

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

4.3. CRECIMIENTO

4.3.1. INTRODUCCIÓN

El estudio y análisis del crecimiento de *P. lividus* en la costa cántabra y por extrapolación en el Mar Cantábrico es de gran interés de cara a la correcta gestión de esta especie de creciente valor económico. Un mayor conocimiento de la velocidad de crecimiento de la especie, permitirá conocer el tiempo de desarrollo necesario para que los erizos alcancen la talla de primera madurez o la talla mínima de captura, ayudando a la gestión sostenible de la especie.

Además, en toda la costa norte española tan solo existe un estudio que haya analizado el crecimiento de *P. lividus* (Haya de la Sierra, 1990) y se centra en poblaciones de intermareal con tallas máximas de 50 mm, por lo que son necesarios nuevos estudios que completen los conocimientos actuales.

En este capítulo se ha tratado de analizar el crecimiento de *P. lividus* en la población situada en la cala de *La Soledad*, mediante el seguimiento de cohortes, analizando a su vez la estacionalidad de este crecimiento.

El crecimiento de *P. lividus* ha sido estudiado por varios autores mediante el empleo de diversas técnicas:

- Seguimiento de cohortes en poblaciones naturales (Crapp y Willis, 1975; Fenaux *et al* 1987; Haya de la Sierra, 1990; Turon *et al* 1995; Bayed *et al*, 2005).
- Cálculo de la edad en base a marcas de crecimiento (Crapp y Willis, 1975; Allain, 1978; Azzolina, 1988; Haya de la Sierra, 1990, Turon *et al* 1995).
- Experimentos de cultivo; en el propio medio (Azzolina, 1988; Fernández y Caltagirone, 1994) o en medios artificiales (Grosjean *et al* 1996; Spirlet *et al* 2000; Spirlet *et al* 2001; Grosjean *et al* 2003; Shpigel *et al* 2004).

Además, también son varios los trabajos que combinan varias de estas técnicas (Crapp y Willis, 1975; Azzolina, 1988; Haya de la Sierra, 1990; Turon *et al* 1995).

Dentro de los estudios que han analizado el crecimiento de la especie en el medio natural, el método más empleado es el de Jensen (1969). Este autor describió un sencillo método que permite conocer la edad de los equinoideos en función de unas marcas de crecimiento que se producen como consecuencia de diferencias estacionales en la velocidad de incorporación del carbonato cálcico (Regis, 1978).

El primer trabajo que empleó este método en *P. lividus* fue el realizado por Crapp y Willis (1975) en las costas de Irlanda. Según estos autores, este método mostraba en general un buen comportamiento, obteniéndose resultados similares a los obtenidos mediante seguimiento de cohortes. No obstante, también observaron una gran variabilidad en los diámetros para el mismo número de marcas de crecimiento, provocado según estos autores por variaciones estacionales en la formación de las estrías que provocaba un error de más o menos un año.

A pesar de esta variabilidad, gran parte de los siguientes trabajos que analizaron el crecimiento de *P. lividus* emplearon principalmente este método debido a su sencillez y rapidez.

Allain (1978) fue el siguiente autor en emplear este método en el estudio del crecimiento de *P. lividus* en las costas de Bretaña. Este autor encontró problemas a la hora de interpretar el significado de las numerosas estrías de crecimiento *secundarias* que aparecen junto con las estrías *primarias* así como en diferenciar entre unas y otras. Además, observó una importante variabilidad en el diámetro medio para cada estría. Allain estudió el crecimiento en dos bahías de la costa de Bretaña y obtuvo una variabilidad de 25 mm para erizos con cinco estrías (entre los 37,5-62,5 mm) en una bahía y de 30 mm (55-85 mm) en la segunda. Lo más curioso es que si juntamos los resultados para ambas bahías, un erizo con cinco estrías de crecimiento puede tener un tamaño de entre 37,5 y 85 mm de diámetro.

Azzolina (1988) en su estudio sobre la dinámica poblacional de *P. lividus* en la bahía de Port-Cross (situada en la isla de igual nombre, cerca de Marsella) analizó el crecimiento mediante el método de las estrías, si bien lo acompañó con estudios de crecimiento individual realizados sobre erizos cultivados en jaulas situadas en praderas de *Posidonia*, obteniendo notables diferencias en las curvas de crecimiento entre ambos métodos.

Haya de la Sierra (1990) también empleó este método para determinar el crecimiento de poblaciones en charcos de marea del litoral asturiano, observando una gran variabilidad en los diámetros presentes para cada clase de edad (los erizos con tres marcas de crecimiento podían medir entre 14 y 42 mm). Además, completó el estudio con un seguimiento de cohortes que realizó mediante muestreos fotográficos, que posteriormente analizaba en el laboratorio.

Finalmente, Turon *et al* (1995) analizaron el crecimiento de dos poblaciones de hábitats contrastados en el litoral catalán mediante una combinación de métodos, que incluía el método de Jensen (1969), métodos de captura y recaptura mediante inyecciones de tetraciclina (Gage, 1991) y un seguimiento de cohortes durante un año. Datos preliminares de 29 individuos marcados con inyecciones de tetraciclina en este completo estudio permitieron observar que en la mayor parte de los casos las estrías de crecimiento se formaron durante el tiempo transcurrido entre el marcaje de los individuos (en marzo) y su recaptura (en junio).

Aunque el método de las estrías de crecimiento presenta importantes ventajas respecto a otros posibles métodos como el seguimiento de cohortes o los métodos de marcaje y recaptura (principalmente su rapidez y sencillez), recientemente la fiabilidad de este método ha sido puesta en duda por Russel *et al* (2000).

Estos autores marcaron con tetraciclina 30 individuos del erizo de mar *Strongylocentrotus droebachiensis* (Muller, 1776) en las costas de Maine (USA), empleando un rango amplio de diámetros (14-77 mm) y los dejaron crecer durante un año. Tras recapturarlos, solo observaron la formación de las estrías de crecimiento en 7 erizos de los 30 estudiados. En

seis erizos hubo más de una banda por año en alguna de las placas analizadas, mientras que en los erizos más grandes, se formó menos de una estría por año.

Según estos autores, el empleo de las estrías de crecimiento en equinoideos debe supeditarse a demostrar de manera precisa que estas estrías se forman de manera anual, demostración que aún no se ha realizado para *P. lividus*.

El trabajo de Turon *et al* (1995) muestra indicios de la formación anual de las estrías de crecimiento en *P. lividus* en poblaciones mediterráneas. No obstante, estos indicios se obtuvieron de datos preliminares con un pequeño tiempo de crecimiento y un número reducido de individuos, por lo que la formación anual de las bandas de crecimiento no queda suficientemente demostrada.

Un mayor tiempo desde que se produjo el marcaje hasta la recaptura podría haber propiciado la aparición de nuevas estrías (por ejemplo en otoño, con temperaturas del agua similares a las de primavera), desmintiendo el que estas se formen de manera anual. Además, el hecho de que en el Mediterráneo las estrías se formen anualmente no garantiza que esto también ocurra en el Mar Cantábrico, un ambiente con importantes diferencias en temperatura, hidrodinamismo, disponibilidad de alimento, etc.

Además de este problema de fiabilidad, el método de las estrías de crecimiento muestra otros problemas como la gran variabilidad en los diámetros observados en erizos con el mismo número de estrías (Crapp y Willis, 1975; Allain, 1978; Haya de la Sierra, 1990) o las numerosas estrías secundarias que dificultan de manera importante el establecimiento de una edad determinada, especialmente en las tallas más grandes (Allain *et al*, 1978; Turon *et al* 1995).

Gran parte de estos problemas fueron observados en este estudio en un primer acercamiento al método de las estrías de crecimiento realizado durante el año 2005 y finalmente se decidió no utilizarlo. No obstante, no se descarta emplearlo en futuros trabajos con el objeto de realizar comparaciones con los resultados obtenidos en esta tesis.

Si exceptuamos los estudios que han empleado exclusivamente el método de Jensen (1969) en el estudio del crecimiento de *P. lividus* y los estudios realizados en laboratorio, son muy pocos los trabajos que han analizado el crecimiento de este equinoideo (Crapp y Willis, 1975; Fenaux *et al* 1987; Haya de la Sierra, 1990; Turon *et al* 1995; Bayed *et al*, 2005).

Estos trabajos emplearon el método de seguimiento de cohortes, de manera exclusiva (Fenaux *et al* 1987; Bayed *et al*, 2005) o junto con el método de las estrías (Crapp y Willis, 1975; Haya de la Sierra, 1990; Turon *et al* 1995). Además, en todos estos casos, el seguimiento de las cohortes duró solo un año y no siempre obtuvieron una buena separación de las mismas (Haya de la Sierra, 1990; Turon *et al* 1995).

Analizar el crecimiento de una población de *P. lividus* mediante este método durante un tiempo prolongado resulta por lo tanto de gran interés. El seguimiento de las cohortes no solo permite conocer los patrones de crecimiento, sino que aporta información sobre otros parámetros clave en la biología de la especie como la mortalidad o el reclutamiento. Además, permite obtener patrones de crecimiento de *P. lividus* por un método diferente al de las estrías (cuya exactitud ha sido recientemente cuestionada).

No obstante, el método de seguimiento de cohortes también tiene algunas limitaciones importantes.

Probablemente, la principal carencia de este método es la asunción necesaria de que las nuevas cohortes presentan una distribución más o menos normal que puede ser detectada dentro de la distribución total de frecuencias de talla.

Esta suposición, ha sido puesta en duda para *P. lividus* en un interesante trabajo en el que se sigue el crecimiento de una cohorte de esta especie con una talla inicial homogénea durante sus primeros treinta meses de crecimiento (Grosjean *et al*, 1996). En este estudio se observa como la cohorte estudiada muestra una gran dispersión que genera una distribución multimodal a los doce meses de desarrollo. Las diferencias observadas entre los erizos más grandes y los erizos más pequeños a los dieciocho meses de desarrollo puede ser de más de

30 mm. Además, los erizos de crecimiento más rápido alcanzan los 50 mm de diámetro con tan solo treinta meses de edad.

Aunque este trabajo remarca la necesidad de extremar las precauciones a la hora de interpretar las distribuciones de frecuencias, no demuestra necesariamente que el método de seguimiento de cohortes no sea válido por dos motivos principales:

- 1) Las condiciones desarrolladas en el experimento de cultivo son completamente distintas a las observadas en el medio natural:
 - Los erizos cultivados son reclutados todos al mismo tiempo, mientras que en el medio natural el reclutamiento puede prolongarse hasta seis meses (abril, mayo, junio, julio, agosto y septiembre).
 - La disponibilidad de alimento no es constante, por lo que crecimientos tan acelerados como los observados son muy difíciles de observar.
 - No existen problemas con el pH del agua y la disponibilidad de carbonato cálcico en el agua, como ocurre en el trabajo de Grosjean *et al* (1996) por lo que tampoco son probables crecimientos tan lentos como los observados en este estudio.

- 2) Los estudios de seguimiento de cohortes no pretenden predecir el crecimiento de todos los erizos, sino el crecimiento medio de estos, crecimiento que incluso en el trabajo de Grosjean (1996) puede seguirse perfectamente mediante la determinación de la cohorte central (la más definida de todas las formadas), que agrupa a un porcentaje mayoritario de los erizos cultivados, sin que la dispersión de tallas le afecte en exceso.

Aunque lo ideal habría sido completar las estimaciones para estos parámetros mediante el empleo de métodos alternativos como el propio método de las estrías de crecimiento, el crecimiento de erizos en jaulas dentro del medio natural (Azzolina, 1988) o el marcaje de individuos usando tetraciclina (Kobayashi y Taki, 1969; Taki, 1972 citados en Grosjean,

2001; Turon *et al*, 1995), finalmente esto no ha sido posible en esta tesis doctoral y el desarrollo de nuevas experiencias que completen los datos de crecimiento aquí obtenidos deberá desarrollarse más adelante.

4.3.1.1. Modelos de crecimiento

El estudio del crecimiento de una especie requiere modelar el desarrollo de dicha especie con la ayuda de algunas de las funciones (modelos de crecimiento) que se han desarrollado con este fin.

Existen múltiples modelos de crecimiento y no siempre es sencillo elegir entre uno de ellos. Grosjean (2001) hizo una completa introducción a estos modelos. Según este autor, las funciones de crecimiento se dividen en dos grupos principales en función de su objetivo inicial.

Por un lado se encuentran los desarrollados con el objeto de describir la evolución de una población en el tiempo, pero que son igualmente útiles en la descripción del crecimiento de una especie. Son los conocidos como modelos poblacionales. Verhulst (1838, citado en Grosjean, 2001) desarrolló el primer modelo poblacional, denominado **modelo logístico** (Tabla 4.3.1.1) como una adaptación a la existencia de recursos finitos del modelo propuesto por Malthus (1798, citado en Grosjean, 2001).

Otro modelo poblacional muy empleado es el **modelo de Gompertz** (1825, citado en Grosjean, 2001). Este autor observó empíricamente que el ratio de supervivencia a menudo descendía de manera proporcional al logaritmo de la supervivencia y formuló la expresión de la Tabla 4.3.1.1.

Por otro lado se encuentran los modelos desarrollados específicamente para describir el desarrollo de un único individuo. Son los denominados modelos de crecimiento. El modelo de crecimiento individual por excelencia es la **curva de Von Bertalanffy**, también llamada curva de Brody-Bertalanffy y desarrollada en los trabajos de Bertalanffy (1938,1957) y

Brody (1945). La ecuación de Von Bertalanffy puede expresarse en función del peso o en función de la longitud (esta última expresión es la que se ha incluido en la Tabla 4.3.1.1).

