

UNIVERSIDAD DE CANTABRIA



E.T.S. INGENIEROS DE CAMINOS, CANALES Y PUERTOS.

DPTO. DE CIENCIAS Y TÉCNICAS DEL AGUA Y DEL MEDIO AMBIENTE.

AREA DE ECOLOGÍA

TESIS DOCTORAL

CONTRIBUCIÓN AL CONOCIMIENTO DEL ERIZO DE MAR *Paracentrotus lividus* (LAMARCK, 1816) EN EL MAR CANTÁBRICO: CICLO GONADAL Y DINÁMICA DE POBLACIONES

Presentada por: **JOSÉ MANUEL GONZÁLEZ IRUSTA**

Dirigida por: **JUAN CARLOS CANTERAS JORDANA**
GERARDO GARCÍA-CASTRILLO RIESGO

Santander, julio 2009

3.3. RESULTADOS

3.3.1. PORCENTAJE DE HUMEDAD DE LA GÓNADA

El porcentaje de humedad en la gónada (P.H.G.) fue determinado para todos los erizos en las cinco poblaciones estudiadas y durante los 17 meses que duró el estudio. Este porcentaje se calculó aplicando la siguiente fórmula:

$$P.H.G. = 100 - \left[\frac{P.S.G}{P.H.G} \times 100 \right]$$

Donde:

P.S.G. → Peso seco de la gónada y P.H.G. → Peso húmedo de la gónada

Los valores del P.H.G. oscilaron entre un mínimo de 57,9% y un máximo de 95,3% si bien los resultados se encuentran muy agrupados en torno al 80%. Tras el estudio del gráfico control se decidió eliminar los valores de humedad superiores al 90% e inferiores al 70% (valores límite determinados por el gráfico control), para evitar el efecto de los valores atípicos. El efecto del tiempo y del desarrollo gonadal sobre el porcentaje de humedad fue analizado mediante pruebas de contraste de medias.

3.3.1.1. Efecto del tiempo (variación mensual) sobre el P.H.G.

Se contrastaron los valores medios mensuales mediante el Test no paramétrico de Kruskal-Wallis (Tabla 3.3.1.1).

	Porcentaje de humedad de la gónada
Chi-cuadrado	224,968
gl	16
Sig. asintót.	,000

Tabla 3.3.1.1. Resultados de la prueba de Kruskal-Wallis con el PHG como variable dependiente y el tiempo como factor.

El resultado del test muestra que existen diferencias significativas en función del tiempo. Estas diferencias se observan claramente en la Figura 3.3.1.1.

Los valores de humedad descienden desde valores máximos al inicio del verano (cercanos al 83%), hasta valores cinco puntos por debajo al finalizar la época estival. Con la llegada del otoño se produce un repunte al que sigue una brusca caída durante el mes de diciembre, alcanzándose los valores más bajos del estudio a finales de este mes. Tras esto, los valores de humedad vuelven a incrementarse de manera paulatina hasta el mes de abril, manteniéndose más o menos constantes hasta el mes de agosto, mes en el que se produce un nuevo descenso.

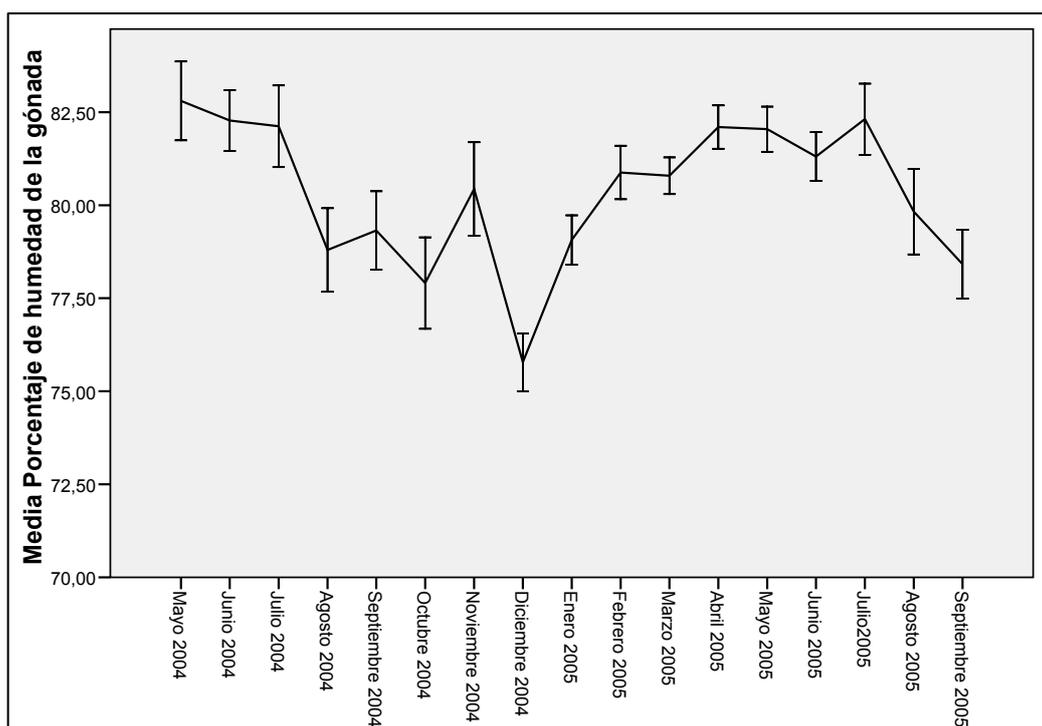


Figura 3.3.1.1. Variación del porcentaje de humedad medio mensual a lo largo del periodo de estudio. Las barras de error muestran un índice de confianza para la media del 95%

Además de analizar el efecto del tiempo sobre el porcentaje de humedad, se ha procedido a realizar comparaciones de medias por parejas mediante el análisis *post-hoc* T3 de Dunnet. En la Tabla 3.3.1.2 se muestran los meses que mostraron diferencias significativas entre sí y que además eran consecutivos, lo que permite diferenciar los picos en el porcentaje de humedad que produjeron diferencias significativas.

Meses	P-valor
Julio 04-Agosto 04	,006
Noviembre 04-Diciembre 04	,000
Diciembre 04-Enero 05	,000
Enero 05-Febrero 05	,041

Tabla 3.3.1.2. Meses consecutivos que presentaron diferencias significativas entre sí en el análisis T3 de Dunnet.

3.3.1.2. Efecto de la fase gonadal sobre el P.H.G.

Cada erizo que fue estudiado histológicamente al igual que el resto de erizos fue también pesado y medido, por lo que es posible calcular su porcentaje de humedad y de esta forma relacionarlo con el desarrollo gonadal.

Las fases iniciales son las que muestran menores grados de humedad, incrementándose a medida que se desarrolla la gónada, alcanzando valores máximos durante las fases 4 y 5 (Figura 3.3.1.2).

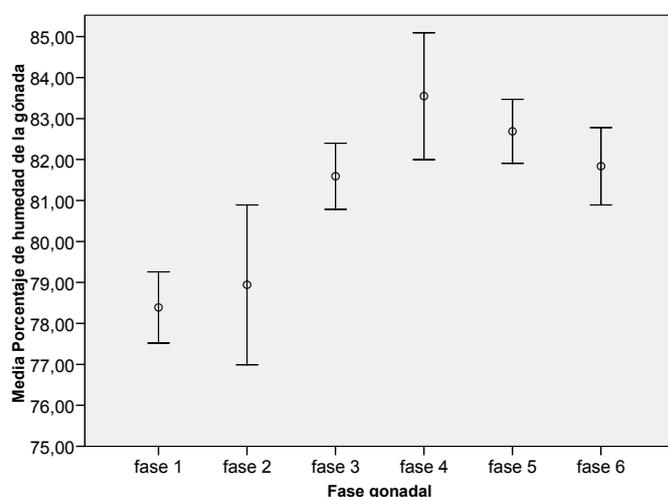


Figura 3.3.1.2. Variación del porcentaje medio de humedad entre las distintas fases gonadales. Las barras laterales representan un índice de confianza del 95% para la media.

Las diferencias en el valor del P.H.G. entre las distintas fases gonadales observadas en la Figura 3.3.1.2 se analizaron mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis.

Los resultados de este análisis se muestran en la Tabla 3.3.1.3, demostrando el efecto significativo del desarrollo gonadal en el porcentaje de humedad de la gónada.

	Porcentaje de humedad de la gónada
Chi-Cuadrado	63,97
gl	5
Sig. Asint.	,000

Tabla 3.3.1.3. Resultados del análisis de Kruskal-Wallis con el PHG como variable dependiente y la fase gonadal como variable de agrupación.

Además de realizar un análisis de comparación de medias para el conjunto de fases, se realizó un análisis post-hoc de comparación por parejas, mediante la prueba T3 de Dunnet. Los resultados se muestran en la Tabla 3.3.1.4.

(I) Fase gonadal	(J) Fase gonadal	Diferencia de medias (I-J)	Error típico	Sig.	Intervalo de confianza al 95%	
					Límite inferior	Límite superior
fase 1	fase 2	-,77507	,96744	,999	-3,8035	2,2534
	fase 3	-2,75463*	,58480	,000	-4,4979	-1,0114
	fase 4	-4,35098*	,83827	,000	-6,9347	-1,7673
	fase 5	-4,28998*	,56475	,000	-5,9650	-2,6149
	fase 6	-3,14614*	,60336	,000	-4,9317	-1,3606
fase 2	fase 1	,77507	,96744	,999	-2,2534	3,8035
	fase 3	-1,97956	,96660	,487	-5,0092	1,0501
	fase 4	-3,57591*	1,13799	,042	-7,0763	-,0756
	fase 5	-3,51491*	,95460	,012	-6,5146	-,5152
	fase 6	-2,37108	,97794	,249	-5,4245	,6823
fase 3	fase 1	2,75463*	,58480	,000	1,0114	4,4979
	fase 2	1,97956	,96660	,487	-1,0501	5,0092
	fase 4	-1,59635	,83730	,591	-4,1824	,9897
	fase 5	-1,53536	,56331	,106	-3,2214	,1506
	fase 6	-,39152	,60201	1,000	-2,1855	1,4025
fase 4	fase 1	4,35098*	,83827	,000	1,7673	6,9347
	fase 2	3,57591*	1,13799	,042	,0756	7,0763
	fase 3	1,59635	,83730	,591	-,9897	4,1824
	fase 5	,06099	,82342	1,000	-2,4872	2,6092
	fase 6	1,20483	,85037	,911	-1,4097	3,8194
fase 5	fase 1	4,28998*	,56475	,000	2,6149	5,9650
	fase 2	3,51491*	,95460	,012	,5152	6,5146
	fase 3	1,53536	,56331	,106	-,1506	3,2214
	fase 4	-,06099	,82342	1,000	-2,6092	2,4872
	fase 6	1,14384	,58255	,537	-,5846	2,8723
fase 6	fase 1	3,14614*	,60336	,000	1,3606	4,9317
	fase 2	2,37108	,97794	,249	-,6823	5,4245
	fase 3	,39152	,60201	1,000	-1,4025	2,1855
	fase 4	-1,20483	,85037	,911	-3,8194	1,4097
	fase 5	-1,14384	,58255	,537	-2,8723	,5846

Tabla 3.3.1.4. Análisis de comparación múltiple T3 de Dunnet del porcentaje de humedad medio entre las distintas fases gonadales.

La fase I presenta diferencias altamente significativas ($p < 0,01$) en sus porcentajes de humedad con el resto de fases, a excepción de la fase II. Esta primera fase es la que muestra unos porcentajes de humedad más diferenciados del resto y además presenta los valores medios más bajos.

La fase II por su parte no muestra diferencias significativas ni con la fase I ni con la fase III, pero sí con las fases IV y V.

Por último, las fases III, IV, V y VI no muestran diferencias estadísticamente significativas entre sí.

3.3.1.3. Relación entre el porcentaje de humedad y el índice gonadal húmedo

La relación entre el porcentaje de humedad y el índice gonadal húmedo fue analizada mediante un análisis de regresión de estimación curvilínea, con el objeto de probar varios modelos, seleccionando el que mostró un mejor ajuste. En este caso, el modelo cúbico fue seleccionado por presentar el mayor R^2 , pese a lo cual fue excepcionalmente bajo (0,047).

Este modelo es estadísticamente muy significativo ($p < 0,01$), sin embargo explica un porcentaje mínimo de la varianza total del I.G.H., menos del 5%. Esto significa que la mayor parte del porcentaje de la varianza observada para este índice no está relacionada con la humedad.



Figura 3.3.1.3. Primer plano de la gónada de una hembra de erizo del hábitat intermareal. El valor medio de humedad de las gónadas analizadas a lo largo del estudio fue del 80%, a pesar de lo cual su efecto sobre el índice gonadal es mínimo ($R^2 = 0,047$).

3.3.2. RELACIONES BIOMÉTRICAS

Como parte del estudio del ciclo gonadal se han obtenido una serie de datos accesorios sobre características biométricas de la especie que se analizan en este punto. Aunque son muchas las variables que han sido analizadas, solo se muestran los resultados más interesantes.

3.3.2.1. Relación entre el color y el diámetro

El color de los individuos y concretamente la variación de su distribución ha sido analizada entre los distintos ejemplares recolectados. Se distinguieron cinco grupos de color distintos: lila, verde, negro, blanco y marrón.

El lila incluye desde el violeta hasta el rosado, mientras que el verde incluye desde el verde oscuro hasta el verde muy claro, casi amarillo. Dentro del negro también se incluían erizos con ciertas tonalidades verdes o lilas pero tan oscuras que costaba distinguirlas y dentro del blanco también se introdujeron algunos erizos con ligeras tonalidades rosadas (Tabla 3.3.2.1 y Figura 3.3.2.1).

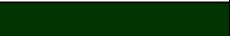
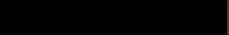
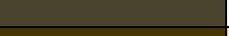
LILA	VERDE	NEGRO	MARRÓN
			
			
			BLANCO
			
			

Tabla 3.3.2.1. Algunas de las posibles tonalidades presentes en *P. lividus* y su clasificación dentro de los cinco grupos de color seleccionados.

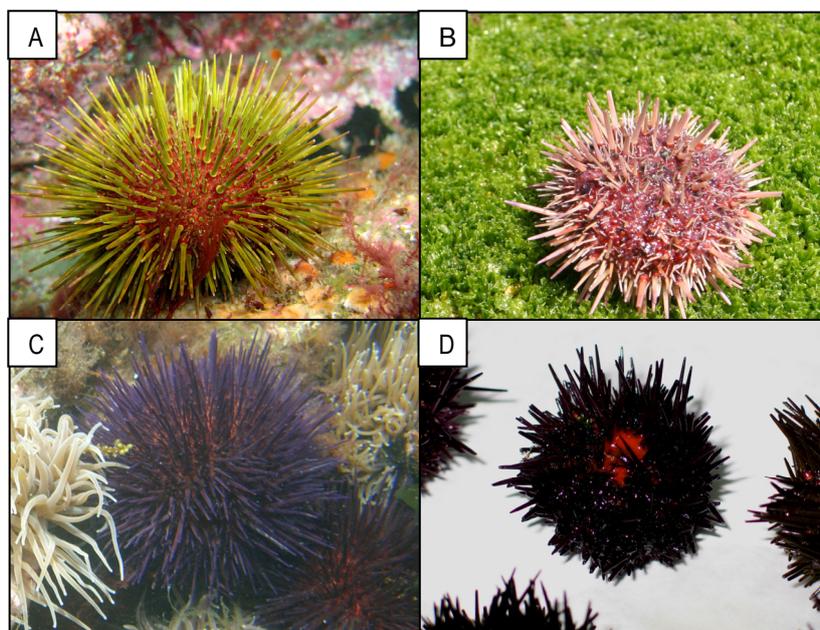


Figura 3.3.2.1. Varios ejemplares de *P. lividus* de distintos colores, desde el blanco rosado del erizo B, hasta el lila muy oscuro, prácticamente negro del erizo D.

De entre los 1235 erizos analizados (Tabla 3.3.2.2), a 171 erizos no se les asignó un color y han sido considerados como valores perdidos en el análisis. Para los erizos restantes (1064) la distribución de colores es la siguiente: el color más frecuente es el verde (con un 48,8% del total), seguido del lila (36,1% del total). El resto de colores son minoritarios y juntos suman menos del 16%. Dentro de estos tres colores restantes, el más frecuente es el negro (9.9%), seguido del marrón (3%) y por último el blanco (2.3%).

		Frecuencia	Porcentaje	Porcentaje válido	Porcentaje acumulado
Válidos	Violeta	384	31,1	36,1	36,1
	Verde	519	42,0	48,8	84,9
	Negro	105	8,5	9,9	94,7
	Blanco	24	1,9	2,3	97,0
	Marrón	32	2,6	3,0	100,0
	Total	1064	86,2	100,0	
Perdidos	Sistema	171	13,8		
Total		1235	100,0		

Tabla 3.3.2.2. Frecuencia de colores en el conjunto de erizos analizados para el estudio del ciclo gonadal.

Tras observar la distribución de colores se pasó a analizar si existía alguna diferencia en el diámetro de los erizos en función del color. Para ello, se realizó un análisis de comparación de medias para datos no paramétricos, mediante el test de Kruskal-Wallis.

El color se introdujo como variable de agrupación y el diámetro como variable dependiente. Los diámetros medios para cada color se presentan en la Tabla 3.3.2.3.

	N	Media	Desviación típica	Error típico	Intervalo de confianza para la media al 95%		Mínimo	Máximo
					Límite inferior	Límite superior		
Violeta	384	45,1764	13,21124	,67418	43,8509	46,5020	28,50	72,00
Verde	519	44,6642	13,41652	,58892	43,5072	45,8211	28,00	72,00
Negro	105	39,3911	10,72172	1,04633	37,3162	41,4660	28,13	70,50
Blanco	24	40,0833	11,11469	2,26878	35,3900	44,7767	28,50	61,00
Marrón	32	41,2748	13,44026	2,37593	36,4291	46,1206	28,00	70,00
Total	1064	44,1234	13,15892	,40341	43,3318	44,9150	28,00	72,00

Tabla 3.3.2.3. Estadísticos descriptivos del diámetro para cada uno de los cinco colores analizados en el conjunto de la población de erizos estudiados.

En esta tabla se observa que el color blanco, el color negro y el color marrón muestran diámetros medios sensiblemente inferiores a los de los colores verde y lila. Además, el resultado del análisis de Kruskal-Wallis muestra que existen diferencias altamente significativas en el diámetro en función del color (Tabla 3.3.2.4).

	Diámetro
Chi-cuadrado	22,252
gl	4
Sig. asintót.	,000

Tabla 3.3.2.4. Resultados del test de Kruskal-Wallis de comparación de medias para la variable dependiente diámetro y la variable de agrupación color.

La razón para las diferencias observadas en el diámetro medio entre los distintos colores puede ser consecuencia de diferencias cromáticas entre los erizos de submareal (con tallas grandes) y los erizos de intermareal (con tallas pequeñas). Para comprobar este extremo se procedió a analizar el efecto del color sobre el diámetro para los erizos divididos en función del hábitat.

Lo primero que se analizó fue la distribución de colores entre los erizos de intermareal. Los resultados del análisis se muestran en la Tabla 3.3.2.5. En esta tabla se observa que la proporción de erizos de color negro entre los erizos de intermareal aumenta casi un 3%, desde el 9.9 % de la población total, hasta el 12.5 % en los erizos de intermareal.

Además, en los erizos de submareal el porcentaje de erizos de color negro es de tan solo un 5,5 % (Tabla 3.3.2.6).

		Frecuencia	Porcentaje	Porcentaje válido	Porcentaje acumulado
Válidos	Violeta	225	30,0	33,8	33,8
	Verde	317	42,3	47,7	81,5
	Negro	83	11,1	12,5	94,0
	Blanco	18	2,4	2,7	96,7
	Marrón	22	2,9	3,3	100,0
	Total	665	88,8	100,0	
Perdidos	Sistema	84	11,2		
Total		749	100,0		

Tabla 3.3.2.5. Frecuencia de colores en los erizos de intermareal.

		Frecuencia	Porcentaje	Porcentaje válido	Porcentaje acumulado
Válidos	Violeta	159	32,7	39,8	39,8
	Verde	202	41,6	50,6	90,5
	Negro	22	4,5	5,5	96,0
	Blanco	6	1,2	1,5	97,5
	Marrón	10	2,1	2,5	100,0
	Total	399	82,1	100,0	
Perdidos	Sistema	87	17,9		
Total		486	100,0		

Tabla 3.3.2.6. Frecuencia de colores en los erizos de submareal.

Por último, se realizó un análisis del efecto del color sobre el diámetro para las poblaciones de intermareal y submareal analizadas de manera separada (Tabla 3.3.2.7 y 3.3.2.8, respectivamente).

Este análisis no muestra diferencias significativas en los diámetros medios de cada color, a diferencia de lo observado en el conjunto de poblaciones. Es decir, una vez eliminados los distintos hábitats los colores se distribuyen de manera homogénea entre todos los rangos de tallas.

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	72,572	4	18,143	2,071	,083
Intra-grupos	5780,783	660	8,759		
Total	5853,355	664			

Tabla 3.3.2.7. Resultado del ANOVA en los erizos de intermareal realizado con el diámetro como variable dependiente y el color como factor.

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	96.074	4	24.019	1.242	.293
Intra-grupos	7619.123	394	19.338		
Total	7715.197	398			

Tabla 3.3.2.8. Resultado del ANOVA en los erizos de submareal realizado con el diámetro como variable dependiente y el color como factor.

3.3.2.2. Relación entre el diámetro y la altura

La relación entre el diámetro y la altura fue analizada mediante un análisis de regresión, donde se consideró el diámetro como la variable dependiente.

Se utilizaron los datos de las poblaciones de intermareal (tallas pequeñas) y submareal (tallas grandes) de manera conjunta. Tras revisar todos los modelos posibles se seleccionó el modelo lineal por ser el que proporciona el mejor ajuste.

La Tabla 3.3.2.9 muestra que existe una gran correlación entre el diámetro y la altura. El porcentaje de varianza explicada por la variable independiente es del 95,3%, por lo que el modelo es muy representativo. La Tabla 3.3.2.10 por su parte muestra los coeficientes del modelo lineal. La recta que relaciona ambas variables, representada en la Figura 3.3.2.2 tiene la siguiente expresión:

$$\text{Diámetro} = (1,758 * \text{Altura}) + 5,039$$

La nube de puntos tanto de los erizos de submareal como de los erizos de intermareal se ajusta de una manera muy clara a la recta, si bien existe una mayor dispersión en los erizos de submareal, con tallas más grandes.

Ecuación	Resumen del modelo					Estimaciones de los parámetros	
	R cuadrado	F	gl1	gl2	Sig.	Constante	b1
Lineal	,952	23597,758	1	1198	,000	5,039	1,758

Tabla 3.3.2.9. Resumen del modelo de regresión entre la variable dependiente diámetro y la variable independiente altura con estimaciones de los parámetros.

	Coeficientes no estandarizados		Coeficientes estandarizados	t	Sig.
	B	Error típico	Beta		
Diámetro	,539	,003	,976	159,160	,000
(Constante)	-1,541	,157		-9,802	,000

Tabla 3.3.2.10. Tabla de coeficientes del modelo de regresión.

Es importante tener en cuenta que los dos rangos de tallas establecidos en los erizos de intermareal y submareal no proporcionan una distribución completa de rangos de tallas, sino que estas se agrupan en dos conjuntos de datos en torno a los 35 mm (los erizos de intermareal) y a 65 mm (los erizos de submareal).

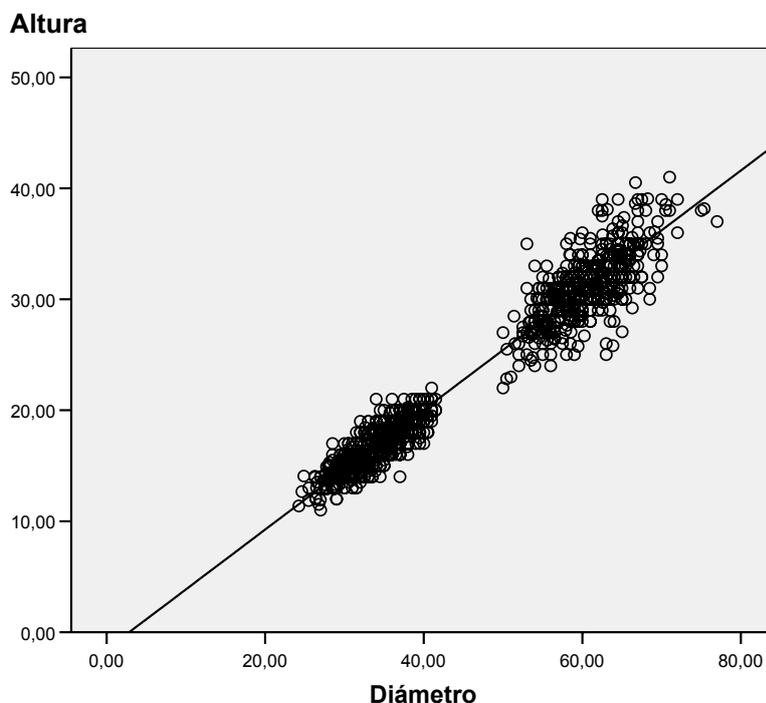


Figura 3.3.2.2. Representación del modelo lineal frente a los valores observados. Tanto el diámetro como la altura se expresan en milímetros.

Además de analizar la relación entre diámetro y altura, se ha estudiado las variaciones del **índice de aplanamiento**. Esta es una variable que permite conocer la mayor o menor altura del erizo en relación a su diámetro y se calcula como el cociente entre la altura y el diámetro del erizo. Esta variable puede verse afectada por distintos factores, que pueden modificar el crecimiento del erizo, induciendo un mayor o menor crecimiento en altura. Los factores analizados son: *hábitat*, *localidad*, *sexo* y *color*. El diámetro ha sido introducido como covariable, dada la distinta talla media entre los erizos de los distintos hábitats.

El estudio del posible efecto de estos factores sobre el índice de aplanamiento se realizó mediante un ANCOVA, donde dichos factores actuaban como fuentes de variación, el índice de aplanamiento como variable dependiente (con la denominación: *RelaciónDyH*) y el diámetro como covariable.

Las Tablas 3.3.2.12 y 3.3.2.13 sintetizan los resultados de este análisis. La homogeneidad de las varianzas fue comprobada mediante el Test de Levene (Tabla 3.3.2.11). Los únicos factores que muestran una influencia significativa sobre la variable dependiente son el hábitat y la localidad. El diámetro no muestra un efecto significativo sobre el valor de la variable dependiente.

Las diferencias en el valor medio del índice de aplanamiento entre las distintas poblaciones, pueden verse en la Tabla 3.3.2.12 y 3.3.2.13.

F	gl1	gl2	Significación
1,152	48	984	,225

Tabla 3.3.2.11. Contraste de Levene de la igualdad de la varianzas del error en la variable dependiente Relación Dy H

	N	Media	Intervalo de confianza para la media al 95%		Mínimo	Máximo
			Límite inferior	Límite superior		
Islares submareal	241	,5145	,5098	,5192	,40	,66
Islares intermareal	230	,4918	,4880	,4957	,41	,57
Fonfría submareal	235	,5162	,5116	,5208	,40	,62
Fonfría intermareal	240	,4894	,4848	,4940	,38	,59
Arnía	254	,4959	,4921	,4998	,42	,62
Total	1200	,5015	,4995	,5036	,38	,66

Tabla 3.3.2.12. Tabla de estadísticos descriptivos en la que se muestran los valores del índice de aplanamiento para las cinco poblaciones analizadas.

Fuente	Suma de cuadrados tipo III	gl	Media cuadrática	F	Significación
Modelo corregido	,170 ^a	49	,003	3,018	,000
Intersección	1,413	1	1,413	1225,622	,000
Diámetro	,001	1	,001	1,076	,300
localida	,007	2	,004	3,065	,047
habitat	,020	1	,020	17,741	,000
Color	,006	4	,002	1,306	,266
Sexo	,001	1	,001	,794	,373
localida * habitat	,003	1	,003	2,439	,119
localida * Color	,008	8	,001	,851	,558
habitat * Color	,006	4	,001	1,225	,298
localida * habitat * Color	,009	4	,002	1,894	,109
localida * Sexo	,001	2	,000	,332	,717
habitat * Sexo	,000	1	,000	,403	,526
localida * habitat * Sexo	,000	1	,000	,431	,512
Color * Sexo	,005	4	,001	1,106	,352
localida * Color * Sexo	,003	8	,000	,313	,961
habitat * Color * Sexo	,004	4	,001	,969	,424
localida * habitat * Color * Sexo	,003	3	,001	,870	,456
Error	1,124	975	,001		
Total	258,163	1025			
Total corregida	1,294	1024			

Tabla 3.3.2.13. Resultados del ANCOVA con la Relación DyH como variable dependiente, el diámetro como covariable y el color, el sexo, la localidad y el hábitat como factores.

La población con valores más altos es Fonfría submareal, con un valor de aplanamiento de 0,516 prácticamente igual al de Islares submareal, con un valor de 0,514. Estas dos poblaciones de submareal son las únicas que muestran valores superiores a 0,5 mientras que el resto de poblaciones, todas de intermareal, muestran valores inferiores a este valor. De los erizos de los charcos de marea los de Arnía muestran los valores más altos (0,496), mientras que Fonfría intermareal muestra los valores más bajos, con un índice de aplanamiento de 0,489.

3.3.2.3. Relación entre el Diámetro y el I.G.H.

La relación entre estas dos variables se analizó mediante un análisis de regresión. Se probaron varios modelos con objeto de elegir aquel que se ajustase de una manera más precisa a los datos observados. El diámetro se consideró la variable independiente, mientras que el índice gonadal húmedo (I.G.H.) se introdujo como variable dependiente.

Tras el análisis de los datos se eliminaron los erizos con I.G.H. inferiores a 0,5 y diámetros inferiores a 29 mm, para evitar la presencia de valores extremos. Para tratar de comprender mejor la relación entre estas dos variables, los datos se analizaron primero de manera conjunta y después separados en función del hábitat. De esta forma se observa la relación del I.G.H. con el diámetro tanto en el conjunto del espectro de tallas como en tallas pequeñas (erizos de intermareal) y tallas grandes (erizos de submareal).

El análisis de regresión para todo el espectro de tallas mostró valores muy similares para todos los modelos, con valores de R^2 inferiores al 2%, lo que indica que el diámetro explica escasamente la varianza observada en el I.G.H. (Tabla 3.3.2.14 y Figura 3.3.2.3).

R	R cuadrado	R cuadrado corregida	Error típico de la estimación
,123	,015	,014	5,083

Tabla 3.3.2.14. Resumen del modelo de regresión para el conjunto de tallas entre la variable dependiente I.G.H. y la variable independiente *diámetro*.

La relación entre el diámetro y el I.G.H. en el caso de los erizos de submareal no muestra una relación clara y no existe un modelo de regresión estadísticamente significativo ($p < 0,05$) que relacione ambas variables.

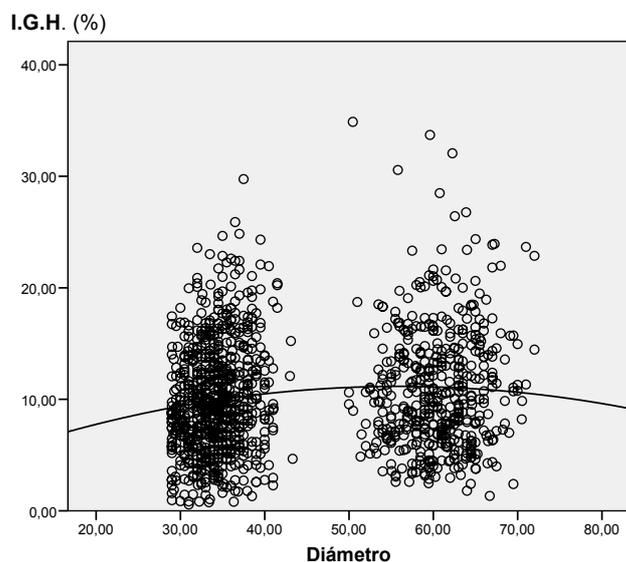


Figura 3.3.2.3. Representación del modelo cuadrático, que fue el que presentó un mayor R^2 (0,015). Los círculos negros representan los valores observados mientras que la línea negra representa los valores predichos por el modelo. La variabilidad es enorme, lo que explica el bajo valor del R^2 .

El porcentaje de varianza del I.G.H. explicado por el diámetro mejora sensiblemente en el caso de los erizos de intermareal respecto al análisis para el conjunto de datos. No obstante, este porcentaje sigue siendo muy bajo (3,4%, Tabla 3.3.2.15 y Figura 3.3.2.4).

R	R cuadrado	R cuadrado corregida	Error típico de la estimación
,185	,034	,033	4,817

Tabla 3.3.2.15. Resumen del modelo para las tallas de intermareal, con el I.G.H. como variable dependiente y el diámetro como var. independiente.

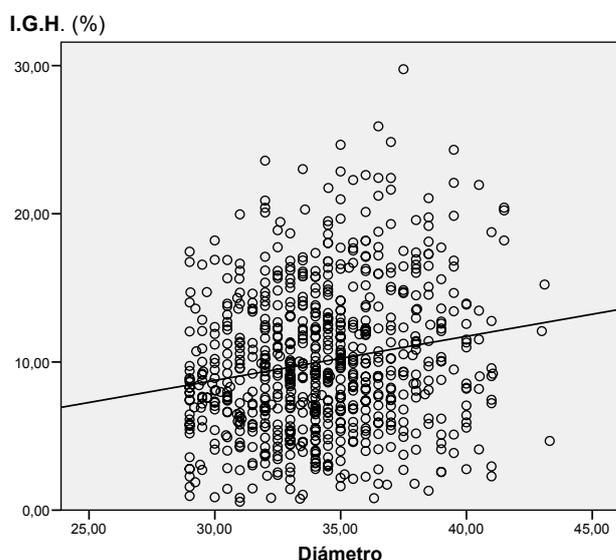


Figura 3.3.2.4. Representación de la recta de regresión frente a los valores observados en los erizos de intermareal. Los círculos negros representan los valores observados mientras que la línea negra representa los valores predichos por el modelo. La variabilidad es enorme, lo que explica el bajo valor del R^2

3.3.3. ANÁLISIS DEL ÍNDICE GONADAL HÚMEDO

El estudio de la variación del índice gonadal es una de las herramientas más utilizada en el análisis del ciclo reproductivo en equinoideos. En este capítulo se analiza la relación de este índice con distintas variables: *sexo, localidad, hábitat, tiempo y fase gonadal*.

El análisis de este índice se realizará en dos fases:

En la primera, el índice gonadal húmedo se utilizará como un indicador del tamaño gonadal, sin tener en cuenta su evolución en el tiempo.

De esta forma se obtiene información sobre el efecto que las distintas variables tienen sobre el tamaño de la gónada de los erizos, independientemente de la evolución de ésta con el tiempo como consecuencia del ciclo reproductivo.

La segunda fase del análisis es la más compleja e interesante y consiste en analizar la evolución del índice gonadal con el tiempo y el efecto que sobre esta evolución tienen las distintas variables estudiadas.

El análisis de la evolución del I.G.H. en el tiempo proporciona valiosa información sobre el ciclo reproductivo del erizo.

3.3.3.1 Análisis del tamaño gonadal

3.3.3.1.1. Influencia del sexo en el I.G.H.

La influencia del sexo en el I.G.H. para el conjunto de poblaciones ha sido analizada mediante la prueba T-Student de comparación de medias. Se ha empleado la variable *raizigh*, calculada como la raíz cuadrada del I.G.H., para ajustar la distribución de la variable dependiente a la distribución normal. Los resultados se muestran en la Tabla 3.3.3.1.

No existen diferencias estadísticamente significativas en función del sexo en el I.G.H. de los erizos. Este análisis se completó realizando la misma prueba para cada una de las cinco poblaciones por separado, obteniendo en todas el mismo resultado.

	Prueba de Levene para la igualdad de varianzas		Prueba T para la igualdad de medias		
	F	Sig.	t	gl	Sig. (bilateral)
raizigh Se han asumido varianzas iguales	4,128	,042	-,669	1205	,503
No se han asumido varianzas iguales			-,670	1198,956	,503

Tabla 3.3.3.1. Resultados de la prueba T-Student de comparación de medias aplicada al I.G.H. con el sexo como factor.

3.3.3.1.2. Influencia de la localidad en el I.G.H.

Para analizar el efecto de la localidad sobre el I.G.H. es necesario tener en cuenta las diferencias en diámetro que existen entre las localidades de Islares y Fonfría (con erizos de submareal e intermareal y por lo tanto con erizos de tallas grandes y pequeñas) y la localidad de Arnía (compuesta sólo de erizos de intermareal, con tallas pequeñas).

Estas diferencias en diámetro entre localidades pueden a su vez afectar a las diferencias observadas en el I.G.H., puesto que existe una pequeña pero significativa correlación

entre diámetro e índice gonadal en las primeras tallas de *P. lividus*. Aunque lo ideal hubiera sido realizar una ANOVA de dos vías con el diámetro como covariable y la localidad como factor, este análisis no es posible ya que no se cumple la premisa de homocedasticidad en la variable dependiente **I.G.H.** Por esta razón en este análisis se utilizó el **Índice Gonadal Inesgado (I.G.I.)** Como se ha descrito en el capítulo de Material y Métodos, la ventaja de este índice es que no se ve afectado por el diámetro, lo que permite realizar comparaciones entre localidades con distintos diámetros.

Para analizar el efecto de la localidad sobre el I.G.I. se realizó el análisis de comparación de medias de Kruskal-Wallis. Los resultados se muestran en la Tabla 3.3.3.2. Según estos resultados existen diferencias significativas en el I.G.I. en función de la localidad.

	I.G.I
Chi-cuadrado	57,660
gl	2
Sig. asintót.	,000

Tabla 3.3.3.2. Resultados del análisis de Kruskal-Wallis para la variable dependiente *I.G.I.* y la variable de agrupación *Localidad*.

Además, el análisis se completó mediante la comparación de medias por parejas con la prueba T3 de Dunnet. Los resultados se muestran en la Tabla 3.3.3.3.

(I) Localidad	(J) Localidad	Diferencia de medias (I-J)	Error típico	Sig.	Intervalo de confianza al 95%	
					Límite inferior	Límite superior
Islares	Fonfría	-,24520307*	,03286928	,000	-,3238331	-,1665731
	Arnía	-,01402227	,02177808	,889	-,0661692	,0381247
Fonfría	Islares	,24520307*	,03286928	,000	,1665731	,3238331
	Arnía	,23118080*	,02739638	,000	,1655772	,2967844
Arnía	Islares	,01402227	,02177808	,889	-,0381247	,0661692
	Fonfría	-,23118080*	,02739638	,000	-,2967844	-,1655772

Tabla 3.3.3.3. Resultados del análisis *post-hoc* de comparación múltiple T3 de Dunnet entre las tres localidades para la variable dependiente *I.G.I.*

Existen diferencias estadísticamente muy significativas entre Fonfría y el resto de localidades, mientras que Arnía e Islares no muestran diferencias significativas entre sí.

