la recuperación en términos de biomasa y el efecto sobre el crecimiento de las frondas. No se recomienda hacer experimentos sobre la profundidad de cosecha, debido a que la mayor parte de la biomasa de esta especie se encuentra

however, this depth must be specified as the cut limit.

## CONCLUSIONS

The growth rate of *M. pyrifera* fronds from Bahía Tortugas, BCS, presents seasonal variation, with maximum values in winter and fall and minimum in spring and summer, which could be related to temperature and nutrient conditions present in the environment.

The results obtained suggest that these beds are not adversely affected by a trimestrial harvest; however, in order to reach conclusive results, more experiments need to be conducted that have a maximum harvesting frequency of four months in order to reach 100% recovery of the canopy biomass. The regulations that exist in Mexico for the harvesting of this species are insufficient to adequately preserve it, and more experiments should be conducted to propose measures for the management of this resource.

## ACKNOWLEDGEMENTS

Thanks to the Consejo del Sistema Nacional de Educación Tecnológica (COSNET) for financial support, to Margarita Casas-Valdez, director of the M.Sc. thesis from where the information was obtained, and to the colleagues who participated in the dives.

English translation by Jennifer Davis.

---

de la superficie hasta 1 m de profundidad, pero se debe especificar que esta profundidad debe ser el límite de corte.

## CONCLUSIONES

La tasa de crecimiento de frondas de *M. pyrifera* en bahía Tortugas, BCS, presenta una variación estacional, con valores máximos en invierno y otoño y mínimos en primavera y verano, los cuales podrían estar relacionados con las condiciones de temperatura y nutrientes que se presentan en el ambiente.

Los resultados obtenidos sugieren que la cosecha trimestral de estos mantos no presenta efectos desfavorables; sin embargo, para llegar

a resultados concluyentes, se recomienda realizar otros experimentos, con una frecuencia máxima de cosecha de cuatro meses para lograr la recuperación del 100% de la biomasa superficial. Las medidas regulatorias que existen en México para la cosecha de esta especie son insuficientes para una adecuada conservación, por lo que se deberá continuar con los experimentos de cosecha para proponer medidas de regulación de este recurso.

#### AGRADECIMIENTOS

Se agradece el apoyo financiero otorgado por el Consejo del Sistema Nacional de Educación Tecnológica (COSNET), así como a Margarita Casas Valdez, directora de la tesis de maestría de donde proviene la información, y a los compañeros que participaron en las actividades de buceo.