Los trabajos realizados sobre *P. lividus* han utilizado principalmente estos tres modelos (Logístico, Gompertz y Von Bertalanffy), funciones que pueden ser englobadas en una sola, la **función de Richards** (Richards, 1959). Este autor, desarrolló una curva que englobaba a los tres modelos, además de ofrecer posibilidades distintas a éstos.

Para ello, desarrolló la expresión de la Tabla 4.3.1.1.1. Según esta expresión, cuando m tiende a uno, la función de Richards presenta la misma expresión que la función de Von Bertalanffy, cuando m tiende a menos uno, esta función pasa a ser equivalente a la función Logística y cuando m (en valor absoluto) tiende a infinito, la función pasa a ser equivalente a la de Gompertz (Tomassone *et al*, 1993; Ebert, 1999).

Posteriormente han ido apareciendo más funciones, que en general son variaciones de los modelos anteriores: **Weibull** (1951), **Preece-Baines** (1978), **Johnson** (Ricker, 1979), **Jolicoeur** (1985), o **Tanaka** (1982,1988).

No obstante y a pesar de la gran variedad de modelos, en general la mayor parte de los estudios realizados en equinoideos emplearon los modelos de Von Bertalanffy, Richards y Gompertz.

En una revisión bibliográfica realizada por Grosjean (2001) en 69 estudios de crecimiento realizados en varias especies de equinoideos, el 84% de los estudios emplearon estos modelos, mientras que tan solo un 16 % empleo alguno de los otros. El modelo de Von Bertalanffy fue el más empleado (46%) seguido del modelo de Richards (25%) y Gompertz (13%). Este modelo, pese a ser el más empleado, no parece ser el que mejor describe el crecimiento en equinoideos, ya que de los trece estudios que testaron varios modelos, el de Von Bertalanffy tan solo fue escogido en dos ocasiones. La razón por la cual este modelo no fue escogido cuando fue comparado, es su imposibilidad de representar una fase de crecimiento lento, fase que si es correctamente representada en los modelos sigmoidales

como el logístico, el modelo de Richards o el de Gompertz (Yamaguchi, 1975). Es importante tener claro que no existe un modelo ideal para describir el crecimiento en equinoideos y la elección de un modelo es sobre todo una elección personal (Grosjean, 2001). En este trabajo de tesis se han estimado los parámetros para los modelos: **Logístico, Gompertz, Von Bertalanffy y Richards**.

MODELO	FUNCIÓN	CITA
Logístico	$L_{(T)} = L_{\infty} / (1 + e^{-k(T-T_0)})$	Verhulst (1838)
Gompertz	$L_{(t)} = L_{\infty} e^{-be^{-kt}} \quad b = \ln(L_{\infty}/L_0)$	Gompertz (1825)
Von Bertalanffy	$L_{(T)} = L_{\infty} - (L_{\infty} - L_0) \times e^{-kT}$	Von Bertalanffy (1938, 1957)
Richards	$L_{(T)} = L_{\infty} (1 + e^{-k(1-T_0)^m})^{-1/m}$	Richards (1959)
Weibull	$L_{(T)} = -de^{-kt^m} \quad d = L_{\infty} - L_0$	Weibull (1951)
Preece-Baines	$L_{(T)} = L_{\infty} - (2(L_{\infty} - d) / (e^{k_1(T-T_0)} + e^{k_2(T-T_0)}))$	Preece y Baines (1978)
Johnson	$L_{(T)} = L_{\infty} e^{1/k(T-T_0)}$	En Ricker (1979)
Jolicoeur	$L_{(T)} = L_{\infty} / (1 + bT^{-m}) \quad b = (L_{\infty} - L_0) / L_0$	Jolicoeur (1985)
Tanaka	$\left(\frac{1}{\sqrt{b}}\right) \times \ln \left 2b \times (t - t_0) + 2 \times \sqrt{b^2 \times (t - t_0) + a \times b} \right + d$ <i>a, b y d son parámetros de crecimiento</i>	Tanaka (1982, 1988)

Tabla 4.3.1.1.1. Expresiones matemáticas de los diferentes modelos de crecimiento utilizados en equinoideos (adaptado de Grosjean, 2001). $L_{(T)}$ → Longitud en función de la edad; L_{∞} → Longitud máxima del modelo; K → Constante de crecimiento; L_0 → Longitud para $t=0$; T_0 → El instante T en el que la longitud es 0; m → exponente del modelo de Richards que define la forma de la curva (también aparece en los modelos de Jolicoeur y Weibull).

Se trató de escoger modelos que no fuesen excesivamente complejos y que además no incrementasen el número de parámetros que definen la curva. Modelos como el de Tanaka añaden gran cantidad de nuevos parámetros distintos a los habituales, complicando la interpretación del valor de cada parámetro y su cálculo en los modelos de regresión no lineal. Además, se seleccionó los modelos más empleados en la bibliografía, de tal manera

que los resultados obtenidos pudiesen ser comparados con el mayor número de estudios posibles.

De los estudios que han calculado una curva de crecimiento para *P. lividus*, (Allain, 1978; Fenaux, 1987; Azzolina, 1988; Haya de la Sierra, 1990; Turon *et al* 1995; Sellem *et al*, 2000) todos han empleado alguna de las cuatro curvas seleccionadas en este estudio, mientras que los modelos más recientes como el de Tanaka o Jolicoeur no han sido empleados en esta especie.

Además de los cuatro modelos seleccionados, también se ha utilizado una variante de la curva de Von Bertalanffy, la curva estacional de Von Bertalanffy (Pauly y Gaschutz, 1979) desarrollada para incluir las variaciones estacionales del crecimiento en el modelo de Von Bertalanffy. Los detalles de esta curva se explican más adelante, en el punto 4.3.2.3.2.

Finalmente, hay que tener en cuenta que los modelos utilizados en este trabajo han sido desarrollados teniendo en cuenta que el valor inicial de longitud en el instante 0 es de 0,5 mm (López *et al*, 1998; Grosjean, 2001). Esto ha obligado a variar ligeramente algunas expresiones, calculando el valor de T_0 para un L_0 de 0,5 mm. Por ejemplo, en la ecuación logística:

$$L_{(T)} = \frac{L_{\infty}}{1 + e^{-k(T-T_0)}}$$

Si $L_{(T)}$ es 0,5 para $t = 0$, entonces:

$$0,5 = L_{\infty} / (1 + e^{kT_0}) \quad \rightarrow \quad 1 + e^{kT_0} = L_{\infty} / 0,5$$

$$kT_0 = \ln((L_{\infty} - 0,5) / 0,5) \quad \rightarrow \quad T_0 = (\ln((L_{\infty} - 0,5) / 0,5)) / k$$

Sustituyendo en la expresión original:

$$L_{(T)} = \frac{L_{\infty}}{1 + e^{-kT + \ln((L_{\infty} - 0,5) / 0,5)}}$$

Este proceso se repitió en todas las demás funciones empleadas con la excepción de Von Bertalanffy, que ya incluye el valor de L_0 en su expresión original.

4.3.2. MATERIAL Y MÉTODOS

4.3.2.1. Identificación de cohortes

El primer paso para la identificación de las cohortes es obtener y agrupar las frecuencias mensuales de diámetros. Para la agrupación de los diámetros en rangos de tallas es necesario decidir la anchura del rango que se va a utilizar. Los diferentes trabajos que han analizado el crecimiento de *P. lividus* mediante el análisis de las distribuciones de tallas han empleado una amplia variedad de rangos: 1 mm (Crapp y Willis, 1975; Turon *et al*, 1995), 3 mm (Fenaux *et al*, 1987) y hasta 4 mm (Bayed *et al*, 2005) e incluso se han combinado rangos de 1 y 2 mm (Haya de la Sierra, 1990). En este trabajo se probaron rangos de tallas de 1 y 3 mm y finalmente se optó por el rango de diámetros de 1 mm por ser el que permitía una mejor separación de las sub-cohortes.

Una vez decidido la anchura del rango a utilizar se obtuvieron las frecuencias para cada rango, obteniéndose los datos de frecuencias mensuales que fueron introducidos en un archivo del programa estadístico FISAT II y después pulidos mediante la herramienta de este programa: *Smooth file data-running average over 3 classes*.

Esta herramienta permite una mejor identificación de las cohortes y ha sido empleada en otros trabajos sobre crecimiento (Turon *et al*, 1995; Grosjean, 2001). En esencia, consiste en crear una nueva frecuencia para cada clase de edad como media de la frecuencia inmediatamente anterior, la frecuencia actual y la frecuencia de la clase inmediatamente posterior, es decir:

$$F_i(\text{nueva}) = (F(i-1) + F(i) + F(i+1))/3$$

Donde: $F_{(i-1)}$ es la frecuencia anterior, $F_{(i)}$ es la frecuencia actual y $F_{(i+1)}$ es la frecuencia posterior. La evolución de las distribuciones tras someterse al proceso de pulido puede observarse en la Figura. 4.3.2.1.1.

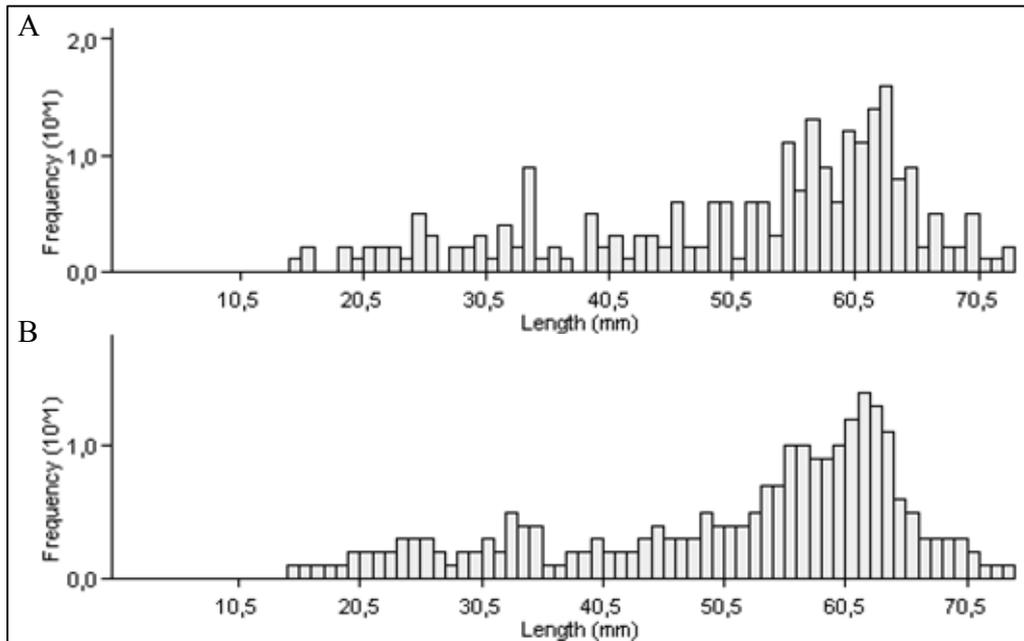


Figura 4.3.2.1.1. Distribución de frecuencias de los diámetros muestreados el mes de junio del 2004. El gráfico superior (A) muestra las frecuencias en bruto, el gráfico inferior (B), muestra el resultado tras aplicar la herramienta de *smooth*.

Una vez obtenidas y pulidas las frecuencias para los 33 meses analizados se procedió a la identificación de las cohortes. Este proceso se realizó empleando el método gráfico de Bhattacharya (1967). Este método consiste en dibujar los puntos obtenidos de cruzar:

- En el eje de abscisas la X
- En el eje de ordenadas la **Función (1)** $\rightarrow D_{(\log Y)} = \log(Y(X+h)) - \log(Y(X))$

Donde:

X= Punto medio para cada clase

Y(X)= Frec. Observ. en el punto X

Y(X+h)= Frec. Observ. en el punto X+h

h= Intervalo de clase

Una vez representados los puntos, el número de rectas de pendiente negativa que puedan trazarse uniendo los distintos puntos serán el número de componentes Gaussianas presentes en la distribución. El método también permite calcular el valor medio de la cohorte, así como su desviación estándar (Figura 4.3.2.1.2).

El método de Bhattacharya es el más empleado en la literatura para la determinación de cohortes en equinoideos y son varios los autores que lo han empleado en *P. lividus* (Azzolina, 1988; Fenaux, 1987; Turon *et al* 1995; Grosjean, 2001).

No obstante, tiene algunas limitaciones, como la subjetividad en el trazado de las rectas de pendiente negativa o la imposibilidad de determinar cohortes con garantías cuando estas se encuentran solapadas, como ocurre con frecuencia por encima de los 50 mm de diámetro.

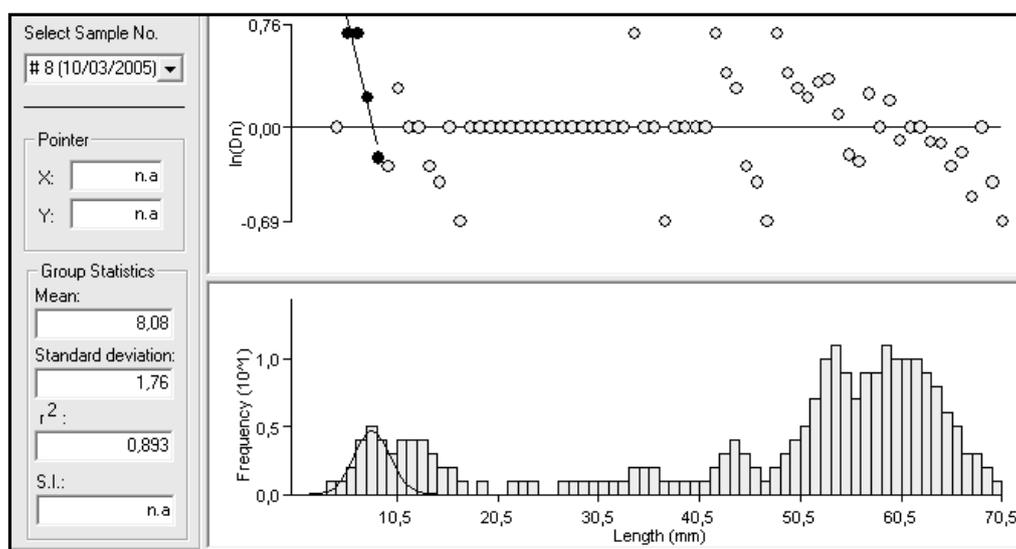


Figura 4.3.2.1.2. Distribución de frecuencias de los diámetros muestreados el mes de marzo de 2005 (rectángulo inferior), así como los puntos obtenidos tras aplicar el método de Battacharya a esta distribución (rectángulo superior). Una vez trazada la primera de las posibles líneas de pendiente negativa (puntos y línea en negro) se dibujó la curva normal (rectángulo inferior). El programa proporciona además el R^2 (en este caso es de 0,893), la distancia entre curvas S.I. (no aplicable a este caso al haber solo una curva dibujada), el diámetro medio de la cohorte y su desviación estándar.