Los valores medios del I.G.I. y el I.G.H. para las tres localidades pueden verse en la Figura 3.3.3.1. Se observa como la influencia del diámetro apenas afecta a los valores

medios relativos de las tres localidades, si bien en el I.G.I. las diferencias entre Fonfría submareal y el resto de poblaciones se incrementan.

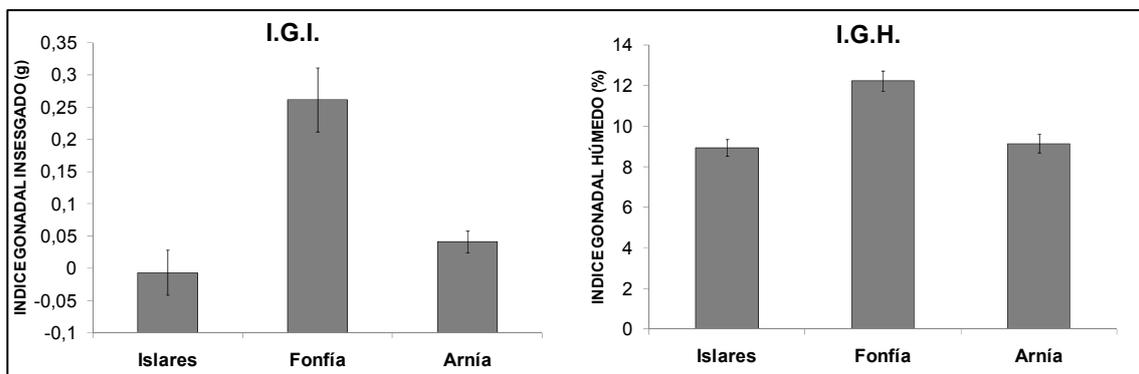


Figura 3.3.3.1. Valores medios del I.G. insegado y del índice gonadal húmedo para las tres localidades estudiadas. Las barras de error representan un intervalo de confianza del 95% respecto a la media.

3.3.3.1.3. Influencia del hábitat en el I.G.H.

Los dos hábitats analizados en este estudio (submareal e intermareal) presentan diámetros muy distintos, lo que obliga a tener en cuenta el posible efecto de esta variable en el análisis, como también sucede con la variable localidad.

No obstante, a diferencia de lo que ocurría en el análisis anterior, la variable dependiente (*raizigh*) agrupada en función del hábitat sí cumple la premisa de homocedasticidad (Tabla 3.3.3.4), por lo que el diámetro puede ser introducido como covariable en un ANCOVA. Los resultados de este análisis se muestran en la Tabla 3.3.3.5.

F	gl1	gl2	Significación
,319	1	1259	,573

Tabla 3.3.3.4. Resultados de la prueba de Levene sobre la igualdad de las varianzas del error.

Fuente	Suma de cuadrados tipo III	gl	Media cuadrática	F	Significación
Modelo corregido	22,776 ^a	2	11,388	17,633	,000
Intersección	23,131	1	23,131	35,817	,000
Diámetro	15,920	1	15,920	24,650	,000
habitat	9,671	1	9,671	14,975	,000
Error	812,440	1258	,646		
Total	12944,760	1261			
Total corregida	835,216	1260			

Tabla 3.3.3.5. Resultados del ANCOVA para la variable dependiente I.G.H., con el hábitat como factor y el diámetro como covariable. $R^2 = 0,027$

Los resultados del ANCOVA muestran que existen diferencias muy significativas en función del hábitat e independientemente del efecto del diámetro que además es también significativo.

No obstante, la influencia conjunta de ambas variables sobre la varianza observada es mínima ($R^2=0,027$) y explica menos del 3% de la varianza observada en el índice gonadal.

Esta influencia mínima del hábitat sobre el I.G.H. se observa también en los valores medios, que son bastante similares, con una diferencia entre ambos hábitats de tan solo 0,94% (10,84% el hábitat submareal y 9,9% el hábitat intermareal).

3.3.3.1.4. Influencia del hábitat y la localidad en el I.G.H.

Para comprobar el efecto conjunto de localidad y hábitat se creó la variable *Población*, como combinación de ambas. La nueva variable es de tipo nominal con cinco niveles de variación: Islares submareal (1), Islares intermareal (2), Fonfría submareal (3), Fonfría intermareal (4), y por último Arnía intermareal (5). Se recurrió a esta solución como consecuencia de la heterocedasticidad en las varianzas del error que impedía el uso de estadística paramétrica.

Las diferencias en el valor del índice gonadal insegmentado en las cinco poblaciones se analizaron mediante un análisis de Kruskal-Wallis con la nueva variable población como variable de agrupación y el I.G.I. (para eliminar el efecto del diámetro) como variable dependiente. Los resultados se muestran en la Tabla 3.3.3.6.

	INDICE GONADAL INSEGADO
Chi-cuadrado	88,076
gl	4
Sig. asintót.	,000

Tabla 3.3.3.6. Resultados del análisis de Kruskal-Wallis aplicado a la variable dependiente *I.G.I.*, con la variable *población* como factor de agrupación.

Existen diferencias estadísticamente muy significativas en el I.G. insegmentado de las distintas poblaciones analizadas. El análisis de Kruskal-Wallis se completó con la

prueba T3 de Dunnet de comparación múltiple. Los resultados se muestran en la Tabla 3.3.3.7 y en la Figura 3.3.3.2.

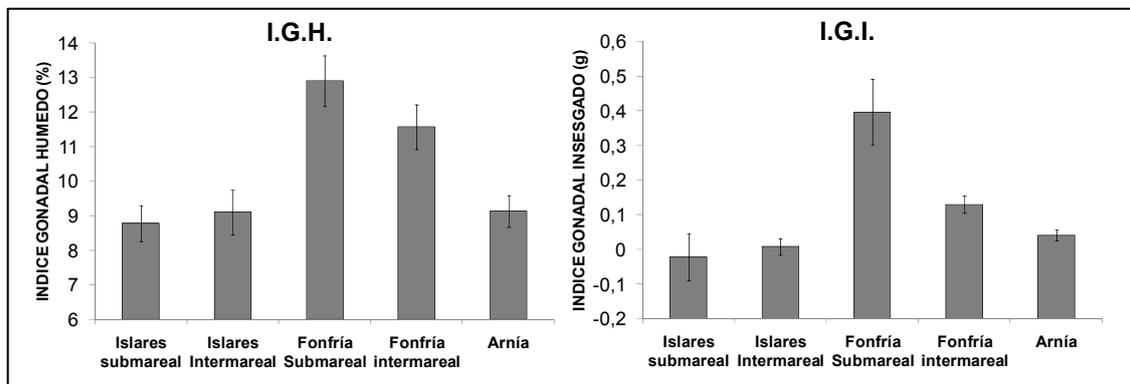


Figura 3.3.3.2. Valores medios del I.G.I. y del I.G.H. para las cinco poblaciones analizadas. Las barras de error representan intervalos de confianza del 95% para la media.

(I) Población	(J) Población	Diferencia de medias (I-J)	Error típico	Sig.	Intervalo de confianza al 95%	
					Límite inferior	Límite superior
Islares submareal	Islares intermareal	-,03064340	,03632673	,994	-,1330501	,0717633
	Fonfría submareal	-,41882276*	,05910920	,000	-,5851056	-,2525399
	Fonfría intermareal	-,15246899*	,03651366	,000	-,2553906	-,0495474
	Arnia	-,06376164	,03527233	,521	-,1632732	,0357499
Islares intermareal	Islares submareal	,03064340	,03632673	,994	-,0717633	,1330501
	Fonfría submareal	-,38817937*	,04966677	,000	-,5283093	-,2480494
	Fonfría intermareal	-,12182559*	,01749680	,000	-,1710156	-,0726355
	Arnia	-,03311825	,01473187	,223	-,0745495	,0083130
Fonfría submareal	Islares submareal	,41882276*	,05910920	,000	,2525399	,5851056
	Islares intermareal	,38817937*	,04966677	,000	,2480494	,5283093
	Fonfría intermareal	,26635378*	,04980366	,000	,1258486	,4068590
	Arnia	,35506112*	,04890086	,000	,2170267	,4930955
Fonfría intermareal	Islares submareal	,15246899*	,03651366	,000	,0495474	,2553906
	Islares intermareal	,12182559*	,01749680	,000	,0726355	,1710156
	Fonfría submareal	-,26635378*	,04980366	,000	-,4068590	-,1258486
	Arnia	,08870734*	,01518698	,000	,0459842	,1314305
Arnia	Islares submareal	,06376164	,03527233	,521	-,0357499	,1632732
	Islares intermareal	,03311825	,01473187	,223	-,0083130	,0745495
	Fonfría submareal	-,35506112*	,04890086	,000	-,4930955	-,2170267
	Fonfría intermareal	-,08870734*	,01518698	,000	-,1314305	-,0459842

Tabla 3.3.3.7. Resultados del análisis de comparación múltiple T3 de Dunnet entre las cinco poblaciones analizadas aplicado a la variable dependiente *I.G.I.*

Si observamos la Figura 3.3.3.2 podemos apreciar que tanto en el I.G.H. como en el I.G.I. la población con valores medios más elevados es Fonfría submareal (12,9 % y 0,396 g respectivamente), seguida de Fonfría intermareal (11,57 % y 0,13 g) si bien en el caso del I.G.H. ambas poblaciones muestran valores similares mientras que en el caso del I.G.I. la población de Fonfría submareal se separa claramente del resto. Ambas poblaciones presentan diferencias estadísticamente muy significativas con el resto de

poblaciones, que además no muestra diferencias estadísticamente significativas entre sí (Tabla 3.3.3.7).

Excepto las diferencias respecto a Fonfría intermareal, ambos índices apenas muestran diferencias importantes y presentan a Islares intermareal como la tercera población con mayor índice gonadal, seguida de Arnía y finalmente Islares submareal. El análisis de comparación múltiple confirma lo observado en el gráfico y muestra diferencias estadísticamente muy significativas entre las dos poblaciones de Fonfría y el resto, que a su vez muestran diferencias muy significativas entre sí. Las poblaciones de Islares y la población de Arnía no presentan diferencias significativas entre sí.

3.3.3.2. Evolución en el tiempo del I.G.H.

El estudio del I.G.H. tiene como objetivo más importante describir el ciclo reproductivo mediante las variaciones en el tiempo de dicho índice. Los descensos en el valor del I.G.H. están relacionados con puestas y los incrementos se consideran periodos de recuperación. La evolución del I.G.H. se ha analizado para todas las poblaciones de manera conjunta, así como separadas en función del hábitat, de la localidad o de ambos factores a la vez.

3.3.3.2.1. Evolución del I.G.H. para el conjunto de poblaciones

La Figura 3.3.3.3 muestra la evolución temporal del valor medio mensual del I.G.H. a lo largo del periodo de estudio para todos los erizos analizados de manera conjunta.

En mayo de 2004, el I.G.H. mostró un valor medio de 10,27%, dos puntos y medio menos que en el mismo mes del siguiente año. En el mes de junio de 2004, el valor medio del índice ascendió un 1%, mostrando la misma tendencia que en 2005, para posteriormente iniciar un descenso que se prolonga durante los dos meses siguientes. Este descenso estival es probablemente consecuencia de la primera puesta detectada en este estudio y reduce el valor del I.G.H. a un 6,88% en agosto de 2004, valor mínimo registrado en el estudio para este año.

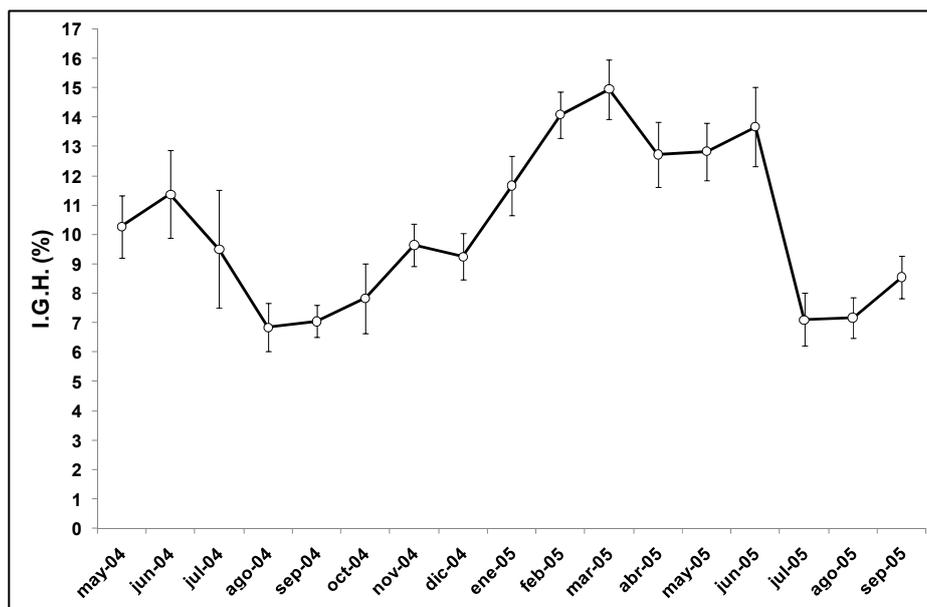


Figura 3.3.3.3. Evolución de los valores del I.G.H. en el tiempo para todas las poblaciones analizadas de manera conjunta. Las barras de error representan un intervalo de confianza para la media del 95%

A partir de agosto el índice gonadal comenzó una recuperación paulatina, que se extendió de manera prácticamente continua durante siete meses, hasta el mes de marzo de 2005, sólo interrumpida levemente durante el mes de enero. En este periodo el I.G.H. aumentó en nueve puntos porcentuales, alcanzando el valor máximo de 14,94%.

En el mes de abril se produce un pequeño descenso (hasta el 12,72%), que puede ser debido a una puesta primaveral, al que sigue una ligera recuperación durante los meses de mayo y junio.

Por último, se produce un segundo descenso en los valores del I.G.H. durante el mes de julio, de mucha más importancia que el primero, alcanzándose valores mínimos en el I.G.H. para el año 2005.

Para comprobar si el efecto del tiempo sobre el I.G.H. produce diferencias significativas entre los meses, así como para estudiar si las variaciones observadas en la Figura 3.3.3.3 en este índice son estadísticamente significativas, se realizó un análisis Kruskal-Wallis. Se utilizó la variable transformada *raízigh* para ajustar la distribución de los datos a la normal y se eliminaron los datos atípicos que más distorsionaban esta distribución. Los resultados del análisis se muestran en la Tabla 3.3.3.8.

	raizigh
Chi-cuadrado	431,930
gl	16
Sig. asintót.	,000

Tabla 3.3.3.8. Resultados del análisis de Kruskal-Wallis realizado para el conjunto de erizos sobre la variable dependiente: *raizigh* con el tiempo como factor de agrupación.

Los resultados demuestran que existen diferencias muy significativas entre los distintos meses. Además del análisis de Kruskal-Wallis, se realizó un análisis de comparación múltiple T3 de Dunnet, para ver las diferencias en el I.G.H. entre los distintos meses. Para facilitar la comprensión de los resultados solo se prestó atención a las diferencias existentes entre meses consecutivos, o entre los mismos meses de años distintos. Estos resultados se muestran en la Tabla 3.3.3.9. El descenso observado entre marzo y abril de 2005 no se ha incluido en la tabla porque no es significativo.

Meses con diferencias en el I.G.H. estadísticamente significativas	P-valor
Mayo 04-Mayo 05	,040
Enero 05- Febrero 05	*,051
Junio 05-Julio 05	,000

Tabla 3.3.3.9. En esta tabla se muestran parejas de meses consecutivos o iguales pero de distinto año, entre los que existen diferencias significativas según el análisis de comparación múltiple T3 de Dunnet. * Esta pareja de meses se incluyó a pesar de tener un porcentaje de error superior al 5%

3.3.3.2.2. Evolución del I.G.H. en función del hábitat

La evolución del I.G.H. en los **erizos de submareal** (Figura 3.3.3.4) es ligeramente diferente a la observada para el conjunto de poblaciones, así como para los erizos de intermareal, especialmente durante la época de puesta de 2004. En este periodo, el índice gonadal se incrementa de una manera notable entre junio y julio de 2004, en lugar del descenso observado en el conjunto de poblaciones. La caída del índice gonadal no se produjo en los erizos de submareal hasta el mes de agosto, un mes más tarde que lo observado para el conjunto de poblaciones.

Estas diferencias, son debidas principalmente a la población de Fonfría submareal, como se verá más adelante.

La evolución de la curva no muestra la siguiente diferencia hasta casi doce meses después, entre mayo y julio del 2004. En este caso, consiste en un descenso más prolongado del índice gonadal, que se inició en abril (al igual que en el conjunto de poblaciones) pero que se extendió hasta el mes de mayo, un mes más de lo observado en la Figura 3.3.3.3 o en las poblaciones de intermareal (Figura 3.3.3.5).

Tras esto, se produjo una recuperación, mucho más espectacular que la observada para el conjunto de poblaciones y, por último, una puesta estival de gran importancia por su impacto en el índice gonadal al igual que ocurrió en el caso anterior.

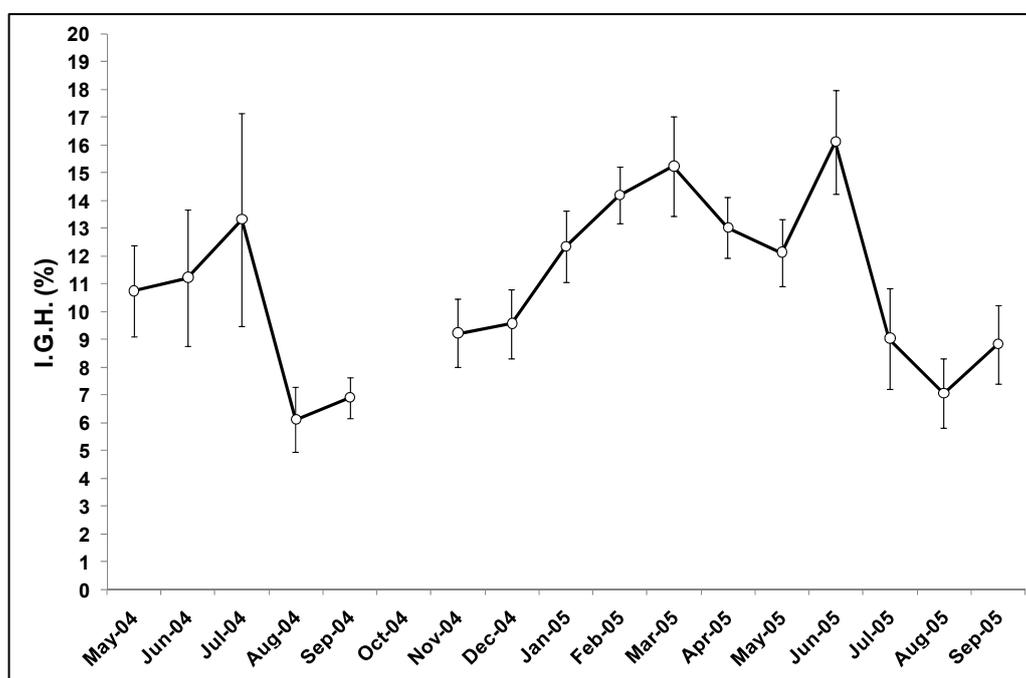


Figura 3.3.3.4. Evolución de los valores del I.G.H. con el tiempo en los erizos de submareal analizados de manera conjunta. Las barras de error representan un intervalo de confianza para la media del 95%.

La evolución en el tiempo del I.G.H. para **los erizos de intermareal** (Figura 3.3.3.5) fue a diferencia de lo observado en las poblaciones de submareal similar a la del conjunto de poblaciones.

No obstante también presenta alguna ligera diferencia. La principal se produjo también en verano del 2004 (al igual que en las poblaciones de submareal). El I.G.H. en los erizos de intermareal descendió de forma acusada en julio del 2004, mientras que en el conjunto de poblaciones, el I.G.H. descendió de manera más moderada a lo largo de dos meses, prolongándose hasta el mes de agosto (Figura 3.3.3.5), influenciado por los

erizos de Fonfría submareal. Además, durante la segunda época de puesta de 2005, entre los meses de mayo y junio las poblaciones de intermareal mostraron un leve descenso del I.G.H., mientras que en las poblaciones de submareal el I.G.H. aumentó de manera importante (Figura 3.3.3.5).

Estas diferencias se deben por una parte al incremento del índice en las poblaciones de submareal, especialmente en la población de Fonfría submareal, y como veremos más adelante, al efecto que sobre las poblaciones de intermareal tiene la población de Arnía, que desarrolla esta segunda puesta en 2005, un mes antes que en el resto de poblaciones, lo que genera el descenso del I.G.H. observado en las poblaciones de intermareal.

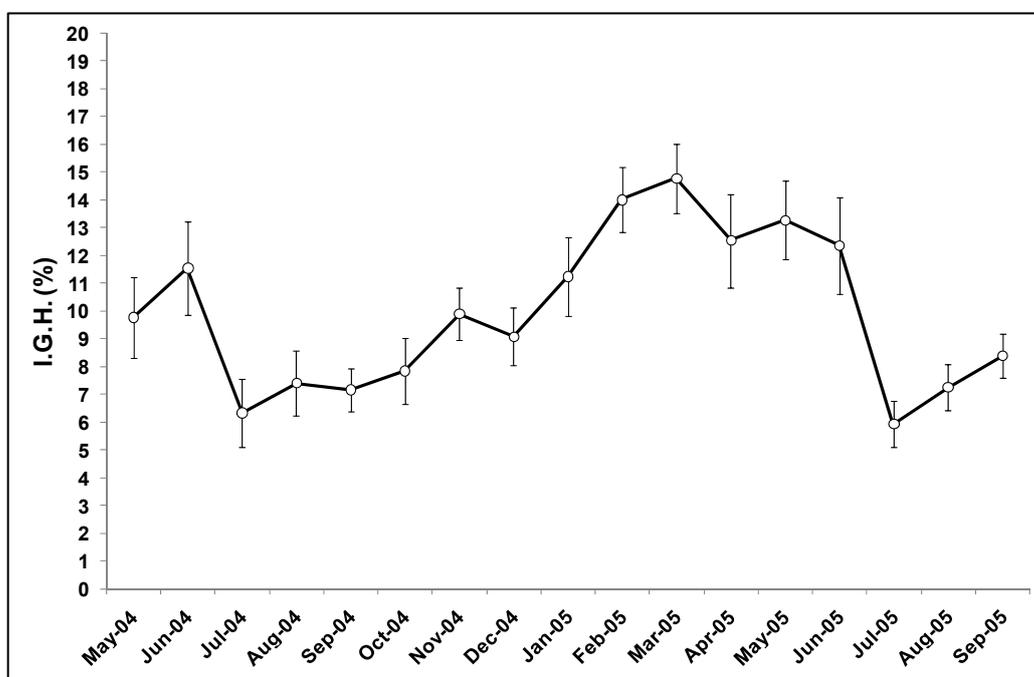


Figura 3.3.3.5. Evolución de los valores del I.G.H. con el tiempo en los erizos de intermareal analizados de manera conjunta. Las barras de error representan un intervalo de confianza para la media del 95%.

Al igual que en el caso anterior se realizó un análisis de Kruskal-Wallis con el tiempo como variable de agrupación y el I.G.H. como variable dependiente, para cada uno de los hábitats analizados de forma separada.

En ambos casos el análisis indicaba que existían diferencias muy significativas en función del tiempo. Además, el análisis se completó con el test T3 de Dunnet de comparación múltiple. Los resultados más relevantes de este análisis se muestran en la Tabla 3.3.3.10.

ERIZOS DE SUBMAREAL		ERIZOS DE INTERMAREAL	
Meses con diferencias en el I.G.H. estadísticamente significativas	P-valor	Meses con diferencias en el I.G.H. estadísticamente significativas	P-valor
		Junio 04-Julio 04	,001
Junio 05-Julio 05	,000	Junio 05-Julio 05	,000

Tabla 3.3.3.10. En esta tabla se muestran parejas de meses consecutivos o iguales pero de distinto año, entre los que existen diferencias estadísticamente significativas según el análisis de comparación múltiple T3 de Dunnet, para cada hábitat por separado.

La única pareja de meses que muestra diferencias significativas en sus valores medios de índice gonadal húmedo en el conjunto de poblaciones así como en el análisis de los erizos de submareal e intermareal es **junio-julio de 2005**. Entre ambos meses se produce la puesta estival de este año, lo que genera un importante descenso del índice gonadal en gran parte de los erizos analizados, provocando las diferencias observadas.

En las poblaciones de intermareal y a diferencia de lo que ocurre en las poblaciones de submareal, la puesta de 2004 sí produjo diferencias significativas entre junio y julio de ese año. En las poblaciones de submareal la distinta evolución en el índice gonadal de los erizos de Islares y Fonfría es la responsable de esta ausencia de diferencias durante el verano de 2004, que además tampoco se observan en el conjunto de poblaciones.

Para comparar la evolución del I.G.H. entre los dos hábitats se han realizado comparaciones mes a mes para los valores del índice. Para ello se ha utilizado la prueba T de comparación de medias. Los resultados del análisis así como la evolución del I.G.H. en ambos hábitats se muestran en la Figura 3.3.3.6.

En los meses en los que se encontraron diferencias significativas los marcadores aparecen rellenos (en julio de 2004 y julio y agosto de 2005).

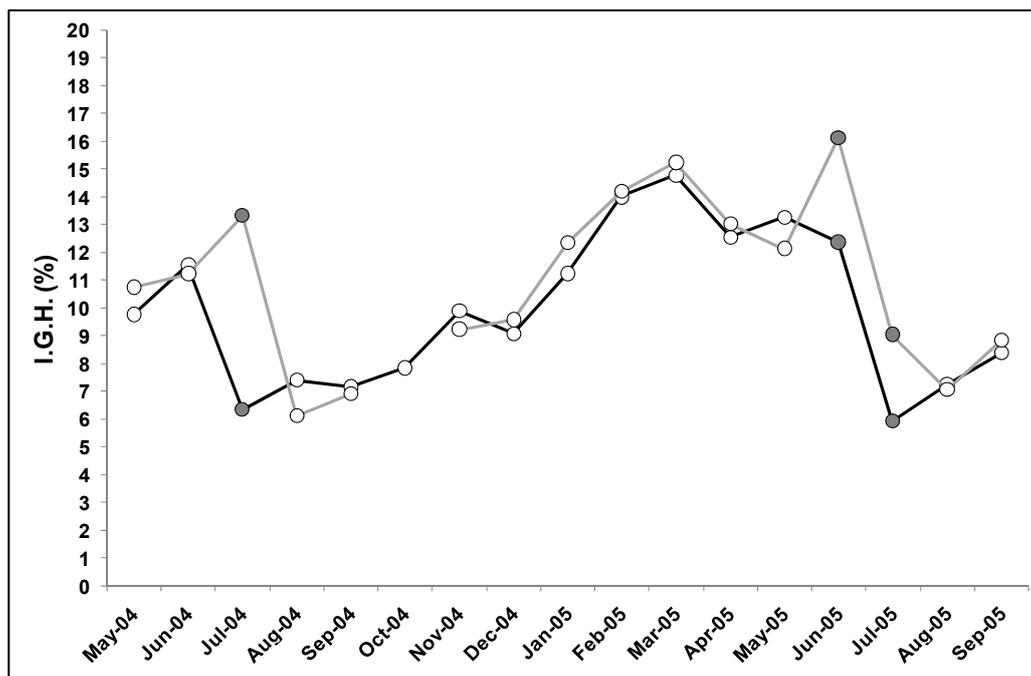


Figura 3.3.3.6. Evolución del I.G.H. en los erizos de los dos hábitats estudiados.

- Hábitat Submareal
- Hábitat Intermareal
- ○ No hay diferencias significativas entre los dos meses
- ● Hay diferencias significativas entre los dos meses

3.3.3.2.3. Evolución del I.G.H. en función de la localidad

Además de analizar el efecto del hábitat, también se estudió la evolución del índice gonadal para los erizos agrupados en función de la localidad. Arnía sólo presenta erizos de intermareal, por lo que en esta localidad los erizos pertenecen a un único hábitat, a diferencia de Islares y Fonfría, donde los erizos pertenecen al ámbito submareal e intermareal.

La población de **Islares** (Figura 3.3.3.7) muestra el patrón más diferente de las tres respecto a lo observado para el conjunto de poblaciones. Durante 2004 el índice gonadal descendió de manera lenta pero continua hasta el mes de octubre, dos meses más tarde que en el conjunto de poblaciones, lo que provocó un retraso en la recuperación del índice que no comenzó hasta el mes de noviembre. Además se produjo de forma más intensa, especialmente en el mes de febrero.

El I.G.H. continuó incrementándose aunque de forma tímida durante el mes de marzo, tras lo cual comenzó una puesta que provocó un descenso en el índice gonadal en abril y

mayo. En el mes de junio el índice gonadal se recuperó, incrementándose hasta alcanzar el valor máximo en el periodo de estudio.

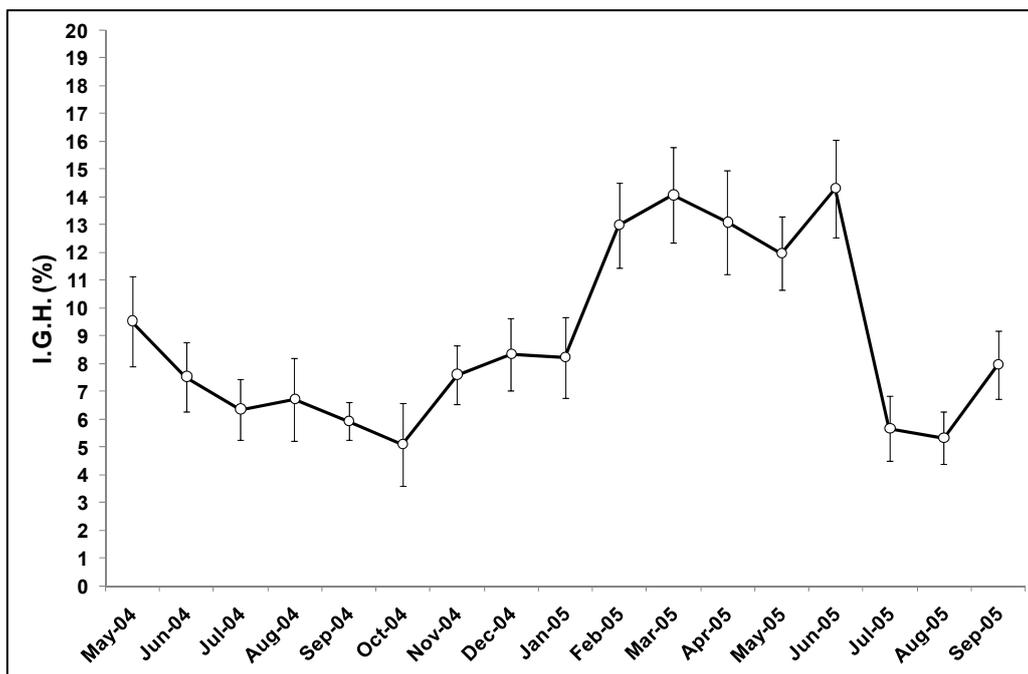


Figura 3.3.3.7. Evolución del I.G.H. en los erizos de Islares. Las barras de error representan un intervalo de confianza para la media del 95%.

A este máximo siguió un segundo descenso del índice gonadal, que redujo de manera considerable el I.G.H. durante el mes de julio. El descenso continuó durante el mes de agosto aunque de manera más suave, para invertirse en el mes de septiembre, comenzando de nuevo la recuperación gonadal.

La localidad de **Fonfría** (Figura 3.3.3.8) por el contrario muestra una evolución en su índice similar a la observada en el conjunto de poblaciones, con un pico en el mes de junio del 2004, al que sigue un claro descenso en el índice que termina en el mes de agosto, dos meses antes que en la localidad de Islares.

Este pico, pese a observarse en la evolución del I.G.H. para el conjunto de poblaciones y para los erizos de submareal, es exclusivo de los erizos de Fonfría. De hecho, durante los meses de junio y julio de 2004 se producen las mayores diferencias entre localidades (Figura 3.3.3.10). Tras la puesta de 2004 se inició un periodo de recuperación gonadal, de mayor duración que el observado en Islares al iniciarse dos meses antes. Este periodo de recuperación se prolongó hasta el mes de marzo de 2005, en el que se alcanzó el valor máximo en el índice gonadal.

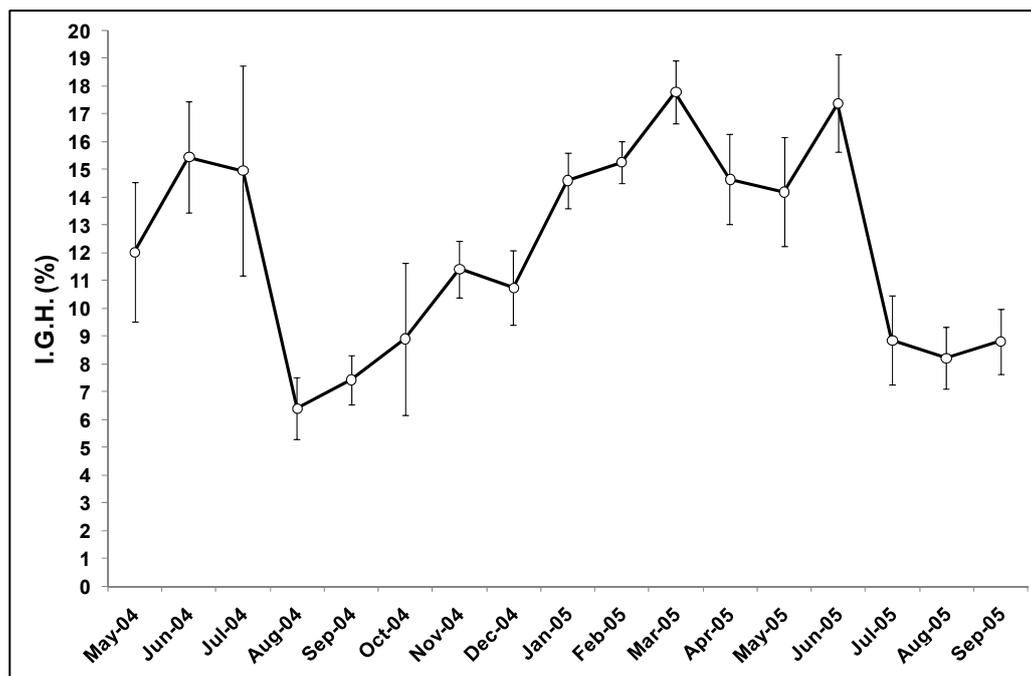


Figura 3.3.3.8. Evolución del I.G.H. en los erizos de Fonfría. Las barras de error representan intervalos de confianza para la media del 95%.

Tras esto se inició la puesta, que se prolongó hasta el mes de mayo, con un descenso interrumpido en junio, por un repunte del I.G.H., al igual que ocurría en Islares. Por último se produjo un segundo periodo de puesta, que redujo a valores mínimos el I.G.H.

Los erizos de Arnía (Figura 3.3.3.10) por su parte muestra una evolución durante el periodo de puesta de 2005 similar a la observada en Fonfría o en el conjunto de poblaciones, con dos claros picos, pero con una diferencia fundamental y es que se producen en febrero y en mayo, un mes antes que en Fonfría e Islares.

Por otro lado, durante los primeros meses de estudio probablemente se produjo una puesta estival, entre mayo y julio, como se deduce de las diferencias observadas en el I.G.H. entre ambos meses, si bien la ausencia de datos para el mes de junio del 2004 impide conocer claramente su evolución. Entre ambos periodos de puesta se produjo un proceso de recuperación gonadal, con un incremento brusco del I.G.H. en el mes de agosto, al que sigue un periodo de inestabilidad que termina con un descenso del I.G.H. que se prolonga durante dos meses (noviembre y diciembre). Este descenso en el índice gonadal podría haber sido confundido con puestas invernales de no haberse realizado los cortes histológicos.

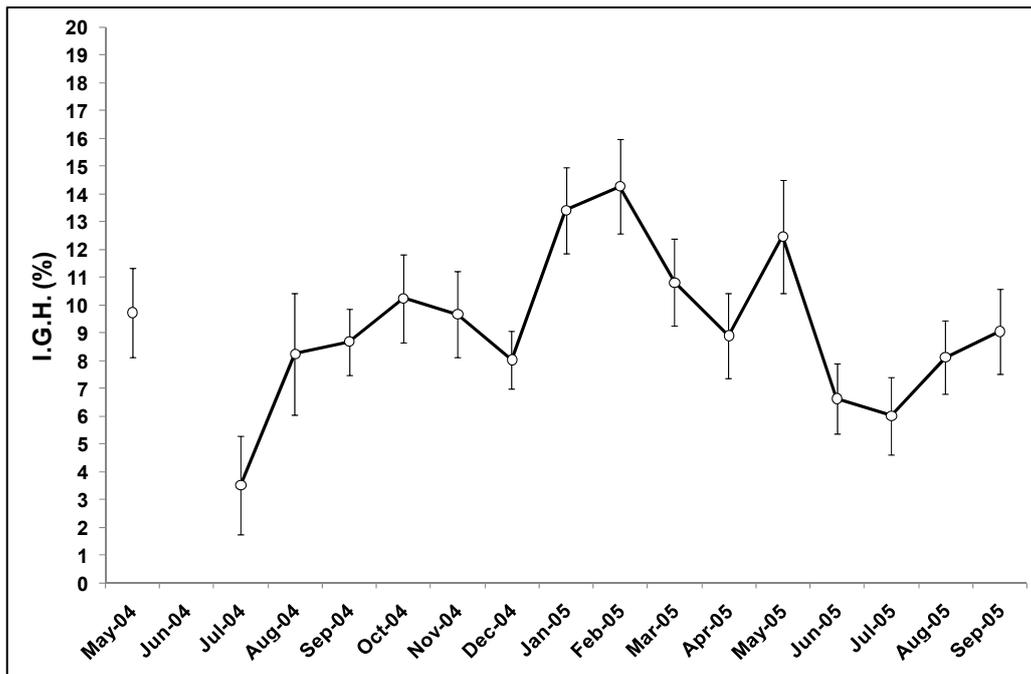


Figura 3.3.3.9. Evolución del I.G.H. en los erizos de Arnía. Las barras de error representan un intervalo de confianza para la media del 95%.

La relación entre el factor tiempo y la variable dependiente I.G.H. fue analizada para cada localidad por separado mediante la prueba de Kruskal-Wallis de comparación de medias. En todos los casos se observaron diferencias estadísticamente muy significativas en función del tiempo ($p < 0,01$). Además, las diferencias entre meses fueron analizadas mediante la prueba de comparación múltiple T3 de Dunnet. Los resultados se muestran en la Tabla 3.3.3.11.