#### REFERENCIAS

- Barilotti, C., McPeak, R.H. and Dayton, P.K. (1985). Experimental studies of the effects of commercial kelp harvesting in central and southern California *Macrocystis pyrifera* kelp beds. **Calif. Fish and Game**, 71(1): 4-20.
- Burgman, M.A. and Gerard, V.A. (1990). A stage-structured, stochastic population model for the giant kelp *Macrocystis pyrifera*. **Mar. Biol.**, 105: 15-23.
- Casas-Valdez, M.M., Hernández-Carmona, G., Torres-Villegas, J.R. y Sánchez-Rodríguez, I. (1985). Evaluación de los mantos de *Macrocystis pyrifera* (sargazo gigante) en la Península de Baja California (verano de 1982). **Inv. Mar. CICIMAR**, 2(1): 1-17.
- Clendenning, K.A. (1971). Photosynthesis and general development in *Macrocystis pyrifera*. In: W.J. North (ed.), **The Biology of Giant Kelp Beds (*Macrocystis pyrifera*) in California**. Nova Hedwigia, 32: 169-190.
- Coon, D. (1981). Studies of whole plant growth in *Macrocystis pyrifera*. **Bot. Mar.**, 24: 19-27.
- Chapman, A.R.O. and Cragie, J.S. (1977). Seasonal growth of *Laminaria longicuris*: relations with dissolved inorganic nutrients and internal reserves of nitrogen. **Mar. Biol.**, 40: 197-205.
- Chapman, A.R.O. and Lindley, J.E. (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, A.R.O., Markham, J.W. and Luning, K. (1978). Effect of nitrate concentration on the growth physiology of *Laminaria saccharina* (Phaeophyta) in culture. **J. Phycol.**, 14: 195-198.
- Gerard, V.A. (1982). Growth and utilization of internal nitrogen reserves by the giant kelp *Macrocystis pyrifera* in a low nitrogen environment. **Mar. Biol.**, 66: 27-35.
- González-Fragoso, J., Ibarra-Obando, S.A. and North, W.J. (1991). Frond elongation rates of shallow water *Macrocystis pyrifera* (L.) Ag. in northern Baja California, Mexico. **J. Phycol.**, 3: 311-318.
- Hernández-Carmona, G. (1987). Recuperación de los mantos de "sargazo gigante" *Macrocystis pyrifera* en Baja California, después del fenómeno de "El Niño" (1982-83). En: M.E. Ramírez Rodríguez (ed.), **Memorias del Simposium sobre Investigación en Biología y Oceanografía Pesquera en México**. La Paz, BCS, México, pp. 147-154.
- Hernández-Carmona, G., Rodríguez-Montesinos, Y.E., Torres-Villegas, J.R., Sánchez-Rodríguez, I. y Vilchis, M.A. (1989a). Evaluación de los mantos de *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyta, Laminariales) en Baja California, México. I. Invierno 1985-1986. **Ciencias Marinas**, 15(2): 1-27.
- Hernández-Carmona, G., Rodríguez-Montesinos, Y.E., Torres-Villegas, J.R., Sánchez-Rodríguez, I., Vilchis, M.A. y García de la Rosa, O. (1989b). Evaluación de los mantos de *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyta, Laminariales) en Baja California, México. II. Primavera 1986. **Ciencias Marinas**, 15(4): 117-140.
- Hernández-Carmona, G., Rodríguez-Montesinos, Y.E., Casas-Valdez, M.M., Vilchis, M.A. y Sánchez-Rodríguez, I. (1991). Evaluación de los mantos de *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyta, Laminariales) en Baja California, México. III. Verano 1986 y variación estacional. **Ciencias Marinas**, 17(4): 121-145.

- Jackson, G.A. (1977). Nutrients and production of giant kelp (*Macrocystis pyrifera*), of Southern California. **Limnol. Oceanogr.**, 22(1): 979-995.
- Jackson, G.A. (1987). Modeling the growth and harvest yield of the giant kelp *Macrocystis pyrifera*. **Mar. Biol.**, 95: 611-624.
- McCleneghan, K. and Houk, J.L. (1985). The effect of canopy removal on holdfast growth in *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyta: Laminariales). **Calif. Fish and Game**, 71(1): 21-27.
- Miller, D.J. and Geibel, J.J. (1973). Summary of blue rockfish and lingcod life histories; a reef ecology study; and giant kelp, *Macrocystis pyrifera*, experiments in Monterey Bay, California. Calif. Dept. Fish and Game, **Fish Bull.**, (158): 1-137.
- North, W.J. (1971). Growth of the individual fronds of the natural giant kelp, *Macrocystis*. In: W.J. North (ed.), **The Biology of Giant Kelp Beds (*Macrocystis*) in California**. Nova Hedwigia, 32: 123-168.
- North, W.J. and Schaefer, M.B. (1964). An investigation of the effects of discharged waste on kelp. **State Water Quality Control Board**, USA, 26: 125.
- North, W.J., Gerard, V.A. and Kuwabara, J.S. (1982). Farming *Macrocystis* at coastal and oceanic sites. In: L.M. Srivastava (ed.), **Synthetic and Degradative Processes in Marine Macrophytes**. Walter de Gruyter and Co., Berlin, pp. 247-262.
- Wheeler, P.A. and North, W.J. (1980). Effect of nitrogen supply on nitrogen content and growth rate of juvenile *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyta) sporophytes. **J. Phycol.**, 16: 577-582.
- Zar, J.H. (1974). **Biostatistical Analysis**. Prentice Hall, 620 pp.
- 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. of Southern California**, USA, 182 pp.
- Zimmerman, R.C. and Kremer, J.N. (1986). *In situ* growth and chemical composition of the giant kelp, *Macrocystis pyrifera*: response to temporal changes in ambient nutrient availability. **Mar. Ecol.**, 27: 77-285.