4.3.2.2. Seguimiento de cohortes

Una vez determinadas las cohortes para cada mes, se analizó su evolución a lo largo del periodo de estudio, tratando de seguir las cohortes identificadas hasta el final del estudio, o hasta su solapamiento con otras cohortes a partir de los 50 mm de diámetro.

En el seguimiento de las cohortes se tenían en cuenta una serie de factores como: la frecuencia relativa de cada cohorte, la posición en meses anteriores de otras cohortes frente a la cohorte objetivo, el valor medio de dicha cohorte el mes anterior o los conocimientos previos sobre el crecimiento en *P. lividus*.

Debido al doble periodo de puesta observado en las poblaciones cántabras de *P. lividus*, (Capítulo 3), el reclutamiento aparece con una distribución bimodal (Capítulo 4.4.2), con dos picos consecutivos correspondientes a los reclutamientos de primavera y verano, por lo que es necesario dividir las cohortes en sub-cohortes, con el objeto de realizar un mejor seguimiento de las mismas.

En ocasiones, cuando la cohorte identificada correspondía a erizos de cierta edad, las sub-cohortes aparecían solapadas. En estos casos, no se diferenció entre sub-cohortes.

Una vez realizado el seguimiento de la cohorte o sub-cohorte se unían los valores medios de cada mes, con el objeto de establecer los incrementos de diámetro que experimentaba cada cohorte mensualmente. Para ello se utilizó la herramienta de conexión de medias que proporciona el software FISAT II.

Como se aprecia en la Figura 4.3.2.2.1 la unión de medias puede ser muy complicada debido a la gran presencia de puntos y a las múltiples posibilidades de unión entre ellos.

El trabajo de seguimiento de las cohortes se ha realizado de manera separada para cada cohorte con el objeto de simplificarlo al máximo. Se comenzó con la cohorte 07 y se fue avanzando hacia atrás hasta llegar a la cohorte 99. En varias ocasiones una misma cohorte

ofrecía varias posibilidades plausibles de unión con otros puntos y no siempre ha sido sencillo determinar la mejor opción. No obstante, finalmente el seguimiento de cohortes se ha realizado de manera satisfactoria para nueve cohortes distintas: 07, 06, 05, 04, 03, 02, 01, 00 y 99.

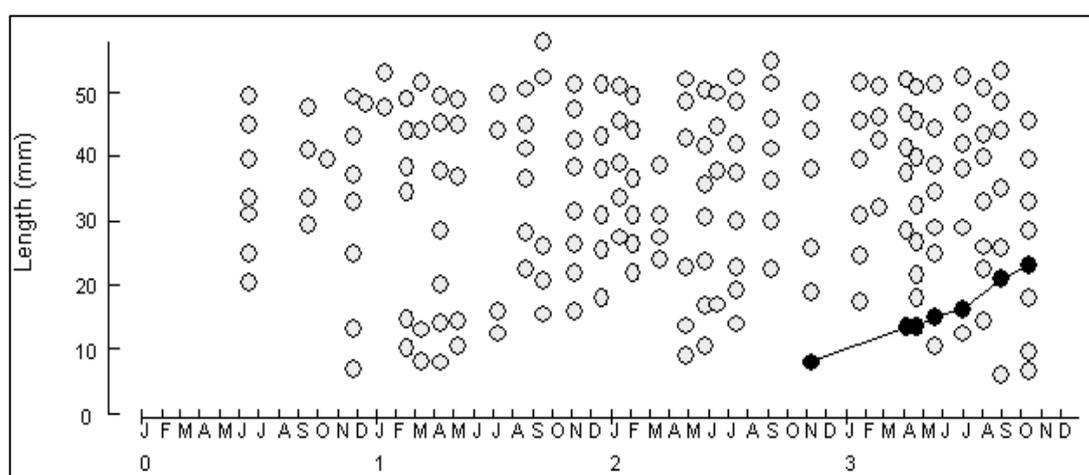


Figura 4.3.2.2.1. Valor medio de todas las cohortes identificadas a lo largo del periodo de estudio (representadas en forma de círculos grises). Los círculos de color negro son valores medios de cohortes que han sido seleccionados y unidos a otros aplicando la herramienta del programa FISAT II para la conexión de medias. En esta figura se ha seleccionado la sub-cohorte 06 A, formada por erizos reclutados en primavera del 2006 y muestreados en noviembre de ese año con un diámetro medio inicial de 8 mm. La cohorte crece hasta los 23 mm en 11 meses.

4.3.2.3. Determinación de los parámetros de crecimiento

Una vez realizada la unión de los puntos medios de las distintas cohortes (obteniéndose la evolución de estas a lo largo del periodo de estudio) se procedió a determinar los parámetros de crecimiento necesarios para determinar el modelo de desarrollo. Para ello, el seguimiento de las cohortes permite dos posibilidades distintas:

Por un lado se puede tratar de determinar la edad relativa de los erizos, obteniendo para cada cohorte determinada durante el estudio datos de edad-diámetro.

Con esta información, se obtiene una nube de puntos a la que se puede ajustar una curva utilizando los diferentes modelos de crecimiento, mediante el uso de algoritmos. En este estudio, este tipo de cálculos se han realizado empleando la herramienta de regresión no

lineal del programa estadístico SPSS 15.0., que utiliza el algoritmo de Levenberg-Marquadt.

Por otro lado, se pueden emplear los intervalos de crecimiento observados a lo largo del periodo de estudio en cada cohorte, para estimar los parámetros de crecimiento.

Los métodos de Ford-Walford (1933-1946) y de Gulland y Holt (1959) utilizan una particularidad de la curva de crecimiento de Von Bertalanffy. En esta curva, el crecimiento descende linealmente a medida que se incrementa el diámetro, hasta alcanzar un crecimiento 0 cuando se alcanza la talla máxima (conocida como L_{∞}). De esta forma, es posible calcular los parámetros que definen la curva de crecimiento a partir de la evolución de los intervalos de crecimiento con el diámetro.

Además, también es posible estimar los parámetros de crecimiento mediante el uso de algoritmos que ajusten los parámetros teóricos a los intervalos de crecimiento. En este tipo de métodos, se suponen unos valores iniciales para los parámetros que se quieren determinar (normalmente calculados a partir de los dos métodos anteriores) y se observa el ajuste de los incrementos obtenidos con los observados. La operación se repite tantas veces como sea necesario hasta obtener los parámetros que mejor se ajustan a las tasas de crecimiento observadas, que son los que finalmente serán seleccionados.

En ambos métodos, el diámetro de las cohortes empleadas se ha limitado, eliminando del análisis las cohortes con diámetros por encima de los 50 mm y por debajo de los 9 mm.

Aunque lo ideal hubiera sido poder muestrear todo el margen de tallas, esto no fue posible. Los reclutas de *Paracentrotus lividus* se fijan al sustrato, tras la metamorfosis con un diámetro aproximado de 0,5 mm de diámetro (López *et al*, 1998; Grosjean, 2001), pero no es hasta tallas comprendidas entre los 5 y los 10 mm que comienzan a hacerse claramente visibles para el muestreador. Aunque se llegaron a medir erizos de 1 y 2 mm, esto era muy poco frecuente y normalmente los erizos de estos diámetros pasaban desapercibidos. Por esta razón y tras analizar la distribución de frecuencias para los diámetros más pequeños

(ver Capítulo de reclutamiento) se decidió emplear en el análisis del crecimiento cohortes con diámetros medios superiores a 9 mm. Esto dejaba fuera del análisis a los erizos con diámetros inferiores a los cinco milímetros (con la mayor parte de los erizos por encima de los siete milímetros, límite establecido para el reclutamiento), evitando infravalorar el diámetro medio de las cohortes más jóvenes.

Respecto al límite superior, este fue impuesto por la superposición de cohortes observada en las distribuciones, tan importante en las tallas más elevadas que impide separar las cohortes con claridad a partir de cierto diámetro.

La evolución del solapamiento de cohortes con el diámetro se presenta en la Figura 4.3.2.3.1.

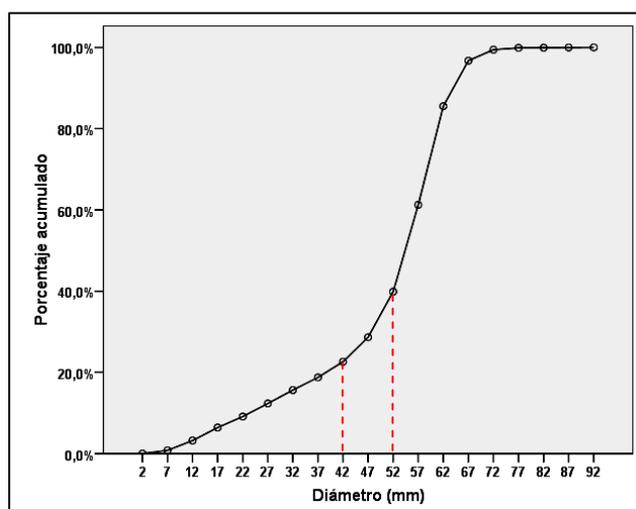


Figura 4.3.2.3.1. Evolución del porcentaje acumulado frente al diámetro para el conjunto de erizos medidos a lo largo del periodo de estudio. Las líneas rojas señalan la zona donde se produce el solapamiento de cohortes (entre los 42 y los 52 mm de diámetro).

En esta Figura se muestra el porcentaje acumulado de erizos en función del diámetro para el conjunto de erizos medidos a lo largo del periodo de estudio. Durante los primeros milímetros el porcentaje acumulado apenas varía y permanece muy cercano al 0. A partir de los siete milímetros de diámetro el porcentaje acumulado se incrementa de forma más o menos lineal hasta llegar a los 42-47 mm de diámetro. El incremento lineal del porcentaje acumulado indica que durante este periodo no hubo un solapamiento importante de cohortes, ya que de haberse producido, el incremento en el porcentaje acumulado sería mucho mayor, tal y como ocurre a partir de los 47 mm de diámetro.

Entre los 47 y los 67 mm el incremento en el porcentaje pasa a ser exponencial, incrementándose desde aproximadamente un 30%, hasta el 94% en tan solo 20 mm. A partir de los 67 mm de diámetro el porcentaje apenas varía y entorno a los 72 mm el incremento en el porcentaje deja de ser apreciable.

A pesar de que a partir de los 42-47 mm comienza el solapamiento de cohortes, algunas pudieron ser seguidas hasta diámetros superiores, por encima de los 50 mm de diámetro. Esto fue posible gracias a que el verdadero solapamiento se produce a partir de los 52 mm de diámetro, mientras que entre los 42 y los 52 milímetros el solapamiento es menor.

En cualquier caso, para evitar posibles errores se eliminaron del análisis todas las cohortes con diámetro medios superiores a los 50 mm de diámetro.

4.3.2.3.1. Determinación de la curva de crecimiento mediante datos de edad-diámetro

En los 33 meses en los que se realizó el muestreo se determinaron un total de 118 distribuciones gaussianas, correspondientes a nueve cohortes distintas. Cada una de estas distribuciones determinadas con la ayuda del programa FISAT II y el método de Bhattacharya presentan un diámetro medio y una desviación estándar proporcionado por el programa. Además de calcular el diámetro medio de estas cohortes, es posible realizar una estimación aproximada de la edad de los erizos que las componen (aplicando los conocimientos biológicos de la especie), por lo que para cada distribución es posible obtener datos de edad y diámetro. Una vez calculada la edad de cada cohorte y su diámetro medio es posible calcular una curva de crecimiento mediante análisis de regresión no lineal, ajustando los modelos propuestos a los datos obtenidos mediante la identificación de cohortes.

Como se ha visto en el Capítulo 3 de esta tesis, el periodo de puesta de *P. lividus* en Cantabria comienza a finales de marzo y se extiende hasta el mes de septiembre, si bien la mayor parte de los erizos analizados termina su puesta en los meses de julio y agosto. Además, esta puesta ocurre principalmente en dos periodos: principios de primavera y

verano. El periodo de puesta de primavera es especialmente intenso durante el mes de abril, mientras que en verano la puesta ocurre principalmente durante el mes de julio.

Los estudios que han analizado el reclutamiento de *P. lividus* han observado que normalmente los periodos de máximo reclutamiento se producen de manera prácticamente consecutiva a los meses de puesta (Hereu *et al*, 2004), normalmente un mes después de observarse las mayores abundancias de larvas (López *et al*, 1998), lo que coincide con lo observado por Pedrotti y Fenaux, (1992), que observaron una clara evolución desde larvas pluteu de cuatro brazos a finales de octubre, hasta post-larvas a finales de noviembre.