ISLARES		FONFRÍA		ARNÍA	
Meses con Dif. Sig. I.G.H.	P-valor	Meses con Dif. Sig. I.G.H.	P-valor	Meses con Dif. Sig. I.G.H.	P-valor
Junio 04-junio 05	,000	Julio 04-Agosto 04	,0012	*Mayo 04-Julio 04	,000
Enero 05-febrero 05	,003	Diciembre 04-Enero 05	,002	Diciembre 04-enero 05	,000
Junio 04-julio 05	,000	Febrero 05-Marzo 05	,045	Julio 04-agosto 04	,047
		Junio 04-julio 05	,000	Mayo 05-junio 05	,002

Tabla 3.3.3.11. En esta tabla se muestran parejas de meses consecutivos o iguales pero de distinto año, entre los que existen diferencias estadísticamente significativas según el análisis de comparación múltiple T3 de Dunnet.* Esta pareja es una excepción, ya que aunque no son consecutivos se han incluido por la ausencia de datos para el mes de junio del 2004.

Existen diferencias entre las distintas localidades respecto a los meses en los que se producen las principales variaciones en el índice. No existe una sola pareja de meses que coincida para las tres localidades y sólo dos coincidencias entre localidades, en los meses de junio-julio de 2005 y entre diciembre de 2004 y enero de 2005. Estas coincidencias se producen entre Islares y Fonfría y entre Fonfría y Arnía respectivamente. Islares y Arnía no muestran ninguna coincidencia.

La puesta estival de 2005 genera diferencias significativas en las tres localidades, si bien en Arnía lo hace un mes antes que en las otras dos poblaciones (entre mayo y junio de 2005).

El resto de caídas en el índice observadas en las gráficas de evolución de este indicador no son lo suficientemente importantes como para generar diferencias significativas.

Por esta razón el resto de parejas de meses que se pueden observar en la Tabla 3.3.3.11 corresponden a incrementos en el índice, como la observada entre diciembre de 2004 y enero del año siguiente, que generó diferencias significativas en Fonfría y Arnía. La excepción son los meses de junio de 2004 y 2005 en Islares, única localidad en la que se produce una diferencia significativa entre el mismo mes de distinto año.

Además de analizar las diferencias entre meses para la misma población, se han analizado las diferencias entre cada una de las tres localidades mes a mes. Para ello, los valores medios mensuales de cada localidad eran comparados entre sí mediante el análisis post-hoc T3 de Dunnett. Los resultados se muestran en la Figura 3.3.3.10.

La localidad de Islares es la que más veces presenta diferencias significativas con algunas de las otras dos localidades (hasta en diez ocasiones). La principal causa para esta evolución diferenciada es la lenta recuperación del índice durante los meses otoñales del 2004. En esta época la localidad de Islares presentó diferencias significativas con las otras dos localidades en los meses de septiembre, octubre, noviembre y enero, sin que además Fonfría y Arnía mostrasen diferencias significativas entre sí.

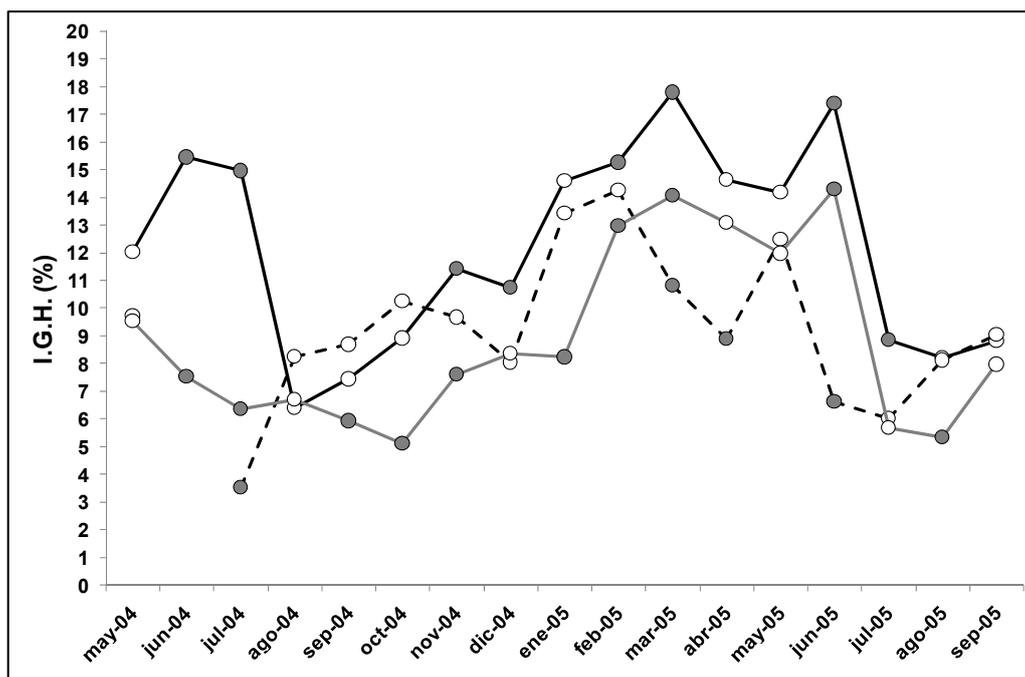


Figura 3.3.3.10. Evolución del I.G.H. para los erizos de las tres localidades analizadas.

- ○ ○ No hay diferencias significativas entre ninguna de las tres localidades.
- ○ ○ Hay diferencias significativas entre la localidad con marcador relleno y el resto.
- ● ○ Las dos localidades con marcador relleno muestran diferencias significativas solo entre sí.
- ● ● Las tres localidades muestran diferencias significativas entre sí.

— Islares — Fonfría - - - Arnía

Fonfría es la segunda localidad que más marcadores rellenos presenta (siete de diecisiete). En esta localidad, las principales diferencias con las otras áreas estudiadas se producen en los meses de puesta, en los que presenta valores muy superiores al resto de localidades.

Finalmente, Arnía es la localidad que en menos ocasiones presenta diferencias significativas con el resto de localidades, debido a que en numerosas ocasiones ocupa un lugar intermedio entre las otras dos. No obstante, durante la época de puesta del año 2005 mostró una evolución diferente a las otras dos localidades que provocó diferencias significativas con el resto en los meses de marzo, abril y junio.

3.3.3.2.4. Evolución del I.G.H. en función de la población

La población de **Islares submareal** (Figura 3.3.3.11) desarrolla una puesta durante el mes de junio de 2004, inmediatamente después de iniciar el estudio. Esta puesta, que

podría ser continuación de puestas anteriores al comienzo de los muestreos (el I.G.H. muestra valores bajos en el mes de mayo de 2004) se produce un mes antes que en el conjunto de poblaciones y dos meses antes que lo observado para las poblaciones de submareal, donde la tendencia observada en Fonfría se impone a la de Islares.

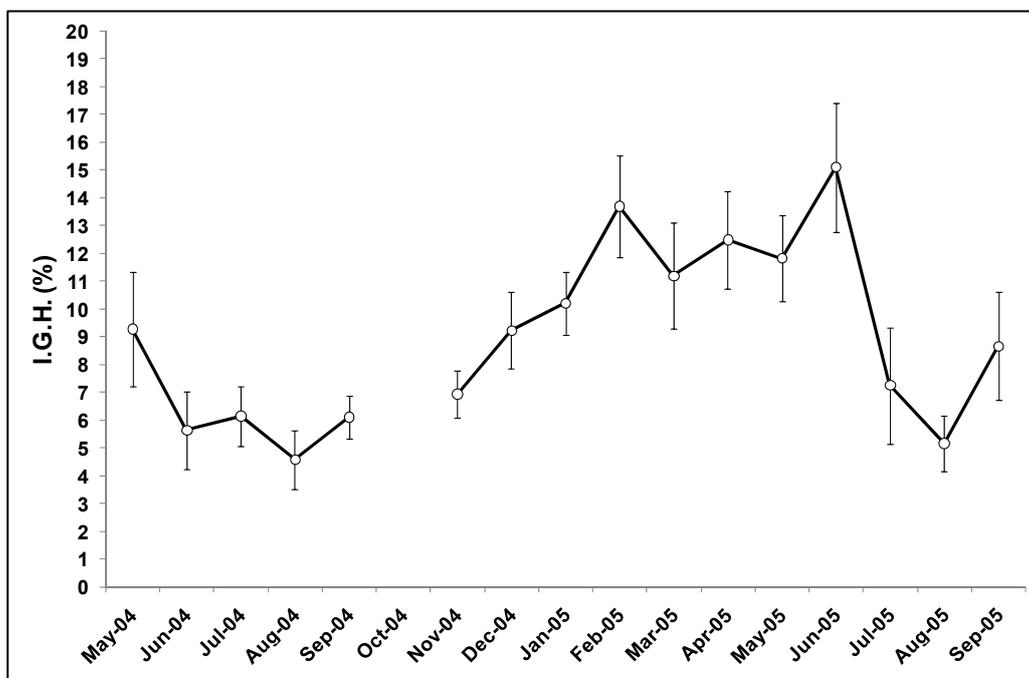


Figura 3.3.3.11. Evolución del I.G.H. en el tiempo en los erizos de Islares submareal. Las barras de error representan un intervalo de confianza para la media del 95%.

El descenso en el valor del I.G.H. continúa hasta el mes de agosto de 2004, si bien apenas se producen diferencias relevantes entre junio y septiembre de 2004, con un índice inestable mostrando mínimos ascensos y descensos.

Tras esto se produce una recuperación lenta pero mantenida en el tiempo y diferente a la observada en la gráfica para la localidad de Islares. La recuperación comienza en el mes de septiembre de 2004 y se prolonga hasta febrero de 2005, incrementándose desde un 4,72% en el mes de agosto del 2004 hasta un 13,69% en febrero de 2005. Esta recuperación se interrumpe en el mes de marzo de 2005 con un leve descenso del I.G.H., que podría ser consecuencia del inicio de la puesta. A este descenso le sigue un periodo de inestabilidad en el índice con suaves aumentos (en abril de 2005) y descensos (mayo del 2005) para posteriormente incrementarse de manera notable en junio del 2005. Inmediatamente después de este incremento se produce una puesta estival de gran importancia en el mes de julio, que se mantiene hasta el mes de agosto

con valores mínimos del I.G.H. para el año 2005. Por último, el índice gonadal vuelve a iniciar su recuperación en septiembre de 2005 tal y como ocurrió en 2004.

La evolución del I.G.H. de los erizos de **Islares intermareal** (Figura 3.3.3.12) es muy diferente a la observada para Islares submareal, pero bastante similar a la observada para el conjunto de erizos de Islares.

La principal diferencia se produce en la recuperación del I.G.H., que comienza más tarde y de una forma más intensa, incrementando el I.G.H. a valores máximos en un tiempo mínimo (dos meses).

Además, se producen dos descensos del I.G.H. fuera de las épocas de puesta observadas hasta el momento, concretamente en los periodos septiembre-octubre y diciembre-enero. Estos descensos podrían haber sido interpretados como puestas invernales, si bien el análisis de los cortes histológicos descartó esta posibilidad.

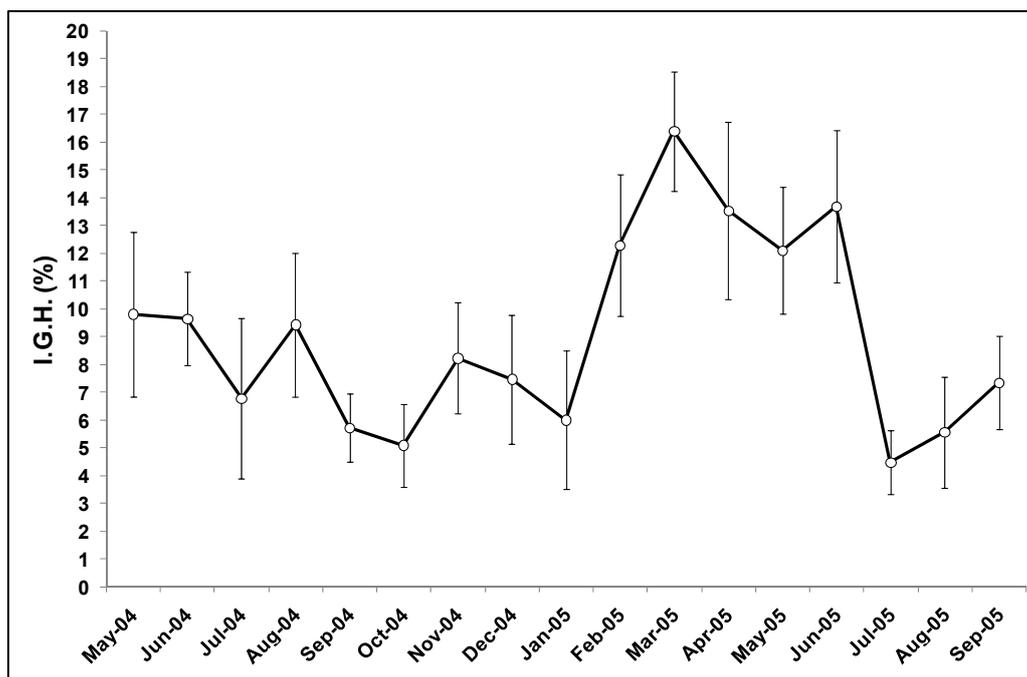


Figura 3.3.3.12. Evolución del I.G.H. en los erizos de Islares intermareal. Las barras de error representan un intervalo de confianza para la media del 95%.

Otra diferencia importante con respecto a Islares submareal es el tamaño de las barras de error de la gráfica, muy superiores en Islares intermareal, lo que indica una gran dispersión mensual en los valores del I.G.H.

Respecto a las épocas de puesta, también se observan algunas diferencias importantes con respecto a Islares submareal:

La primera puesta comienza en mayo de 2004 con el inicio del estudio (siendo posible que hubiese comenzado antes a juzgar por lo bajos valores del índice encontrados en este mes) y se extiende de manera discontinua hasta el mes de octubre de 2004, mes en el que se alcanzan valores mínimos para este año (dos meses más de lo observado en Islares submareal).

La segunda época de puesta se produce en el mes de abril, a la vez que en el conjunto de poblaciones aunque un mes después de lo observado en Islares submareal y se extiende hasta el mes de mayo, un mes más que en Islares submareal.

Por último, se produce una recuperación del índice a lo largo del mes de junio y una puesta en julio que termina a finales de este mismo mes, iniciándose la recuperación del índice en agosto, con un mes de adelanto sobre el resto de evoluciones observadas hasta el momento.

La siguiente población analizada es **Fonfría submareal**. Lo primero que llama la atención en la evolución del I.G.H. en los erizos de esta población es el importante pico que se observa en julio de 2004 (Figura 3.3.3.13).

Este pico se produce tras dos meses de incremento en el índice gonadal desde valores de 12,02 % en mayo hasta casi doblarlo con un índice de 23,5% en el mes de julio. Este valor es el máximo alcanzado tanto en Fonfría submareal, como en el resto de poblaciones, con bastante diferencia además sobre el segundo mes con mayor valor medio de I.G.H. que es marzo de 2005 (con un valor de 18,32%), también en Fonfría submareal. Durante este mes se encontraron los erizos con mayores índices gonadales, con valores de hasta 34,9%.

A este pico le sigue una puesta de gran importancia por su repercusión en el índice gonadal, que se reduce en tan solo un mes hasta valores de 7,54%, valor mínimo para Fonfría submareal. Es muy posible (al juzgar por lo observado en el año 2005) que esta puesta sea la segunda para el año 2004, si bien la ausencia de valores previos al mes de

mayo de 2004 impide asegurarlo. Lo que resulta cierto es que esta puesta se produce un mes más tarde de lo observado para el conjunto de poblaciones y casi dos meses después de lo observado en Islares submareal.

Además, conviene destacar que el comportamiento del índice en estos meses para las poblaciones de submareal analizadas de manera conjunta es consecuencia principalmente de los valores del índice de Fonfría submareal, que al ser muy superiores a los de Islares submareal imponen su tendencia.

Después de la puesta en el mes de agosto de 2004 se inicia tímidamente un periodo de recuperación del índice gonadal similar al observado en Islares submareal, aunque con dos interrupciones durante el mes diciembre de 2004 y febrero de 2005. El valor máximo del I.G.H. en el año 2005 se alcanza en marzo. Por último, se produce lo que parece una doble puesta entre los meses de abril-mayo y julio-agosto, interrumpida por un breve periodo de recuperación entre ambas en el mes de junio. En el caso de Fonfría submareal apenas se produce recuperación del valor del índice en el mes de septiembre a diferencia de lo que ocurría en otras poblaciones.

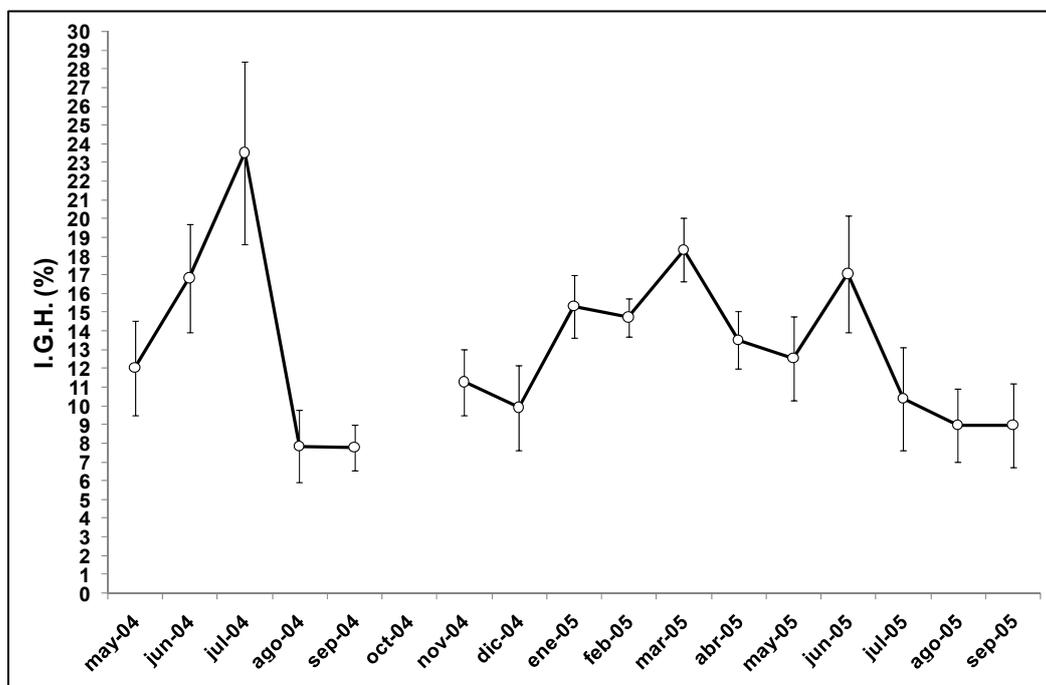


Figura 3.3.3.13. Evolución del I.G.H. en los erizos de Fonfría submareal. Las barras de error representan un intervalo de confianza al 95% para la media. Obsérvese que la escala del I.G.H. llega hasta el 30%, un 10% más que en el resto de gráficos.

Los erizos de **Fonfría intermareal** muestran la primera diferencia en la evolución de su ciclo gonadal con los erizos submareales ya en el primer mes de 2004 (Figura 3.3.3.14) que no pudo ser muestreado. Como ya se explicó en el capítulo de material y métodos, el muestreo comenzó un mes más tarde en esta población, lo que complica de manera importante la interpretación de los resultados, especialmente de cara a la existencia o no de puestas anteriores al inicio del estudio.

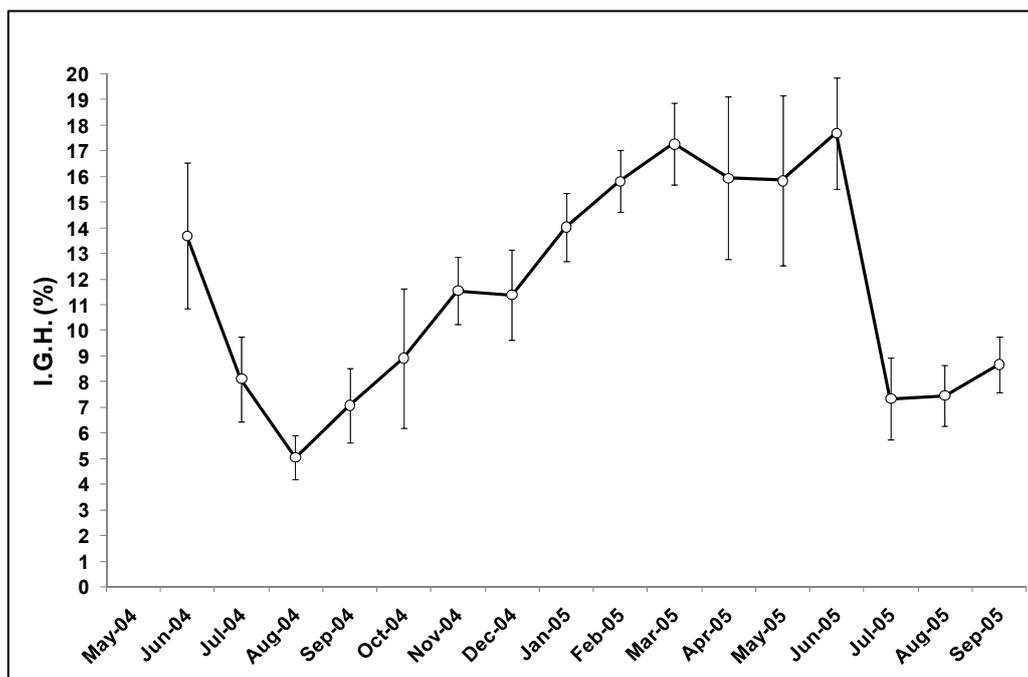


Figura 3.3.3.14. Evolución del I.G.H. en los erizos de Fonfría intermareal. Las barras de error representan un intervalo de confianza para la media del 95%.

No obstante, lo que sí parece claro es que en el mes de julio del 2004 se produce una puesta en Fonfría intermareal, produciendo diferencias importantes en el I.G.H. entre junio y julio de 2004. La caída en el I.G.H. se produce en menos tiempo de lo observado en otras poblaciones (se concentra en los meses de julio y agosto) y comienza un mes antes de lo observado en los erizos de Fonfría submareal, si bien termina a la vez (en el mes de agosto de 2004).

A esta posible puesta, le sigue un periodo de recuperación que se prolonga hasta el mes de marzo, sólo interrumpido en el mes de noviembre. La posible puesta de primavera de 2005 se produce de una manera mucho más tímida en Fonfría intermareal que lo observado hasta el momento y apenas produce efectos en el I.G.H. El tamaño de las barras de error muestra que existe gran variabilidad en el valor del I.G.H. en los meses

de abril y mayo de 2005, la cual probablemente sea consecuencia de la coexistencia de erizos en puesta con otros que no lo están. Por último, en el mes de junio se produce una recuperación del I.G.H. a la que sigue un importante descenso como consecuencia de la puesta estival. Este proceso es igual al observado en el resto de poblaciones. A la puesta sigue una recuperación de índice gonadal que comienza en el mes de agosto de 2005 y se extiende a septiembre de ese mismo año.

La última población está formada por los erizos de Arnía. Estos erizos desarrollan un comportamiento en su índice gonadal bastante diferente al del resto de poblaciones, con un mismo patrón general, pero con distintos tiempos, como muestra el adelanto de las puestas del 2005 en un mes (Figura 3.3.3.9). La evolución del índice gonadal ya ha sido analizada en el punto 3.3.3.2.3, donde se analizaban las diferencias entre localidades, por lo que no se ha analizado aquí.

Además de seguir la evolución del I.G.H. en las cinco poblaciones, se ha estudiado la relación entre este índice y el tiempo mediante un análisis de comparación de medias, con el tiempo como factor y el I.G.H. como variable dependiente. En las poblaciones que cumplían con la homocedasticidad de sus varianzas, se realizó un ANOVA, mientras que para aquellas poblaciones que no cumplían este requisito se realizó un análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis. En todos los casos, como era esperable se encontraron diferencias estadísticamente muy significativas en el I.G.H. en función del tiempo.

Además de este análisis y al igual que se ha venido realizando en el resto de casos, la comparación de medias se realizó también mes a mes, para conocer en cada población aquellas variaciones del índice que generan diferencias estadísticamente significativas entre meses consecutivos. Se utilizó para todos los casos el test T3 de Dunnett. La población de Arnía no se incluyó en el análisis al haber sido analizada en el punto anterior. El resultado de los análisis se muestra en la Tabla 3.3.3.12.

En cuatro de las cinco poblaciones el segundo descenso del I.G.H. del año 2005 produjo diferencias muy significativas. En la población de Arnía estas diferencias se produjeron un mes antes que en el resto de poblaciones, entre mayo y junio del 2005 (Tabla 3.3.3.11).

SUBMAREAL				INTERMAREAL			
ISLARES		FONFRÍA		ISLARES		FONFRÍA	
Meses con Dif. Sig. I.G.H.	P-valor						
Jun 04- Jun 05	0,000	Jul 04- Ag 04	0,001	Jun 04- Jul 05	0,000	Jun 04- Jul 04	0,025
Jun 05- Jul 05	0,002	Jul 04- Jul 05	0,007			Jun 05- jul 05	0,000
		Dic 04- Ene 05	0,035				
		Mar 05- Abr 05	0,011				

Tabla 3.3.3.12. En esta tabla se muestran parejas de meses consecutivos o iguales pero de distinto año, entre los que existen diferencias estadísticamente significativas según el análisis de comparación múltiple T3 de Dunnet.

La única población en la que este segundo descenso no provocó diferencias significativas fue Fonfría submareal, a pesar de mostrar una caída en el I.G.H. de casi siete puntos.

Las diferencias entre meses de distinto año sólo se produjeron en las poblaciones submareales. En Islares submareal, la ausencia de un pico estival durante el verano de 2004, produjo diferencias estadísticamente significativas entre junio de 2004 y junio de 2005. En Fonfría submareal por su parte, el gran pico de julio de 2004 produjo diferencias estadísticamente muy significativas con respecto a los valores de julio del 2005, así como entre julio y agosto del 2004. Este gran incremento del índice vino acompañado de un retraso en la puesta en un mes, creando diferencias entre julio del 2004, con valores pre-puesta y julio del año siguiente con valores post-puesta. Además, la puesta registrada en agosto de 2004 genera también diferencias estadísticamente muy significativas. Por último, es muy importante destacar las diferencias observadas en Fonfría entre marzo y abril del 2005, las únicas producidas durante el probable episodio de puesta primaveral.

Para terminar con el análisis del índice gonadal se han comparado la evolución de las cinco poblaciones muestreadas, para la misma localidad (Figura 3.3.3.15) y para el

mismo hábitat (Figura 3.3.3.16 y 3.3.3.17). Al igual que en las ocasiones anteriores las diferencias en el I.G.H. se compararon mes a mes. Para ello, se empleó la prueba T de Student cuando hubo solo dos fuentes de variación (Figura 3.3.3.15 y 3.3.3.16) y la prueba T3 de Dunnet cuando hubo tres (Figura 3.3.3.17).

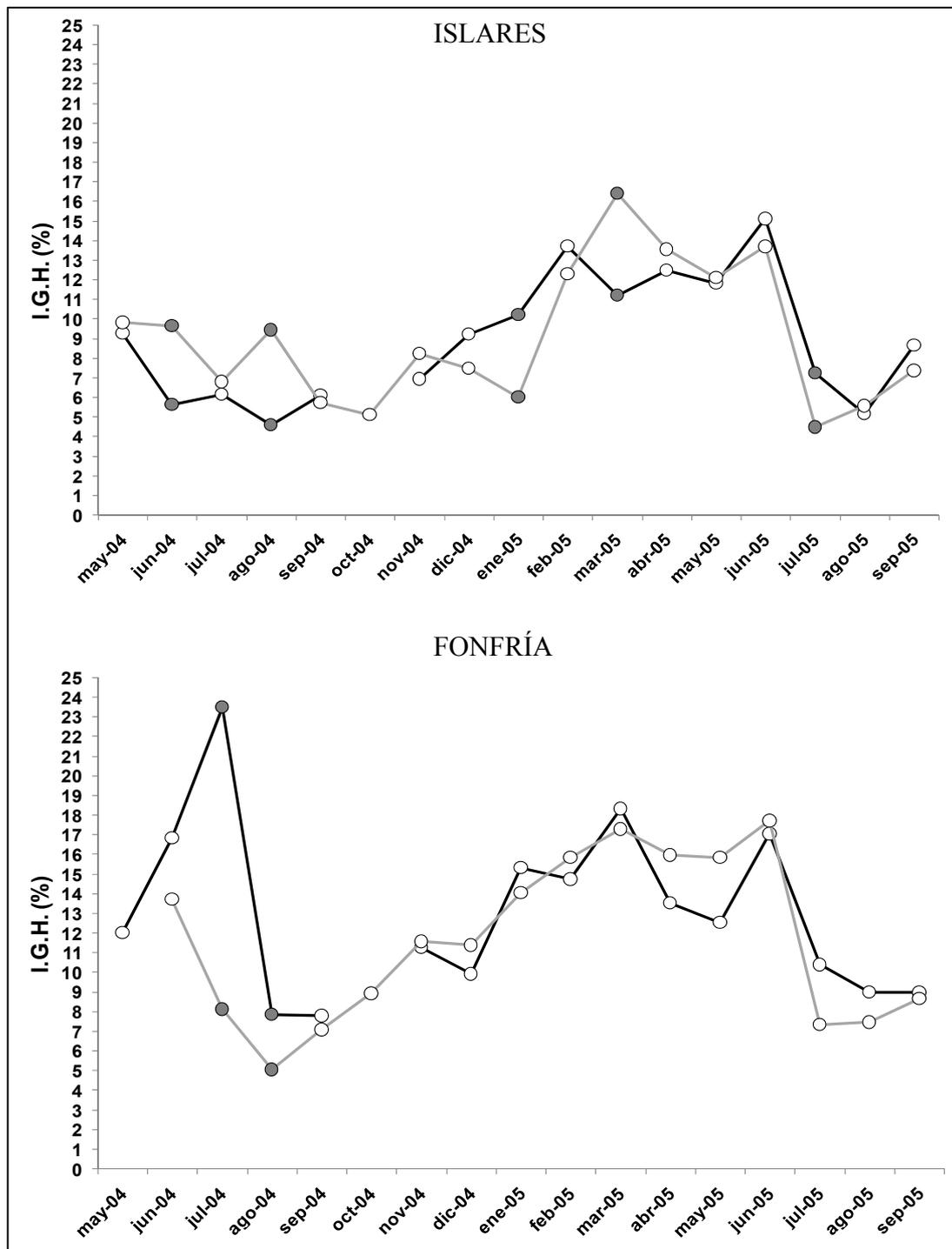


Figura 3.3.3.15. Evolución del I.G.H. en los erizos de los dos hábitats estudiados separados en función de la Localidad.

— Hábitat Submareal
 — Hábitat Intermareal

○ ○ No hay diferencias significativas entre los dos meses
 ● ● Hay diferencias significativas entre los dos meses

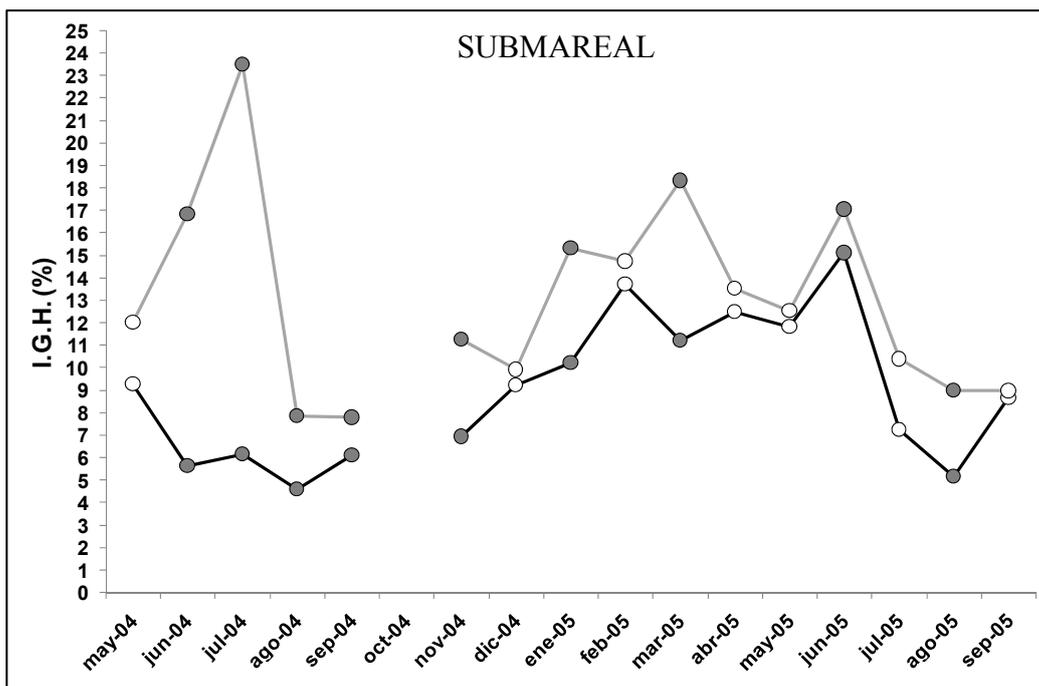


Figura 3.3.16. Evolución del I.G.H. en los erizos de las dos localidades donde se muestreo el hábitat submareal (Fonfria e Islares).

— Fonfria ○○ No hay diferencias significativas entre los dos meses
 — Islares ●● Hay diferencias significativas entre los dos meses

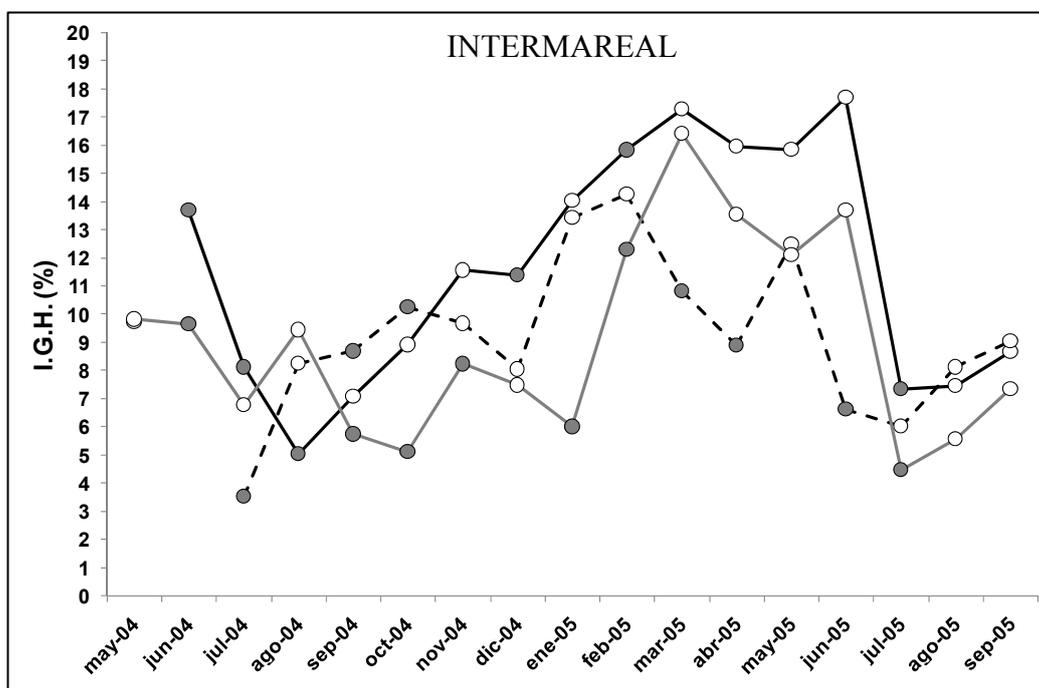


Figura 3.3.17. Evolución del I.G.H. para los erizos de las tres localidades de intermareal analizadas.

○○○ No hay diferencias significativas entre ninguna de las tres localidades.
 ●○○ Hay diferencias significativas entre la localidad con marcador relleno y el resto.
 ●●○ Las dos localidades con marcador relleno muestran diferencias significativas solo entre sí.
 ●●● Las tres localidades muestran diferencias significativas entre sí.

— Islares — Fonfria - - - Amia

Los erizos de Islares (Figura 3.3.3.15) muestran una evolución similar durante la mayor parte del periodo de estudio. No obstante existen algunas diferencias: en los meses de diciembre y enero, los erizos de submareal de esta localidad muestran una recuperación que no se observa en los erizos de intermareal, que de hecho presentan un descenso en su I.G.H., el cual genera diferencias significativas entre ambos hábitats en los valores medios del I.G.H. del mes de enero. Además, los erizos de intermareal presentan durante los primeros meses de estudio unos valores significativamente superiores a los de los erizos de submareal.

Finalmente, en el mes de julio de 2005 los erizos de intermareal tienen un tamaño gonadal significativamente menor al de los erizos de submareal como consecuencia de un mayor descenso durante la puesta.

Los erizos de Fonfría (Figura 3.3.3.15) por su parte, presentan al igual que ocurría en el caso de Islares dos evoluciones prácticamente paralelas, si bien los hacen de manera aún más clara y no presentan diferencias significativas en ningún mes a partir del septiembre de 2004.

La única diferencia entre los erizos de intermareal y los erizos de submareal en Fonfría se produce al comienzo del estudio, a consecuencia del pico estival en el I.G.H. registrado en Fonfría submareal, que provoca los máximos valores en el I.G.H. registrados (23,5%). Este pico, se genera durante el mes de julio del 2004, si bien provoca también diferencias significativas en el mes de agosto al mantener los índices gonadales de los erizos de submareal por encima de los observados en los erizos de intermareal.

Aunque en Fonfría apenas hay diferencias significativas entre los erizos de ambos hábitats, es importante señalar que al contrario de lo observado en Islares, los erizos de submareal presentaban en todo momento un I.G.H. superior al de los erizos de intermareal.

Respecto a las diferencias entre localidades para erizos del mismo hábitat, estas son más abultadas que las registradas entre erizos de la misma localidad pero distinto hábitat.

Los erizos submareales presentan diferencias significativas entre sí en 9 de los 16 meses muestreados. Estas diferencias se producen en ocasiones como consecuencia de una distinta evolución del índice (como ocurre en los primeros meses de estudio) o simplemente por los mayores valores observados en Fonfría (como ocurre durante el año 2005).

En el caso de los erizos de intermareal, ocurre algo parecido si bien las diferencias varían entre las tres localidades, sin que haya una que presente valores más elevados al resto durante todo el estudio. En general, las tres localidades presentan una evolución similar hasta la época de puesta del 2005, donde los erizos de Arnía mostraron un adelanto de un mes en las caídas de sus índices gonadales, provocando las diferencias más importantes observadas entre erizos de intermareal.

3.3.4. CORTES HISTOLÓGICOS

3.3.4.1. Análisis conjunto

La evolución en el ciclo gonadal para el conjunto de erizos analizados en este estudio se muestra en la Figura 3.3.4.1. Los primeros datos de cortes histológicos de esta figura corresponden al mes de mayo del 2004. En este mes sólo se pudo disponer de cortes de las poblaciones de Islares intermareal y Arnía. Ambas poblaciones mostraban en este mes una mayoría de fase IV (fase madura), con presencia además de fase V (fase de puesta parcial) y fase III (fase de pre-maduración).

A este mes siguen los meses de junio y julio en los que se dispuso de cortes para todas o casi todas las poblaciones (en el mes de junio no se pudieron hacer cortes de Arnía). En estos meses aparecen los primeros erizos en fase VI (fase post-puesta) y fase I (fase de recuperación gonadal), si bien son poco abundantes y la mayor parte de los erizos continua mostrando gónadas en fase IV y V. El I.G.H. se incrementa ligeramente en junio, para después descender en el mes de julio y agosto. Este descenso tiene su reflejo en los cortes histológicos, especialmente en el mes de agosto, en el que aparece una mayoría de erizos en fase VI y fase I.

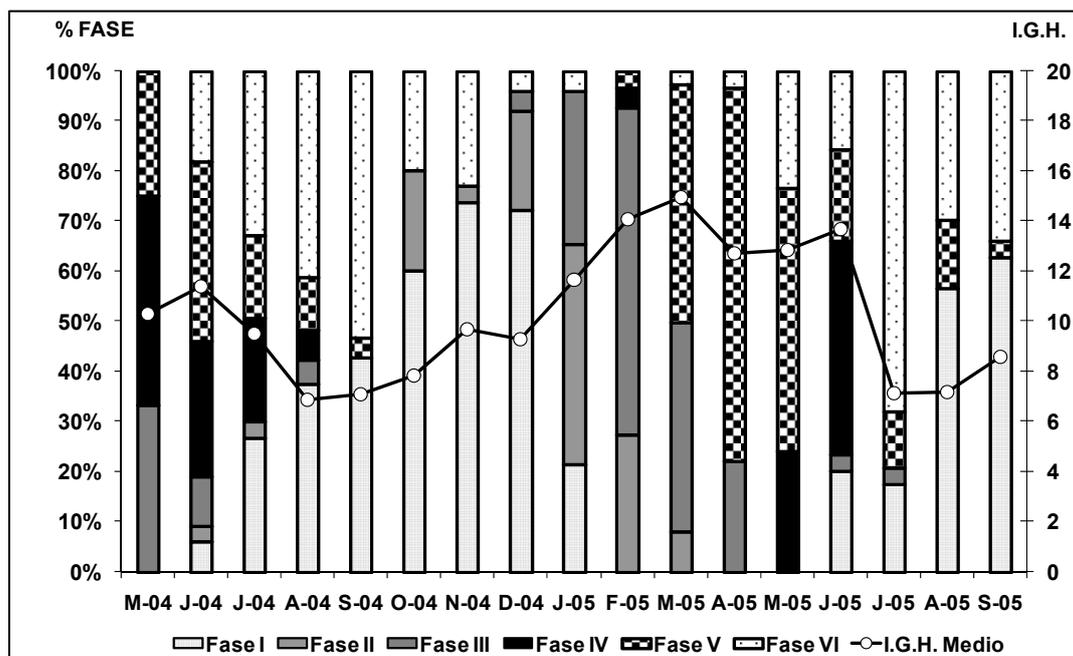


Figura 3.3.4.1. Evolución de los cortes histológicos y del I.G.H. para el conjunto de erizos analizados.

Finalmente en el mes de septiembre más del 90% de los erizos muestran gónadas en algunas de estas dos fases, existiendo tan solo un corte de una gónada aún en fase de puesta (fase V).

Con la llegada del otoño y el final del verano del año 2004 comienza un importante periodo de recuperación gonadal que culmina en el mes de noviembre, con la presencia de un 80% de los erizos en fase I (fase de recuperación gonadal). Durante este tiempo los erizos en fase I incrementan su número y los erizos en fase VI desaparecen, mientras que el índice gonadal se incrementa de manera importante. En este periodo (concretamente en el mes de octubre), también aparecen los primeros erizos en fase II (fase de crecimiento) tras la puesta.

Con la llegada del mes de diciembre comienza la vitelogénesis precipitando la aparición de erizos en fase II y fase III. Este proceso se acentúa en los meses de enero y febrero y en tan solo dos meses se pasa de una mayoría de erizos en fase I (diciembre) a una mayoría de erizos en fase III (febrero) con erizos en fase IV e incluso V.

En el mes de marzo comienzan las primeras puestas del año 2005 (si bien en el mes de febrero se observó un erizo en fase de puesta en Fonfría submareal), como demuestra la presencia de más de un 40% de erizos en fase V, aunque estas puestas no repercuten de

manera clara en el índice gonadal. En el mes de abril esta situación se hace extensible a un 76% de la población, afectando además al I.G.H. que desciende ligeramente.

Durante los meses de mayo y junio algunos erizos alcanzan el final de la puesta y muestran sus gónadas en fase VI. Sin embargo la mayoría continúa con la puesta (fase V) o almacena los gametos alcanzando la fase IV e incrementando su masa gonadal, lo que explica el comportamiento del índice en estos meses.

Por último, en el mes de julio se produce el final de la puesta para la gran mayoría de erizos, provocando un fuerte descenso en el I.G.H. y una presencia mayoritaria de fase VI y fase I a finales de este mes. Aunque la mayor parte de los erizos termina su ciclo gonadal antes del mes de agosto de 2005, hasta el mes de septiembre continúan apareciendo erizos con gónadas maduras, si bien en porcentajes muy pequeños.

3.3.4.2. Análisis en función del hábitat

El análisis de los cortes histológicos de las **poblaciones de submareal** (Figura 3.3.4.2) no comienza en el mes de mayo de 2004 sino en el mes de junio de este año, un mes más tarde que en el conjunto de poblaciones (Figura 3.3.4.1) o en los erizos de intermareal (Figura 3.3.4.3).

Los erizos del hábitat submareal presentan en el mes de junio de 2004 una mayoría de erizos en fase V, además de fase III, IV y VI (en este orden de importancia). Durante el siguiente mes se produce un incremento de erizos en fase IV, que produce un incremento del índice gonadal (incremento no observado en el conjunto de erizos).

La diferente evolución del índice se explica por el hecho de que la gran mayoría de los erizos en fase IV observados en el conjunto de poblaciones corresponden a erizos de submareal y más concretamente a los erizos de Fonfría submareal, población responsable también del incremento del índice gonadal.

En el mes de agosto de 2004 se produce una importante puesta, que provoca la desaparición de erizos con gónadas en fase IV y la presencia de gónadas en fase VI y en fase V, produciendo además un importante descenso en el I.G.H.

Tras la puesta comienza la recuperación gonadal, en el propio mes de agosto (con un 18% de erizos en fase I) y culmina en el mes de noviembre de 2004 con cerca del 90% de los erizos submareales en fase I. Es importante señalar que en los erizos de este hábitat no se muestreó el mes de octubre.

A la recuperación gonadal le sigue la vitelogénesis, que comienza en el mes de diciembre (con la aparición de los primeros erizos en fase II) y culmina en el mes de febrero con una mayoría de erizos en fase III e incluso los primeros erizos del año 2005 en fase V.

Si bien los primeros erizos en fase de puesta parcial (fase V) pueden observarse durante el mes de febrero (en realidad un único erizo perteneciente a Fonfría submareal), el desove comenzó de manera generalizada con la llegada del mes de marzo, a pesar de lo cual a finales de este mes el valor del índice gonadal no presenta un descenso con respecto al mes de febrero e incluso tiene un valor medio ligeramente superior.

No es hasta el mes de abril (con más de un 80% de los erizos en fase V) cuando el índice gonadal desciende. La puesta continua durante el siguiente mes, lo que provoca la aparición de una mayoría de erizos en fase VI. Tras el mes de mayo, sin embargo, el índice gonadal no continúa descendiendo (como ocurriría si la puesta continuase) sino que se incrementa y la aparición de erizos en fase VI no solo no aumenta sino que disminuye, apareciendo un importante porcentaje de erizos en fase IV y fase V.

Por último, tras esta pausa en la puesta durante el mes de junio, se produce una segunda puesta de gran intensidad que provoca la aparición de un elevado porcentaje de erizos en fase VI (un 90%) y una importante caída en el I.G.H., señalando de manera clara el final de la puesta. En los meses de agosto y septiembre la mayoría de erizos en fase VI se mantiene, si bien aparecen erizos aislados que aún continúan realizando la puesta.

Respecto a las **poblaciones de intermareal**, la evolución de sus cortes histológicos se muestra en la Figura 3.3.4.3. Los primeros datos corresponden al mes de mayo del 2004 (con datos de Arnía e Islares). Además, a diferencia de lo que ocurrió con los erizos de submareal, el mes de octubre pudo ser muestreado sin problemas en las tres poblaciones de intermareal, por lo que también se incluye en el análisis.

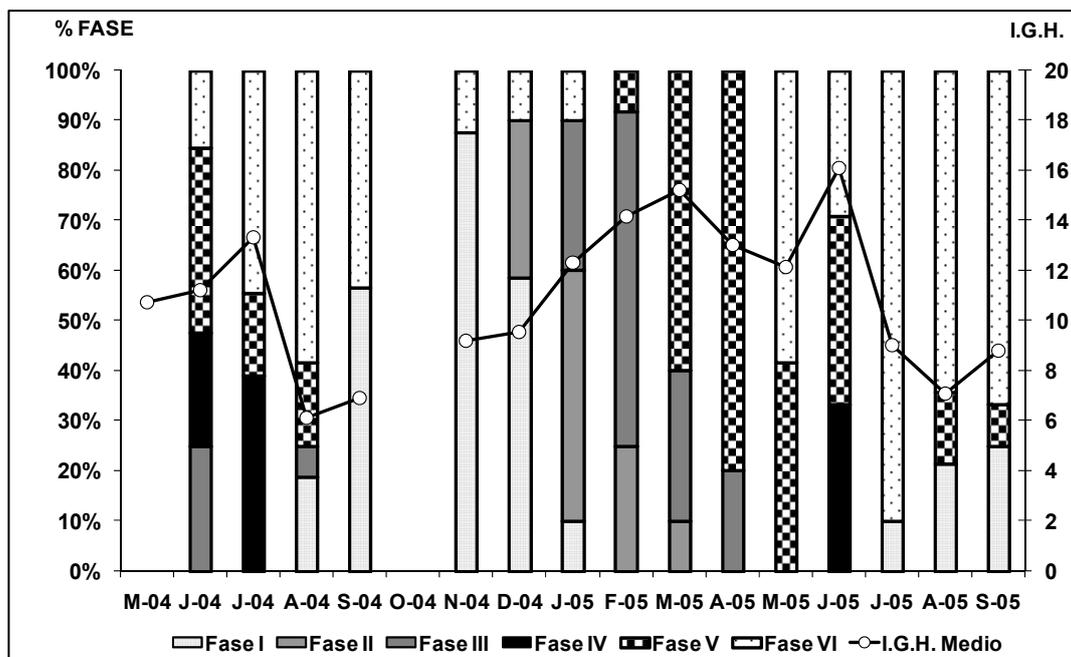


Figura 3.3.4.2. Evolución de los cortes histológicos y del I.G.H. en los erizos de submareal.

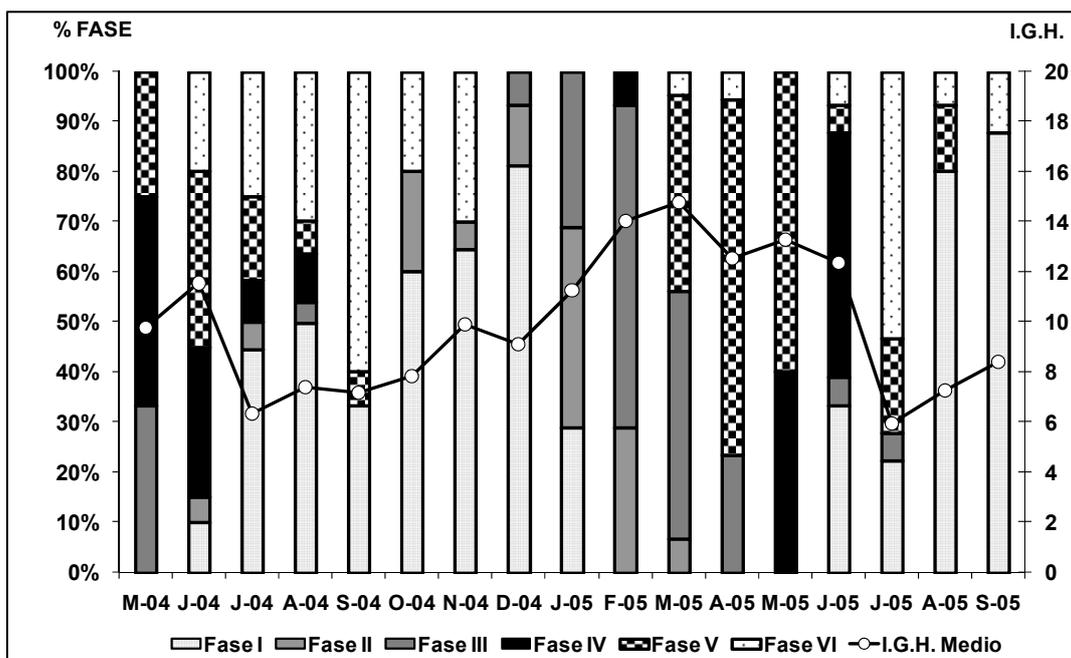


Figura 3.3.4.3. Evolución de los cortes histológicos y del I.G.H. en los erizos de intermareal.

Durante el mes de mayo de 2004 los erizos de intermareal presentaban gónadas en fase III, IV y V, una situación parecida a la observada en mayo de 2005 y que indica que la puesta ya se había iniciado en los erizos de intermareal al comenzar el estudio.

En el siguiente mes desciende el número de erizos en fases III y IV, y se incrementa el número de erizos en fase V. Además aparecen los primeros erizos en fase I. En este periodo el I.G.H. se comporta de manera extraña puesto que en lugar de descender (como cabría esperar por el incremento de erizos en fase V y I) se incrementa.

Tras el mes de junio, la puesta de 2004 en los erizos de intermareal muestra síntomas de agotamiento, como se deduce de la presencia mayoritaria de gónadas en fases VI y I, si bien aún existen algunos erizos en fases IV y V, e incluso se observa una gónada en fase II. Esta situación continúa hasta el mes de agosto sin apenas cambios.

A partir del mes de agosto comienza la fase de recuperación. Durante los meses de septiembre, octubre, noviembre y diciembre, las gónadas en fase VI desaparecen y la fase I se hace mayoritaria, con porcentajes del 80% en el mes de diciembre.

La fase de recuperación se solapa con el inicio de la vitelogénesis, que comienza en el mes de octubre, con la presencia de un 20% de erizos en fase II, si bien no se generaliza hasta el mes de enero. Es importante destacar que la aparición de erizos en fase II se produce en el mes de octubre, dos meses antes que en los erizos de submareal.

En el mes de enero del año 2005, la fase I deja de ser la más abundante, desplazada por la fase II. Además, aparecen numerosas gónadas en fase III. La vitelogénesis continúa de manera intensa durante el mes de febrero y a finales de este mes, más de un 52% de los erizos han alcanzado la fase III apareciendo incluso los primeros erizos en fase IV.

En el mes de marzo de 2005 comienzan las primeras puestas, con la aparición de un elevado porcentaje de erizos en fase V e incluso algún erizo en fase VI. Como sucediera en las poblaciones de submareal, esta puesta no provoca un descenso del I.G.H. hasta el mes de abril, en el que el desove se hace más importante, generalizándose a un 70% de los erizos. Tras esto, se produce una pausa en la puesta durante los meses de mayo y junio, que permite la aparición de erizos en fase IV en un porcentaje significativo

durante ambos meses y que detiene el descenso del índice gonadal, que se mantiene más o menos estable.

Por último, la puesta termina en el mes de julio, provocando un importante descenso del I.G.H. y la presencia mayoritaria de erizos en fase VI y fase I. Durante el mes de agosto aún se observan erizos en fase V, si bien en porcentajes pequeños y para el mes de septiembre todos los erizos muestran ya fase VI y fase I, esta última en porcentajes mayoritarios, presentando una recuperación más rápida a la observada para los erizos de submareal.

3.3.4.3. Análisis en función de la localidad

Los erizos de **Islares** muestran una evolución clara de sus gónadas durante los meses de mayo, junio y julio, desarrollando una puesta que termina casi totalmente al final de este periodo, un mes antes que en las poblaciones de Fonfría (Figura 3.3.4.4).

A partir de este mes, las gónadas de los erizos de Islares comienzan un largo periodo de recuperación que no termina de manera clara hasta el mes de diciembre, con la total desaparición de erizos en fase VI y que provoca el incremento gradual de erizos en fase I. Durante la primera parte de este periodo el comportamiento del índice gonadal es anómalo ya que no muestra una recuperación hasta el mes de noviembre, alcanzando el valor mínimo de 2004 en el mes de octubre, coincidiendo con la aparición de un elevado porcentaje de erizos en fase II.

Tal y como sucediera en la comunidad de erizos de intermareal, la fase de recuperación y la vitelogénesis se solapan. La vitelogénesis comienza en octubre (con la aparición de los primeros erizos en fase II) y continúa durante los meses de noviembre y diciembre, aunque no es hasta el mes de enero (una vez concluido el periodo de recuperación gonadal) cuando se generaliza, con la aparición de los primeros erizos en fase III y una importante presencia de erizos en fase II. En el mes de febrero los erizos en fase III son ya los más abundantes con un 64% del total.

En el mes de marzo comienza la puesta, aunque de manera tímida en comparación con lo observado en el conjunto de poblaciones (tan solo un 25% de los erizos presentan

fase V). La puesta continúa durante los meses de abril y mayo como demuestra el incremento de erizos en fase V y la aparición de los primeros erizos en fase VI. El índice gonadal sin embargo apenas muestra un ligero descenso, el cual se ve interrumpido en el mes de junio con un incremento, como consecuencia de la aparición de erizos en fase IV, mayoritarios en este mes.

Tras el mes de junio la puesta se reanuda para terminar de manera abrupta a lo largo del mes de julio, con un descenso muy importante del índice gonadal y la presencia masiva de erizos en fase VI y los primeros erizos en fase I.

Es importante destacar que en los erizos de Islares las puestas terminaron al mismo tiempo en los dos años estudiados para la mayor parte de los erizos (si bien, hasta el final del estudio continúan apareciendo erizos en fase V).

Efectuada la puesta para el año 2005, la gónada inicia su recuperación lo que produce el incremento de los erizos en fase I y el descenso de los erizos en fase VI durante los meses de agosto y septiembre.

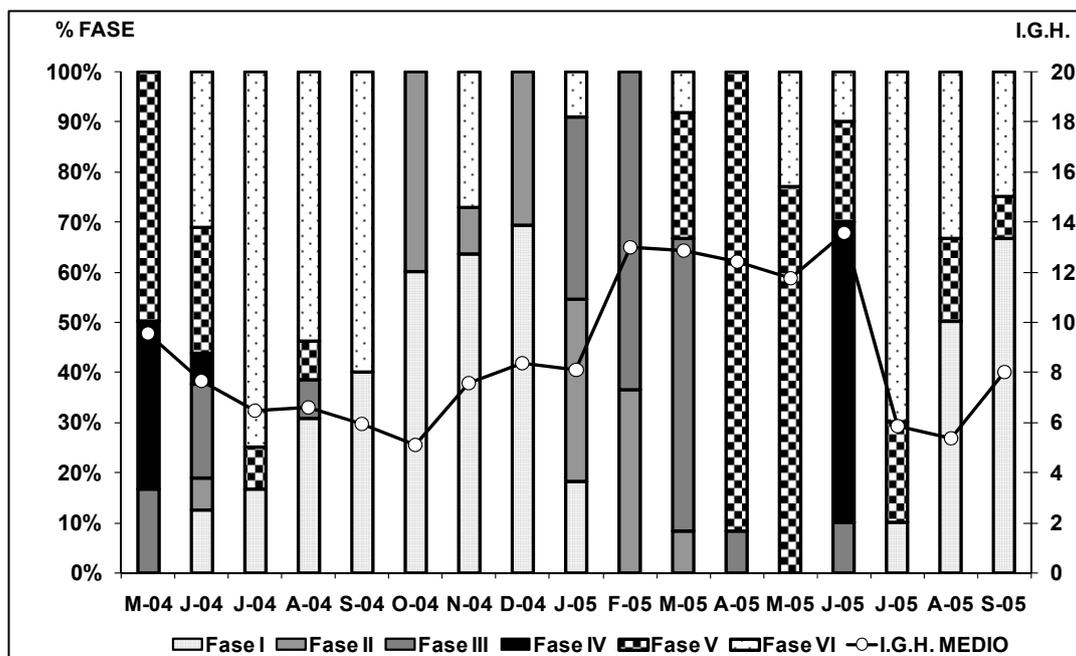


Figura 3.3.4.4. Evolución de los cortes histológicos y del I.G.H. en los erizos de Islares.

Los erizos de **Fonfría** difieren notablemente de los erizos de Islares durante los primeros meses de estudio, como consecuencia de las diferencias en la puesta del 2004 entre ambas localidades (Figura 3.3.4.5).

Las diferencias entre ambas localidades comienzan desde el primer mes muestreado en Fonfría (junio de 2004) que presenta más de un 40% de los erizos en fase IV. Las diferencias se hacen aún más claras en el mes de julio, donde los erizos de Fonfría presentan más del 60% de sus gónadas en fase IV y un I.G.H. mucho más elevado que el observado en Islares. Finalmente, en el mes de agosto los erizos de Fonfría presentan una puesta y pasan a tener mayoría de gónadas en fase VI y un menor valor del I.G.H., igualándose notablemente el estado gonadal entre ambas localidades.

Tras la puesta ambas poblaciones muestran un comportamiento similar en sus gónadas durante la fase de recuperación. Los erizos de Fonfría desarrollan un proceso largo y continuo de recuperación, en el que las gónadas en fase VI van siendo sustituidas por las fase I. A diferencia de lo que ocurría en Islares no se produce un solapamiento de la vitelogénesis y las fases se suceden de manera ordenada. El desarrollo de los gametos no aparece en Fonfría hasta el mes de diciembre, con la aparición de los primeros erizos en fase II. Tras este mes el proceso de desarrollo de los gametos se generaliza y a finales del mes de enero un 50% de los erizos presenta fase II y un 40% de los erizos fase III. El proceso continúa de manera intensa, tanto que a finales de febrero más de un 80% de los erizos ya ha alcanzado la fase III e incluso aparecen los primeros erizos en fase IV y fase V.

En el mes de marzo la puesta comienza de manera generalizada y un 80% de los erizos muestran fase V. Es curioso que a pesar del elevado porcentaje de erizos que muestran gónadas en puesta parcial en el mes de marzo, el I.G.H. no solo no disminuya sino que aumenta, alcanzando su valor máximo para 2005.

En los meses de abril y mayo la puesta continúa y aunque el porcentaje de erizos en fase V disminuye en el mes de abril, aparecen los primeros erizos en fase VI en el mes de mayo.

En el mes de junio, la puesta parece detenerse en un porcentaje importante de erizos y la proporción de erizos en fase IV se incrementa fuertemente (desde un 10% en el mes de mayo, hasta el 48,33% en junio) convirtiéndose en la fase mayoritaria. Posteriormente se produce un segundo episodio de puesta, que tiene gran importancia en el índice gonadal y que desemboca en la aparición mayoritaria de erizos en fase VI y en fase I.

Finalmente, en los meses de agosto y septiembre la gónada inicia su recuperación, incrementándose la frecuencia de erizos en fase I y reduciéndose el número de erizos en fase VI. El último erizo que presenta una gónada con óvulos maduros aparece en agosto.

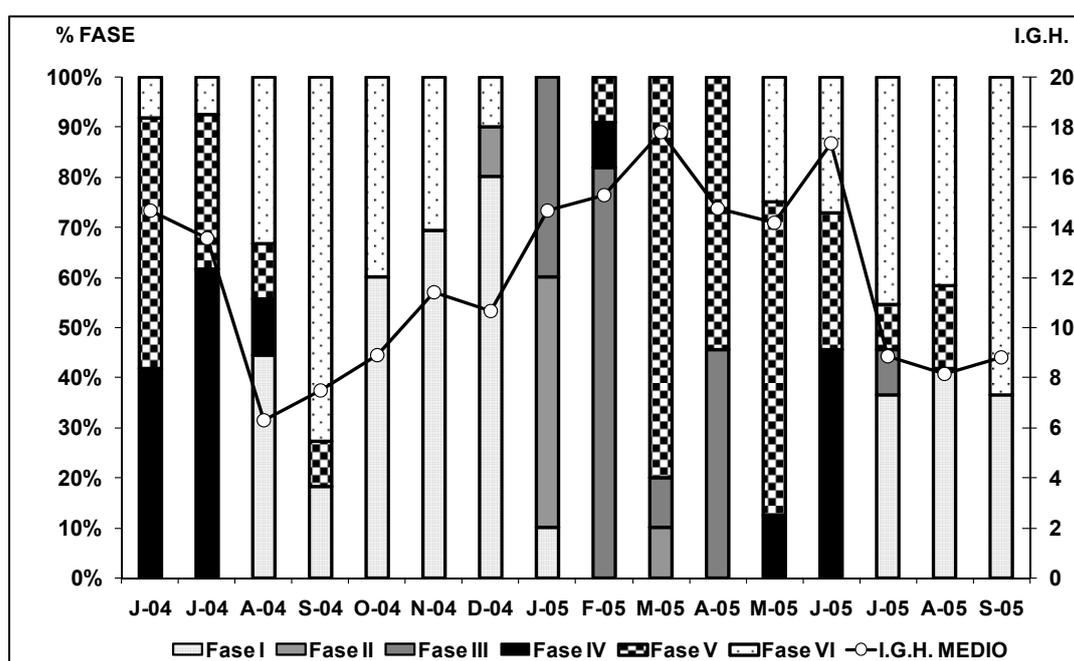


Figura 3.3.4.5. Evolución de los cortes histológicos y del I.G.H. en los erizos de Fonfría.

Los erizos de **Arnía** están formados exclusivamente por erizos de una única población perteneciente al hábitat intermareal, a diferencia de los erizos de las otras dos localidades donde se muestrearon dos hábitats distintos.

El estudio en esta cala comienza en el mes de mayo con los erizos en un estado gonadal pre-puesta, con un 50 % de los erizos en fase III y el otro 50 % en fase IV (Figura 3.3.4.6). El siguiente mes del que se tienen datos es julio de 2004. En este mes se encontró un elevado porcentaje de erizos en fase I, así como erizos en fase VI y un sorprendente 17% de erizos en fase II.

El estado gonadal de los erizos en este mes en comparación con el que presentaban en mayo del 2004, unido al descenso observado en el índice gonadal, permiten deducir que durante los meses de junio y julio (los muestreos se hacen a final del mes) se produjo una puesta, que varió el estado gonadal de los erizos de Arnía.

En el mes de agosto aparecen erizos en fase III y fase IV, lo que unido a la presencia de un erizo en fase II en el mes de julio indica que podrían existir erizos no sincronizados con la mayoría, desarrollando ciclos gonadales con tiempos distintos.

La recuperación gonadal fue rápida y en el mes de septiembre el 100% de los erizos presentaban fase I. Esta recuperación se solapó con la vitelogénesis. Los primeros erizos que muestran fase II aparecen en el mes de octubre, si bien no es hasta el mes de diciembre, cuando esta fase comienza para una parte importante de erizos (40% del total entre fase II y fase III). En el mes de enero un 50% de los erizos ya presentaban fase III y para el mes de febrero el 100% de los erizos había iniciado la maduración de sus gametos, con un 33,33% de los erizos en fase III y un 66,67% en fase II.

En el mes de marzo la mayor parte de los erizos alcanza la fase III, apareciendo durante este mes los primeros erizos en fase de puesta (fase V). A diferencia de lo que ocurría en las otras poblaciones, en Arnía la puesta de primavera si produce un descenso del índice gonadal.

En el mes de abril la puesta se extiende al 100% de los erizos, con un 80% de gónadas en fase V y un 20% de erizos en fase VI.

El índice gonadal continúa descendiendo durante el mes de abril para después mostrar un brusco incremento durante el mes de junio. Este incremento se explica por la presencia mayoritaria de erizos en fase IV. En mayo de 2005 el 100% de los erizos presentaba gónadas en fase IV.

A este mes, con mayoría de erizos maduros, siguió una puesta durante el mes de junio, un mes antes que en el resto de poblaciones estudiadas. Esta puesta provocó que se pasase de un 100% de erizos en fase IV a un 100% en fase VI y finalmente a un 100%

de erizos en fase I en julio de 2005. En los siguientes dos meses el índice gonadal se incrementa, mientras que el estado gonadal se mantuvo en fase I.

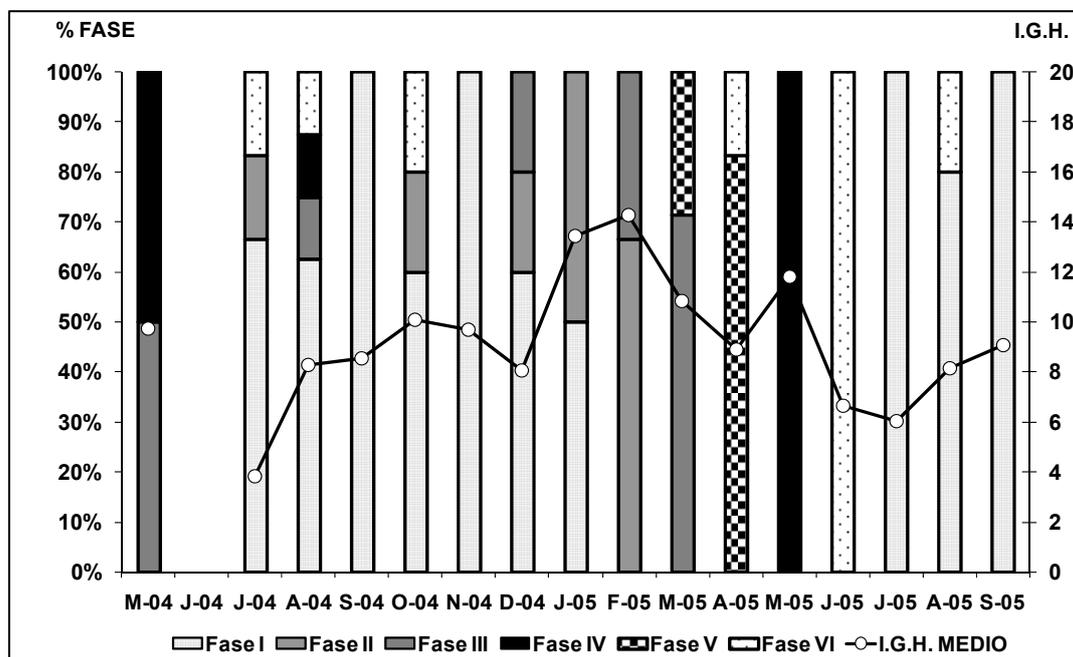


Figura 3.3.4.6. Evolución de los cortes histológicos y del I.G.H. en los erizos de Arnía.

3.3.4.4. Análisis de las poblaciones por separado

El estudio de los cortes histológicos de **Islares submareal** comienza en el mes de junio de 2004 con la puesta comenzada, como demuestra la presencia de erizos en fase V y fase VI, aunque con más de un 60% de los erizos con sus gónadas en fases pre-puesta (fases III y IV), lo que contrasta con el bajo valor del índice gonadal (Figura 3.3.4.7).

Durante el mes de julio la puesta continua de manera intensa a juzgar por el elevado porcentaje de erizos que muestran gónadas en fase VI al final de este mes. Sin embargo, el I.G.H. muestra un comportamiento anómalo y no solo no disminuye sino que se incrementa mínimamente.

En el periodo entre agosto y noviembre se produce la recuperación gonadal, pasando de la fase VI a la fase I. En el mes de noviembre el 100% de los erizos analizados mostraron fase I. Durante este periodo el índice gonadal se incrementa de manera sostenida.

Tras la fase de recuperación, comienza la vitelogénesis y a diferencia de lo observado para las poblaciones de Islares analizadas conjuntamente no existe solapamiento ya que no se observaron erizos en fase II hasta la llegada del invierno en el mes de diciembre (con la fase de recuperación gonadal ya terminada).

En este mes se observaron un 42% de erizos en fase II, a los que sigue la aparición de erizos en fase III en el mes de enero. Este proceso de maduración gonadal se intensifica en los dos meses siguientes y a finales de marzo los erizos en fase III son mayoritarios (60%) e incluso aparecen las primeras gónadas en fase V, lo que ayuda a explicar el descenso observado en el índice gonadal. En el mes de abril la puesta se extiende al 100% de los erizos analizados, sin que se produzca un descenso en el índice gonadal, que apenas varía durante este mes.

El mes de mayo es similar al mes de abril, aunque con una importante presencia de erizos en fase VI, sin que aún así el índice descienda.

En el mes de junio se produce un incremento del índice gonadal y aparece un elevado porcentaje de erizos en fase IV. Este incremento en la presencia de erizos en fase IV coincide con un incremento en el I.G.H., que alcanza valores máximos para el periodo de estudio.

A este máximo le sigue una segunda puesta, que esta vez sí se refleja de manera clara en el índice con un importante descenso de este en el mes de julio. En este mes, las gónadas muestran un porcentaje mayoritario de fase VI y aparecen los primeros erizos en fase I.

Esta última fase se incrementa durante agosto y septiembre al iniciarse la recuperación de la gónada y la fase VI disminuye su presencia. En el mes de septiembre aun es posible encontrar erizos realizando la puesta.

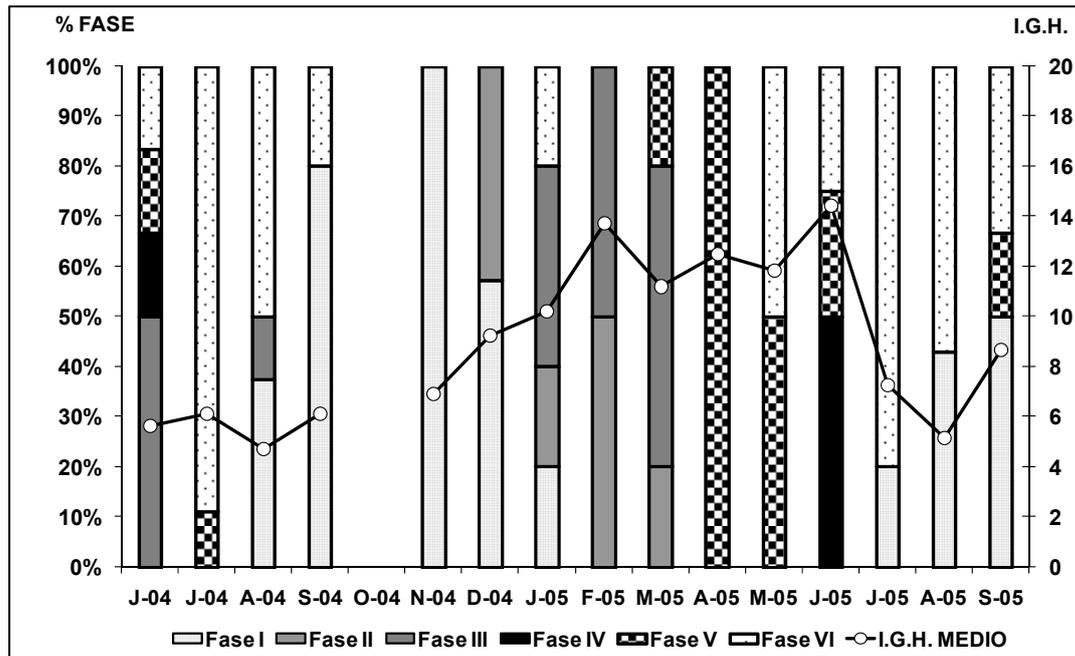


Figura 3.3.4.7. Evolución de los cortes histológicos y del I.G.H. en la población de Islares submareal.

Los erizos de los **charcos de marea de Islares** presentaban durante el primer mes de estudio (mayo de 2004) una mayoría de erizos en fase V, además de una importante presencia de ejemplares en fase IV (Figura 3.3.4.8).

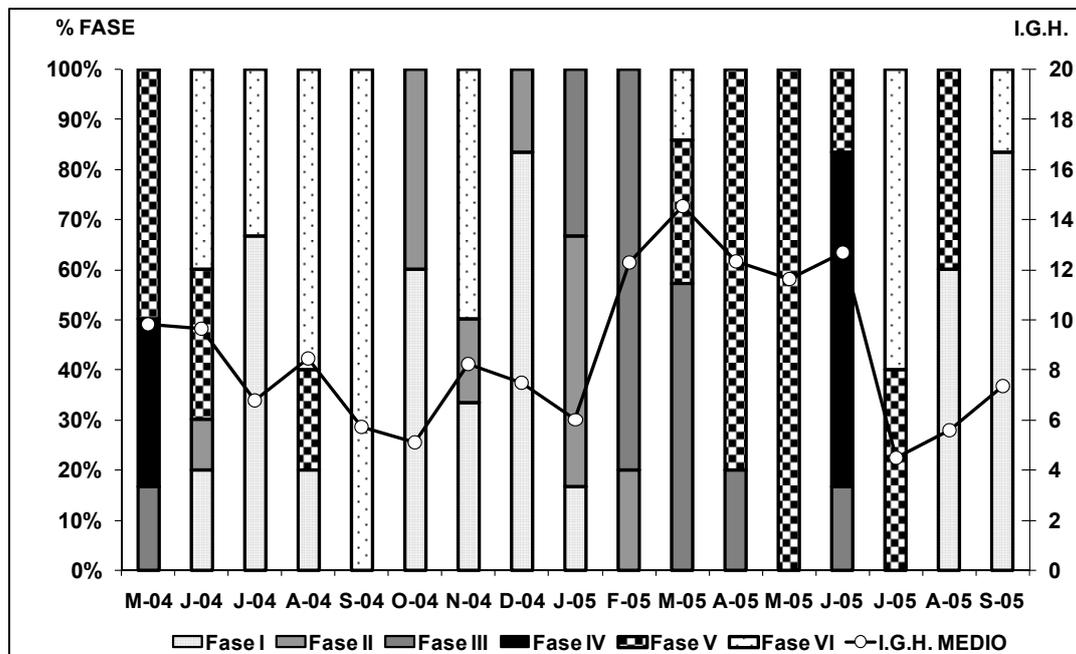


Figura 3.3.4.8. Evolución de los cortes histológicos y del I.G.H. en la población de Islares intermareal.

Con la llegada del mes de junio la puesta se intensifica, propiciando que al final de este mes la mayor parte de erizos analizados presenten fase VI, con algunos erizos incluso en fase I, si bien todavía existe un número elevado de erizos en fase V (30%). Con la llegada del mes de julio, se alcanza el final de la época de puesta, con un porcentaje elevado en fase VI y la mayoría en fase I.

La puesta de 2004 es similar en las poblaciones de intermareal y submareal de la localidad de Islares. No obstante, hay un cierto adelanto en los erizos de los charcos de marea, como se observa en la similitud entre los meses de mayo-junio y junio-julio de ambas poblaciones.

A partir del mes de agosto se observa un elevado grado de heterogeneidad en el estado gonadal de los erizos de Islares intermareal, que no muestra un patrón claro de evolución, sino que parece solapar varios distintos.