Grosjean (2001) por su parte observó el desarrollo completo de la fase larvaria en un tiempo cercano a los 16 días en condiciones de laboratorio. De esta forma, la vida larvaria de *P. lividus* tendría una duración en condiciones óptimas de algo más de dos semanas, aunque en el medio natural podría prolongarse algo más de un mes.

Teniendo en cuenta, que los meses en los que se produjo la puesta de manera más intensa fueron abril (para el primer periodo) y julio (en la puesta estival) se determinó el periodo de reclutamiento para cada sub-cohorte en los días 15 de mayo y 15 de agosto respectivamente, es decir aproximadamente un mes después de los meses de puesta.

Este periodo de reclutamiento es inexacto, ya que no tiene en cuenta las variaciones observadas en la puesta entre años o entre poblaciones, las diferentes condiciones ambientales en ambos periodos de puesta que pueden variar la duración de la fase larvaria, etc. No obstante, son aproximados con un error que difícilmente superará el mes en la mayor parte de los casos, lo que teniendo en cuenta los tiempos totales observados (de hasta seis años) es un error asumible.

Una vez determinada la época de reclutamiento, es necesario determinar el año de nacimiento de cada cohorte. Esto es muy sencillo en las cohortes con diámetros medios más pequeños, complicándose a medida que se aumenta el diámetro (y por lo tanto la edad de las cohortes).

Para realizar este cálculo, se comenzó por determinar el año de reclutamiento de aquellas cohortes cuyos erizos realizaron el asentamiento en los años de estudio (cohortes: 04, 05, 06 y 07). La determinación de la edad de estas cohortes es inmediata, puesto que se trata de aquellas que aparecen con los diámetros medios más pequeños en cada año. Normalmente aparecen en los meses otoñales (septiembre-noviembre) con diámetros medios en torno a los 8 mm.

Generalmente aparece primero la sub-cohorte A (correspondiente a los erizos fecundados durante la primera parte de la época de puesta) y unos meses después la sub-cohorte B. Una vez determinadas estas cohortes se fue ascendiendo hacia arriba y aunque no siempre fue sencillo se consiguió identificar cohortes correspondientes a nueve años, de las cuales la más antigua fue la cohorte del año 99.

Una vez determinado el año de reclutamiento de una cohorte, el cálculo de la edad era inmediato y se obtenía de la resta entre el 15 de mayo o agosto de ese año (en función de si era la sub-cohorte A o B respectivamente) y la fecha en la que la cohorte era determinada. En el caso de aquellas cohortes en las que ambas sub-cohortes se habían unido se supuso el 1 de julio (punto equidistante entre el 15 de mayo y el 15 de agosto) como fecha de reclutamiento.

Una vez realizada esta operación para las 118 distribuciones Gaussianas determinadas a lo largo del periodo de estudio se obtuvo la Figura 4.2.3.3, en la que se observa la pareja de datos edad-diámetro para todas estas cohortes y sub-cohortes. En esta figura se observa que existe variabilidad en el diámetro medio de las diferentes cohortes para una misma edad, con diferencias máximas de hasta 10 mm. No obstante, estas diferencias no son superiores a las observadas con el empleo de otros métodos como el de las estrías de crecimiento (Crapp y Willis, 1975; Haya de la Sierra, 1990; Turon *et al*, 1995).

El cálculo del modelo de crecimiento se realizó ajustando los diferentes modelos (Von Bertalanffy, Gompertz, Logístico y Richards) a los datos de la Figura 4.3.2.4 mediante el procedimiento de regresión no lineal del SPSS.

Todos estos modelos se ajustaron teniendo en cuenta que el diámetro inicial de los juveniles recién metamorfoseados es de 0,5 mm (López *et al*, 1998; Grosjean *et al* 2001). Aunque lo ideal sería que existiese un único modelo para todos los estudios realizados para *P. lividus* (Turon *et al*, 1995) esto no es posible, por lo que es aconsejable obtener los parámetros de crecimiento para varios modelos distintos con el objeto de facilitar las comparaciones.

4.3.2.3.2. Determinación de la curva de crecimiento a partir de intervalos de crecimiento

Los métodos basados en intervalos de crecimiento, muy utilizados en el cálculo de modelos de crecimiento en base a experimentos de marcaje y recaptura, pueden también emplearse perfectamente en estudios basados en el análisis de las frecuencias de tallas.

Como se ha mencionado anteriormente, no se tiene en cuenta la edad de los individuos sino únicamente su talla y el incremento de esta en relación con el tiempo.

El programa FISAT II permite realizar un seguimiento de las cohortes a lo largo del tiempo, calculando y almacenando las tasas de crecimiento desarrolladas por cada cohorte a lo largo del periodo de estudio. Este seguimiento se realizó mediante la unión de puntos empleando la herramienta de conexión de medias (Figura 4.3.2.3). Una vez realizado, el programa almacena los datos de fecha-diámetro inicial y final y calcula las tasas de crecimiento (mm/día).

Tras realizar la conexión de medias para todas las cohortes analizadas, se obtuvieron 120 intervalos de crecimiento. En función de cómo se estimen los parámetros de crecimiento estos métodos pueden separarse en dos grupos:

- Métodos clásicos, como el de Watford (1946) o Gulland y Holt (1959), basados en la relación lineal entre el descenso en la tasa de crecimiento y el diámetro para modelos basados en la curva de Von Bertalanffy.

- Métodos basados en mínimos cuadrados: En las últimas décadas se han desarrollado varios modelos que estiman los parámetros de la curva ajustando las tasas de crecimiento predichas por el modelo a las tasas de crecimiento observadas mediante el empleo de algoritmos y mínimos cuadrados (Fabens, 1965; Munro, 1982; Appeldoorn, 1987).

De todos los métodos posibles, en este trabajo se han empleado dos métodos distintos: Método de Gulland y Holt (1959) y Método de Appeldoorn (1987).

La razón para la selección de estos métodos es su capacidad para adaptar las estimaciones de crecimiento a la variabilidad estacional, capacidad que no tienen los demás métodos mencionados.

Método de Gulland y Holt plot: Este método, incluido en el programa FISAT II, está basado en los trabajos de Gulland y Holt (1959). Permite obtener una estima preliminar de los parámetros de crecimiento, así como inferir la existencia de variaciones estacionales en el crecimiento observado. Para ello, se realiza un proceso de regresión lineal para la siguiente función:

$$\Delta L/\Delta T = a + b \cdot L_x$$

- $\Delta L/\Delta T$ = Cociente entre el incremento en longitud (longitud final menos longitud inicial) y el tiempo transcurrido (tiempo final menos tiempo inicial). Es decir tasa de crecimiento.
- $L_x = (\text{Longitud final} + \text{Longitud inicial})/2$

Una vez se ha obtenido la ecuación de la recta mediante la regresión, los parámetros de la curva pueden estimarse mediante las siguientes expresiones:

- $L_\infty = -a/b$
- $K = -b$

Estos parámetros pueden emplearse como parámetros definitivos, si bien es más aconsejable emplearlos como parámetros preliminares que acoten las iteraciones en los métodos basados en mínimos cuadrados, considerados más potentes (Gayanilo *et al*, 2005).

Respecto al cálculo de la estacionalidad del crecimiento, esta se estima empleando una rutina iterativa (prueba-error) que calcula el mes del año que maximiza las diferencias en los valores medios de los residuos (expresados en porcentaje) y agrupados en dos grupos de seis meses cada uno.

Una vez se ha encontrado el mes (denominado *winter point*) que maximiza estas diferencias, se comprueba si son significativas, mediante el empleo de una T-Student que comprueba las diferencias entre los dos grupos y se calcula el valor de C (grado de estacionalidad).

La estacionalidad en el desarrollo de las especies marinas es muy habitual, incluso en especies sub-tropicales, existiendo un mayor crecimiento durante los meses con temperaturas elevadas y un crecimiento menor en los meses más fríos (Pauly, 1984). Para poder incluir esta estacionalidad en los modelos de crecimiento, se han incluido nuevos elementos en la habitual expresión de Von Bertalanffy, que pasa a denominarse curva estacional de Von Bertalanffy:

La versión estacional de la expresión de Von Bertalanffy, desarrollada por Pauly y Gaschutz (1979) es:

$$L_t = L_\infty \left\{ 1 - \exp \left[-K(t - t_0) + C \times \frac{K \times \text{Sen}(2\pi(t - t_s))}{2\pi} \right] \right\}$$

Donde L_∞ , K y t_0 son los mismos parámetros de la expresión clásica, mientras que C es un parámetro que expresa la amplitud de las diferencias estacionales del crecimiento y t_s representa el comienzo de la estacionalidad y se corresponde con el *Winter point (WP)* -0,5.

C=1 significa que el crecimiento es 0 al menos una vez al año, mientras que C=0 significa que no hay diferencias estacionales en el crecimiento.

Método de Appeldoorn: Este método está basado en los trabajos de Appeldoorn (1987) y Soriano y Pauly (1989). Permite determinar los parámetros de crecimiento para una curva estacional Von Bertalanffy. Para ello utiliza los datos de intervalos de crecimiento estimados mediante el seguimiento de cohortes y la conexión de medias. Este método permite estimar los parámetros que minimizan la siguiente ecuación:

$$SSE = \sum_i \{L_{i+\Delta T} - (L_\infty - L_i)EXP(-(K\Delta t - S_t + S_{t+\Delta t}))\}^2$$

Donde:

$$S_t = (CK/2\pi) \cdot \sin(2\pi(t - t_s))$$

$$S_{t+\Delta t} = (CK/2\pi) \cdot \sin(2\pi((t + \Delta t) - t_s))$$

$$t_s = WP - 0,5$$

En realidad la ecuación anterior no es más que la resolución por el método de los mínimos cuadrados de esta otra ecuación:

$$L_{i+\Delta T} = (L_\infty - L_i)EXP(-(K\Delta t - S_T + S_{T+\Delta T}))$$

Que a su vez, no es más que la transformación para la obtención del incremento instantáneo de la función de crecimiento estacional de Von Bertalanffy desarrollada por Pauly y Gaschutz (1979). Una vez obtenidos los parámetros que minimizan la primera expresión mediante el algoritmo de Levenberg-Marquadt, se obtienen los valores de la curva de crecimiento estacional de Von Bertalanffy.

Para mejorar al máximo el rendimiento del método se han eliminado manualmente del archivo de datos de intervalos de crecimiento los *outlayers* y se han introducido durante la iteración valores iniciales iguales a los parámetros obtenidos por el método de Gulland y Holt.

4.3.2.4. Análisis de la estacionalidad del crecimiento

Con el objeto de estudiar la estacionalidad del crecimiento se procedió a calcular el crecimiento medio para los doce meses del año. Para ello, se estudiaron intervalos de crecimiento observados en tiempos menores de 90 días. Este límite se introdujo para evitar la presencia de crecimientos producidos a lo largo de periodos de tiempo muy largos, que podrían difuminar las diferencias entre meses, al dar a todos el mismo valor medio.

Una vez seleccionados los intervalos de crecimiento utilizables en el cálculo de la estacionalidad, se analizaba entre que meses se produjo la tasa de crecimiento observada, dando a cada mes el valor de dicha tasa. Es decir, que si entre enero y febrero una cohorte creció 0,05 mm/día, este valor se introducía en los valores de ambos meses.

Para que un mes se considerase dentro del intervalo de crecimiento, este debía haberse desarrollado en quince días o más de dicho mes. Por lo tanto, para un crecimiento observado entre el 2 de febrero y el 10 de abril, el crecimiento medio se calcularía para los meses de febrero y marzo, pero no para el mes de abril.

4.3.3. RESULTADOS

4.3.3.1. Identificación y Seguimiento de cohortes

Los gráficos de frecuencia de cada uno de los 33 meses estudiados, junto con las componentes Gaussianas identificadas como cohorte mediante el método de Bhattacharya (1967) se representan en las Figuras 4.3.3.1.1 y 4.3.3.1.2.

En el eje de abscisas se representan los diámetros encontrados, agrupados en clases de 1 mm, mientras que el eje de ordenadas se representa la frecuencia de erizos por clase. Las curvas normales identificadas aparecen dibujadas mediante curvas de color negro. Las cohortes y sub-cohortes presentes en los gráficos aparecen señaladas la primera vez que aparecen en una de las dos columnas de cada gráfico con el número de la cohorte y la letra (para las sub-cohortes), y su evolución se sigue con la ayuda de flechas de color negro.

Es muy importante tener en cuenta que la escala entre los distintos gráficos de las Figuras 4.3.3.1.1 y 4.3.3.1.2 varían en ambos ejes, como consecuencia de las limitaciones del programa Fishat II que no permite al usuario determinar la escala de las figuras.

La mayor parte de las clases de edad muestran tamaños comprendidos entre los 5 y los 50 mm. Los erizos menores de 5 mm, son muy crípticos y la metodología empleada en el muestreo no aseguraba la detección de todos los erizos de tallas pequeñas presentes en las cuadrículas muestreadas, especialmente en los días de peor visibilidad, por lo que normalmente son muy pocos los erizos de este tamaño muestreados, dificultando la identificación de cohortes en los primeros meses de vida. En general, la aparición de las cohortes en el estudio no se producía hasta que estas alcanzaban un tamaño medio comprendido entre los 6 y los 10 mm de diámetro.

En el caso de los erizos más grandes, la superposición impide realizar separaciones de cohortes fiables, por lo que se optó por excluirlas del análisis. En general el seguimiento de estas se detuvo cuando se acercaban al rango de 48-52 mm de diámetro medio.