Mientras que en el mes de julio de 2004 la presencia de erizos en fase I era mayoritaria, durante el mes de agosto disminuye, para desaparecer del todo en el mes de septiembre en lugar de incrementarse como sería esperable si se hubiese iniciado un proceso de recuperación gonadal. Además, el índice gonadal húmedo no se incrementa, sino que desciende, alcanzando en el mes de octubre de 2004 un valor mínimo para este año.

En el mes de agosto aún existen gónadas en fase V en un porcentaje bajo (contradiendo lo observado en el mes de julio en el que todos los cortes histológicos mostraban estados post-puesta).

Tras la puesta de 2004, se desarrolla un anómalo proceso de recuperación gonadal en el que la frecuencia de erizos en fase VI se incrementa desde julio hasta septiembre, coincidiendo con el descenso de erizos en fase I, hasta alcanzar en el mes de septiembre el 100% de los erizos la fase VI. Este proceso ocurre de manera inversa a lo esperado ya que lo normal sería que la fase VI fuese desapareciendo al ser sustituida por la fase I. Además, durante el mes de octubre desaparecen los erizos en fase VI para reaparecer un mes después en número elevado. Este comportamiento discontinuo sólo se ha observado en la población de Islares intermareal.

La falta de una fase clara de recuperación gonadal no retrasa el inicio de la vitelogénesis que se observa por primera vez en el mes de octubre con la aparición de un elevado número de erizos en fase II, aunque no se generaliza hasta el mes de enero (un mes más tarde que en los erizos de Islares submareal). A finales de este mes un 50% de los erizos se encuentra en fase II y un 33,33% en fase III.

Durante el mes de febrero el proceso continúa de manera intensa incrementándose el número de erizos que alcanza la fase III hasta un 80%.

Un mes después (en marzo de 2005) comienzan las primeras puestas y se observan las primeras gónadas en fase V e incluso alguna en fase VI, si bien, al igual que ocurrió en los erizos de submareal, esta puesta no tiene su reflejo en el índice gonadal, que no sólo no desciende sino que se incrementa notablemente.

Durante los meses de abril y mayo la puesta continúa, extendiéndose a un 100% de los erizos en el mes de mayo. En estos dos meses, el índice gonadal desciende, aunque de manera suave.

Al llegar al mes de junio, el índice gonadal se incrementa y las gónadas muestran una mayoría de erizos en fase IV, como sucedía en los erizos de submareal. Tras esto se produce la segunda puesta, durante el mes de julio, de gran impacto en el índice gonadal y que precipita la aparición de un elevado porcentaje de erizos en fase VI, aunque aún son numerosos los erizos que muestran gónadas en fase V. Estos erizos continúan apareciendo durante el mes de agosto y se mantienen hasta septiembre de 2005 cuando la puesta termina para todos los erizos.

El análisis de los cortes histológicos de la población de **Fonfría submareal** comienza en el mes de junio del 2004 (Figura 3.3.4.9), con la puesta ya iniciada como se deduce del elevado porcentaje de erizos en fase V y fase VI, aunque también se encontraron erizos en fase IV.

En el siguiente mes (julio de 2004) el número de erizos en fase IV se incrementó de manera notable, acompañado de un espectacular incremento en el índice gonadal que

alcanzó los valores máximos registrados en el periodo de estudio (23,5%), tanto para la población de Fonfría submareal como para el resto de poblaciones.

A esta evolución siguió una puesta con gran efecto en el índice gonadal (descendió más de 15 puntos) y la presencia de erizos en fase VI, que tras el mes de agosto pasó a ser la fase mayoritaria.

La puesta terminó definitivamente en el mes de septiembre con la total desaparición de erizos en fase V y la aparición de los primeros erizos en fase I. En este mes se inició también la fase de recuperación, con el incremento paulatino de los erizos en fase I y la desaparición de los erizos en fase VI. La recuperación de la gónada se extendió hasta el mes de enero, con la desaparición de los últimos erizos en fase VI y se solapó con el inicio de la vitelogénesis. Los primeros erizos en fase II aparecieron en el mes de diciembre. Al mes siguiente, la fase II pasó a ser mayoritaria, con un 80 % de los erizos en esta fase.

A la fase II la sucedió la fase III como la más numerosa del mes de febrero. En este mes también apareció la primera gónada en fase V, siendo la primera población en mostrar un erizo en puesta parcial para el año 2005.

En el mes de marzo el 100% de los erizos mostraron gónadas en fase V, a pesar de lo cual el índice gonadal húmedo se incrementó. Durante los meses de abril y mayo la fase V dejó paso a la fase VI, aunque en algunos casos también se observan erizos en fase III. Esta continuidad en la puesta tuvo su reflejo en el índice gonadal que descendió de manera clara durante ambos meses.

En el mes de junio, como en el resto de poblaciones analizadas hasta el momento, el índice gonadal se incrementó ligeramente y aparecieron gónadas en fase IV. No obstante, se observó una contradicción: mientras el incremento en el índice gonadal fue de los más abundantes, la presencia de erizos en fase IV fue de las menos importantes en las poblaciones estudiadas. Por último, se produjo una segunda puesta que provocó un brusco descenso del índice gonadal y la aparición de un 100% de los erizos en fase VI. En los dos siguientes meses las gónadas no dieron señales de recuperación y no aparecieron erizos en fase I ni se incrementó el índice gonadal, que incluso descendió

ligeramente durante el mes de agosto. En este mes aún se observaron algunos erizos en fase V.

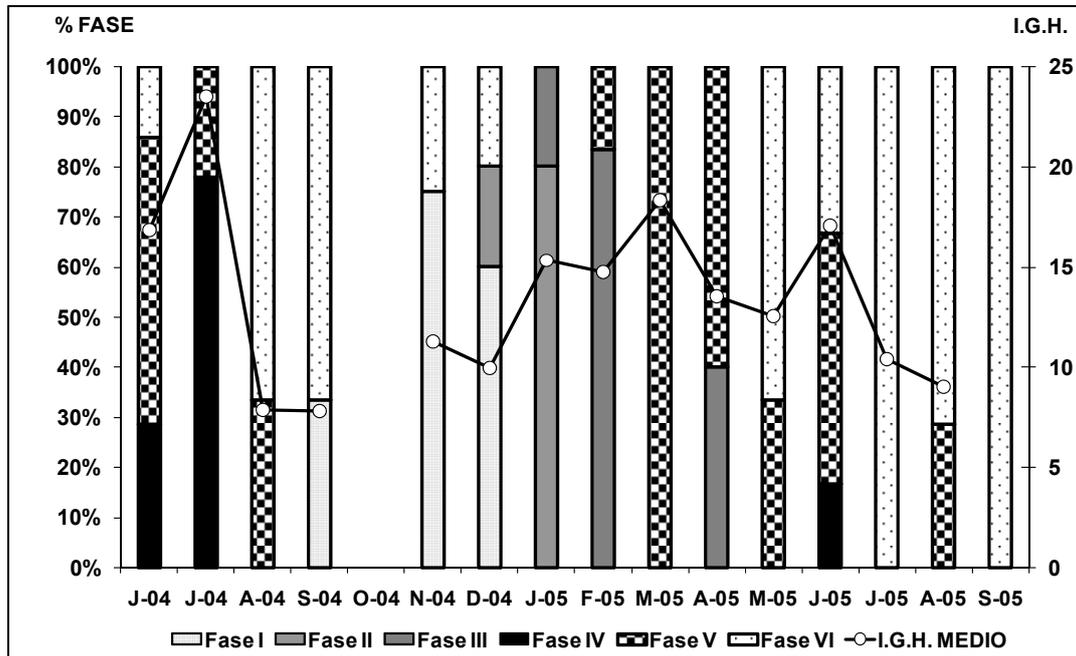


Figura 3.3.4.9. Evolución de los cortes histológicos y del I.G.H. en la población de Fonfría submareal. Obsérvese que la escala del I.G.H. termina en 25%, cinco puntos por encima al resto de gráficos de las otras poblaciones.

Los erizos de **Fonfría intermareal** muestran una de las evoluciones mejor relacionadas con el índice gonadal de las observadas hasta el momento (Figura 3.3.4.10).

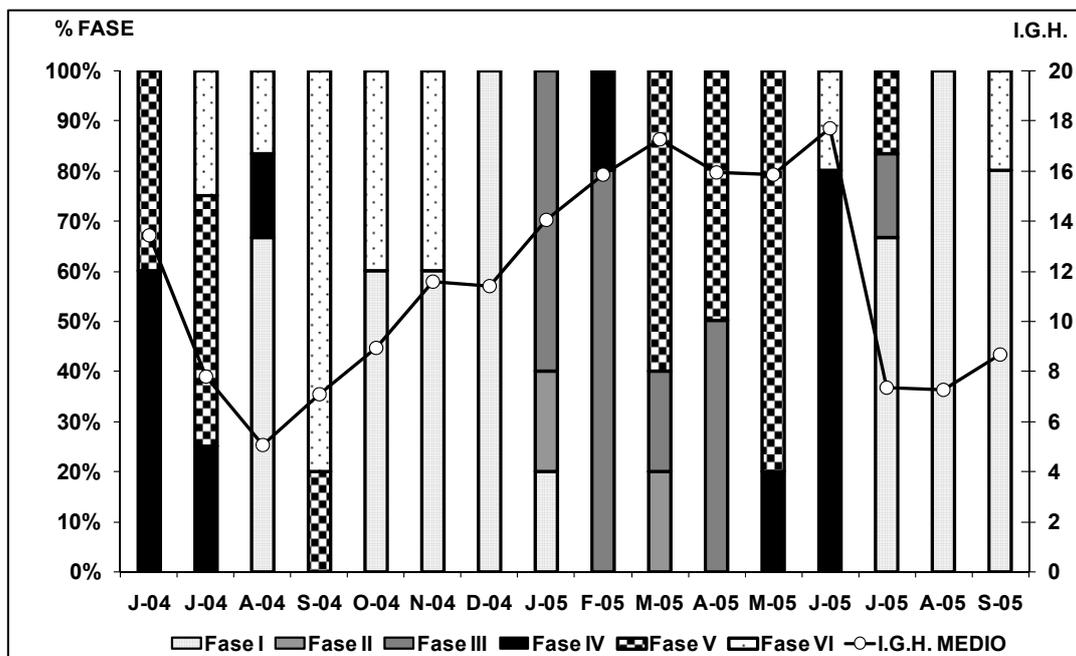


Figura 3.3.4.10. Evolución de los cortes histológicos y del I.G.H. en la población de Fonfría intermareal.

En junio de 2004 el porcentaje de erizos en fase IV era mayoritario, con más de un 60% de gónadas en este estado y el índice gonadal se mostraba alto. Con la llegada de los meses de junio y julio se produjo una puesta, como muestra la paulatina desaparición de la fase IV y la aparición de fases VI y I. Esta puesta tiene su reflejo en el I.G.H. que desciende de manera clara en ambos meses, hasta alcanzar el valor mínimo en agosto del 2004, si bien la puesta no termina del todo hasta pasado el mes de septiembre, último mes que muestra erizos en fase V.

Tras la puesta, comienza la recuperación de la gónada. El índice gonadal inicia un incremento a partir de septiembre que no se detiene hasta diciembre. En este periodo, el incremento de erizos en fase I es constante y sustituyen a los erizos en fase VI, hasta alcanzar el 100% de los erizos en fase I en diciembre del 2004. A partir de este mes y con la llegada del año 2005 comienza la vitelogénesis y lo hace de una manera muy intensa, tanto que en tan solo un mes, muchos erizos se desarrollan desde la fase I (100% de los erizos en diciembre) hasta la fase III (60% de los erizos en enero de 2005).

El proceso de maduración gonadal se intensifica en febrero, como muestra la presencia mayoritaria de erizos en fase III (80%) y la presencia de los primeros erizos en fase IV. Esta evolución de las gónadas se ve acompañada de importante incremento del índice gonadal, que tras una ligera pausa en diciembre comienza un nuevo ascenso que no se detendrá hasta el mes de abril.

Tras la maduración de la gónada comienza la puesta. A pesar de que a finales de marzo ya se encontraron un 60% de los erizos en fase V, el índice gonadal al igual que en la mayor parte de las otras poblaciones analizadas no comienza a descender hasta abril, si bien el descenso es mínimo. En este mes, la puesta no se hace más frecuente y los erizos en fase III vuelven a ser mayoritarios, lo que por otro lado se ajusta al elevado índice gonadal observado. El mes de mayo termina con una mayoría de erizos en fase V y una minoría de erizos en fase IV, porcentaje que aumenta de manera espectacular durante junio (un 80% de los erizos), provocando un incremento del índice gonadal durante este mes. Durante julio se produce una puesta estival que reduce de manera muy importante el índice gonadal de los erizos de Fonfría intermareal y provoca la aparición de una mayoría de erizos en fase VI y sobre todo fase I. La puesta termina de manera abrupta, en julio y para el mes de agosto el 100% de los erizos ya muestran fase I.

La última población que queda por analizar, la población de **Arnía**, ha sido estudiada en el punto 3.3.4.3, por lo que no se ha incluido en este punto.

3.3.5. INFLUENCIA DE LA FASE GONADAL EN EL I.G.H.

Los valores medios del I.G.H. para cada una de las seis fases gonadales descritas en este estudio se muestran en la Figura 3.3.5.1.

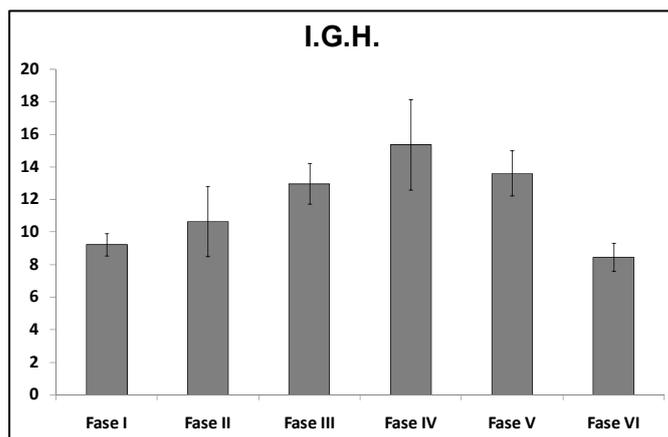


Figura 3.3.5.1. Valores medios del I.G.H. para cada una de las seis fases descritas. Las barras de error representan un intervalo de confianza para la media del 95%

Como se observa en esta figura los valores mínimos del índice gonadal se alcanzan durante las fases VI y I, mientras que los valores máximos se observan en la fase IV, seguida de cerca por la fase V y III. La fase II, muestra un valor ligeramente superior a las fases I y VI e inferior a la fase III.

Para comprobar si las diferencias observadas en esta gráfica tenían significación estadística, se procedió a realizar un análisis de comparación de medias aplicando la prueba de Kruskal-Wallis (Tabla 3.3.5.1).

	GI Húmedo
Chi-cuadrado	76,067
gl	5
Sig. asintót.	,000

Tabla 3.3.5.1. Resultados del análisis de Kruskal-Wallis aplicado a la variable dependiente I.G.H. con la fase gonadal como variable de agrupación

Los resultados muestran que las diferencias son estadísticamente muy significativas. El análisis se completó con un estudio de comparación múltiple que permitiese observar las diferencias entre las distintas fases por parejas, empleando la prueba T3 de Dunnet (Tabla 3.3.5.2).

(I) Fase gonadal	(J) Fase gonadal	Diferencia de medias (I-J)	Error típico	Sig.	Intervalo de confianza al 50%	
					Límite inferior	Límite superior
fase 1	fase 2	-1.41758	1.08384	.943	-3.6255	.7904
	fase 3	-3.73786 [*]	.70635	.000	-5.1619	-2.3138
	fase 4	-6.12798 [*]	1.38390	.002	-8.9468	-3.3092
	fase 5	-4.37303 [*]	.77654	.000	-5.9357	-2.8103
	fase 6	.77621	.55956	.931	-.3474	1.8998
fase 2	fase 1	1.41758	1.08384	.943	-.7904	3.6255
	fase 3	-2.32028	1.20084	.572	-4.7549	.1144
	fase 4	-4.71040 [*]	1.69064	.108	-8.1330	-1.2879
	fase 5	-2.95545 [*]	1.24343	.268	-5.4727	-.4382
	fase 6	2.19379	1.12080	.556	-.0850	4.4726
fase 3	fase 1	3.73786 [*]	.70635	.000	2.3138	5.1619
	fase 2	2.32028	1.20084	.572	-.1144	4.7549
	fase 4	-2.39012	1.47732	.800	-5.3890	.6088
	fase 5	-.63517	.93291	1.000	-2.5118	1.2415
	fase 6	4.51407 [*]	.76185	.000	2.9801	6.0480
fase 4	fase 1	6.12798 [*]	1.38390	.002	3.3092	8.9468
	fase 2	4.71040 [*]	1.69064	.108	1.2879	8.1330
	fase 3	2.39012	1.47732	.800	-.6088	5.3890
	fase 5	1.75495	1.51214	.979	-1.3112	4.8211
	fase 6	6.90420 [*]	1.41303	.001	4.0296	9.7788
fase 5	fase 1	4.37303 [*]	.77654	.000	2.8103	5.9357
	fase 2	2.95545 [*]	1.24343	.268	.4382	5.4727
	fase 3	.63517	.93291	1.000	-1.2415	2.5118
	fase 4	-1.75495	1.51214	.979	-4.8211	1.3112
	fase 6	5.14924 [*]	.82735	.000	3.4856	6.8129
fase 6	fase 1	-.77621	.55956	.931	-1.8998	.3474
	fase 2	-2.19379	1.12080	.556	-4.4726	.0850
	fase 3	-4.51407 [*]	.76185	.000	-6.0480	-2.9801
	fase 4	-6.90420 [*]	1.41303	.001	-9.7788	-4.0296
	fase 5	-5.14924 [*]	.82735	.000	-6.8129	-3.4856

Tabla 3.3.5.2. Resultados del análisis de comparación múltiple T3 de Dunnet sobre los valores medios del I.G.H. para las seis fases gonadales descritas.

Este análisis permite distinguir dos claros grupos: El primer grupo estaría formado por las fases con valores medios en el I.G.H. más bajos (fase VI y I), mientras que el segundo grupo lo formarían las fases con valores medios más elevados (fase III, IV y V).

Dentro de cada grupo los valores medios en el I.G.H. para cada fase no muestran diferencias significativas entre sí, mientras que sí lo hacen con los valores medios del otro grupo.

La fase II ocuparía un lugar intermedio entre ambos grupos, sin mostrar diferencias significativas con ninguna de las otras fases analizadas.

3.3.6. FACTORES AMBIENTALES: TEMPERATURA, FOTOPERIODO Y CONCENTRACIÓN DE CLOROFILA

3.3.6.1. Temperatura en las boyas oceanográficas

La Figura 3.3.6.1 representa los valores medios de temperatura en las dos últimas semanas de cada mes (días a partir del 15 de cada mes) obtenidos con los datos de temperatura recogidas por las boyas oceanográficas Triaxys en Bilbao y Gijón.

En esta figura se observa el patrón oceanográfico de temperaturas superficiales descrito para esta zona del Cantábrico (Díez *et al*, 2000), con valores más elevados para la zona oriental en los meses de verano y menores en los meses de invierno.

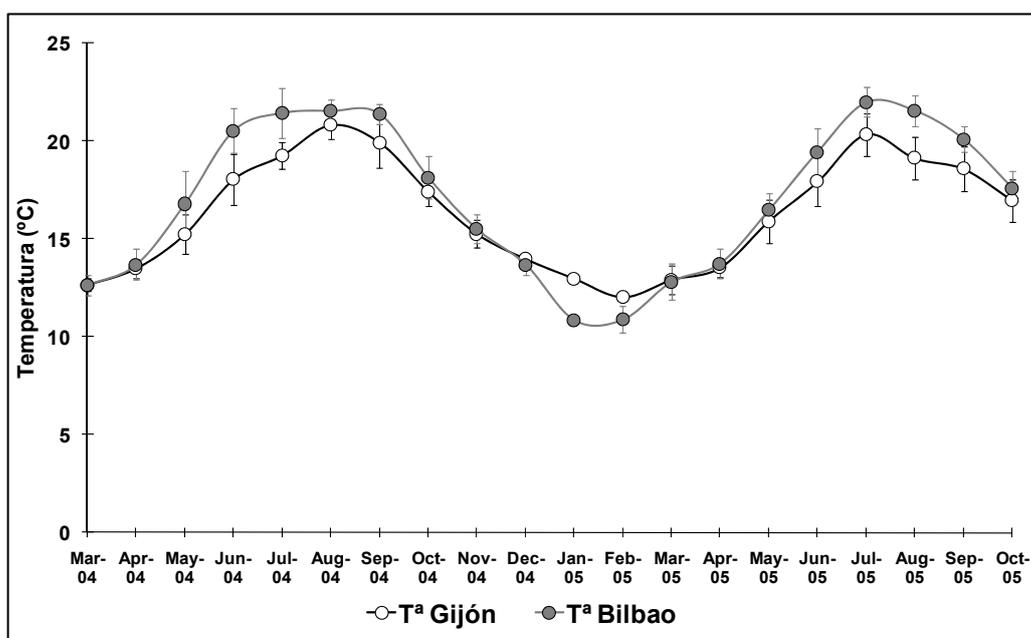


Figura 3.3.6.1. Valor medio de temperatura en las dos últimas semanas de cada mes obtenidos de los datos de medida de las boyas oceanográficas de Gijón y Bilbao. (Datos suministrados por Puertos del Estado: http://www.puertos.es/es/oceanografia_y_meteorologia/redes_de_medida). Los valores medios están representados en los puntos de la figura, mientras que las barras de error representan la desviación típica. Las líneas de unión entre los distintos valores medios mensuales han sido interpoladas por el programa Excel.

De esta forma, el valor medio mensual de la temperatura del agua en Bilbao alcanzó unas temperaturas máximas durante el periodo de estudio de 21,55 °C a finales de agosto de 2004 y de 22°C a finales de julio de 2005, mientras que en Gijón el máximo valor medio mensual registrado fue de 20,82 °C a finales de julio de 2004 y de 20,33 °C a finales de julio de 2005.

Las temperaturas medias mensuales mínimas se produjeron en el mes de enero de 2005 en Bilbao (10,86 °C) y en febrero de 2005 en Gijón (12,03 °C), si bien en febrero de 2005 las temperaturas en Bilbao fueron también muy bajas y casi idénticas a las observadas en enero de ese mismo año (10,89 °C).

La variación térmica entre ambos años fue distinta en función de la boya oceanográfica analizada. En Gijón se observaron diferencias térmicas importantes entre los dos años estudiados, mientras que en Bilbao estas fueron menores. En Gijón el 2004 mostró temperaturas máximas más altas y alcanzó temperaturas medias durante los meses de agosto y septiembre superiores en más de un grado centígrado a las observadas en el año 2005. En Bilbao, en cambio, estas diferencias fueron mucho menores y las temperaturas medias fueron similares entre ambos años, siendo superiores en el año 2004 para los meses de agosto (tan solo 0,1°C más) y septiembre (1,28 °C de diferencia), pero inferiores en el mes de julio (Figura 3.3.6.2).

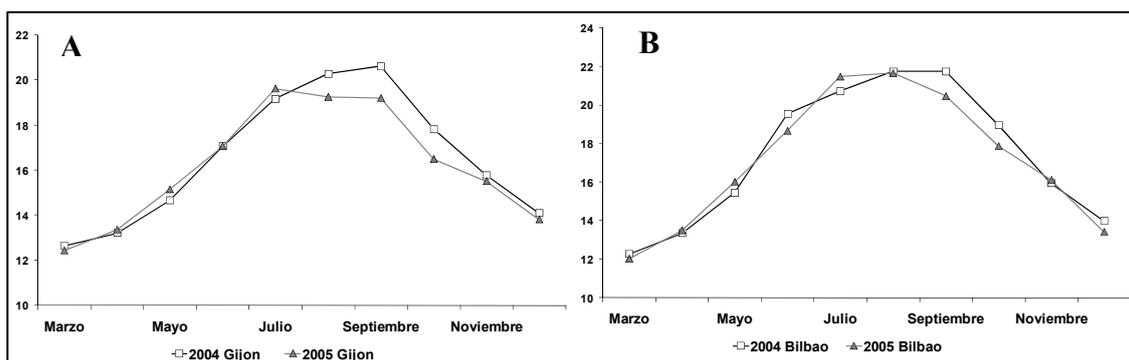


Figura 3.3.6.2. Evolución de la temperatura media entre marzo y diciembre para los años 2004 y 2005 en las boyas oceanográficas de Gijón (A) y Bilbao (B).

Las mediciones de las boyas permiten además realizar un seguimiento diario de las temperaturas registradas en el periodo de estudio (Figura 3.3.6.3). De las más de 12 mil mediciones realizadas por la boya de Gijón durante el periodo de estudio, el valor mínimo registrado fue de 11,1 °C, (el 7-3-2005, a las 12:00), mientras que el valor máximo fue de 22,6 °C (el 10-9-2004 a las 15:00). El intervalo de temperaturas entre los valores más elevados y los valores menores durante el periodo de estudio fue de 11,5 °C.

La boya de Bilbao realizó más de 13 mil mediciones en el periodo de estudio. El valor mínimo registrado fue de 9,5 °C (18-2-2005 a las 02:00) mientras que el valor máximo

fue de 24 °C (12-7-2005 a las 16:00). El rango de temperaturas entra ambos valores fue de 14,5 °C, tres grados más que en Gijón. La variabilidad en la temperatura media diaria observada en las boyas oceanográficas es muy elevada, con aumentos y descensos muy bruscos de las temperaturas que pueden variar en más de cinco grados centígrados en menos de dos semanas (Figura 3.3.6.3).

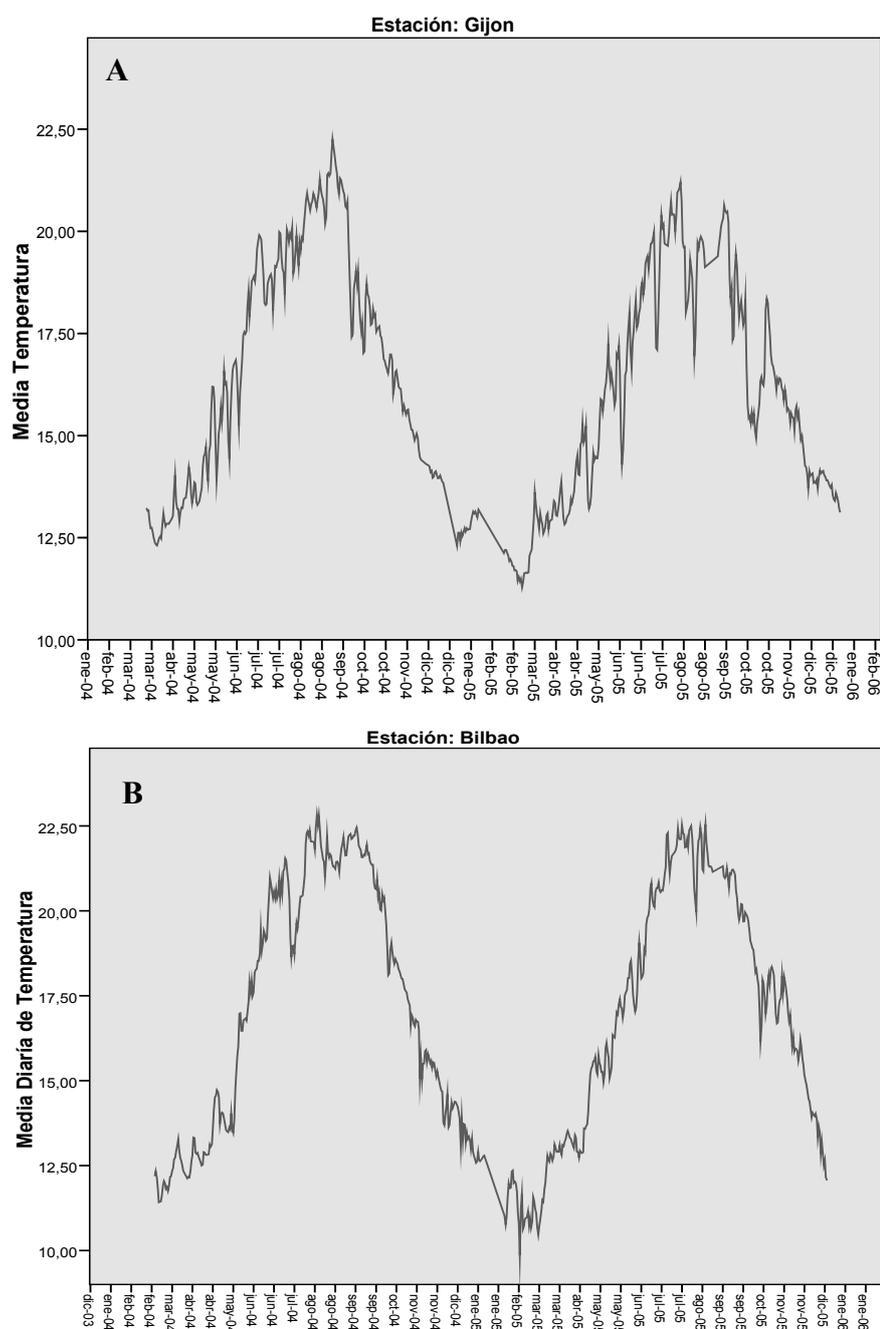


Figura 3.3.6.3. Evolución del valor medio diario de temperatura en las boyas oceanográficas de Gijón (A) y Bilbao (B) durante el periodo de estudio.

3.3.6.2. Temperaturas *in situ*

Los resultados de las mediciones de temperatura realizadas en los puntos de muestreo se muestran en las Figuras 3.3.6.4 y 3.3.6.5. Se han dividido en función del hábitat y se han representado junto con los datos oceanográficos obtenidos a través de las boyas para permitir contrastar ambas fuentes de información.

La Figura 3.3.6.4 muestra los resultados de temperatura medidos en la columna de agua en las localidades de Islares y Fonfría.

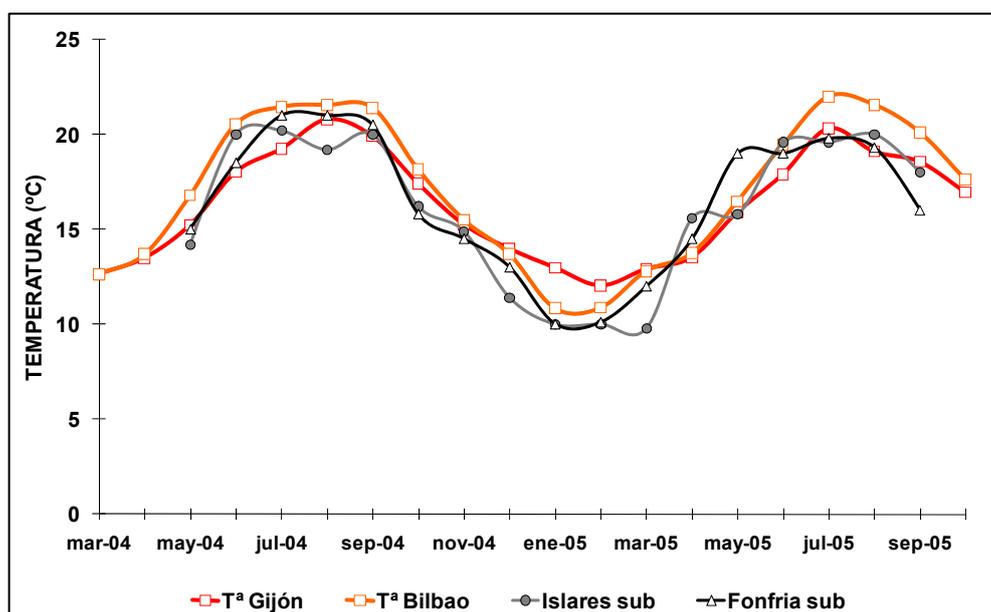


Figura 3.3.6.4. Evolución de las temperaturas medidas en la columna de agua en las calas de Islares y Fonfría en relación a lo observado en las boyas oceanográficas.

Lo primero que llama la atención son los bajos valores observados durante los meses invernales en relación con los datos de las boyas. En los meses invernales (enero y febrero) los valores medidos *in situ* son en torno a un grado centígrado más bajos que los observados en la boya de Bilbao. Además, en el caso de Islares submareal, estos bajos valores se mantienen durante el mes de marzo.

Los bajos valores invernales no vienen acompañados de valores elevados en los meses de verano como sería de esperar en fondos someros y las temperaturas estivales permanecen en rangos similares a los observados en ambas boyas. En el verano de 2004, ambas poblaciones muestran valores estivales comprendidos entre los observados

en Bilbao y Gijón, siendo los valores registrados en Fonfría sensiblemente inferiores a los observados en Islares. En el año 2005, los datos de temperatura obtenidos son sensiblemente inferiores al 2004 y se sitúan cercanos a los de la boya de Gijón, dos grados por debajo de lo observado en la boya de Bilbao.

El bajo valor de los valores de temperatura medido en ambas calas durante el periodo de estudio es posiblemente consecuencia de la hora a la que se realizaban la mayor parte de los muestreos. Para permitir el tratamiento de los erizos capturados en el mismo día de su recolección, siempre que fue posible se realizaron los muestreos a primera hora de la mañana (entre las 9 y las 11), lo que pudo influir en el valor de las temperaturas disminuyéndolo, ya que a esas horas de la mañana los valores de temperatura son inferiores a los que alcanzan durante el resto del día (Figura 3.3.6.6).

Respecto a las diferencias entre las temperaturas medidas en Islares y Fonfría, estas son en general pequeñas y ambas curvas muestran una evolución similar, aunque con diferencias importantes en meses concretos. No obstante, es imposible extraer conclusiones generales de estas diferencias por el carácter puntual de las mediciones *in situ*, que en general sólo sirven para confirmar la sensibilidad de la temperatura del agua en los ambientes someros a los cambios meteorológicos y a la hora de la medida.

Esta gran variabilidad de los ambientes someros hace que las temperaturas de ambas localidades se sitúen más cerca de los valores observados en la boya oceanográfica de Bilbao (que presenta una mayor oscilación térmica), incluso en el caso de la localidad de Fonfría que es la más alejada geográficamente.

Respecto a las mediciones de temperatura realizadas en los **charcos de marea** (Figura 3.3.6.5), éstas también muestran un cierto ajuste a las observadas en las boyas oceanográficas, si bien, como era de esperar, muestran variaciones más bruscas, tanto entre meses como entre localidades (con diferencias de hasta 6°C para localidades distintas en el mismo mes).

Además, también muestran valores extremos más acusados, con un valor de temperatura mínimo de 7°C (Arnía, febrero de 2005) y un valor máximo de 23°C (Islares intermareal, junio de 2004).

No obstante, los valores extremos alcanzados han sido menores de lo que podría esperarse, especialmente en los meses de verano y no se han registrado temperaturas especialmente elevadas en los charcos de marea. Una vez más la hora a la que se realizaron los muestreos puede ser la causa de los bajos valores de temperatura observados en los charcos de marea, ya que al realizarse a primera hora de la mañana no dan tiempo a que los charcos se calienten.

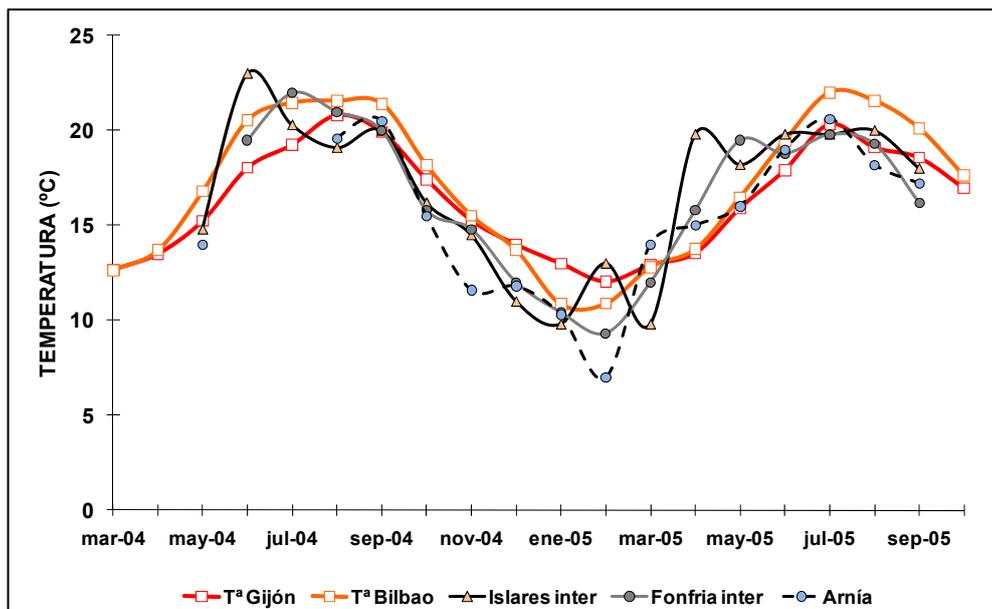


Figura 3.3.6.5. Evolución de las temperaturas medidas en la columna de agua en las calas de Islares y Fonfría en relación a lo observado en las boyas oceanográficas.

Las variaciones medias registradas en las dos boyas oceanográficas a lo largo de un día son de media de 0,5°C, con valores mínimos a las 07:00 y valores máximos a las 17:00 (Figura 3.3.6.6).

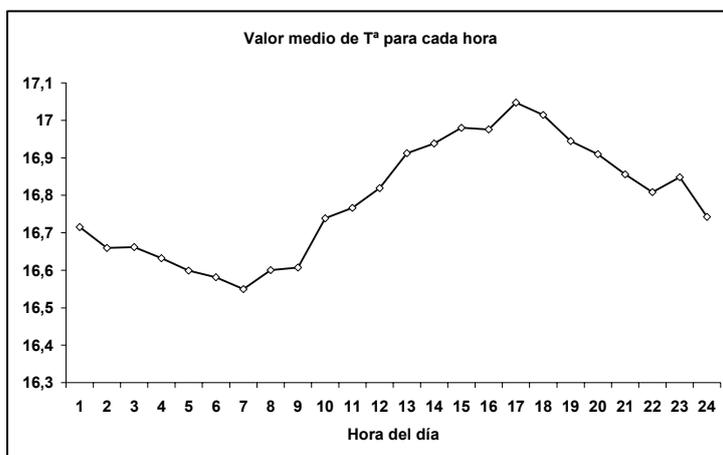


Figura 3.3.6.6. Evolución de las temperaturas medias para cada hora en las boyas de Bilbao y Gijón analizadas de manera conjunta. La gráfica representa valores medios entre marzo de 2004 y diciembre de 2005.

En ambientes tan expuestos a la atmósfera como los charcos de marea estas variaciones pueden ser mucho mayores.

El 19-2-2007 se midió en Arnía la evolución a lo largo de un día (entre las 08:00 y las 16:00) de la temperatura, la salinidad y la concentración de clorofila en dos charcos de diferentes dimensiones (grande y pequeño). La temperatura se incrementó entre las 10:00 (el agua del charco alcanzó el valor mínimo) y las 14:00 (valor máximo) en más de 3°C en el charco pequeño y en casi 2°C en el charco grande.