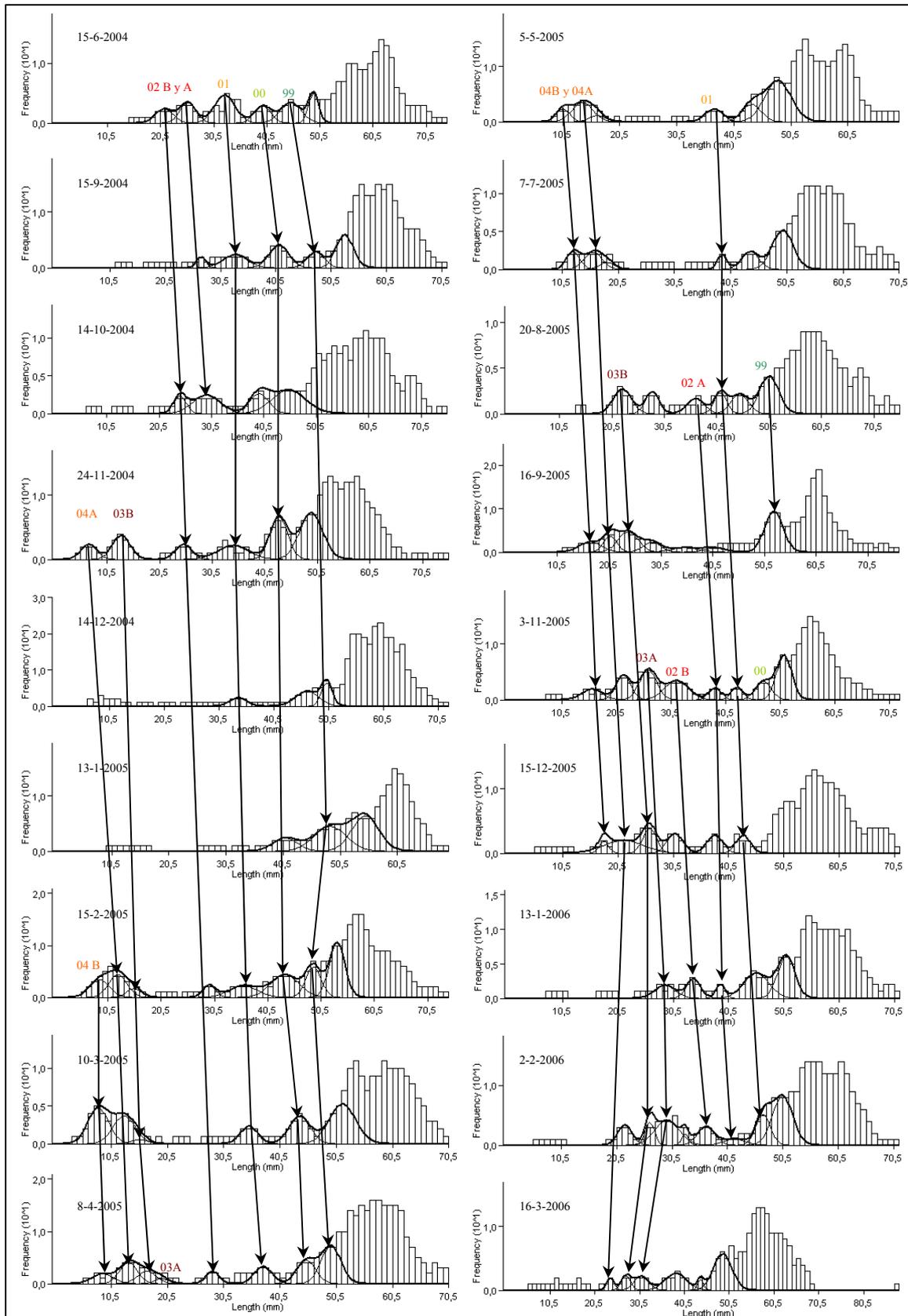


Figura 4.3.3.1.1. Distribución de frecuencias de los primeros 18 meses (15-6-2004/16-3-2006).

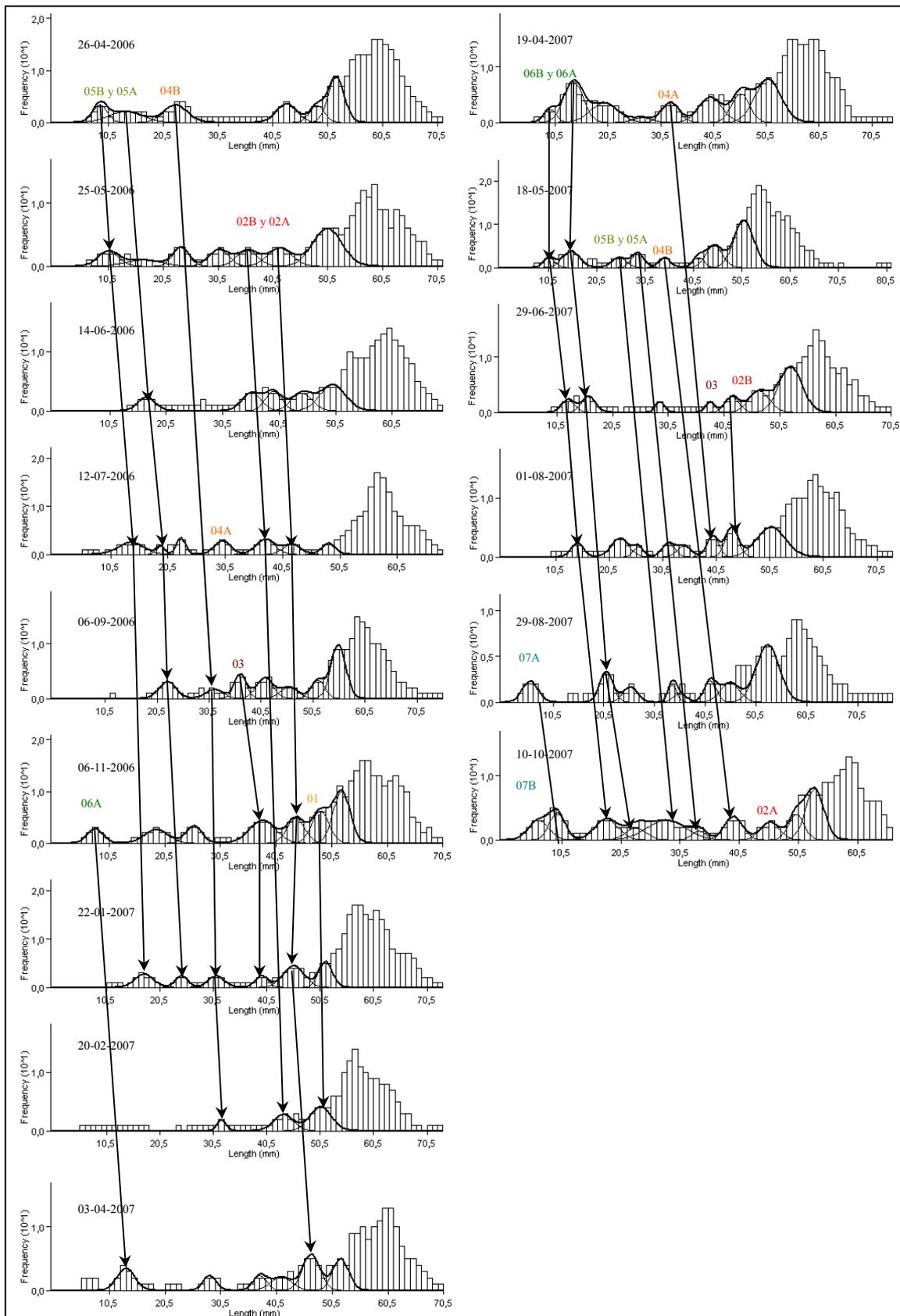


Figura 4.3.3.1.2. Distribución de frecuencias de los últimos 15 meses (26-4-2006/10-10-2007)

4.3.3.1.1. Cohorte 07

La cohorte denominada 07 está formada por erizos asentados en los últimos meses de estudio, durante la primavera y el verano del año 2007. Se trata de erizos que en octubre de 2007 presentaban tallas comprendidas entre los 4 y los 12 mm (probablemente haya erizos menores de 4 mm que aún no han sido detectados en el muestreo), que forman una cohorte, con dos sub-cohortes bien definidas:

La sub-cohorte de menor diámetro medio ($6,56 \pm 1,76\text{mm}$), correspondería a los erizos reclutados durante el verano, en los meses de julio, agosto y septiembre y que por lo tanto el 10 de octubre tenían una edad media de entre uno y tres meses (07B).

Esta sub-cohorte presenta un diámetro medio ligeramente desplazado hacia la derecha, ya que los diámetros más pequeños, inferiores a 5 mm, eran difícilmente detectados.

La otra sub-cohorte (07A) con un valor medio de $9,72 \pm 1,33$ mm, correspondería a los erizos asentados en los meses de abril y mayo, con una edad media de entre 4 y 5 meses (07A).

La Figura 4.3.3.1.3 muestra la evolución de la cohorte en los dos meses en los que se la pudo seguir, mientras que la Figura 4.3.3.1.3 muestra la línea de crecimiento mostrada por la cohorte 07.

La sub-cohorte 07B muestra un crecimiento muy acelerado, probablemente como consecuencia de que en octubre del 2007 solo se detectaron los erizos de crecimiento más rápido de esta sub-cohorte, mientras que los erizos más lentos con diámetros medios más pequeños no fueron detectados.

En total los erizos de ambas sub-cohortes crecen en el periodo de estudio un total de 9,22 mm (sub-cohorte A) y 6,06 mm (sub-cohorte B), en cinco y dos meses respectivamente, lo que da un crecimiento medio mensual de 1,44 y 3,03 mm/mes respectivamente, si bien el

crecimiento de la sub-cohorte B ha sido sobrestimado por la ausencia de los erizos más pequeños de esta cohorte.

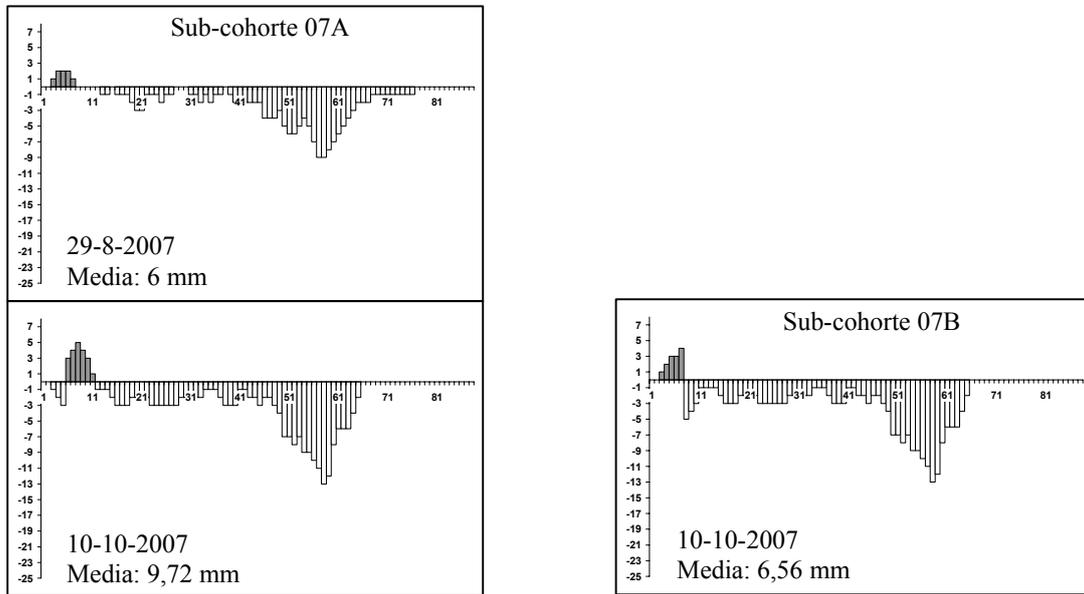


Figura 4.3.3.1.3. Evolución de la cohorte 07. La cohorte 07, se divide en dos sub-cohortes: la sub-cohorte 07A, que aparece por primera vez el 29-8-2007 y la sub-cohorte 07 B que se detecta por primera vez un mes y medio más tarde en octubre del 2007.