El hecho de que la temperatura final registrada fuese el valor medio de tres charcos de marea también afecta a los valores que se atemperan con la medida de varios charcos, los cuales en muchas ocasiones muestran temperaturas muy dispares en función de su tamaño, el tiempo que llevan aislados de mar o su exposición al sol. A pesar de ello, existe una gran variabilidad entre las distintas mediciones realizadas en los charcos como demuestran las temperaturas observadas en el mes de febrero entre Arnía (7°C) e Islares intermareal (13°C).

Respecto a la variabilidad entre los charcos de marea y las mediciones realizadas en la columna de agua para cada localidad (Figura 3.3.6.7), Islares presenta las mayores diferencias, que se produjeron en el mes de abril, donde la temperatura de los charcos fue superior a la observada en la columna de agua en 4°C. En Islares intermareal se registró también la mayor temperatura del estudio (23°C) el 21 de junio de 2004. Ese día, se registraron temperaturas en la columna de agua de Islares de 20°C, mientras que la temperatura media registrada en la boya fue de 18,8°C.

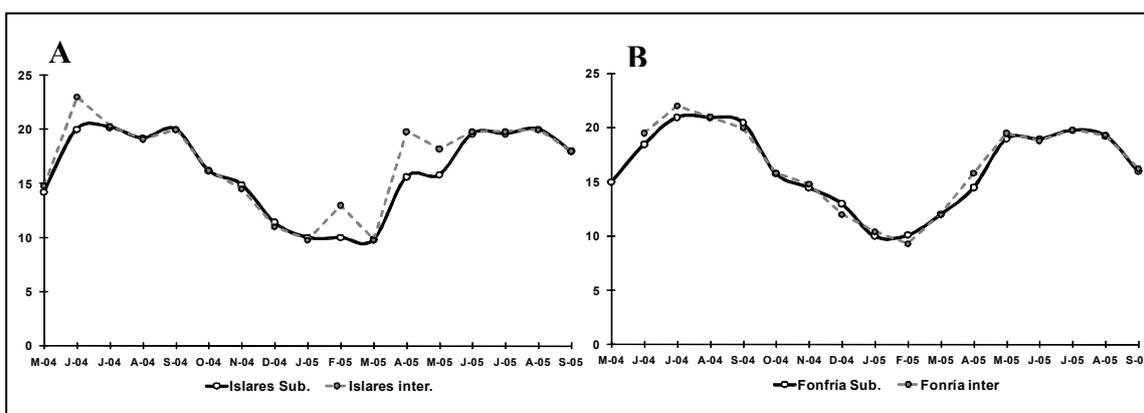


Figura 3.3.6.7. Evolución de las temperaturas medidas *in situ* en la columna de agua y en los charcos de marea en las calas de Islares (A) y Fonfría (B).

3.3.6.3. Fotoperiodo

Los datos de fotoperiodo fueron suministrados por el Observatorio Astronómico Nacional (<http://www.fomento.es/salidapuestasol/2004/Santander-2004.txt>).

Corresponden a las horas de luz diarias o, lo que es lo mismo, el tiempo transcurrido entre la salida y la puesta del sol. Se han utilizado datos medios mensuales para la ciudad de Santander. Aunque la variación longitudinal entre las localidades muestreadas puede generar alguna diferencia, éstas son mínimas y se han considerado despreciables.

La Figura 3.3.6.8 muestra el número medio de horas de luz natural para cada mes. El mes que muestra el mayor número de horas de luz es junio, mientras que diciembre es el mes menos luminoso.

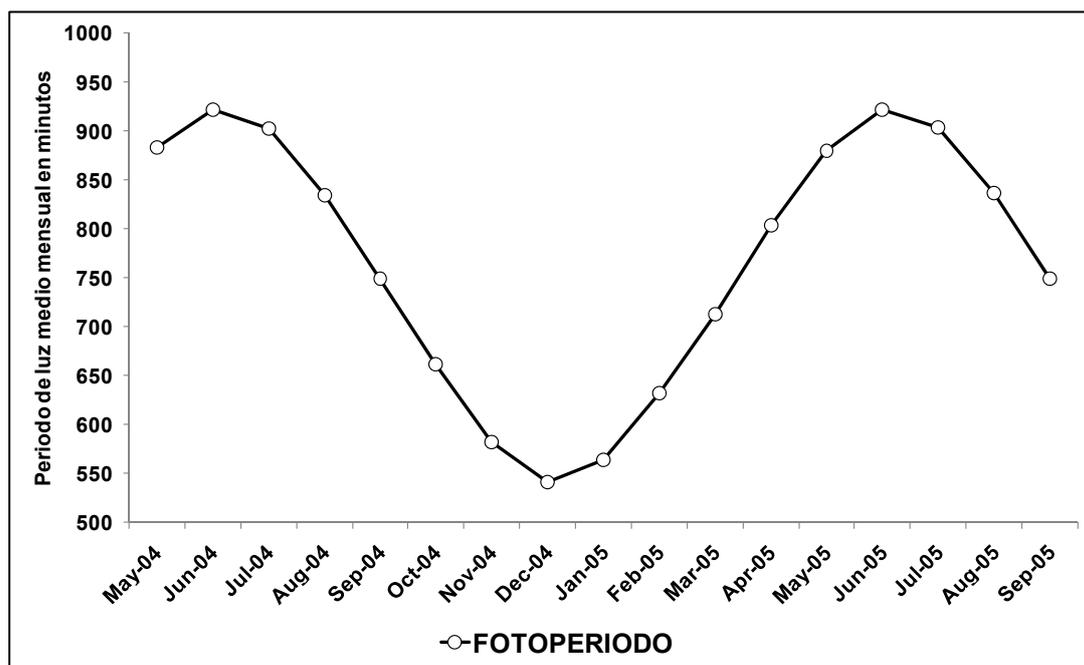


Figura 3.3.6.8. Evolución del Fotoperiodo en la ciudad de Santander.

3.3.6.4. Concentración de clorofila

Los valores de la concentración de clorofila se muestran en la Figuras 3.3.6.9, separados en función del hábitat. En las dos localidades de submareal los valores de clorofila en la columna de agua mostraron una evolución relativamente similar, con picos en la concentración de este pigmento en los meses de marzo y septiembre, probablemente

como consecuencia de los *blooms* fitoplanctónicos que se producen en los mares templados durante la mezcla de aguas en primavera y otoño (Díez *et al*, 2000).

No obstante, ambas localidades presentan diferencias en cuanto a la intensidad de estos picos, así como en algunos meses puntuales.

La principal diferencia entre ambas localidades se produjo en los meses de septiembre. En Fonfría el pico mayor de clorofila se observó en el mes de septiembre de 2004 (2,72 $\mu\text{g/l}$), mientras que en Islares, se produjo en el mes de marzo de 2005. Es más, en Islares durante el mes de septiembre de 2004 el valor de la concentración de clorofila fue relativamente bajo (0,95 $\mu\text{g/l}$). En el mes de marzo por el contrario, los valores fueron elevados en ambas localidades.

En septiembre de 2005 se repitió la situación y ambas localidades mostraron valores diferentes, siendo bastante más elevados los registrados en Fonfría (1,96 $\mu\text{g/l}$) que los registrados en Islares (0,92 $\mu\text{g/l}$).

Además de los picos en marzo y septiembre, ambas localidades muestran picos invernales de menor intensidad, si bien lo hacen en meses distintos (Islares en diciembre y Fonfría en enero).

Finalmente, ambas poblaciones muestran también valores elevados en los meses de junio de 2004 (Islares: 1,85 $\mu\text{g/l}$) y julio de 2005 (Fonfría: 1,77 $\mu\text{g/l}$). Los incrementos de clorofila durante los meses de verano no son excepcionales en esta zona del Golfo de Vizcaya, como consecuencia de episodios de afloramiento (Bode, 1996) y estos altos valores podrían ser consecuencia de este tipo de eventos.

Respecto a las mediciones de clorofila en los charcos de marea, éstos muestran en general una evolución muy similar a la observada en la columna de agua, especialmente respecto a lo observado en su misma localidad. De esta forma, la población de Fonfría charco, muestra un valor máximo de clorofila en el mes de septiembre de 2004, al igual que ocurría con la población de submareal, aunque de mayor intensidad (3,88 $\mu\text{g/l}$), mientras que en los charcos de Islares se alcanzan valores máximos de la concentración de clorofila en el mes de marzo, (1,17 $\mu\text{g/l}$, al igual que en la columna de agua).

Además, en ambas localidades, los valores de clorofila muestran picos invernales en diciembre (Islares) y enero (Fonfría).

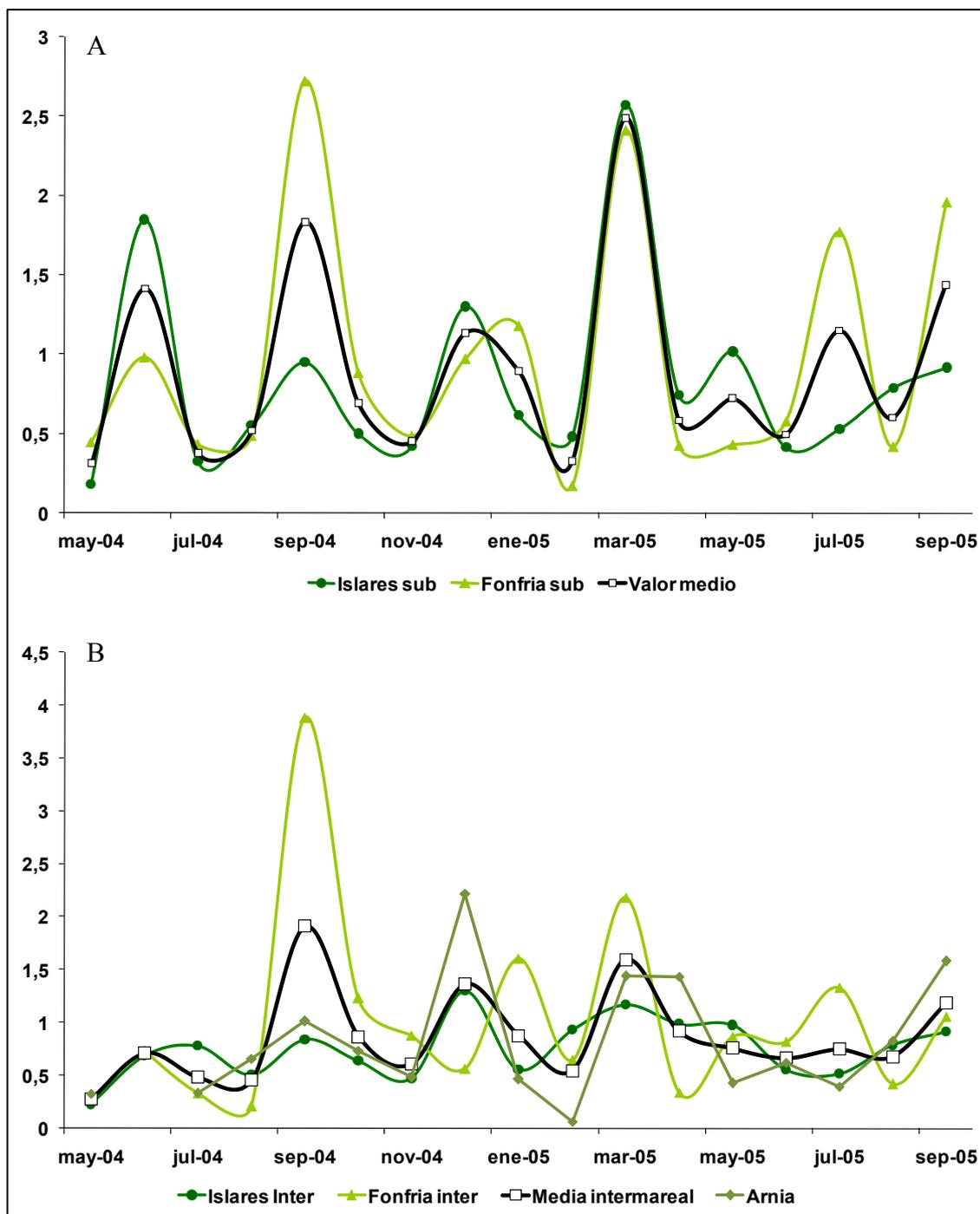


Figura 3.3.6.9. Evolución de los valores medios para la concentración de clorofila para el hábitat submareal (A) y el hábitat intermareal (B) en cada una de las localidades (para cada hábitat se ha incluido además el valor medio).

Los charcos de marea de Arnía muestran una evolución anómala en su concentración de clorofila y presentan los valores máximos en el mes de diciembre de 2004, 2,22 $\mu\text{g}/\text{l}$, muy por encima del segundo mes con valores máximos que es septiembre de 2005 (1,58

$\mu\text{g/l}$). Además, abril de 2005 también muestra valores elevados ($1,43 \mu\text{g/l}$), similares a los de marzo de 2005, lo que contrasta con lo observado en el resto de localidades en los que los valores de clorofila para este mes son bastante inferiores a los observados en marzo.

La evolución en la concentración de clorofila, por lo tanto varía bastante en función de la localidad, si bien no cambia mucho entre los distintos hábitats.

En la Figura 3.3.6.9 se observa como los meses con mayores valores de clorofila coinciden entre ambos hábitats (septiembre 2004, diciembre 2004, marzo 2005, septiembre 2005), si bien hay diferencias en cuanto a la importancia del pico en cada mes. De esta forma, mientras en los charcos de marea el mes con valores más alto en la concentración de clorofila es septiembre de 2004 ($1,91 \mu\text{g/l}$) en la columna de agua el mes con mayores valores de clorofila fue marzo ($2,49 \mu\text{g/l}$). No obstante, en general ambas curvas muestran una evolución paralela, incluso en los picos secundarios como los de junio y diciembre de 2004.

Además, el valor medio para las cinco mediciones tiene como resultado una curva muy similar a lo que cabría esperar para un mar templado con valores máximos en primavera (marzo, $1,95 \mu\text{g/l}$) y otoño (septiembre 2004, $1,88 \mu\text{g/l}$ y septiembre 2005, $1,28 \mu\text{g/l}$) y con valores absolutos similares a los que han encontrado otros autores en el Mar Cantábrico (Díez *et al*, 2000; García-Soto, 2006)

3.4. DISCUSIÓN

3.4.1. PORCENTAJE DE HUMEDAD DE LA GÓNADA

El contenido de agua en la gónada ha sido muy poco estudiado en *P. lividus* y son muy pocos los trabajos que han analizado esta variable en el estudio de su ciclo gonadal (Guettaf, 1997). Además, la mayor parte de estos trabajos ofrecen datos del porcentaje medio de agua en las gónadas de una determinada población de *P. lividus*, pero no estudian su variación en el tiempo o su relación con otros factores ambientales. No obstante, este porcentaje tiene un efecto directo en la calidad organoléptica y es fundamental para su comercialización (Gabín-Sánchez y Lorenzo de Dios, 1993; Spirlet *et al*, 2000). Por esta razón, en países con importantes producciones comerciales de erizo como los Estados Unidos, Japón (Mottet, 1976) y Chile (Bucle *et al* 1978) esta relación sí ha sido estudiada.

Es especialmente interesante conocer la evolución del porcentaje de humedad a lo largo del ciclo gonadal y cuál es su relación con la fase en la que se encuentra el tejido germinal. De esta forma se consigue un doble objetivo:

- Por un lado, se obtiene información sobre los meses en los que la gónada muestra un porcentaje de humedad menor, lo que unido al estudio del índice gonadal aporta a su vez información interesante sobre los mejores meses para capturar erizo en Cantabria de cara a su comercialización.
- Por otro lado, si la relación entre el porcentaje de humedad y la fase gonadal es clara podría llegar a conocerse el grado de madurez de la gónada en función del porcentaje de humedad, mucho más sencillo de obtener que con los cortes histológicos.

La relación entre la fase gonadal y el porcentaje de humedad se analizó en el punto 3.3.1. Existe una relación estadísticamente muy significativa entre el porcentaje de humedad de la gónada de *P. lividus* y la fase gonadal en la que ésta se encuentra.

Las fases I y II muestran valores mínimos y muy similares entre sí (cercaos al 79 %), mientras que las fases IV y V muestran valores máximos, siendo la fase IV la que muestra los mayores porcentajes de humedad (83,18%). Las fases III y VI ocupan posiciones intermedias, con valores cercaos al 81%. Como ya se menciona en el capítulo de resultados, el porcentaje de humedad de la gónada variaba entre el 57,9 % y el 95,3 % si bien el 95% de los datos se agrupaban entre el 70 y el 90% de humedad.

La relación observada entre el porcentaje de humedad de la gónada y la fase gonadal coincide con lo descrito por Gabin-Sánchez y Lorenzo de Dios (1993), los cuales afirmaban en un trabajo sobre la pesca del erizo en Galicia que las gónadas maduras tenían un aspecto lechoso y gelatinoso que reducía su valor.

Spirlet *et al* (2000) también hacían referencia a esta relación al afirmar que para su comercialización, las gónadas debían estar entre las fases III y V (de la clasificación realizada por Spirlet *et al*, 1998), para que estuviesen: *firμες y carnosas y sin abundancia de gametos*. Estas fases coinciden con las fases I y II del método de clasificación descrito por Byrne (1990) y utilizada en este trabajo, que son precisamente las que tienen menores porcentajes de humedad (corresponden a estadios inmaduros de la gónada).

Guettaf (1997) realizó el único trabajo que se conoce sobre la variación del porcentaje de humedad de la gónada en *P. lividus*. Este autor no encontró relación entre el índice gonadal y el porcentaje de humedad, por lo que dedujo que no existía relación entre éste y el ciclo gonadal, si bien en la discusión de sus resultados matizaba esta deducción y apuntaba al fuerte calor que hace en el verano argelino como una posible causa de desecación prematura de las gónadas y, por lo tanto, como una posible explicación a la falta de relación observada.

La relación entre el índice gonadal y el porcentaje de humedad también ha sido objeto de estudio en este trabajo. Ambas variables muestran una relación estadísticamente muy significativa pero que explica una pequeña parte de la variación observada en el índice gonadal ($R^2 = 0,047$). La baja correlación entre ambas variables es consecuencia, entre otros factores, de la fase VI. Esta fase muestra una relación distinta entre el porcentaje de humedad y el índice gonadal. Así, mientras para el índice gonadal la fase VI es la

que tiene un valor medio más bajo, en el caso del porcentaje de humedad muestra valores intermedios, por encima de las fases I, II y III (Figura 3.4.1.1).

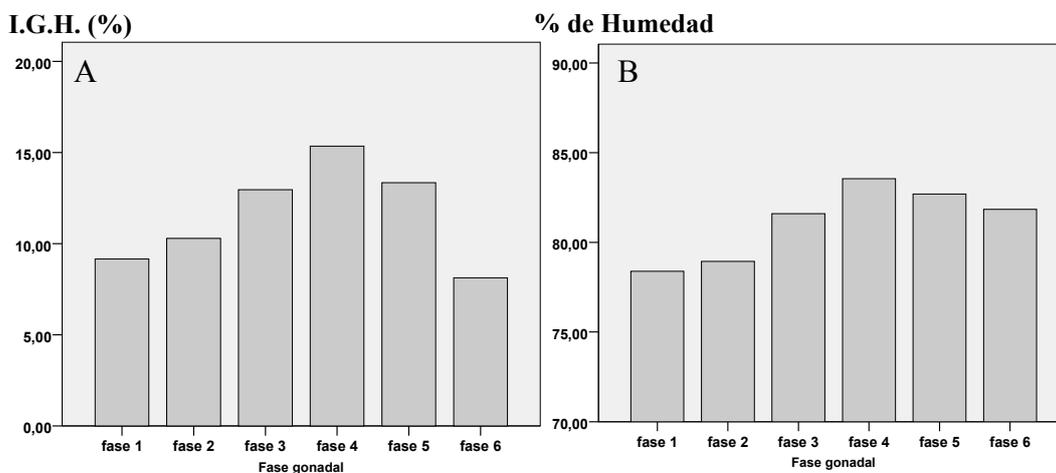


Figura 3.4.1.1. Relación entre las fases gonadales y las variables: I.G.H (A) y porcentaje de humedad (B). Solo la fase VI muestra un comportamiento relativo distinto entre ambas variables, siendo la tercera con un mayor porcentaje de humedad y la última en el índice gonadal húmedo.

De esta forma, la relación directa entre el porcentaje de humedad e índice gonadal no se cumple para los erizos en fase VI, que muestran índices gonadales muy bajos y sin embargo porcentajes de humedad aún altos. Esto también podría explicar, en parte, la falta de relación entre índice gonadal y porcentaje de humedad observada por Guettaf (1997).

El análisis del efecto del tiempo sobre el porcentaje de humedad mostró que existe una variación estadísticamente muy significativa respecto a este factor. Teniendo en cuenta que el principal cambio en la gónada con el paso del tiempo es precisamente la maduración de ésta a través de todas las fases gonadales descritas y que la fase de desarrollo influye de manera significativa en el porcentaje de humedad, parece claro que la variación de este porcentaje con el tiempo es consecuencia directa de la maduración gonadal.

La Figura 3.3.1.1, que representa la variación del porcentaje medio mensual a lo largo del periodo de estudio, muestra que el porcentaje de humedad desciende desde el inicio del estudio en el mes de mayo de 2004, con valores máximos, hasta el mes de diciembre en el que se alcanza el valor mínimo para el periodo de estudio. Este descenso no es igual en todos los meses y se concentra principalmente en agosto y diciembre de 2004.

En estos dos meses los bruscos descensos en el porcentaje de humedad generan diferencias estadísticamente significativas.

Durante el mes de agosto se inicia el proceso de recuperación gonadal en un elevado porcentaje de erizos, reduciéndose el número de erizos en fase VI e incrementándose el porcentaje de erizos en fase I, lo que unido a la desaparición de los últimos erizos maduros (fases III, IV y V) puede explicar la reducción en el porcentaje de humedad.

El otro mes en el que se produce un descenso importante en el porcentaje de humedad es el mes de diciembre. Durante este mes se reduce la presencia de erizos en fase VI y se incrementa el porcentaje de erizos en fase II, lo que también podría explicar en parte el descenso observado.

Tras esto comienza la recuperación en los valores del porcentaje de humedad, incrementándose desde un 75,78% en el mes de diciembre hasta un 79,07% en el mes de enero, coincidiendo con un incremento de erizos en fase III. Este aumento también genera diferencias estadísticamente significativas entre diciembre y enero. El aumento del porcentaje de humedad continúa hasta julio, cuando se alcanzan los valores máximos del año 2005 (82,31%) un mes más tarde que la puesta. El descenso de los valores del porcentaje de humedad coincide una vez más con el incremento de los erizos en fase I, una vez finalizada la época de freza para la mayor parte de los erizos.

No obstante, no todas las variaciones muestran una relación tan clara con la evolución de la fase gonadal y en ocasiones incluso muestran una variación contradictoria con lo observado en la gónada. Así, el hecho de que el mes con mayores porcentajes de humedad sea julio del 2005, muestra una clara contradicción con el estado gonadal observado en los cortes histológicos con mayoría de erizos en fase VI, la cual no es la fase gonadal con valores máximos de humedad.

Además, el pico en el mes de noviembre de 2004 tampoco tiene una explicación clara respecto al resultado de los cortes histológicos para ese mes. Este patrón de variación en el porcentaje de humedad de la gónada, contrario al esperado, puede tener varias explicaciones. La variación de la muestra utilizada es amplia, con erizos de distintas localidades, diferentes grados de hidrodinamismo y disponibilidad de alimento, así

como distintos tamaños y hábitats (erizos de intermareal y submareal), lo que puede generar gran variabilidad en el porcentaje de humedad de la gónada para la misma fase de desarrollo. Otra posible explicación es el margen existente entre las distintas fases gonadales, con diferencias máximas menores del 5%, lo que unido al escaso grado de precisión que permiten los métodos de cálculo empleados y a la variabilidad muestral ya mencionada, hacen muy difícil distinguir entre fases cercanas en función del porcentaje de humedad.

Por todo esto y con los datos disponibles no parece adecuado por el momento sustituir los cortes histológicos por el porcentaje de humedad gonadal como indicador del grado de madurez de la gónada, ya que aunque se ha demostrado que existe una relación directa entre el porcentaje de humedad y la fase gonadal, las diferencias en el porcentaje de humedad entre las distintas fases son muy ajustados y la variabilidad dentro de cada fase gonadal es alta.

Respecto a los mejores meses para capturar erizos en función del porcentaje de humedad de sus gónadas, estos serían los meses de diciembre y enero, con porcentajes de humedad inferiores al 79,1%, es decir empleando los mismos términos que Spirlet *et al* (2000) con *gónadas firmes y carnosas sin abundancia de gametos*.

3.4.2. RELACIONES BIOMÉTRICAS

3.4.2.1. Relación entre el color y el diámetro

La relación entre el color y el diámetro no ha sido previamente analizada en la bibliografía, si bien existen algunos trabajos previos que sí han estudiado posibles efectos del color en otras variables distintas al diámetro. Miguez y Catoira (1987) o Catoira (1995) analizaron la relación entre el color de los individuos y el sexo, sin observar diferencias cromáticas entre machos y hembras. En este trabajo tampoco se han observado estas diferencias en el color de machos y hembras. Sin embargo se han observado diferencias en la distribución de colores para las distintas clases de talla.

De esta forma, al analizar la relación entre el diámetro medio y el color, se observó que estas diferencias eran estadísticamente muy significativas, con dos grupos de colores en

función de su diámetro medio: por un lado, el color verde y el color lila, con un diámetro medio en torno a los 45 mm, y por otro lado el resto de colores (negro, blanco y marrón) con diámetros medios en torno a los 40 mm.

Para comprobar si esta diferencia en los diámetros medios era consecuencia de una diferente distribución entre erizos de submareal (tallas grandes) y erizos de intermareal (tallas pequeñas), se obtuvieron estas distribuciones para las dos clases de talla. Los resultados indican de manera clara que el porcentaje válido medio de erizos verdes y lilas es superior en los erizos de submareal (90,4%) al observado en los erizos de intermareal (81,5%). De esta forma, el resto de colores es, lógicamente, más frecuente en los charcos de marea que en el otro hábitat analizado. Esto es especialmente cierto en el caso del color negro, presente en un 5,5% de los erizos submareales frente al 12,5% de los erizos de intermareal.

Es difícil explicar esta distinta distribución de colores con los datos de los que se dispone, especialmente por el hecho de que tallas grandes y tallas pequeñas están unidas a una segunda variable, el hábitat. Es posible que los erizos inicien su desarrollo con colores oscuros como el negro o el marrón y que se pigmenten durante su desarrollo. De esta forma, mejorarían sus capacidades crípticas en las fases juveniles, en las que están sometidas a un mayor porcentaje de predación (Sala y Zabala, 1996; López *et al* 1998).

Esta posibilidad se ve reforzada por la observación en muchos erizos de tallas pequeñas clasificados de color negro, pero con indicios de tonalidades verdes o lilas muy oscuras.

No obstante existen otras posibilidades como el hecho de que los erizos oscuros, al ser menos visibles, hayan pasado más desapercibidos en los muestreos submareales y que por eso sean menos abundantes, si bien de ser cierta esta hipótesis los erizos blancos deberían ser más abundantes en las poblaciones submareales (al ser mucho más visibles se deberían muestrear más) lo que no ocurre en este trabajo.

La influencia del hábitat intermareal también puede ser causante de las diferencias cromáticas observadas. Los charcos de marea tienen sus propias características, en los que colores oscuros pueden presentar ventajas adaptativas al disminuir su visibilidad

frente a posibles depredadores como el hombre o algunas especies de aves que depredan sobre *P. lividus* (Savy, 1987).

La distribución de colores ha sido muy poco analizada en la literatura, aunque se dispone de datos, especialmente en Galicia. Catoira (1995) encontró en las poblaciones de esta comunidad, un 80% de erizos lilas y verdes y un 2% de erizos de color blanco. En Cantabria la distribución de colores para el conjunto de erizos es similar, con un 84,9% de los erizos con colores lila y verde y un 2,3% de erizos de color blanco, lo que indica una cierta uniformidad en la distribución cromática de *P. lividus*.

3.4.2.2. Relación entre el diámetro y la altura

La relación entre estas dos variables ha sido estudiada por varios autores, que encontraron índices de aplanamiento (altura/diámetro) comprendidos entre 0,5 (Miguez-Rodríguez y Catoira, 1987) y 0,526 (Allain, 1972). El índice de aplanamiento medio observado en este estudio fue de 0,502, prácticamente idéntico al observado por Miguez-Rodríguez y Catoira (1987).

Aunque algunos autores han encontrado señales de dimorfismo sexual en el índice de aplanamiento, (Nataf, 1954), nuestros datos no han mostrado diferencias significativas entre machos y hembras, como puede observarse en los resultados del ANCOVA (Tabla 3.3.2.13). Sin embargo, si se han encontrado diferencias estadísticamente significativas entre los erizos de intermareal y los erizos de submareal, con un mayor grado de aplanamiento en los primeros, que muestran en todos los casos valores más bajos de 0,5.

Además, el análisis muestra que existen diferencias estadísticamente significativas en el índice de aplanamiento entre las distintas localidades, si bien hay que tener en cuenta que se comparan las poblaciones de Islares y Fonfría (con erizos de submareal e intermareal) con la población de Arnía (solo con erizos de intermareal). Si el análisis se hace con los datos separados en función del hábitat las diferencias entre localidades no son significativas.

Miguez-Rodríguez y Catoira (1987) observaron un menor grado de aplanamiento en las poblaciones más expuestas, con un porcentaje mayor de erizos superando el valor de 0,55. Esta relación entre índice de aplanamiento y el hidrodinamismo no se observa en

los datos de esta tesis, ya que la población más expuesta (Fonfría intermareal) muestra los valores más bajos en el índice de aplanamiento (con un valor medio de 0,489).

No obstante, parece más lógico pensar que de producirse un efecto del hidrodinamismo sobre el índice de aplanamiento, éste sería en el sentido contrario al descrito por Miguez-Rodriguez y Catoira (1987), es decir un descenso del índice de aplanamiento consecuencia de una menor altura. La menor altura respecto al diámetro permite ofrecer una menor resistencia al movimiento del agua con la misma superficie de agarre, disminuyendo las posibilidades de ser arrancados. Las ventajas adaptativas de un mayor agarre han sido demostradas por Tuya *et al*, (2007) y permiten a *P. lividus* colonizar zonas de elevado hidrodinamismo, vetadas para otras especies de erizo. De hecho, los erizos de Fonfría intermareal (muy expuestos al oleaje) se encuentran fuertemente encovados (lo que hacía muy difícil su extracción sin causarles daño) y presentan el menor índice de aplanamiento.

En cualquier caso, las diferencias entre erizos del mismo hábitat pero distinta localidad no son significativas en ningún caso, por lo que no se puede hablar de diferencias significativas en la relación diámetro y altura en función de la exposición al oleaje.

Por otro lado, es posible que los distintos índices de aplanamiento observados entre los erizos de submareal e intermareal (que provocan las principales diferencias observadas entre las cinco poblaciones) sean consecuencia de las distintas tallas muestreadas y no del tipo de hábitat. De esta forma, la variación en el índice de aplanamiento sería consecuencia de un mayor crecimiento en altura respecto al diámetro, lo que incrementaría su cociente en las tallas mayores. Los resultados de la Tabla 3.3.2.13 muestran que el efecto del diámetro no es significativo. Esta ausencia de significación es consecuencia del nulo efecto que los incrementos de diámetro tienen sobre la variable dependiente *RelaciónDyH* dentro de cada grupo de tallas. Sin embargo, es posible que el diámetro si tenga un efecto sobre la relación entre el diámetro y la altura aunque a una escala mayor de tallas. De hecho, si realizamos un análisis de regresión entre el diámetro y la variable dependiente *RelaciónDyH* este resulta estadísticamente significativo (Tabla 3.4.2.1).

Ecuación	Resumen del modelo					Estimaciones de los parámetros	
	R cuadrado	F	gl1	gl2	Sig.	Constante	b1
Lineal	,083	112,334	1	1238	,000	,468	,001

Tabla 3.4.2.1. Resultados del análisis de regresión realizado sobre el conjunto de erizos con el diámetro como variable independiente y la *RelaciónDyH* como variable dependiente.

Bonnet (1925), pensaba que los erizos podían crecer más en altura que en diámetro, si bien Allain (1972) tras analizar la variación del cociente diámetro-altura negaba este punto, explicando que sus datos no ofrecían esta conclusión y que por lo tanto esta no podía generalizarse.

Con los datos de los que se dispone no es posible determinar si las diferencias entre los erizos de intermareal y submareal en cuanto a la relación diámetro-altura son consecuencia de las diferencias en el rango de tallas muestreado, en un efecto de las diferencias ambientales entre ambos hábitats o de la interacción de ambas causas.

3.4.2.3. Relación entre el diámetro y el índice gonadal húmedo

Gonor (1972) advertía del posible efecto del diámetro sobre el índice gonadal y recomendaba comparar sólo aquellos erizos con tallas iguales. Semroud y Kadas (1987) también encontraron diferencias en el índice gonadal en función de la talla en ejemplares de *P. lividus* de la costa argelina.

Posteriormente, Catoira (1995) examinó esta relación en más de 7.000 individuos de *P. lividus*, concluyendo que este efecto es poco importante frente a otras variables, como temperatura del agua o disponibilidad de alimento, si bien en este trabajo la talla mínima era de 45 mm.

Nuestros resultados apoyan esta última conclusión ya que, si bien muestran una relación muy significativa ($p < 0,01$) su influencia sobre la varianza observada en los valores del índice gonadal es mínima, explicando menos del 1,5% del total.

Para poder entender mejor la relación entre talla e índice gonadal, se procedió a analizar la población muestreada dividida en función del hábitat, separando de esta forma los

erizos con tallas pequeñas (hábitat intermareal; 28-43 mm) de los erizos de tallas grandes (hábitat submareal; 50-70 mm).

Tan sólo los erizos de intermareal (tallas pequeñas) muestran una relación significativa entre el diámetro y el índice gonadal húmedo, con un R^2 bajo (0,034) pero superior al observado en el conjunto de poblaciones.

Esta mayor relación entre diámetro e índice gonadal en las tallas pequeñas puede explicarse fácilmente si se tiene en cuenta que las tallas inferiores muestreadas se encuentran en la frontera de la talla de primera madurez, situada en las poblaciones analizadas en torno a los 28 mm. Estas primeras etapas de madurez sexual pueden no mostrar una gónada del todo desarrollada, lo que daría índices gonadales más bajos y provocaría una mayor relación entre talla e índice gonadal en los erizos de intermareal.

3.4.3. ÍNDICE GONADAL HÚMEDO

3.4.3.1. Tamaño gonadal

El tamaño gonadal y las variables que lo determinan son de especial interés en los equinoideos, ya que son precisamente las gónadas la parte comestible de estos invertebrados. Por ello el rendimiento gonadal ha sido objeto de numerosos estudios, tanto en *P. lividus* como en otras especies de erizo comestibles. No obstante no ha sido hasta los últimos años, con el desarrollo de la “equinocultura”, cuando se ha producido un considerable avance en el conocimiento de los factores que influyen en el tamaño gonadal de los equinoideos, así como en su composición bioquímica e incluso en su color (Walker y Lesser, 1998; Fernández y Boudouresque, 2000; Sphigel *et al*, 2005; Arafa *et al*, 2006; Jacquin *et al* 2006; Cook y Kelly, 2007; Siikavuopio *et al*, 2006).

En este trabajo de tesis se ha estudiado el efecto de diversas variables sobre el rendimiento gonadal, con las limitaciones lógicas de un trabajo de campo en el que no es posible conocer y controlar todos los factores.

La primera variable analizada fue el **sexo**. El efecto del sexo sobre el ciclo gonadal ha sido analizado por varios autores tanto en *P. lividus* (Crapp y Willis, 1975; Miguez-

Rodriguez y Catoira, 1987; Byrne, 1990; Catoira, 1995; Lozano *et al* 1995; Guettaf, 1997; Barbaglio *et al*, 2007) como en otras especies de erizo (Brewin *et al*, 2000; Harrington *et al*, 2007). Aunque el grado de detalle en el que las diferencias en el rendimiento gonadal de machos y hembras son analizadas difiere mucho entre los distintos trabajos, en general la mayoría coincide en no detectar dichas diferencias, mostrando machos y hembras además un ciclo gonadal muy similar.

De los trabajos analizados para *P. lividus*, tan sólo Lozano *et al* (1995) detectaron diferencias en el rendimiento gonadal entre machos y hembras y sólo en una de las dos localidades analizadas, exclusivamente durante la época de puesta. En otras especies de erizo la situación varía y así, mientras que en *Evechinus chloroticus* (Valenciennes, 1846) no se observaron diferencias entre machos y hembras (Brewin *et al*, 2000), en *Strongylocentrotus droebachiensis* (Muller, 1776) estas diferencias son claras en los meses invernales (Harrington *et al*, 2007).

Los resultados del presente trabajo coinciden con los observados en la mayor parte de la bibliografía y no se observa un efecto estadísticamente significativo del sexo en el tamaño gonadal, que es igual para machos y hembras.

Las siguientes variables analizadas fueron **localidad**, **hábitat** y la interacción de ambas variables mediante el estudio de la variable **población**.

El posible efecto de estas variables sobre el rendimiento gonadal es consecuencia de una serie de variables secundarias asociadas a las características propias de cada hábitat, como el hidrodinamismo, la disponibilidad de alimento en la zona, la densidad de población, etc.

El análisis de los datos obtenidos en este trabajo muestra que existen diferencias estadísticamente muy significativas en función de la **localidad**, siendo la población de Fonfría la principal responsable, al mostrar valores medios en su I.G.I. muy superiores al de las otras dos poblaciones (Tabla 3.3.3.3 y Figura 3.3.3.1).

Fonfría se diferencia del resto de localidades analizadas principalmente por la presencia de una importante fuente de contaminación orgánica en el inicio de la ensenada en la

que se encuentra, como consecuencia de la existencia de una granja de Rodaballo (*Scophthalmus maximus*) que recoge y vierte el agua en esta ensenada.

Son varios los trabajos realizados que demuestran la relación entre la contaminación orgánica y el incremento del tamaño gonadal en *P. lividus* (Tortonese, 1965; Allain, 1975; Zavodnik, 1987; Delmas, 1992). Los erizos de Fonfría confirman lo observado por estos autores y presentan, un índice gonadal muy superior al resto de erizos analizados, con un valor máximo de 23,5% en el mes de julio de 2004 (en este mes se midió un erizo con un I.G.H. del 35,8%) y un valor medio a lo largo del periodo de estudio de 12,47%. Estos valores son superiores a cualquiera de los reflejados por Ourens (2007) en su revisión bibliográfica sobre índices gonadales de *P. lividus*.

El aumento en la **disponibilidad de alimento** como consecuencia del incremento en la cobertura algal y el aumento de partículas orgánicas depositadas en el fondo y sobre las algas, probablemente sea el responsable de este elevado índice gonadal.