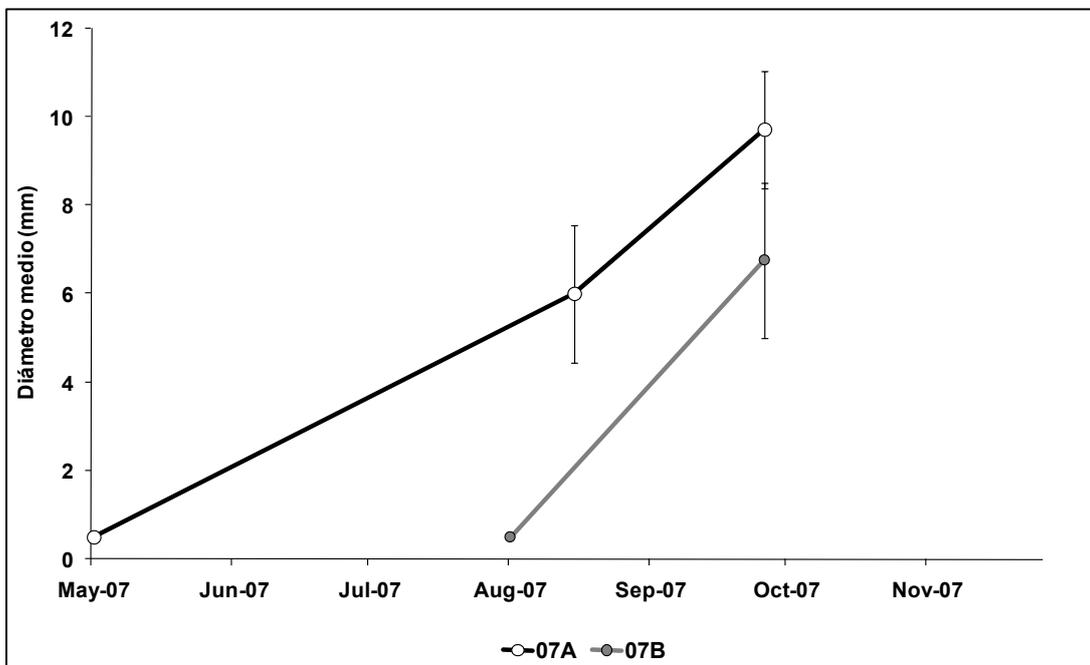


Figura 4.3.3.1.4. Crecimiento de las sub-cohortes 07A y 07B. Se ha supuesto un diámetro inicial post-reclutamiento de 0,5 mm y las siguientes fechas de reclutamiento para ambas sub-cohortes: 07A (15/5/2007) y 07B (15/8/2007). Las barras de error representan la desviación estándar calculada por el método de Bhattacharya

4.3.3.1.2. Cohorte 06

Los erizos asentados en el año 2006 fueron detectados por primera vez en el mes de noviembre de ese mismo año, concretamente el 6-11-2006, con tamaños comprendidos entre los 5 y los 9 mm y un tamaño medio de $8 \pm 1,42$ mm (Figura 4.3.3.1.5). El hecho de que sean los primeros erizos que aparecen en el 2006 con un tamaño tan pequeño permite deducir que se tratan de erizos fecundados en los primeros meses de puesta del 2006, probablemente durante el mes de abril. Se trata por lo tanto de la sub-cohorte 06A, a pesar de que muestra un tamaño ligeramente inferior al observado en el año 2007 en esta sub-cohorte (9,72 mm en octubre de 2007). La segunda sub-cohorte (06B, formada por los erizos fecundados durante el segundo periodo de puesta) no forma una distribución normal detectable por el método de Bhattacharya hasta el mes de abril del 07 (con un diámetro medio de $9,5 \pm 1,2$ mm) si bien ya en el mes de febrero (20-2-2006), la gran dispersión de tallas comprendidas entre los 5 y los 17 mm apuntaba a su existencia.

En el mes de marzo de 2007 los erizos de la sub-cohorte A muestran diámetro medio de $13,5 \pm 1,61$ mm, mientras que los erizos de la sub-cohorte B vuelven a aparecer (con diámetros comprendidos entre los 5 y los 7 mm) aunque sin llegar a formar aún una distribución normal (Figura 4.3.3.1.2).

En el mes de abril (19-04-2007), existe una elevada abundancia de erizos de tallas pequeñas, con tallas comprendidas entre los 6 y los 23 mm. Aunque inicialmente puede pensarse que en todos los casos se tratan de erizos de la cohorte 06, un análisis más detallado permite deducir la presencia de la cohorte 05, superpuesta con la cohorte 06. El tamaño de los erizos más grandes (superior a los 20 mm) supondría un crecimiento excesivo para erizos con menos de un año de edad de la cohorte 06. El valor medio de la curva normal determinada a la derecha del agrupamiento de tallas pequeñas tiene un valor medio de $19,79 \pm 2,63$ mm. El anterior valor medio de los erizos de la cohorte 06 (el 3-4-2007) era de $13,5 \pm 1,61$ mm, lo que implica que los erizos deberían haber crecido más de 6 mm en tan solo 16 días o más de 11 mm desde el mes de noviembre y además durante los meses invernales. Por todo esto, parece claro que tan solo las dos primeras distribuciones

normales corresponden a la cohorte 06, mientras que la tercera estaría formada por los erizos de menor crecimiento de la cohorte 05 (Figura 4.3.3.1.2).

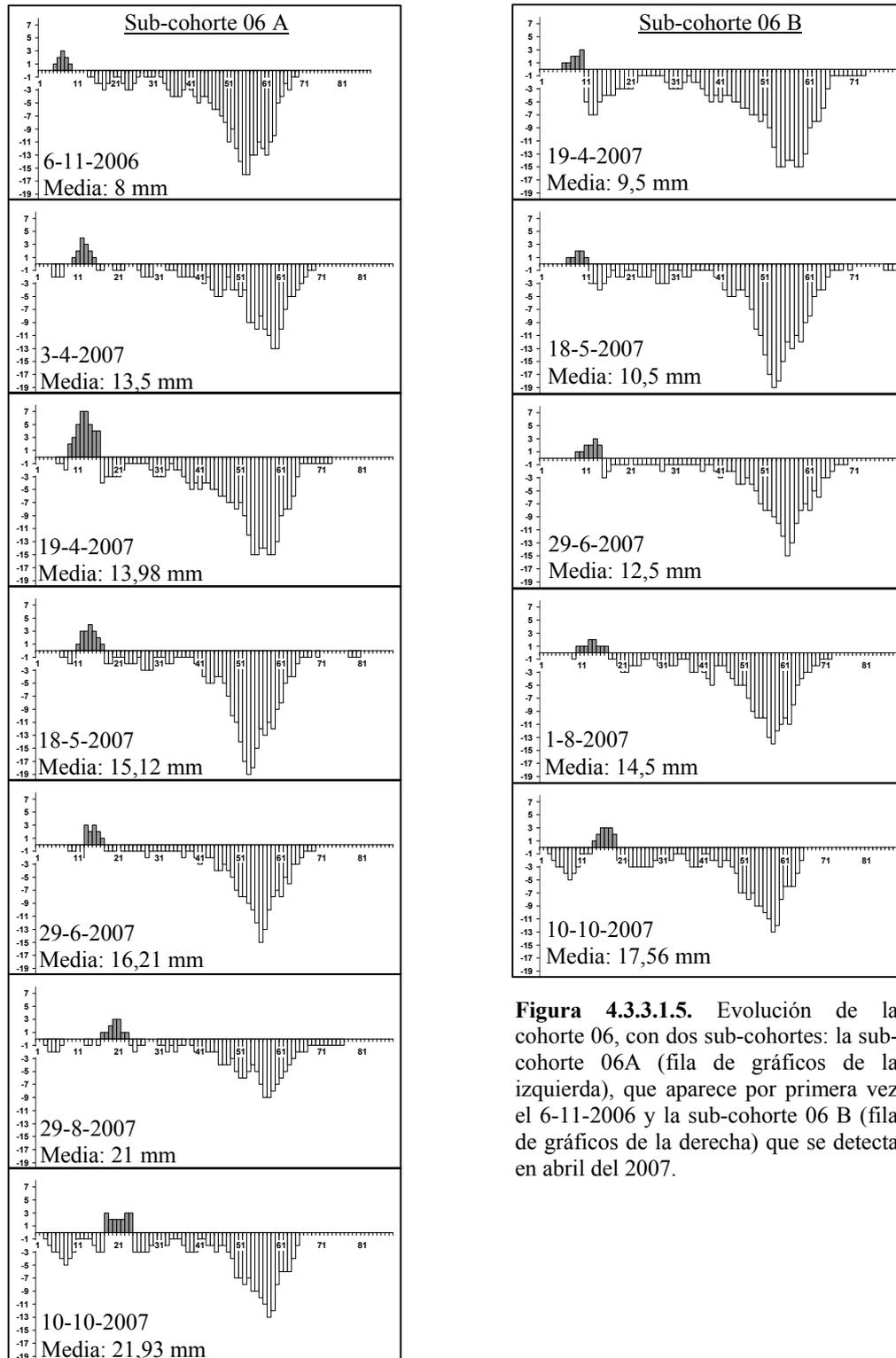


Figura 4.3.3.1.5. Evolución de la cohorte 06, con dos sub-cohortes: la sub-cohort 06A (fila de gráficos de la izquierda), que aparece por primera vez el 6-11-2006 y la sub-cohort 06 B (fila de gráficos de la derecha) que se detecta en abril del 2007.

Por lo tanto, dentro del grupo de erizos de tallas comprendidas entre los 6 y los 23 mm, la curva normal situada más a la izquierda con un tamaño medio de $9,5 \pm 1,2$ mm correspondería a la sub-cohorte 06B.

La segunda curva normal, con un tamaño medio de $13,98 \pm 1,85$ mm estaría formada por erizos de la cohorte 06A y por último la tercera curva normal con un diámetro medio de $19,79 \pm 2,63$ mm serían erizos pertenecientes a la cohorte 05.

A partir de este mes, las dos sub-cohortes que forman los erizos del año 2006 se siguen con facilidad a lo largo del periodo de estudio, como se observa en la Figura 4.3.3.1.5 hasta llegar al último mes, donde las sub-cohortes A y B alcanzan un tamaño de $21,93 \pm 1,72$ y $17,56 \pm 1,96$ mm respectivamente.

En total los erizos de la cohorte 06 crecieron 21,93 y 17,56 mm en un total de 17 y 14 meses respectivamente (Figura 4.3.3.1.6). De esta forma, la sub-cohorte 06A habría crecido una media de 1,26 mm/mes y la sub-cohorte 06B 1,22 mm/mes.

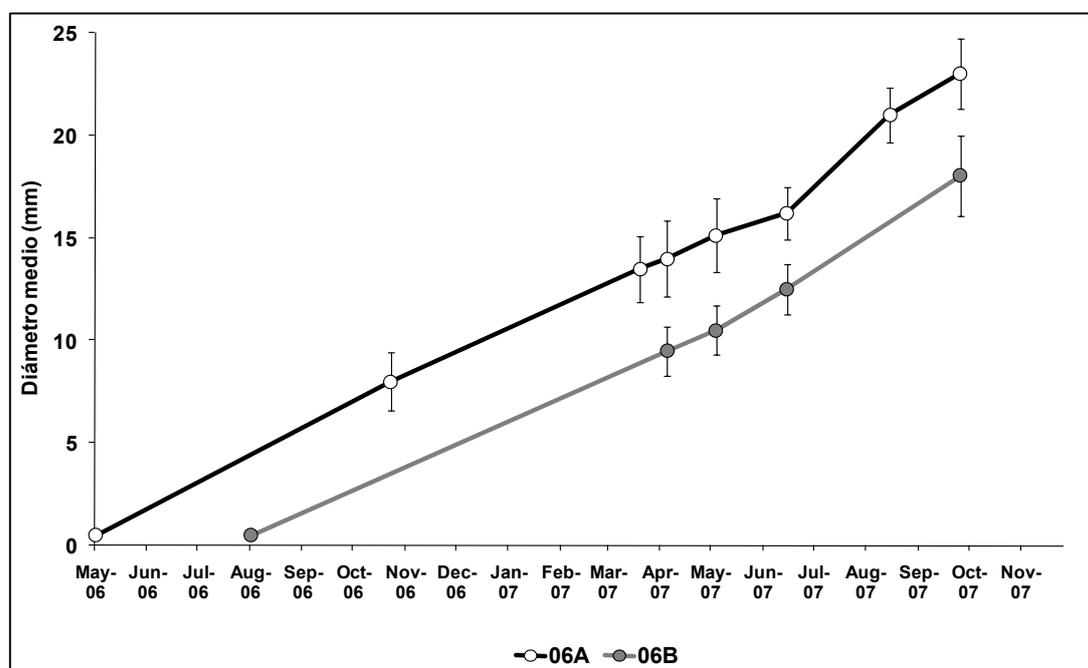


Figura 4.3.3.1.6. Crecimiento de las sub-cohortes 06A y 06B. Se ha supuesto un diámetro inicial post-reclutamiento de 0,5 mm y las siguientes fechas de reclutamiento para ambas sub-cohortes: 06A (15/5/2006) y 06B (15/8/2006). Las barras de error representan la desviación estándar para cada cohorte determinada por el método de Bhattacharya.

4.3.3.1.3. Cohorte 05

Los erizos asentados en el año 2005 no formaron una cohorte detectable por el método de Bhattacharya hasta el mes de abril de 2006, casi cinco meses después de lo observado en las cohortes 06 y 07, en las que los primeros erizos se detectaron entre los meses de agosto y noviembre.

No obstante, los erizos del año 2005 se observaron por primera vez en el mes de noviembre de 2005, con diámetros comprendidos entre los 8 y los 10 mm (Figura 4.3.3.1.7), aunque en un número muy bajo, no pudiéndose determinar una distribución normal definida. Después de este mes, la cohorte 05 vuelve a aparecer en el mes de diciembre de 2005 (con diámetros comprendidos entre los 6 y los 12 mm), enero de 2006 (8-11 mm), febrero de 2006 (6-11 mm) y marzo de 2006 (con diámetros entre 6 y 17 mm, Figura 4.3.3.1.1), si bien siempre en pequeño número y sin formar una distribución normal.

En abril del 2006 la cohorte 05 se presenta dividida en dos sub-cohortes. La sub-cohorte 05A correspondiente a los erizos reclutados tras el primer periodo de puesta presenta un valor medio de $13,67 \pm 3,08$ mm con tamaños comprendidos entre los 10 y los 17 mm. La sub-cohorte 05B por su parte, mostraba tamaños inferiores como corresponde a erizos reclutados tres o cuatro meses más tarde durante los meses de agosto y septiembre. Estos erizos presentaron un tamaño medio de $9 \pm 1,32$ mm con tamaños comprendidos entre los 6 y los 10 mm.

La sub-cohorte 05A continúa su desarrollo durante los meses de mayo y junio de 2006 y a mediados de este mes presenta un tamaño de $17 \pm 1,55$ mm. En este mes solo la sub-cohorte A está representada.

En el mes de julio, la cohorte 05 aparece superpuesta con la cohorte 04, formando tres picos consecutivos identificados como sub-cohortes (Figura 4.3.3.1.2). De estos tres picos, el primero corresponde a los erizos de la sub-cohorte 05B (con un valor medio de $14 \pm 2,25$ mm), el segundo a la sub-cohorte 05A (con un valor medio de $19,16 \pm 0,72$ mm) y el tercer

pico forma parte de la cohorte 04, aunque se encuentra desplazado hacia la izquierda por su unión con erizos de la cohorte 05.

El siguiente mes analizado es septiembre de 2006. En este mes, la primera distribución normal identificada presenta un valor medio de $22,5 \pm 1,67$ mm, cercano a los 19,16 mm del mes de julio, por lo que se identifica como perteneciente a la sub-cohorte 05A. No hay datos de erizos más pequeños por lo que se asume que la sub-cohorte 05B no está representada en este mes.

En el mes de noviembre del año 2006 ambas sub-cohortes aparecen perfectamente representadas, en dos claras distribuciones consecutivas (Figura 4.3.3.1.1) con valores medios de $19 \pm 2,13$ mm (en el caso de la sub-cohorte B) y $25,77 \pm 1,45$ mm (en el caso de la sub-cohorte A). No obstante, el valor de ambas sub-cohortes es elevado y superior al observado en el mes de enero de 2007, dos meses después con valores medios de $24,51 \pm 1,19$ mm y $17,5 \pm 1,77$ mm para las sub-cohortes A y B respectivamente. Hay que tener en cuenta que ya en el mes de julio, los erizos más grandes de la cohorte 05 alcanzaron a los erizos de la cohorte 04, por lo que es posible que en este mes las distribuciones de los datos estén afectadas por los erizos de la cohorte 04 y desplazados hacia la derecha. Por todo esto, se decidió tener en cuenta los valores observados en el mes de enero de 2007 e ignorar los de noviembre con el objeto de no introducir datos de crecimientos excesivos que no se ajustasen al comportamiento real de los erizos.

A partir de enero, la sub-cohorte 05 desaparece durante algunos meses y no es hasta el mes de mayo de 2007 que vuelve a estar claramente representada, con dos distribuciones normales definidas y bastante juntas con valores medios de $25 \pm 1,55$ mm (sub-cohorte 05 B) y $28,96 \pm 1,29$ mm (sub-cohorte 05A).

Finalmente, en el último mes de estudio, dos picos identificados en quinto y sexto lugar, con valores medios de $28,63 \pm 1,52$ mm y $32,95 \pm 1,67$ mm y unidos a los picos de la cohorte 06 son identificados como las dos sub-cohortes del año 2005.

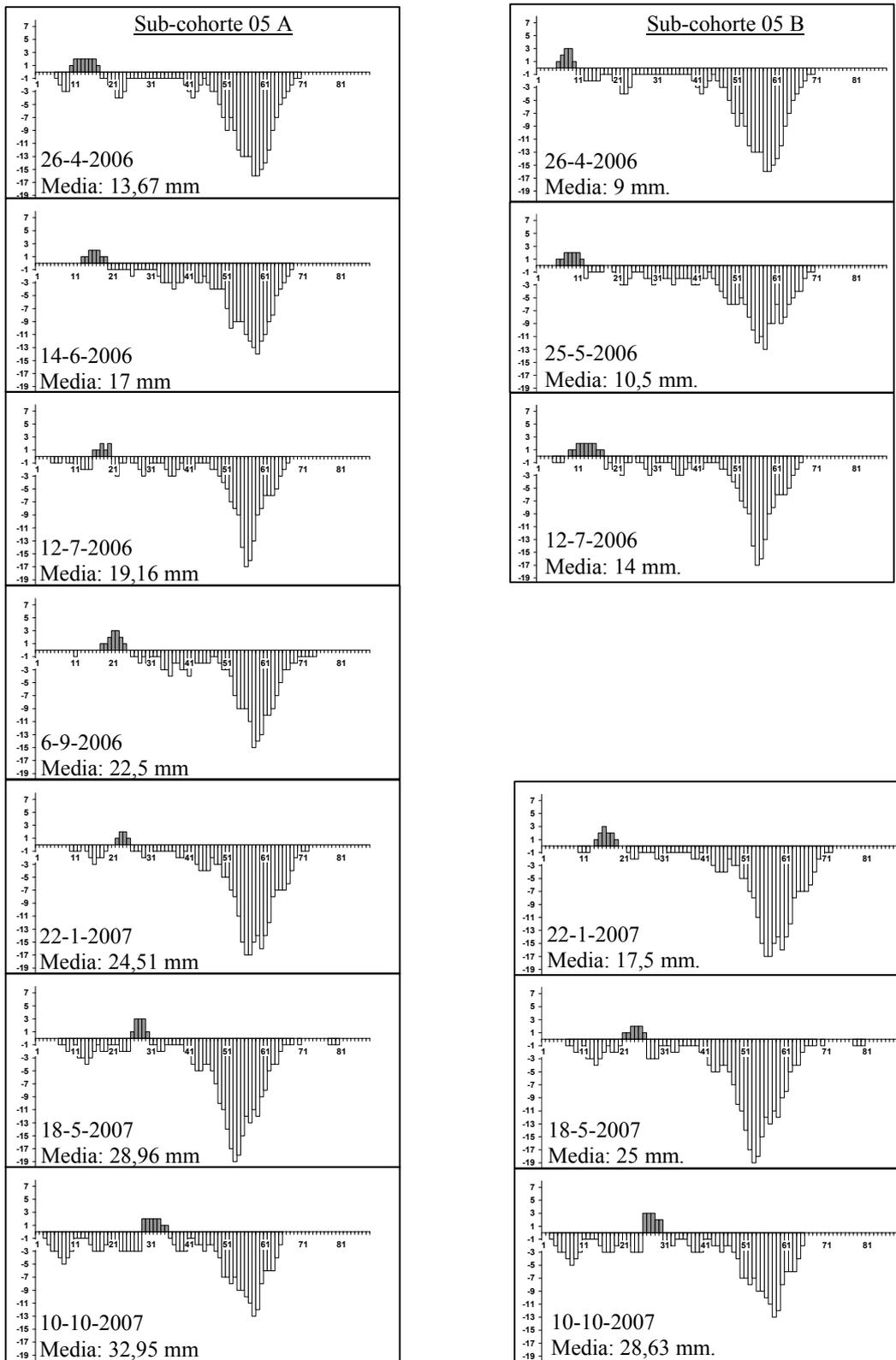


Figura 4.3.3.1.7. Evolución de la cohorte 05, con dos sub-cohortes: la sub-cohorte 05 A (Fila de gráficos de la izquierda) y la sub-cohorte 05B (fila de gráficos de la derecha).

Las sub-cohortes A y B del año 2005 crecen un total de 32,45 y 28,13 mm en un total de 29 y 26 meses respectivamente (Figura 4.3.3.1.8), lo que permite estimar el crecimiento medio de ambas sub-cohortes en 1,12 mm/ mes (sub-cohorte A) y 1,05 mm/mes (sub-cohorte B).

Es importante destacar que el crecimiento de la cohorte 05 se produce de manera escalonada, con crecimientos más importantes durante los meses estivales y crecimientos más lentos en los meses invernales.

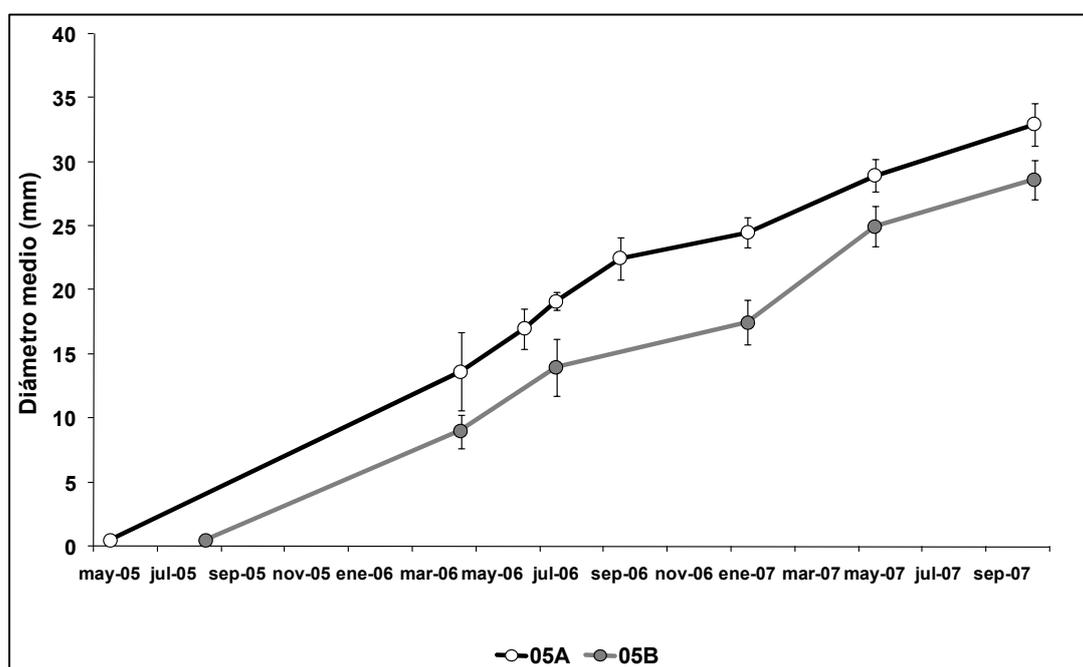


Figura 4.3.3.1.8. Crecimiento de las sub-cohortes 05A y 05B. Se ha supuesto un diámetro inicial post-reclutamiento de 0,5 mm y las siguientes fechas de reclutamiento para ambas sub-cohortes 05 A (15/5/2005) y 05B (15/8/2005). Las barras de error representan la desviación estándar.

4.3.3.1.4. Cohorte 04

Los primeros erizos de la cohorte 04A aparecen en los muestreos del mes de noviembre del año 2004 con un diámetro medio de $7 \pm 1,55$ mm (Figura 4.3.3.1.10). En este mes, aparecen dos grupos consecutivos de erizos, formando dos distribuciones gaussianas muy definidas (Figura 4.3.3.1.1).

Inicialmente se pensó que se trataba de la sub-cohortes 04A y 04B. No obstante, el diámetro medio de la cohorte formada por los erizos más grandes es de $13,22 \pm 1,7$ mm, con individuos de hasta 16 mm. Teniendo en cuenta que se trata de erizos con seis meses de vida desde su reclutamiento, el diámetro es demasiado elevado. Si miramos las cohortes anteriores podemos observar que el tamaño medio de las cohortes 05,06 y 07 es de 9, 8 y 9,72 mm respectivamente. Es más, la cohorte 05A en el mes de abril del 2006 tenía un tamaño medio de 13,67 mm tras casi un año de crecimiento.

Por todo esto, es evidente que la segunda cohorte corresponde en realidad a erizos asentados al final de la época de puesta del año 2003 y no a erizos de la cohorte 04.

El hecho de que la cohorte 04 y la cohorte 03 se encuentren muy cerca desde el primer momento dificulta de manera importante la definición de las cohortes. No obstante, una vez determinada la presencia de erizos de la cohorte 03 junto con los erizos de la cohorte 04, las dos sub-cohortes de este año se siguen con claridad, gracias en parte también a la potencia del reclutamiento del año 2004, superior al de otros años.

La sub-cohorte 04B no aparece hasta el mes de febrero con un tamaño medio de $8,91 \pm 1,86$ mm (Figura 4.3.3.1.11).

Durante los meses de diciembre y enero se detectan erizos de la cohorte 04, pero no en número suficiente como para determinar una distribución normal. A partir del mes de febrero ambas sub-cohortes se determinan con claridad.

La sub-cohorte 04A reaparece con un tamaño medio de $12,38 \pm 1,74$ mm en febrero del 2005 y crece hasta los $14,07 \pm 1,96$ mm del mes de mayo, pasando por marzo ($12,83 \pm 1,96$ mm) y abril ($13,60 \pm 1,6$ mm).

Lo mismo ocurre con la sub-cohorte B, que aunque con ligeras variaciones crece desde los $8,91 \pm 1,86$ mm en el mes de febrero hasta los $10,5 \pm 1,2$ mm en mayo, pasando por $9 \pm 1,9$ mm en abril.

El crecimiento se acelera durante el verano y así la sub-cohorte A crece desde los $14,07 \pm 1,96$ mm en mayo hasta los $20,47 \pm 1,32$ mm en septiembre (pasando por los $17,78 \pm 2,12$ mm en julio). La sub-cohorte B por su parte alcanza los $16,83 \pm 2,19$ mm también en el mes de septiembre.

Durante este mes todos los erizos de las cohortes 03 y 04 aparecen juntos, formando un único gran grupo de erizos con tallas comprendidas entre los 11 y los 31 mm.

Con la llegada del otoño el crecimiento se modera y en el mes de diciembre las sub-cohortes A y B mostraban un diámetro medio de $22,08 \pm 2,75$ mm y $17,5 \pm 1,7$ mm respectivamente. A partir de este mes ambas sub-cohortes dejan de aparecer con tanta frecuencia como hasta ahora y son muchos los meses en los que tan solo una de las dos sub-cohortes está presente, lo que permite seguir con nitidez la evolución de la cohorte 04, pero en ocasiones dificulta la elección de la sub-cohorte representada.

La sub-cohorte 04A reaparece en el mes de marzo de 2006, con un valor medio de $24 \pm 0,85$ mm y después desaparece durante varios meses para reaparecer en el mes de julio de 2006 con un valor medio de $30 \pm 1,42$ mm.

La sub-cohorte B por su parte aparece en el meses de abril con valores medios de $23,19 \pm 1,69$ mm. Después y al igual que ocurría con la sub-cohorte 04 A desaparece durante varios meses para reaparecer en el mes de septiembre con un valor medio de $30,01 \pm 1,88$ mm. Después de este mes la sub-cohorte 04 B continúa su crecimiento aunque de manera lenta. En el mes de enero muestra un valor medio de $31 \pm 1,55$ mm y al mes siguiente en febrero de 2007 presenta un valor medio de $32 \pm 0,85$ mm.