La relación positiva entre la **disponibilidad de alimento** y el tamaño gonadal de los equinoideos ha sido observada por numerosos autores (Fuji 1960; Ebert, 1968; Gonor, 1973; Vadas 1977; Pearse, 1981; Keats *et al*, 1984; Guettaf y San Martín, 1995; Brewin *et al*, 2000; Fernández y Boudouresque, 2000, Kelly, 2001; Arafa *et al*, 2006), si bien no todos los trabajos coinciden y algunos han mostrado resultados contradictorios (Regis, 1979; Thompson, 1982; Lozano *et al*, 1995).

No obstante, los últimos trabajos de laboratorio demuestran de manera clara que el tamaño gonadal varía en función de la dieta suministrada (Fernández y Boudouresque, 2000; Cook y Kelly, 2007_a) y que en ausencia de alimento *P. lividus* desarrolla menores tamaños gonadales (Arafa *et al*, 2006) pudiendo incluso detener el ciclo gonadal (Spirlet *et al*, 2000).

Recientemente, se ha publicado un interesante trabajo que demuestra la idoneidad de combinar cultivos de erizo en zonas con cultivos de peces. Cook y Kelly (2007_b) engordaron juveniles de *Paracentrotus lividus* (de una talla de entre 8 y 12 mm) a 0 m, 50 m y 2,5 Km de una piscifactoría de Salmón (*Salmo salar*) en aguas abiertas, obteniéndose los mejores índices de supervivencia y las mayores tallas en las

poblaciones situadas a 0 metros de la granja. Es más, en el tiempo que duró el estudio (12 meses) los únicos erizos que desarrollaron gónadas fueron los situados bajo la explotación piscícola, mostrando además gónadas de buen tamaño y excelente comerciabilidad.

Los valores del índice gonadal medidos en este trabajo, así como las elevadas tallas observadas en los erizos de Fonfría, confirman lo observado por Cook y Kelly (2007) abriendo la puerta a futuros cultivos combinados que puedan aportar una mayor rentabilidad a las explotaciones a la vez que reducen su impacto ambiental al minimizar la contaminación orgánica.

Los valores medios de las otras dos localidades analizadas en este estudio muestran valores sensiblemente inferiores a los de Fonfría, con un valor medio de 9,68% en Islares y 9,83% en Arnía, aunque siguen siendo altos en comparación con los mostrados por Ourens (2007). La explicación para los elevados valores observados en todas las poblaciones analizadas en este trabajo en comparación con otros estudios similares puede estar relacionada con la forma de obtener el peso húmedo del individuo. En este trabajo este peso no se obtuvo directamente, sino que se dejó escurrir el agua de dentro del caparazón, lo que incrementó el valor relativo de las gónadas, al disminuir de manera considerable el peso total del erizo, aumentando a su vez el I.G.H.

Tras analizar el efecto de la localidad sobre el tamaño gonadal se analizó el efecto del **hábitat**.

Guettaf y San Martin (1995) estudiaron el efecto de esta variable sobre el índice gonadal de *P. lividus* en poblaciones mediterráneas. Para ello estudiaron poblaciones de la misma localidad pero situadas en dos hábitats diferentes (*Posidonia* y rocas), a varias profundidades y a distintas densidades. Observaron diferencias importantes entre los dos hábitats analizados, siendo el efecto de la profundidad y la densidad mucho menor.

Las diferencias entre el hábitat intermareal y el submareal han sido analizadas previamente a este estudio, pero siempre entre poblaciones de distintas localidades (Byrne, 1990) lo que impide diferenciar entre el efecto del hábitat y el de otras variables asociadas a la localidad.

El análisis realizado en este estudio para los valores del I.G.H. en función del hábitat mostró que existen diferencias estadísticamente significativas, si bien el efecto de esta variable sobre el conjunto de la varianza observada es mínimo ($R^2 = 0,027$).

Aunque los erizos de submareal tienen un I.G.H. medio (10,62%) superior al de los erizos de intermareal (9,64%), si analizamos las cinco poblaciones por separado (Figura 3.3.3.2) podemos comprobar que las diferencias entre erizos de submareal e intermareal sólo son claras en el caso de la localidad de Fonfría (Figura 3.3.3.15), mientras que en Islares (Figura 3.3.3.15) estas diferencias no se producen. De hecho, la localidad de Islares submareal muestra el índice gonadal (húmedo e insesgado) más bajo de las cinco poblaciones analizadas, por debajo del resto de poblaciones de intermareal, si bien no existen diferencias significativas entre Islares submareal, Islares intermareal y Arnía.

Por lo tanto, el efecto del **hábitat** depende en gran medida de la **localidad** en la que se encuentran, o lo que es lo mismo, del conjunto de variables secundarias asociadas a la localidad (densidad, disponibilidad de alimento, hidrodinamismo, etc.) que conforman el entorno en el que *P. lividus* debe ser capaz de desarrollarse.

Los charcos de marea de Fonfría presentan unas condiciones más rigurosas que las observadas en los erizos de submareal, ya que están más expuestos al oleaje y la densidad media en los charcos es superior a la de los fondos infralitorales. Además, se encuentran más alejadas del efluente y en la zona de los charcos los efectos de la eutrofización son menos evidentes.

El efecto negativo del elevado **hidrodinamismo** en el tamaño gonadal de los equinoideos ha sido observado por varios autores, tanto en *P. lividus* (Byrne, 1990; Guettaf, 2000; Sellem y Guillou, 2007), como en otras especies de erizo (Keats *et al*, 1984; Nichols, 1981). Lozano *et al* (1995) en un estudio en dos poblaciones de hábitats contrastados describieron el efecto contrario, observando un mayor índice gonadal en la población considerada inestable, con elevado hidrodinamismo y menor disponibilidad de alimento, si bien observaron un mayor índice de repleción en la población menos expuesta. El efecto del hidrodinamismo sobre el tamaño gonadal puede ser directo, al provocar la abrasión de las estructuras calcáreas, lo que obliga al erizo a gastar recursos en su reparación (Ebert, 1967; Siikavuopio, datos sin publicar, citado en Siikavuopio *et*

al 2007), o puede ser indirecto, limitando su capacidad para alimentarse (Guettaf *et al*, 2000).

La relación negativa entre **densidad** y tamaño gonadal ha sido demostrada por varios autores, tanto en el caso de *P. lividus* (Guettaf y San Martín, 1995; Guidetti *et al*, 2003; Tomas *et al*, 2005) como en otras especies de equinoideos (Siikavuopio *et al* 2007).

No obstante, aunque estas condiciones más rigurosas explican el menor I.G.H. de los erizos de intermareal frente a los erizos de submareal en Fonfría, no explica porque su I.G.H. es el más elevado de todos los erizos muestreados en los charcos de marea. Una vez más la explicación se encuentra ligada a la localidad y a la presencia en Fonfría de un vertido de aguas con abundante carga orgánica, que incrementa el tamaño gonadal de los erizos de Fonfría por encima de los observados en el resto de erizos independientemente del hábitat.

En el caso de Islares, los charcos de marea no presentan un I.G.H. inferior al observado en los erizos de submareal y, de hecho, el valor medio es superior en los erizos de intermareal. En este caso ni la densidad ni la exposición al oleaje es superior en los charcos de marea, que se encuentran más resguardados y en densidades similares a las encontradas en los fondos infralitorales.

El análisis de la interacción entre localidad y hábitat mediante la variable **población** confirma lo anteriormente expuesto. En este análisis se observa que la localidad es la variable más importante en relación al tamaño gonadal. Las dos poblaciones con los índices gonadales medios más altos pertenecen a la localidad de Fonfría. Arnía ocupa un lugar intermedio y por último las dos poblaciones de Islares muestran los valores más bajos (aunque muy similares a los de Arnía).

La importancia de la localidad en el desarrollo gonadal ya fue observada por Guettaf (1997) en un estudio con varias poblaciones de *P. lividus* de la costa argelina. Este autor analizó diversos hábitats a varias profundidades y en distintas localidades y observó que las principales diferencias se producían entre las distintas localidades, siendo las diferencias en función de la profundidad o el hábitat mucho menores.

El mayor efecto de la localidad sobre el índice gonadal es consecuencia de su mayor repercusión en las variables secundarias que en última instancia determinan el tamaño gonadal.

Aunque los charcos de marea son hábitats con peculiaridades propias, como la gran variabilidad de factores abióticos (temperatura y salinidad) o la elevada densidad de erizos (viven en densos agregados), se ven influidos en gran medida por la estación de muestreo en la que se encuentran y no debe generalizarse sobre si son más o menos rigurosos que otros hábitats ocupados por *P. lividus*.

De esta forma, pueden estar muy expuestos (como en Fonfría) o a cubierto (como en Arnía), pasar largo tiempo emergidos (Arnía) o sólo unas pocas horas (Fonfría), presentar una menor disponibilidad de alimento que las poblaciones de submareal o lo contrario, etc.

3.4.3.2. Ciclo gonadal

La discusión de los resultados del estudio del ciclo gonadal se ha realizado de manera conjunta para el índice gonadal y los cortes histológicos, por ser distintos métodos con un mismo objetivo: el análisis y comprensión de dicho ciclo en las poblaciones analizadas.

3.4.3.2.1. Conjunto de poblaciones

La puesta del erizo de mar *P. lividus* en Cantabria se inicia en marzo y se extiende de manera más o menos continua hasta septiembre, con uno o dos periodos de puesta principales por año en función del año y la población, a principios de primavera y en verano.

El doble descenso del índice gonadal que muestran las poblaciones analizadas en el 2005 (Figura 3.3.3.3), había sido observado en trabajos previos sobre *P. lividus* (Crapp y Willis, 1975; Guettaf *et al*, 1997; Spirlet *et al*, 1998; Gago *et al*, 2001; Sellem y Guillou 2007). No obstante, a diferencia de lo ocurrido en el presente estudio, el único trabajó que acompañó los índices gonadales con cortes histológicos no observó el inicio

de la puesta hasta un par de meses después del primer descenso en el índice gonadal (Spirlet *et al*, 1998).

En el Mediterráneo una doble puesta en primavera y otoño ha sido descrita por varios autores (Fenaux, 1968; Fenaux y Pedrotti, 1988, Pedrotti y Fenaux, 1992, Pedrotti, 1993; López *et al*, 1998; Barbaglio *et al*, 2007). No obstante, los resultados del trabajo de Barbaglio *et al* (2007) muestran que entre ambas puestas la gónada pasa por las fases de recuperación (Fase I) y crecimiento (Fases II y III), a diferencia de lo observado en este caso, en el que los erizos no realizan un segundo ciclo, tan solo un segundo periodo de puesta (Figura 3.3.4.1). En los erizos cántabros, entre el primer y el segundo periodo de puesta la gónada no pasa por estas fases, sino que simplemente detiene la puesta durante un corto periodo de tiempo, hasta que almacena una gran cantidad de gametos alcanzando la fase IV, tras lo cual realiza el segundo y último periodo de puesta.

La puesta de las poblaciones cántabras coincide en el tiempo con las observadas por otros autores en poblaciones atlánticas (Allain, 1975; Catoira 1995; Gago *et al*, 2001), si bien se inicia unos meses antes que la observada en poblaciones cercanas, como las asturianas (Haya de la Sierra, 1990).

El estudio comenzó a finales de mayo de 2004, con la puesta ya iniciada, como demuestran los bajos valores del índice gonadal (casi cuatro puntos por debajo de lo observado en marzo de 2005, Figura 3.3.3.3) y la presencia de gónadas en fase V (Figura 3.3.4.1). La puesta de este año se inició por lo tanto de manera previa al mes de mayo y se extendió hasta el mes de septiembre, si bien a finales de agosto la mayor parte de los erizos ya mostraban gónadas en fase VI o fase I.

La principal diferencia en la época de puesta entre los dos años analizados se produce durante el mes de julio (tanto en el valor del índice gonadal, como en los cortes histológicos) y es consecuencia principalmente del desarrollo gonadal en los erizos de Fonfría submareal durante el 2004. Durante este mes los valores del índice gonadal para el conjunto de poblaciones son más elevados en el año 2004 que en el 2005 y además el estado gonadal es distinto, debido a la presencia de numerosos erizos en fase IV en el año 2004 que no aparecen en el 2005.

Las diferencias interanuales en la duración de las puestas son habituales en el ciclo gonadal de *P. lividus* y han sido descritas por varios autores (Byrne, 1990; Lozano *et al*, 1995; Spirlet *et al* 1998).

Tras la puesta del primer año comienza la recuperación del índice gonadal, que se extiende en dos periodos principales, interrumpidos durante el mes de diciembre con un leve descenso en el índice gonadal. Estos dos periodos coinciden con la recuperación de la gónada (periodo I) y con la vitelogénesis (periodo II).

En el primer periodo las gónadas comienzan a almacenar tejido de reserva, rellenando los huecos dejados por los óvulos liberados y absorbiendo los óvulos relictos. Durante este periodo las gónadas evolucionan desde fase VI hasta fase I. Este periodo termina con la aparición de erizos en fase II durante el mes de diciembre (Figura 3.3.4.1).

Tras este primer periodo la vitelogénesis se intensifica. Este proceso se inicia en los erizos más prematuros en los primeros meses de otoño, pero no se generaliza hasta el mes de enero. Con la intensificación de la vitelogénesis, el índice gonadal se incrementa de forma intensa hasta alcanzar su valor máximo en el mes de marzo.

Tras el desarrollo de la vitelogénesis se inicia la puesta. Aunque el primer erizo en fase V aparece a finales del mes de febrero, no es hasta el mes de marzo cuando el proceso de puesta se generaliza extendiéndose hasta casi la mitad de los erizos analizados. A pesar de que la puesta se inicia en marzo en una parte importante de los erizos analizados, hasta el mes de abril no se observa un primer descenso en el índice gonadal. Además, éste se produce de manera tímida sin llegar a generar diferencias significativas con el mes de marzo (Tabla 3.3.3.9). Esta falta de impacto en el índice gonadal se explica en parte por lo observado en la Figura 3.3.5.1, que relaciona la fase gonadal con el I.G.H. En esta figura se observa también como los erizos en fase de puesta parcial (fase V) mantienen índices gonadales elevados.

Durante los meses de marzo, abril y, en menor medida mayo se produjo una puesta en la mayor parte de los erizos muestreados. Sin embargo, muchos cortes histológicos en estos meses mostraban gónadas con abundante tejido de reserva y una gametogénesis intensa, con numerosos oocitos desarrollándose desde la pared gonadal (Figura 3.2.7.6),

de tal forma que probablemente los gametos liberados eran rápidamente sustituidos por otros, lo que mantenía la masa gonadal alta y evitaba descensos en el índice gonadal. El desarrollo de puestas de manera simultánea al desarrollo de la gametogénesis ya había sido descrito por otros autores para *P. lividus* (Byrne, 1990; Spirlet *et al*, 1998).

Es más, tras la puesta de primavera ésta se detuvo en un alto porcentaje de los erizos, mientras que la gametogénesis continuó. Esto provocó el incremento del índice gonadal y la aparición mayoritaria de erizos en fase IV (caracterizada por una gónada repleta de óvulos maduros) durante los meses de mayo y junio.

Tras esto, se produjo un segundo periodo de puesta, aunque esta vez en ausencia de gametogénesis, por lo que los gametos liberados no eran remplazados, lo que provocó un brusco descenso del índice gonadal (que generó diferencias significativas en el índice gonadal entre junio y julio de 2005) y la aparición mayoritaria de erizos en fase VI en el mes de julio. El estudio del ciclo gonadal terminó en el mes de septiembre de 2005 con una ligera recuperación del índice gonadal y una mayoría de erizos en fase I.

La falta de correlación entre los cortes histológicos y el índice gonadal ha sido observada por numerosos autores, tanto en *P. lividus* (Lozano *et al*, 1995; Spirlet *et al* 1998) como en otras especies de equinoideos (Zamora y Stotz, 1992; King *et al* 1994) y pone de manifiesto la necesidad de utilizar varios métodos complementarios en el estudio del ciclo gonadal.

El doble papel de las gónadas como órgano reproductivo y reservorio energético hace posible que gónadas con el mismo estado de desarrollo tengan índices gonadales distintos, por lo que la interpretación del índice gonadal, cuando no se acompaña de estudios histológicos debe hacerse con cautela (Lozano *et al*, 1995). Además, la existencia simultánea de gametogénesis y liberación de gametos puede mantener el índice gonadal alto a pesar de las puestas, como ocurre en este estudio durante los meses de marzo y abril. De hecho, en el punto 3.3.5 en el que se analiza la relación entre el índice y la fase gonadal se observa que las fases III, IV y V presentan tamaños gonadales similares. En este trabajo, de haberse empleado exclusivamente el índice gonadal probablemente las puestas primaverales hubieran sido obviadas o infravaloradas al tener una repercusión baja sobre este indicador.

3.4.3.2.2. Efecto del hábitat en la evolución del Ciclo gonadal

De las cinco poblaciones analizadas, tres pertenecen al hábitat de los charcos de marea y dos al hábitat de fondos rocosos someros. Estas cinco poblaciones a su vez fueron muestreadas en tres localidades distintas de la costa cántabra, con diferentes condiciones ambientales. La interacción de estas dos variables (hábitat y localidad) conforman el microcosmos en el que los erizos analizados han desarrollado su ciclo gonadal, determinando a su vez el valor de otras variables secundarias que pueden tener gran influencia sobre este desarrollo como: la temperatura, el hidrodinamismo, la disponibilidad de alimento, etc.

Los hábitats submareal e intermareal se diferencian principalmente en la variabilidad de las condiciones ambientales, principalmente temperatura y salinidad. Mientras que los erizos situados en los fondos submareales están expuestos a variaciones diarias que no suelen sobrepasar los 3°C, en los charcos estas pueden ser de hasta 15 °C en función de las características del charco y el área geográfica en la que se realice el estudio (Metaxas y Scheibling, 1993), llegando a variar de manera importante la temperatura media del agua a la que está sometido el erizo.

En charcos de marea situados en el hemisferio norte y en climas templados (como los analizados en este estudio) estas variaciones diarias pueden incrementar la temperatura media del agua en los charcos en los meses de verano y reducirla en los meses invernales.

Los datos de temperatura registrados en este estudio en los charcos de marea, no han mostrado variaciones tan fuertes como las descritas por Metaxas y Scheibling (1993), pero aun así, tanto la temperatura mínima registrada (7°C) como la más elevada (23°C) se han registrado en este hábitat, que puede mostrar de forma habitual temperaturas 2-3 °C por encima o por debajo del valor observado en la columna de agua. Además, la variabilidad de los charcos de marea depende mucho en función de las características de éstos. Los charcos de Islares intermareal son los que han mostrado las mayores variaciones de temperatura con respecto a los datos de la columna de agua (en el mes de abril de 2005 se midieron temperaturas de hasta 4,2°C por encima de lo observado en la

columna de agua), si bien han sido los charcos de Arnía los que muestran diferencias con mayor regularidad.

A pesar de estas diferencias en la temperatura, el efecto del hábitat sobre el ciclo gonadal de *P. lividus* en las poblaciones analizadas ha sido escaso y en general, tanto los erizos de submareal como los de intermareal, muestran el mismo patrón reproductivo descrito para el conjunto de poblaciones (tanto en el I.G.H. como en los cortes histológicos). En ambos hábitats el periodo de puesta se inicia a principios de primavera y se extiende hasta los meses estivales (junio, julio y agosto en función del año y de la población), con dos periodos de puesta principales en el año 2005 (en marzo-abril y en junio-julio).

Son varios los trabajos que han analizado las diferencias en el ciclo gonadal entre erizos de distintas poblaciones (Byrne, 1990; Guettaf y San Martín, 1995; Lozano *et al*, 1995; Guettaf, 1997; Sánchez-España, 2003; Bayed *et al*, 2005; Sellem y Guillou, 2007), si bien la mayor parte de estos trabajos analizaban poblaciones situadas en localidades distintas y no en hábitats diferentes (Sánchez-España *et al*, 2003; Bayed *et al* 2005; Sellem y Guillou, 2007). Tan solo Guettaf y San Martín (1995) y Guettaf (1997) analizaron poblaciones situadas en hábitats distintos dentro de la misma localidad y solo Byrne (1990) comparó poblaciones de submareal con poblaciones de intermareal. En general, al igual que ocurre en este estudio el ciclo gonadal observado por estos autores no varió de manera fundamental entre las distintas poblaciones analizadas.

No obstante, Guettaf (1997) encontró tres estrategias reproductivas distintas en función de la población, con importantes diferencias entre localidades.

En el presente estudio las diferencias observadas no son importantes y los erizos de ambos hábitats mostraron estrategias reproductivas similares. No obstante, entre ambos hábitats existen pequeñas diferencias que se aprecian de manera clara si observamos la evolución del ciclo gonadal mes a mes, especialmente durante las épocas de puesta del 2004 y el 2005.

Los erizos de intermareal muestran un adelantamiento en su desarrollo gonadal respecto a los erizos de submareal. De esta forma, los primeros erizos en fase I tras la puesta de

2004 aparecen en el hábitat intermareal en el mes de junio, dos meses antes que en los erizos de submareal. Lo mismo ocurre en el caso de las fases II, III y VI durante el año 2005. La única fase que aparece antes en los erizos de submareal es la fase V, que se observó en el mes de febrero en Fonfría submareal, un mes antes que en el resto de poblaciones.

Además de mostrar un cierto adelanto respecto a las poblaciones de submareal, los erizos de intermareal también muestran una mayor heterogeneidad en su estado gonadal. En las poblaciones de intermareal es posible observar hasta cinco fases gonadales distintas en un único mes (junio del 2005), siendo habitual la coexistencia de hasta cuatro fases.

Tanto el adelantamiento en el desarrollo gonadal como la mayor heterogeneidad de estados gonadales observada en este trabajo en las poblaciones de intermareal se explican probablemente por la gran variabilidad ambiental presente en los charcos de marea.

Incluso dentro de una misma población, las condiciones ambientales pueden variar enormemente entre dos charcos de marea cercanos, en función de factores como su altura respecto a la bajamar, el tamaño del charco, su exposición al sol, su exposición al oleaje, etc. (Metaxas y Scheibling, 1993). De esta forma dentro de la misma población pueden coexistir erizos con condiciones ambientales favorables, que desarrollan su ciclo gonadal de forma rápida (lo que explicaría el adelanto gonadal observado) y otros erizos con unas condiciones menos favorables y por lo tanto con mayores problemas en el desarrollo del ciclo (lo que explica la gran variabilidad observada).

El ejemplo más claro de estas diferencias en la velocidad del desarrollo gonadal es la población de Arnía. En esta población, el segundo periodo de puesta se produjo un mes antes que en el resto de poblaciones, al realizar el desove en el mes de junio de 2005.

La población de Arnía no puede compararse con otra población de igual localidad pero distinto hábitat, al no haberse podido muestrear erizos de submareal en esta cala, por lo que no se puede establecer si las diferencias producidas son consecuencia del hábitat, de la localidad o de la interacción de ambas.

No obstante, la causa de este adelanto en la puesta parece estar relacionada con las altas temperaturas medias registradas en estos charcos de marea durante los meses de primavera, que podría haber inducido una gametogénesis más rápida, provocando que en mayo de 2005 el 100% de los erizos analizados mostrase fase IV y desencadenando el adelanto de la puesta al mes de junio. En este caso, aunque el hábitat hubiera influido de manera decisiva, permitiendo una mayor temperatura media en los charcos de marea, también lo hubiera hecho la localidad, ya que en los charcos de marea de las otras localidades no se observó este adelanto, probablemente por no estar tan expuestos al sol y pasar un menor tiempo emergidos.

3.4.3.2.3. Efecto de la localidad sobre el ciclo gonadal

Además de estudiar dos tipos distintos de hábitats, los erizos fueron muestreados en tres localidades distintas situadas a lo largo de la costa cántabra. Al igual que ocurría con el hábitat, el ciclo gonadal de las tres localidades es similar al observado para el conjunto de poblaciones.

No obstante, las diferencias entre las tres localidades son más claras que en el caso anterior, especialmente durante el año 2004 y durante el segundo año en el caso de Arnía, que como se ha comentado anteriormente adelantó en un mes su segundo periodo de puesta.

Las diferencias observadas en el año 2004 son debidas principalmente a la población de Fonfría, ya que los cortes histológicos de las otras dos localidades muestran una evolución similar, comenzando en una situación de puesta parcial en los meses de mayo y junio (fases III, IV y V) y avanzando hasta un estado post-puesta (fase VI y fase I) en el mes de julio.

Fonfría por el contrario, muestra un comportamiento distinto y alarga su fase de puesta en un mes con respecto a las otras dos localidades, mostrando en julio de 2004 más del 50% de los erizos analizados en fase IV.

La razón por la cual los erizos de Fonfría alargaron su fase de puesta en un mes con respecto a los erizos de las otras localidades en el año 2004 puede estar relacionada con el mejor estado nutricional de los erizos de esta localidad.

Pearse y Cameron (1991) sugirieron que poblaciones con condiciones óptimas de alimentación podían alargar la gametogénesis y la puesta, como parece ocurre con los erizos de Fonfría, que no solo terminan más tarde la puesta en el año 2004, sino que también son los primeros en mostrar gónadas en fase V durante el siguiente año. La relación entre el estado nutricional y el ciclo reproductivo ya había sido sugerida por Pearse (1969) al afirmar que la gametogénesis en los equinoideos podía no comenzar hasta que se alcanza un nivel mínimo de nutrientes almacenado en las gónadas.

Spirlet *et al* (2000) confirmaron esta relación entre estado nutricional y ciclo gonadal al demostrar que es posible interrumpir el normal desarrollo reproductivo de *P. lividus* mediante su inanición. Dos años antes, Spirlet *et al* (1998) observó diferencias interanuales en el comienzo de la puesta y los achacó a diferencias en el estado nutricional de los erizos.

Por el contrario, los erizos de Islares muestran un estado nutricional peor al observado en el año 2005, como se desprende de los valores del índice gonadal encontrados en mayo y junio de 2004. En estos meses, los valores del índice gonadal son sensiblemente inferiores a los observados en el año 2005, incluso cuando el grado de desarrollo gonadal es similar entre ambos años. Durante el mes de mayo de 2004, los erizos de Islares muestran una mayoría de erizos en fase V, con abundantes erizos en fase III y fase IV, un estado gonadal similar al observado en mayo de 2005, a pesar de lo cual muestran un índice gonadal inferior (9,53% frente a 11,98%). Esta diferencia en el I.G.H. se acentúa durante el mes de junio y llega a generar diferencias significativas entre ambos años (Tabla 3.3.3.11), si bien durante este mes los estados gonadales entre ambos años son también diferentes.

Gonor (1973) afirmó que el tamaño gonadal es un indicador directo del estado nutricional de los erizos. De acuerdo con esto, los erizos de Islares en mayo y junio de 2004 mostrarían un peor estado nutricional al mostrado en 2005, lo que sin duda también pudo influir en la evolución gonadal durante el mes de junio en ambos años. En

el año 2005 gran parte de los erizos almacenaron gametos y alcanzaron la fase IV durante este mes, incrementando el índice gonadal. En el año anterior sin embargo, la mayor parte de los erizos termino la puesta, alcanzando la fase VI y la fase I. La falta de reservas energéticas también explica el retraso observado respecto a las otras localidades en la recuperación gonadal (que no se produce hasta el mes de noviembre varios meses después que en Arnía o Fonfría) o la demora observada en el desarrollo gonadal en el mes de febrero.

Por último, Arnía también presenta un valor menor en el I.G.H. en el mes de mayo de 2004 (9,73%) frente a lo observado en el año 2005 (12,47%), si bien en este caso el desarrollo gonadal es también más avanzado en el año 2005 (100% de los erizos en fase IV). La ausencia de datos para el mes de junio de 2004 complica la comparación de las dos épocas de puesta, si bien parece claro que al igual que en el año 2005, entre mayo y julio de 2004 los erizos de Arnía realizaron una puesta.

Tras el 2004 se produjo otra diferencia en el I.G.H de las tres localidades en el mes de marzo del año 2005 al producirse un descenso en el índice gonadal de Arnía que no se produjo en las otras dos localidades hasta el mes de abril y que genero diferencias significativas entre Arnía y el resto de localidades (Figura 3.3.3.10).

Durante este mes la puesta comenzó para un gran porcentaje de los erizos analizados (aunque el primer erizo en puesta apareció en Fonfría, en el hábitat submareal el mes anterior). No obstante, el inicio de la puesta no tuvo un reflejo en el índice gonadal de gran parte de las poblaciones analizadas y tan solo la localidad de Arnía experimentó un descenso en su índice, a pesar de no mostrar un porcentaje especialmente alto de erizos en puesta. Como ya se ha explicado en varias ocasiones las gónadas en fase V muestran en general valores altos de I.G.H., solo ligeramente inferiores a los erizos en fase IV y similares a los erizos en fase III, por lo que una evolución hacia gónadas en fase V no tiene por qué mostrar necesariamente un descenso en este indicador. En estos casos, las variaciones en el valor del I.G.H. deben ser analizados con cautela y más aún cuando las diferencias entre los valores medio de I.G.H. no presentan diferencias significativas.

Por último, durante el mes de mayo de 2005 se produce un adelantamiento en el ciclo gonadal de los erizos de Arnía, respecto a las otras dos localidades, que ya se ha explicado en el análisis del efecto del hábitat.

3.4.3.2.4. Poblaciones por separado

El estudio del ciclo gonadal de **Islares submareal** comienza en mayo de 2004, si bien los primeros cortes histológicos disponibles son del mes de junio. El valor del índice gonadal de mayo de 2004 es menor al observado para el mismo mes del siguiente año, aunque la ausencia de cortes histológicos impide asegurar si estas diferencias son consecuencia de un desarrollo gonadal distinto entre ambos años, de un peor estado nutricional o de ambas causas al mismo tiempo.

Durante el mes de junio de 2004 el valor del índice gonadal continúa descendiendo y alcanza valores muy inferiores a los observados en el mismo mes del siguiente año, generando diferencias estadísticamente significativas entre los valores medios de I.G.H. de ambos meses. Además, en este mes las diferencias con la otra población de submareal son máximas (más de 17 puntos) y estadísticamente muy significativas.

Esta situación en el índice contrasta con lo observado en los cortes histológicos. Las gónadas de los erizos analizados durante junio de 2004 muestran un estado de desarrollo similar al de 2005 a pesar de su bajo índice gonadal medio, con un porcentaje elevado de erizos en fases pre-puesta (III y IV) y el resto de erizo en fase de puesta (fase V) y post-puesta (fase VI). Un peor estado nutricional de los erizos de Islares submareal durante el año 2004 podría explicar en parte el menor índice gonadal observado (Arafa *et al*, 2006) aunque es posible que existan otros factores desconocidos que hayan podido influir en las diferencias observadas.

Tras la puesta estival de 2004 comienza la recuperación gonadal. El primer incremento del índice se observa en el mes de septiembre, acompañado de un incremento importante de erizos en fase I. Este incremento en el índice gonadal se mantiene de forma prolongada hasta el mes de febrero, aunque se hace más intenso a partir del mes de diciembre, coincidiendo con el inicio de la vitelogénesis. Los primeros erizos en fase II aparecen en Islares submareal durante este mes, con un 50% de los erizos analizados

en esta fase gonadal. El inicio de la vitelogénesis comienza en Islares submareal coincidiendo con los fotoperiodos más cortos (durante el mes de diciembre) y continúa hasta el mes de julio con el final de la puesta (coincidiendo con los fotoperiodos más largos).

A partir del mes de marzo se inicia la puesta en todas las poblaciones incluida Islares submareal, si bien en esta población tan solo una pequeña parte de los erizos muestreados alcanzan la fase V en este mes. A pesar de ser una de las poblaciones que menos erizos muestra en fase de puesta, experimenta un descenso durante el mes de marzo en el índice gonadal (aunque pequeño y no significativo).

El resto del ciclo gonadal en Islares submareal es muy similar al descrito para el conjunto de poblaciones, especialmente en el desarrollo gonadal, con un primer periodo de puesta entre marzo y mayo, una pausa en la puesta durante el mes de junio y un segundo periodo de puesta en julio. El índice gonadal muestra una tendencia distinta a la del conjunto de poblaciones durante los meses de marzo, abril y mayo, con pequeñas variaciones distintas a las observadas en el conjunto de poblaciones, si bien más como consecuencia de la propia variabilidad del indicador, que como consecuencia de los cambios en el estado gonadal. Las fases mayoritarias durante estos meses (III, IV y V) tienen índices gonadales medios similares, por lo que la evolución en el desarrollo gonadal tiene poca repercusión sobre el I.G.H.

Islares intermareal a diferencia de Islares submareal sí pudo ser analizada mediante cortes histológicos desde el primer mes de muestreo, en mayo de 2004. Este mes presenta un estado gonadal diferente al observado en el mismo mes del siguiente año, con un menor número de erizos en puesta y un porcentaje más elevado de erizos en fase IV. De hecho, el estado gonadal de este primer mes se parece mucho al de junio de 2005, lo que indica que en el 2004 el desarrollo gonadal llevaba un mes de adelanto respecto al año siguiente. Este adelanto en el desarrollo de las gónadas continúa durante junio, con una mayoría de erizos en fase post-puesta (fase VI y fase V), una situación similar a la observada en julio de 2005.

Durante mayo de 2004 el índice gonadal muestra valores medios inferiores a los observados en 2005, tanto si lo comparamos con mayo como si lo hacemos con junio, lo

que confirma el mal estado nutricional de los erizos de Islares intermareal al comienzo del estudio en 2004 (extensible a los erizos de Islares submareal).

Las razones para esta hipotética ausencia de reservas energéticas durante el 2004 es muy difícil de determinar con los datos disponibles y cualquier posible explicación es especulativa. No obstante, es oportuno señalar que durante los muestreos de primavera de 2005 se observó una floración muy intensa de algas verdes (principalmente *Ulva lactuca* y *Enteromorpha* sp.) que no fue detectada en el año 2004 y que podría haber sido clave en las diferencias observadas entre ambos años, al haber incrementado de manera notable la disponibilidad de alimento durante el año 2005.

La posible relación entre las floraciones de algas verdes y su influencia en el índice gonadal de *P. lividus* ya había sido señalada por Guettaf *et al*, (2000) para explicar diferencias temporales observadas en el índice gonadal en poblaciones de erizo situadas a distinta profundidad. *Ulva lactuca* es considerada para *P. lividus* como: “*bastante apetecible*” según Boudouresque y Verlaque, (2001) y de hecho es utilizada en la alimentación de individuos mantenidos en cautividad en el Mueso Marítimo del Cantábrico (MMC) (Com. pers: Gerardo García-Castrillo, sub-director del MMC).

La relación entre el índice gonadal y las floraciones de macroalgas requieren de trabajos específicos que ayuden a comprender el efecto de esta fuente de alimento no solo en la reproducción, sino también en otros procesos de importancia crítica en el ciclo biológico de *P. lividus* como el reclutamiento.

Durante el mes de junio de 2004, a diferencia de lo ocurrido con los cortes histológicos, el I.G.H. no muestra un adelanto en su evolución y se mantiene alto hasta el mes de julio, en el que se produce el primer descenso en este año.

Una vez más índice gonadal y cortes histológicos no muestran una relación clara, ya que el incremento en la presencia de erizos en fase VI y la desaparición de erizos en fase IV debería haber producido un descenso mayor al observado. Durante los siguientes meses, el índice gonadal continúa descendiendo (con pequeñas interrupciones, como la observada en el mes de agosto) y los cortes histológicos evolucionan hacia la fase VI, que es la única fase observada en el mes de septiembre.

El índice gonadal alcanza su valor mínimo en el mes de octubre, a pesar de que en este mes los cortes histológicos muestran síntomas de recuperación (con erizos en fase I y II). De hecho el I.G.H. no experimenta una recuperación hasta el mes de febrero, en el que el índice gonadal muestra un incremento espectacular. Hasta ese momento muestra una gran inestabilidad, con aumentos y descensos que no se observan en el resto de poblaciones durante los meses de recuperación gonadal. Esta inestabilidad es máxima durante los meses de diciembre y enero, en los que desciende durante dos meses seguidos a pesar de que los cortes histológicos no muestran indicios de puesta.

Esta situación de inestabilidad y bajos valores del índice gonadal provocan diferencias significativas entre Islares y las otras dos localidades de intermareal en el mes de enero y diferencias con algunas de las otras dos en los meses de septiembre, octubre, noviembre y diciembre.

El estado gonadal durante estos meses sin embargo es similar al del resto de poblaciones, con erizos mayoritariamente en fase I, algunos erizos en fase VI y otros en fase II.

Las causas del mal estado nutricional observado en los erizos de Islares durante los meses de mayo y junio de 2004 podrían ser las responsables del retraso observado en la recuperación del índice gonadal en Islares intermareal.

Durante los primeros meses tras producirse la puesta, las gónadas incrementan su volumen gracias principalmente al almacenamiento de tejido de reserva en forma de gotas eosinófilas PAS+ (Byrne, 1990). En condiciones adversas, este acopio de reservas energéticas puede no producirse, lo que explicaría en parte las dificultades observadas en los erizos de Islares intermareal para incrementar su índice gonadal y alcanzar la fase I (en septiembre de 2004 el 100% de los erizos de esta población aún mostraban fase VI).

Otra posible causa de la inestabilidad observada durante estos meses es la presencia en la zona muestreada de numerosos charcos con tamaños y tiempos de exposición muy diferentes, lo que genera grandes diferencias ambientales entre erizos de la misma

población. Esto puede favorecer la existencia de importantes diferencias en el estado gonadal entre individuos, induciendo la existencia de varias velocidades de desarrollo.

Si se analiza la Figura 3.3.4.8, especialmente durante los primeros meses de estudio (en los que se muestreó mayor diversidad de charcos) se observa que la relación entre el índice gonadal y los cortes no siempre es buena y en ocasiones se observan retrasos en la situación general de desarrollo gonadal de la población, difíciles de explicar si se contempla la existencia de un único ciclo uniforme. Además, la dispersión en los datos para los valores medios del índice gonadal, es muy elevada y superior al de las otras poblaciones. Probablemente la coexistencia de velocidades distintas de desarrollo gonadal en los diversos charcos ha causado estas anomalías, generando gran dispersión en los datos del índice gonadal.

A pesar de la demora en la recuperación del índice, los primeros erizos en fase II aparecen pronto, en el mes de octubre, dos meses antes que en el caso de los erizos de submareal. Sin embargo, la vitelogénesis no se generaliza hasta el mes de enero, con la presencia mayoritaria de erizos en fase II y III. Una vez más el desarrollo de la vitelogénesis viene asociado a fotoperiodos cortos, si bien en esta ocasión comienza un mes más tarde que en el caso de Islares submareal, tras el punto de inflexión en las horas de luz producido en diciembre.

El periodo de puesta en **Fonfría submareal** durante el año 2004 mostró un patrón similar al observado en el año 2005, con una puesta primaveral, a la que sigue una recuperación gonadal y finalmente una puesta estival. No obstante, entre ambos periodos existen diferencias que deben ser remarcadas.

Los valores del índice gonadal en mayo de 2004 (similares a los de 2005 y menores que los valores de marzo) permiten sospechar que al igual que en el año 2005, la puesta se había iniciado de manera previa a este mes, si bien la ausencia de cortes histológicos impide asegurarlo con certeza.

La recuperación gonadal que sigue a esta posible puesta primaveral no dura un mes como en el año 2005, sino dos. El incremento en los valores del índice comienza en

junio de 2004, pero se extiende hasta finales de julio de ese año, alcanzando valores muy superiores a los de 2005 en este mes y retrasando la puesta en un mes.

Es difícil establecer las razones del distinto comportamiento interanual. Las diferencias observadas en las temperaturas en los meses de junio y julio entre ambos años en las boyas oceanográficas no ayudan a explicar estas diferencias, al mostrar valores muy similares tanto en Bilbao como en Gijón (Figura 3.3.6.2). La diferencia más relevante entre ambos años es la existencia de un pico en el valor de clorofila durante el mes de julio de 2005, que no se observa en el año 2004.

Durante el año 2005, el afloramiento estival típico del centro del Golfo de Vizcaya se extendió hasta el área de Santander (www.teledeteccionoceanografica-ieo.net) alcanzando la cala de Fonfría (situada en el extremo occidental de Cantabria) durante el mes de julio en varias ocasiones. El 14 de julio de 2005, dos semanas antes de realizar el muestreo de este mes (el 30 de julio), se tomó la imagen de satélite de la Figura 3.4.3.1. En el año 2004, por el contrario, este afloramiento fue menos extenso y según los datos del IEO apenas tuvo influencia en la costa cántabra.

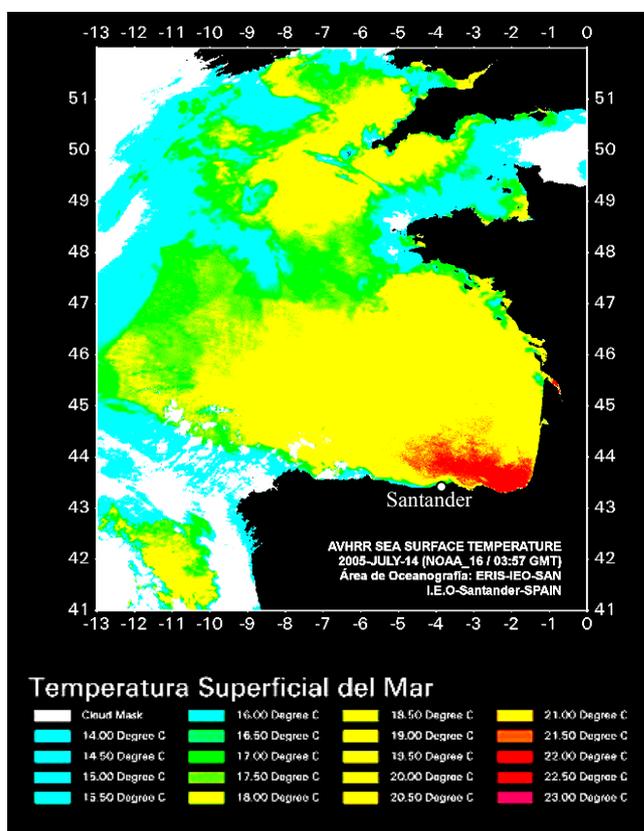


Figura 3.4.3.1. Imagen del satélite NOAA, captada el 14-7-2005 y suministrada por el Instituto Español de Oceanografía de Santander a través de su página web, en el que se aprecia un afloramiento de aguas frías que se extiende por la costa norte española, (mancha de color azul-verde) llegando hasta Santander.

Esta diferencia en el afloramiento (que explica el pico de fitoplancton observado a finales de julio en Fonfría submareal) puede ser la explicación para el distinto comportamiento presentado entre ambos años. La puesta en el año 2005 podría haber sido desencadenada por la presencia de una elevada concentración de fitoplancton como consecuencia del afloramiento producido a mediados de julio, tal y como también podría ocurrir durante los meses de primavera en el resto de poblaciones.

El posible efecto de los factores ambientales (incluyendo las variaciones en la concentración de fitoplancton) sobre el ciclo gonadal de *P. lividus* es analizado con mayor detalle más adelante.

El resto del ciclo gonadal de Fonfría submareal (incluyendo la recuperación gonadal, la vitelogénesis o la puesta) fue similar al observado para el conjunto de poblaciones o Islares submareal. La principal diferencia con el resto de poblaciones se produjo por la aparición de un erizo en fase V en el mes de febrero, un mes antes que en el resto de poblaciones.

El estudio del ciclo gonadal en los erizos de **Fonfría intermareal** comenzó en el mes de junio de 2004, un mes más tarde que en el resto de poblaciones. En este primer mes el índice gonadal mostró valores similares a los de junio de 2005, aunque ligeramente menores, y un estado de desarrollo gonadal también similar, aunque con menor número de erizos en fase IV, y erizos en fase V en lugar de en fase VI.

La puesta se inició en esta cala de manera previa a iniciarse el estudio, como refleja la presencia de erizos en fase V en el mes de junio, aunque es difícil establecer en que mes comenzó, al no disponer de datos previos.

Durante los dos meses siguientes al inicio del estudio el índice gonadal desciende hasta alcanzar valores mínimos a finales de agosto de 2004. Este descenso en el índice es consecuencia de una puesta estival que se extiende durante ambos meses e incluso en algunos erizos se mantiene hasta el mes de septiembre.

En el mes de julio de 2004 el índice gonadal muestra un importante descenso como consecuencia de la puesta de un importante porcentaje de erizos, que contrasta con lo observado en Fonfría submareal, donde el índice gonadal se incrementó notablemente.

Esta diferencia entre ambas poblaciones contradice el posible papel como desencadenante ambiental de los afloramientos ya que, pese a las diferencias entre hábitats, las condiciones oceanográficas respecto a la presencia de fitoplancton deben ser muy similares, máxime en la población de Fonfría intermareal, donde los tiempos de emersión son cortos.

No obstante, la evolución del índice gonadal y los cortes histológicos en la población de Fonfría intermareal no son tan diferentes a los observados en Fonfría submareal y también muestran diferencias entre ambos años, aunque no tan drásticos como en los erizos de submareal.

En el año 2004, durante el mes de julio los erizos muestran un estado de puesta parcial y presentan un su mayor parte gónadas con óvulos maduros, con mayoría de fase V y algunos en fase IV. Por el contrario en el año 2005 la puesta termina para la mayor parte de los erizos en el mes de julio, con un 66,67% de los erizos en fase I. De esta forma, al igual que ocurría en los erizos de Fonfría submareal, los altos valores de fitoplancton registrados durante este mes en el año 2005 podrían haber desencadenado la puesta, si bien no antes que en el año 2004, sí de manera más intensa y generalizada.

El hecho de que los erizos de Fonfría intermareal no continúen almacenando gametos durante el mes de julio de 2004 (como ocurrió en Fonfría submareal), sino que realicen la puesta puede estar relacionado con el distinto grado de desarrollo observado en ambas poblaciones durante el mes de junio de ese año. Mientras que en Fonfría intermareal un 60% de los erizos mostraban fase IV, en Fonfría submareal este porcentaje era sólo del 28%.

De esta forma es posible que gran parte de los erizos de Fonfría intermareal que realizaron la puesta durante julio de 2004 lo hiciesen por desencadenantes internos, al alcanzar el estado de fase IV, tal y como ocurrió un mes después con muchos erizos de Fonfría submareal.

En los siguientes meses la gónada se recupera, comienza la vitelogénesis y se produce la puesta de manera similar a la observada en el conjunto de poblaciones, sin que haya diferencias remarcables.

Finalmente, el estudio de la cala de Arnía comienza en el mes de mayo con el índice gonadal en valores ligeramente menores a los de 2005 y un estado gonadal similar, aunque algo menos desarrollado como indica la menor presencia de erizos en fase IV.

El estado gonadal de los erizos en mayo de 2004 es claramente pre-puesta, con un 50% de los erizos en fase IV y un 50% de los erizos en fase III. No obstante, la evolución del 2005 nos muestra que es posible que los erizos realicen una puesta a principios de primavera y se recuperen para el mes de mayo, por lo que esta posibilidad no puede ser descartada.

El seguimiento de la puesta durante el 2004 se vio interrumpida por la ausencia de datos para junio de este año. No obstante, tanto el valor del índice gonadal como el estado de desarrollo observado en los cortes histológicos nos muestran que en los meses de junio y julio tuvo lugar una puesta estival en Arnía.

Como consecuencia de esta puesta el índice gonadal alcanzó valores mínimos para todo el estudio en la población de Arnía, mostrando además los erizos una mayoría de fase I. Durante el mes de agosto el índice gonadal mostró una importante recuperación gonadal, acentuada además por la presencia de algunos erizos retrasados en su desarrollo, aún en estadios pre-puesta.

Durante los siguientes tres meses el índice gonadal mostró poca evolución incrementándose de manera muy leve, al igual que los cortes histológicos que mostraron durante este periodo erizos en fase I, con algunas excepciones de erizos en fase VI o fase II.

La vitelogénesis en Arnía, al igual que en el resto de poblaciones se inicia en los meses con los fotoperiodos más cortos, concretamente durante el mes de diciembre, si bien ya desde el mes de octubre se observaron erizos en fase II. Este incremento en la vitelogénesis coincide con un descenso en el valor del índice gonadal que llegó a

confundirse con una puesta invernal. La coincidencia entre el inicio de la vitelogénesis y los descensos en el índice gonadal de *P. lividus* ha sido observada por varios autores (Byrne, 1990; Spirlet *et al*, 1998; Harrington *et al*, 2007), probablemente como consecuencia de la movilización de nutrientes que realizan las células fagocíticas de manera previa al inicio de la vitelogénesis (Harrington *et al*, 2007).

A finales de febrero el 100% de los erizos muestran procesos de vitelogénesis en sus gónadas con un 66,67% de los erizos en fase II y un 33,37% de los erizos en fase III. Al igual que en el resto de poblaciones la puesta se inicia en el mes de marzo. A finales de este mes el 28,6% de los erizos mostró fase V. A pesar de ser uno de los porcentajes más bajos de erizos en puesta a finales de marzo, el índice gonadal mostró un descenso.

La población de Arnía es junto con Islares submareal, una de las poblaciones con menor porcentaje de erizos en puesta y también junto con esta población una de las dos que muestra un descenso en el índice gonadal durante este mes. No obstante, es importante destacar que este descenso en el I.G.H. no representa un mayor adelanto de puesta primaveral con respecto al resto de poblaciones, que también presentan gónadas en fase V a finales del mes de marzo.

La puesta se extiende al resto de los erizos durante el mes de abril y a finales de este mes más del 80% de los cortes histológicos realizados mostraban gónadas en fase V. El índice gonadal continuó descendiendo de manera intensa durante este mes y en el periodo marzo-abril se reduce en más de cinco puntos porcentuales.

El descenso en el índice gonadal y la puesta se detienen durante el mes de mayo, provocando un incremento en el índice gonadal como consecuencia de la evolución de las gónadas hacia fase IV. A finales de este mes el 100% de los erizos mostró fase IV. Este estado gonadal, es similar al observado en el resto de poblaciones en el mes de junio, aunque más intenso.

Por último se produce una puesta durante el mes de junio, un mes antes que en el resto de poblaciones, provocando un nuevo descenso en el índice gonadal y la aparición mayoritaria de erizos en fase VI.

Las razones para el adelantamiento de la puesta deben buscarse a partir del mes de mayo, ya que hasta entonces la evolución de las gónadas de la población de Arnía mostraba un comportamiento similar al de otras poblaciones como Islares submareal o Islares intermareal. No obstante, a partir del mes de mayo se producen diferencias notables en el desarrollo gonadal y en un único mes los erizos de Arnía pasan de un 100% erizos en fase V a un 100% de erizos en fase IV.

La causa del adelantamiento en el desarrollo gonadal debe de estar relacionada con las características particulares de los erizos de Arnía. Estos individuos habitan grandes charcos de marea, aunque en general en zonas poco profundas (de menos de 30 cm) y pasan más de 8 horas por ciclo mareal emergidos y expuestos al sol. En los días soleados, estos charcos de marea pueden llegar a calentarse varios grados por encima de la temperatura del mar, incluso en invierno.

El 19-2-2007 se midió en dos charcos de marea de Arnía el efecto de un día soleado en la temperatura del agua, observándose incrementos de entre 2 y 3°C (en función del tamaño del charco) a pesar de ser invierno.

El mes de mayo del año 2005 fue el mes más soleado de los registrados desde 1993 (Figura 3.4.3.2, datos proporcionados por el INM) con valores de insolación superiores incluso a los del mes de junio, por lo que es muy probable que los erizos de Arnía estuviesen expuestos a temperaturas medias superiores al resto de erizos durante el mes de mayo, lo que pudo provocar el adelanto en el desarrollo gonadal. El efecto de la temperatura como inductora del desarrollo gonadal en *P. lividus* ha sido descrito en varios trabajos (Spirlet *et al*, 2000; Sphigel *et al* 2004) y será discutido más adelante.

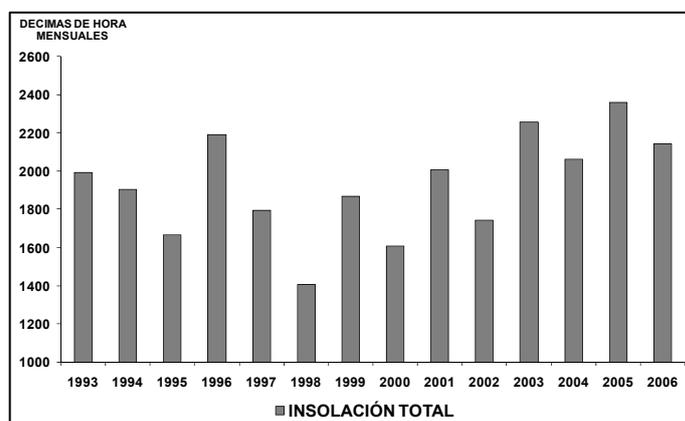


Figura 3.4.3.2. Evolución de los valores medios mensuales de insolación para el mes de mayo en el periodo 1993-2006. El valor medio de insolación (expresado en décimas de hora) es una medida del tiempo medio durante las cuales el sol brillo en el cielo.

La puesta termina en el mismo mes en el que se desarrolla y a finales de junio el 100% de los erizos mostraba fase VI. Un mes después la recuperación gonadal es mayoritaria en los erizos de Arnía y el 100% de los erizos muestra fase I, si bien el índice gonadal aún desciende levemente. Durante los meses de agosto y septiembre el índice gonadal inicia un ligero incremento, comenzando un nuevo ciclo gonadal.

3.4.4. RELACIÓN ENTRE EL CICLO GONADAL Y LOS FACTORES AMBIENTALES

A pesar de los numerosos trabajos que han analizado el ciclo reproductivo de *P. lividus*, son pocos los trabajos que han relacionado este ciclo con factores ambientales como temperatura o fotoperiodo (Byrne, 1990; Spirlet *et al*, 1998) y solo dos trabajos han estudiado específicamente esta relación (Spirlet *et al*, 2000; Sphigel *et al* 2004). No obstante, la influencia de temperatura y fotoperiodo sobre el ciclo gonadal de los equinoideos ha sido ampliamente estudiada en otras especies de erizo como *Strongylocentrotus droebachiensis* (Walker y Lesser, 1998; Siikavuopio *et al*, 2006), *Strongylocentrotus purpuratus* (Bay-Schmith y Pearse, 1987), *Psammechinus milliaris* (Kelly, 2001) o *Evechinus chloroticus* (James *et al*, 2007).

La relación inversa entre la temperatura y el índice gonadal observada en este estudio (Figura 3.4.4.1) ya fue descrita por Byrne (1990), que observó una coincidencia entre el descenso de las temperaturas y la fase de máximo crecimiento en el índice gonadal. Esta coincidencia había sido descrita previamente por Regis (1979) para poblaciones de *P. lividus* en el Mediterráneo.

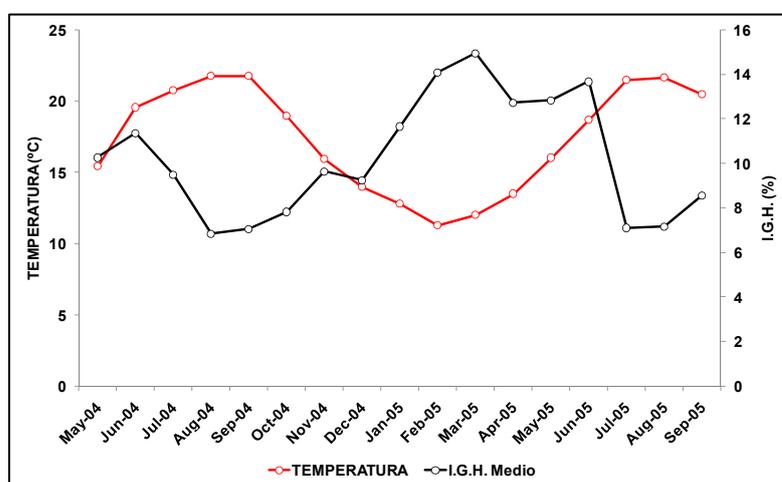


Figura 3.4.4.1. Relación entre temperatura (valores medios mensuales registrados en la boya oceanográfica de Bilbao y el I.G.H. (Valor medio mensual para el conjunto de erizos analizados) a lo largo del periodo de estudio.

Si analizamos la relación entre ambas variables mediante un análisis de regresión de los valores medios, comprobamos que esta relación es muy significativa, con un R^2 relativamente elevado (0,586, Tabla 3.4.4.1).

Ecuación	Resumen del modelo					Estimaciones de los parámetros	
	R cuadrado	F	gl1	gl2	Sig.	Constante	b1
Lineal	.586	21.231	1	15	.000	19.851	-.550

Tabla 3.4.4.1. Resultados del análisis de regresión realizado con los valores medios mensuales de I.G.H. para el conjunto de erizos como variable dependiente y los valores medios mensuales de temperatura de la boya oceanográfica de Bilbao como variable independiente.

Se ha empleado la temperatura de la boya oceanográfica de Bilbao por ser la que mejor representa los valores medios de temperatura a los que están sometidos los erizos analizados en su hábitat natural. Esta boya oceanográfica es la más cercana de las dos disponibles a los erizos, incluso en el caso de la población de Fonfría (la más alejada de Bilbao) y presenta valores de temperatura más similares a los observados *in situ*.

Aunque lo ideal hubiera sido emplear mediciones continuas de temperatura realizadas para cada hábitat, esto hubiera requerido un esfuerzo mucho mayor de muestreo. Como no se disponen de estos datos, las mediciones *in situ* realizadas solo se han empleado con el objeto de ofrecer una visión general de las posibles variaciones térmicas en ambientes tan cambiantes, utilizando los datos de la boya de Bilbao para todo lo demás.

Aunque la relación entre temperatura y el índice gonadal es clara, esta podría no ser directa, sino inducida por el fotoperiodo.

En este trabajo el fotoperiodo parece actuar como regulador del ciclo gonadal de *P. lividus*, abriendo una ventana ambiental en la cual el ciclo gonadal se desarrolla. Esta ventana se abre coincidiendo con los fotoperiodos más cortos y se cierra con los fotoperiodos más largos (Figura 3.4.4.2).

Tras la puesta de 2004 se produce un proceso de recuperación gonadal, en el que las gónadas ganan peso (incrementan su I.G.) pero apenas avanzan de fase al no existir vitelogénesis, manteniéndose durante varios meses en la fase I (Figura 3.4.4.2). Con la llegada del invierno y la reducción del fotoperiodo a valores mínimos, la vitelogénesis

se extiende a un mayor porcentaje de erizos y tras el mes de diciembre la fase II pasa a ser mayoritaria en el conjunto de poblaciones.

En febrero ocurre lo mismo con la fase III. La vitelogénesis se mantiene durante los siguientes tres meses, de manera simultánea al desarrollo de puestas. Como consecuencia de este desarrollo continuo de nuevos gametos, los erizos en fase VI apenas aparecen hasta el mes de junio, a pesar de que durante los meses de abril y mayo las puestas son abundantes. Lo mismo ocurre con el índice gonadal que se mantiene alto a pesar de las puestas.

Coincidiendo con los valores máximos en el fotoperiodo, la gametogénesis se detiene y durante los dos siguientes meses la puesta termina para la mayor parte de los erizos analizados.

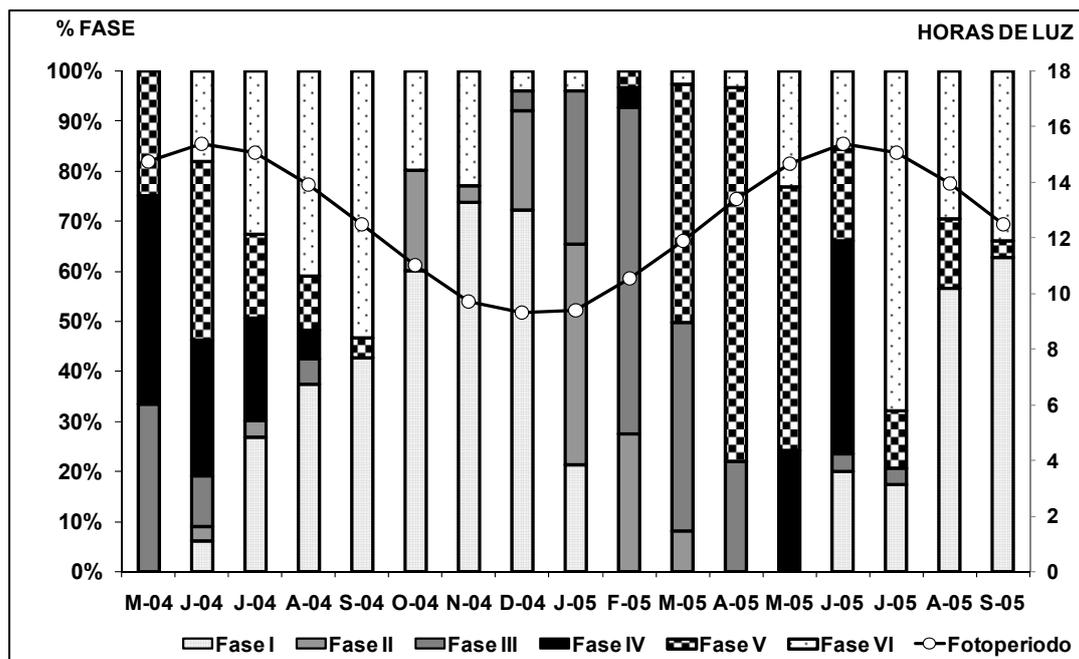


Figura 3.4.4.2. Relación entre la variación gonadal y el fotoperiodo para el conjunto de erizos.

Spirlet *et al* (1998) formularon la hipótesis de que el fotoperiodo podría controlar la maduración en *P. lividus*, mientras que la temperatura podría actuar como inductor de los procesos de vitelogénesis. Dos años más tarde, Spirlet *et al* (2000) demostraron que la temperatura induce el desarrollo gonadal, aunque no observaron ningún efecto del fotoperiodo. Sphigel *et al* (2004) por el contrario, observaron un efecto similar de la temperatura pero además observaron también un efecto del fotoperiodo sobre este desarrollo. Según estos autores, los días largos inhiben la vitelogénesis, mientras que los

días cortos la favorecen. El papel de los fotoperiodos cortos como inductores de la vitelogénesis ha sido demostrada en otras especies de erizo como *Strongylocentrotus purpuratus* (Bay-Schmith y Pearse, 1987).

Aunque este comportamiento del ciclo gonadal frente al fotoperiodo se observa en la mayor parte de las poblaciones, existen excepciones, principalmente en la población de Fonfría submareal durante el 2004, con la existencia de una intensa vitelogénesis un mes después de alcanzarse valores máximos en el fotoperiodo y en Arnía durante el año 2005, con el final de la puesta un mes antes de alcanzar valores máximos. No obstante, se trata de pequeñas variaciones, de menos de un mes con respecto al periodo observado en el conjunto de poblaciones. Estas excepciones posiblemente están relacionadas con el estado nutricional de los erizos y con la temperatura respectivamente, reforzando la idea de que son varias las variables que interaccionan en el control del ciclo gonadal.

En este trabajo, el estado nutricional de los erizos parece afectar a la duración de las puestas, así como a la forma en la que estas se producen, si bien no afecta al periodo del año en el que ocurren, que es el mismo en las cinco poblaciones y en los dos años estudiados (primavera-verano).

El caso más espectacular quizás sea el de los erizos de Fonfría que alargan la puesta de 2004 hasta el mes de agosto, realizando una intensa vitelogénesis incluso tras alcanzarse los fotoperiodos más cortos. Esta posibilidad, ya fue descrita por Pearse y Cameron (1991) y en este trabajo parece confirmarse, no solo en los erizos de Fonfría, sino también en Islares, donde el mal estado nutricional durante el año 2004 parece ser el responsable de las diferencias interanuales observadas en la puesta de los erizos de esta localidad, especialmente en el mes de junio.

Respecto al temperatura, los trabajos de laboratorio realizados (Spirlet *et al*, 2000; Sphigel *et al*, 2003) han mostrado evidencias de la influencia de esta variable en el ciclo gonadal. Según estos autores una temperatura óptima acelera los procesos de vitelogénesis, mientras que temperaturas muy elevadas (por encima de los 24°C) los inhiben.

Este papel inhibitor de las temperaturas más altas, contribuye a explicar las dobles puestas observadas en algunas partes del Mediterráneo, donde durante los meses más cálidos los 24 °C pueden ser superados con normalidad, tal y como ya apuntaron Fenaux (1968) y Regis (1979). Además, la presencia de erizos maduros durante todo el año en Andalucía, (Sánchez-España, 2004) o la convergencia de varias estrategias reproductivas en diferentes poblaciones con iguales condiciones de temperatura y fotoperiodo (Guettaf, 1997; Girard, 2006), no pueden ser explicadas sólo con el fotoperiodo como factor regulador del ciclo y sugieren algún tipo de papel de la temperatura.

Es posible que en determinadas regiones la temperatura limite la época de puesta. De esta forma, en aquellas zonas en las que el agua se mantiene siempre dentro de unos límites óptimos para *P. lividus*, éste puede desarrollar gran variedad de estrategias reproductivas con relativa independencia de la época del año. Este es el caso de las poblaciones de Argelia, Canarias o en menor medida Andalucía, lugares donde además las variaciones en el fotoperiodo son menos drásticas que en poblaciones más septentrionales.

En estos casos otras variables ambientales como el estado nutricional del erizo o el hidrodinamismo jugarían un papel más importante en el control del ciclo gonadal, pudiendo incluso provocar diferencias importantes en las estrategias reproductivas (Guettaf, 1997).

Por el contrario, en aquellas zonas en las que la temperatura se encuentra en valores no adecuados durante largas épocas, las estrategias reproductivas están más limitadas. Este es el caso de la mayor parte de las poblaciones atlánticas con temperaturas invernales bajas (entre 8 y 12°C) y de muchas poblaciones Mediterráneas con temperaturas también bajas en invierno y altas en verano (Fenaux, 1968).

En las poblaciones del Atlántico Norte la época de puesta se produce generalmente entre primavera y verano (Allain, 1975; Byrne, 1990; Haya de la Sierra, 1990; Catoira, 1995; Spirlet *et al*, 1998; Gago *et al* 2001) y tan sólo existe un estudio que ha descrito puestas invernales (Crapp y Willis, 1975), si bien lo hizo basándose exclusivamente en un análisis del índice gonadal.

En general está época adelanta su comienzo a medida que se desciende en latitud. Estas diferencias en el inicio de las puestas se producen como consecuencia del adelanto en el inicio de la vitelogénesis, ya que el tiempo desde que esta se inicia hasta que se produce la puesta es similar en las tres poblaciones.

En las poblaciones irlandesas (Byrne, 1990) los primeros erizos en fase II tras la puesta aparecen en los meses de marzo y abril (con temperaturas comprendidas entre los 7,5°C y los 10°C y entre 700 y 800 minutos de luz por día) y la puesta se produce en junio, dos meses después.

En Bretaña los primeros erizos en mostrar oocitos en crecimiento tras la puesta aparecen en el mes de noviembre, aunque la vitelogénesis no se generaliza hasta el mes de febrero, dos meses antes de la puesta, con temperaturas aproximadas de 10°C y un fotoperiodo de 648 minutos de luz por día.

Por último, en las poblaciones cántabras analizadas en esta tesis la fase II aparece por primera vez en el mes de octubre, pero no se hace extensible a un porcentaje importante de la población hasta los meses de diciembre y enero; una vez más unos dos meses antes de la puesta (con temperaturas comprendidas entre los 10 y los 12°C y un fotoperiodo aproximado de 549 minutos de luz por día).

En todos los casos, el inicio de la vitelogénesis se produce en el entorno de los 10°C, pero con días cada vez más cortos a medida que se desciende en latitud.

Como ya hemos mencionado, la temperatura inhibe la vitelogénesis por encima de los 24°C. Es posible, que este efecto también se produzca por debajo de los 10°C, lo que explicaría el retraso en la puesta en las poblaciones más norteñas, al inhibir la temperatura el inicio de la vitelogénesis, incluso en presencia de fotoperiodos cortos, hasta que se alcanza la temperatura adecuada. Además, también explicaría los mayores tamaños gonadales de las poblaciones norteñas, al alargar la fase I de reconstitución gonadal por más tiempo, permitiendo un mayor acopio de nutrientes y por lo tanto induciendo un mayor tamaño gonadal.

Además del efecto inhibitor de la temperatura sobre la vitelogénesis a partir de ciertos límites, este factor ambiental también puede inducir un desarrollo gonadal más rápido a temperaturas óptimas (Spirlet *et al*, 2000; Sphigel *et al*, 2003). Esto fue probablemente lo que ocurrió en la población de Arnía durante el mes de mayo de 2005.

En este mes la temperatura registrada en Arnía fue de 16 °C, en un día frío y lluvioso. Los erizos de esta población habitan charcos de marea, que pasan largos periodos emergidos y que reciben directamente la exposición de la luz del sol, al no estar protegidos por la sombra de ningún acantilado (como ocurre en las otras localidades). Por esta razón, en días soleados es frecuente que alcancen temperaturas superiores a las registradas en la columna de agua, mientras que en días fríos y lluviosos esta puede descender por debajo del valor en el mar.

El mes de mayo de 2005 fue especialmente soleado como demuestra su valor medio de insolación, que es el más alto en una serie histórica de 15 años (Figura 3.4.3.2.2), por lo que es muy probable que los erizos de Arnía registrasen temperaturas medias superiores a las registradas en el resto de poblaciones, lo que posiblemente indujo una rápida vitelogénesis que permitió a los erizos de esta población alcanzar un mes antes que el resto de poblaciones la fase IV, adelantando también la puesta en un mes.

La principal excepción al papel de la temperatura descrito en este estudio es el trabajo de Crapp y Willis (1975). Este trabajo describe puestas invernales generalizadas en una población de erizos de charcos de marea en Irlanda, el límite norte de distribución de *P. lividus*, durante los meses de enero y febrero con temperaturas muy bajas (inferiores a los 8°C). No obstante, estos autores no acompañaron su estudio con cortes histológicos que permitan confirmar este anómalo comportamiento y trabajos posteriores realizados en la zona que sí incluían cortes histológicos no han observado puestas invernales (Byrne, 1990).

Eliminando esta excepción, parece claro que *P. lividus* se adapta a las condiciones oceanográficas en las que se encuentra, evitando realizar puesta por debajo de los 10-12°C y por encima de los 22-24°C, posibilidad ya apuntada por Fenaux (1968).

Sería muy interesante realizar un experimento que analizase cuáles son las condiciones de temperatura a las que la fertilización de *P. lividus* puede realizarse y ver si coinciden con los límites que parece mantiene en la realización de sus puestas. Esta relación entre la sensibilidad de las larvas a la temperatura y las épocas de puesta de los equinoideos ya fue demostrada por Fujisawa y Shigei (1990) en un interesantísimo trabajo con cinco especies de erizo presentes en Japón.

La relación entre temperatura y sensibilidad larvaria explicaría también el posible papel de desencadenante ambiental de la puesta atribuida por varios autores a los incrementos de temperatura en *P. lividus* (Fenaux, 1968, Dominique, 1973; Byrne, 1990; Spirlet *et al.*, 1998).

En el presente trabajo, la existencia de un desencadenante ambiental en el inicio de las puestas se ve reforzada por dos factores: la puesta comienza en las cinco poblaciones prácticamente de manera simultánea, durante el mes de marzo, a pesar de la distancia geográfica entre las tres localidades y las diferencias entre los dos nichos muestreados.

Además, en la mayor parte de las gónadas analizadas durante el mes de marzo, la puesta se produjo directamente desde fase III, sin que se llegase a alcanzar la fase IV como debería haber ocurrido de haberse desarrollado el ciclo sin interrupciones.

Estos indicios apuntan a la existencia de un factor externo al desarrollo gonadal que precipitó el inicio de la freza a pesar de que en muchos erizos las gónadas aún no estaban del todo maduras.

Tanto los incrementos de temperatura como el aumento en la concentración de fitoplancton pudieron actuar como desencadenantes ambientales en este estudio.

Durante el mes de marzo de 2005 se produjo un incremento en las temperaturas desde los 10,9°C a finales del mes de febrero, hasta los 12,8 °C a finales del mes de marzo (datos de la boya oceanográfica de Bilbao), coincidiendo con el inicio de las puestas en todas las poblaciones. Durante el mes de abril el incremento de las temperaturas se mantuvo, alcanzándose temperaturas medias de 13,8°C y las puestas se incrementaron, extendiéndose a una mayor proporción de erizos y provocando un descenso en el índice

gonadal, que en la mayor parte de las poblaciones no se había observado durante el mes de marzo, a pesar de las puestas.

Byrne (1990) y Spirlet *et al* (1998) también observaron este papel inductor de la puesta en los incrementos de temperatura y establecieron los 13°C como la temperatura mínima a la que comienzan las puestas en *P. lividus*, mínimo que también parece cumplirse en las poblaciones cántabras.

No obstante, Spirlet *et al* (1998), atribuían también al fotoperiodo un papel como desencadenante ambiental, con un fotoperiodo mínimo de quince horas para el inicio de las puestas, mínimo que no es respetado en las puestas de los erizos cántabros que comienzan con valores con unas 13 horas de luz diarias. Parece claro que si bien el fotoperiodo juega un papel clave en el control del ciclo gonadal, no influye en el inicio de las puestas, que muestra gran independencia respecto a esta variable.

Además de la temperatura, el incremento del fitoplancton también pudo actuar como desencadenante ambiental de la puesta. La relación entre el inicio de la puesta y los incrementos en la concentración de fitoplancton ha sido descrita para *Strongylocentrotus droebachiensis* (Himmelman, 1981; Starr *et al*, 1993), así como para otras especies de invertebrados marinos (Himmelman, 1981; Smith y Sthrelow, 1983).

En *P. lividus* la relación directa entre puesta y fitoplancton no ha sido demostrada y la información en la bibliografía es contradictoria, con trabajos en los que esta relación parece apuntarse (Fenaux, 1968; Lozano *et al* 1995; Spirlet *et al*, 1998; Bayed *et al* 2005) y otros en los que esta relación no se produce (Byrne, 1990).

Byrne (1990), observó la puesta de *Paracentrotus lividus* bastante tiempo después de que se produjese el *bloom* fitoplanctónico de primavera en su zona de estudio (a principios de abril, Roden *et al*, 1987), si bien en estos meses los erizos aún mostraban mayoritariamente gónadas inmaduras, por lo que difícilmente podían responder al posible estímulo.

López *et al* (1998) demostraron que en presencia de elevados índices de producción primaria el reclutamiento de *P. lividus* mejoraba notablemente. Las larvas de *P. lividus*

son planctotróficas y se alimentan de fitoplancton. Por esta razón, es lógico pensar que un acoplamiento de las puestas de este equinodermo a la dinámica fitoplanctónica puede mejorar su éxito reproductivo (como de hecho demostró López *et al*, 1998) y por lo tanto pudo ser seleccionado evolutivamente.

De esta forma es posible que el inicio de la puesta en *P. lividus* sea inducido de manera directa por incrementos en las concentraciones de fitoplancton (como en el caso de *Strongylocentrotus droebachiensis*, Starr *et al*, 1990) o bien indirectamente, a través de otros procesos oceanográficos relacionados con la dinámica fitoplanctónica, como los incrementos de temperatura.

En este trabajo, el pico primaveral de fitoplancton, típico de mares templados como el Cantábrico (Díez *et al*, 2000) fue detectado a finales del mes de marzo, con un valor medio para las muestras de agua submareales de de 2,49 $\mu\text{g/l}$ de clorofila. Coincidiendo con este incremento en los valores de fitoplancton, se produjo el inicio de la puesta en todas las poblaciones (en Fonfría submareal el primer erizo en fase V aparece en febrero, pero se trata de un único ejemplar), con mayor o menor intensidad en función de la población, si bien el índice gonadal medio no descendió hasta el mes de abril.

El segundo periodo de puesta se produjo en ausencia de valores altos de fitoplancton, con la excepción de Islares en junio del año 2004 (1,85 $\mu\text{g/l}$ de clorofila) y Fonfría en julio del 2005 (1,77 $\mu\text{g/l}$ de clorofila). Estos valores elevados durante los meses de verano podrían ser consecuencia de afloramientos, habituales en esta zona del Golfo de Vizcaya durante los meses estivales (Botas *et al*, 1990; Bode *et al*, 1996; Gil *et al*, 2002).

Tras revisar los datos disponibles en la web del IEO se observó que, si bien en junio de 2004 el afloramiento no pasó en ningún caso al este de Santander (por lo que no pudo llegar a Islares) en las dos primeras semanas de julio de 2005, el afloramiento alcanzó en varias ocasiones la costa de Santander y por lo tanto también Fonfría.

Es posible que estos aumentos en la presencia de fitoplancton desencadenasen la puesta en *P. lividus*, especialmente en el caso de Fonfría submareal, donde se produjo un adelanto de un mes en la puesta del 2005 con respecto al año 2004, pese a mostrar a

finales del mes de junio un aspecto muy similar al mismo mes del año anterior y no presentar apenas erizos en fase IV.

Establecer el grado de impacto en la puesta de *P. lividus* de los afloramientos estivales en el sur del Golfo de Vizcaya sería de gran interés en la comprensión del ciclo biológico de *P. lividus*, así como de todo el ecosistema litoral.

No obstante, no todas las puestas coinciden con los factores ambientales considerados como desencadenantes ambientales y especialmente durante los meses estivales son numerosos los erizos que realizan la puesta en ausencia de estos factores.

De hecho, este segundo periodo de puesta se produjo en la mayor parte de las poblaciones en ausencia de desencadenantes ambientales y probablemente fue inducido por el propio desarrollo gonadal. En este segundo periodo, la mayor parte de las puestas realizadas se produjeron desde fase IV, tras alcanzar la fase de madurez sexual, con las gónadas llenas de gametos maduros.

Es posible que una vez alcanzada esta fase, *P. lividus* genere algún tipo de desencadenante interno que induzca la liberación de los gametos, incluso sin la presencia de ningún desencadenante ambiental, ya que está claro que tras alcanzarse esta fase, todos los erizos realizan una puesta de gran impacto en el índice gonadal, terminando además en la mayor parte de los casos con la época de puesta.