Durante estos meses la cohorte 04 no aparece representada por una gran frecuencia de erizos y de hecho la sub-cohorte A no forma una distribución normal hasta el mes de abril del 2007, cuando la cohorte 04 aparece representada por una importante frecuencia de erizos con diámetros comprendidos entre los 29 y los 39 mm y con dos distribuciones normales consecutivas. La primera y más abundante con un diámetro medio de $31,55 \pm$

1,69 mm estaría formada por erizos pertenecientes a la sub-cohorte B, mientras que la segunda, con un valor de 36,54 mm estaría formada por erizos de la sub-cohorte A (en este mes los erizos de esta sub-cohorte tendrían una edad aproximada de tres años).

Esta sub-cohorte reaparece dos meses más tarde, en el mes de junio, con un valor medio de $38 \pm 0,85$ mm y después de manera mucho más definida en el mes de julio, con un valor medio de $39,81 \pm 1,15$ mm. Esta última distribución normal de la sub-cohorte 04 A está formada por erizos de poco más de tres años de edad y con tallas comprendidas entre los 38 y los 42 mm de diámetro.

La última ocasión en la que aparece la cohorte 04 es en el mes de octubre, con una distribución normal, también muy definida, formada por erizos entre los 37 y los 42 mm de diámetro, correspondientes a la sub-cohorte 04 B. El crecimiento medio durante el periodo de estudio para ambas sub-cohortes fue de poco más de 1mm/mes (Figura 4.3.3.1.9).

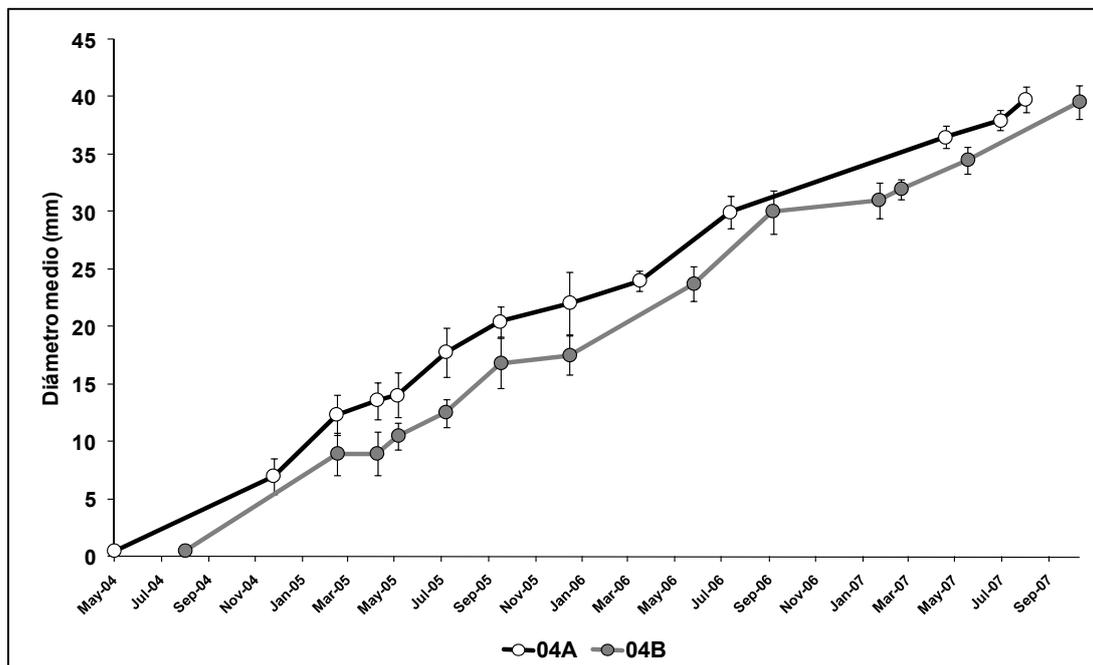


Figura 4.3.3.1.9. Crecimiento de las sub-cohortes 04A y 04B. Se ha supuesto un diámetro inicial post-reclutamiento de 0,5 mm y las siguientes fechas de reclutamiento para ambas sub-cohortes: 04A (15/5/2004) y 04B (15/8/2004).

SUB-COHORTE 04 A

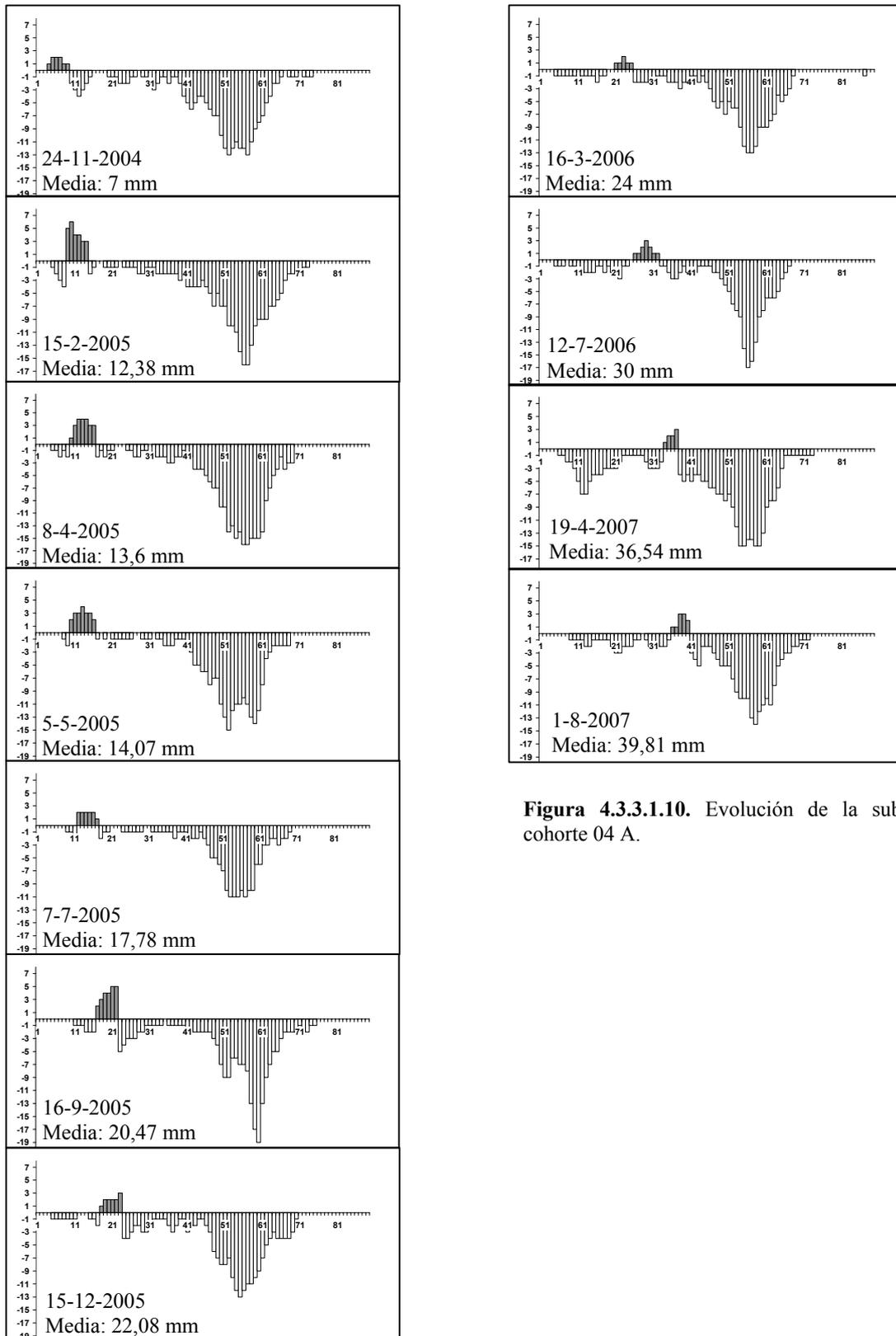


Figura 4.3.3.10. Evolución de la sub-cohorta 04 A.

SUB-COHORTE 04 B

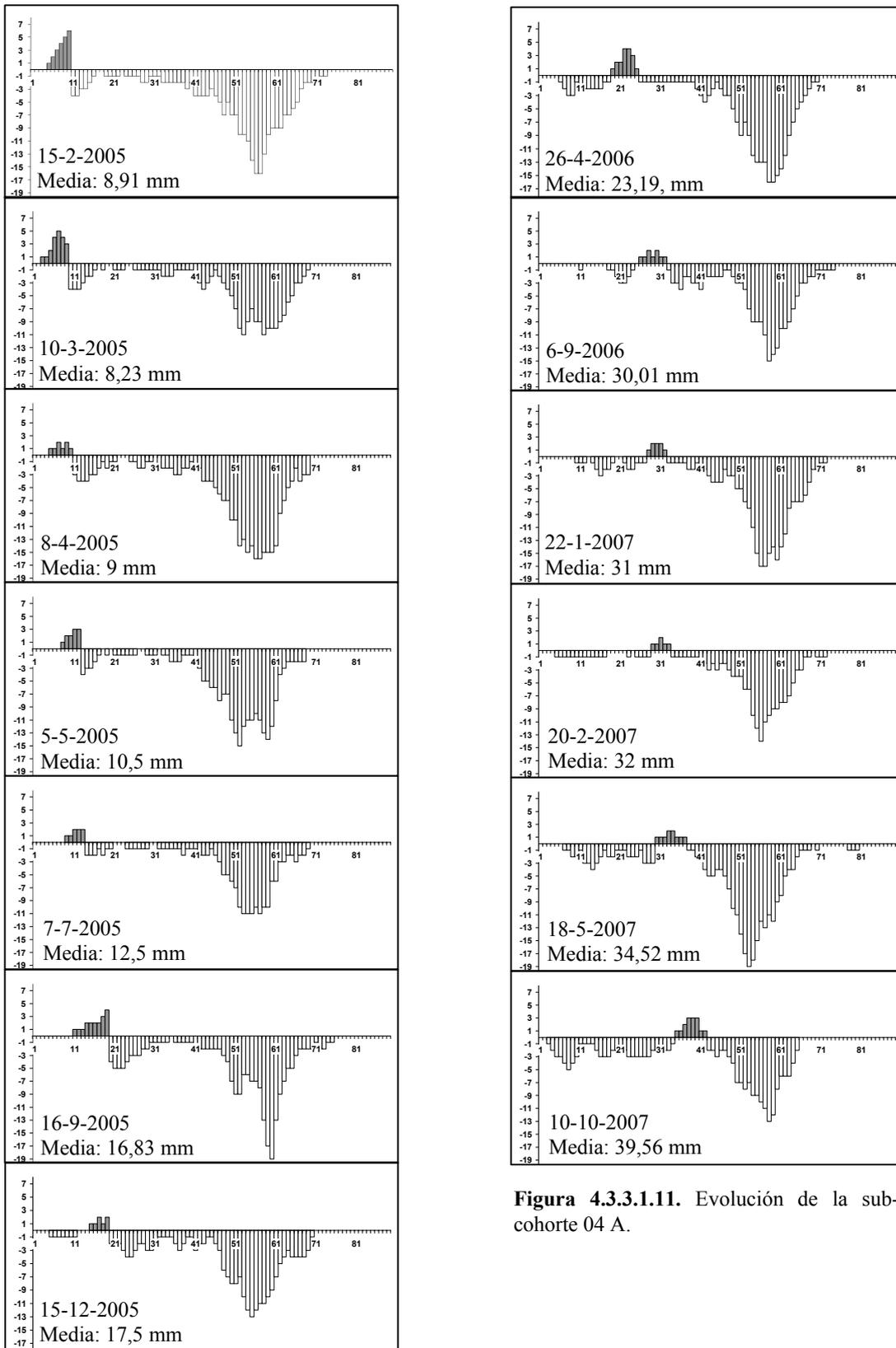


Figura 4.3.3.1.11. Evolución de la sub-cohort 04 A.

4.3.3.1.5. Cohorte 03

Los erizos reclutados en el año 2003 se dividen en dos sub-cohortes, aunque esta división no siempre es clara y su seguimiento en el tiempo es más complejo que en los casos anteriores. El primer mes en el que aparecen erizos de la cohorte 03 es noviembre de 2004, con un diámetro medio de $13,22 \pm 1,7$ mm (Figura 4.3.3.1.14). Estos erizos aparecen unidos a los erizos de la cohorte 04 tal y como ya se ha mencionado en la descripción de la cohorte anterior, aunque formando una distribución normal propia y claramente diferente a la observada para los erizos del año 2004. Esta distribución normal está formada en noviembre de 2004 por tallas comprendidas entre los 10 y los 16 mm de diámetro. Anteriormente a este mes, en los meses de junio, septiembre y octubre del año 2004 aparecen erizos con diámetros comprendidos entre los 10 y los 20 mm (tamaño aproximado para erizos con un año de edad), pero no forman una distribución normal hasta el mes de noviembre, y lo hacen solo para los tamaños más pequeños (entre 10 y 16 mm). Su pequeño diámetro y el hecho de que aparezcan prácticamente unidos a los erizos de la cohorte 04 los identifica como erizos pertenecientes a la sub-cohorte 03 B, lo cual es extraño ya que normalmente son los erizos de mayor tamaño (sub-cohorte A) los que aparecen primero.

La razón por la cual la sub-cohorte A no es identificada hasta varios meses más tarde que la sub-cohorte B es la misma que dificulta la división de los erizos asentados en el año 2003 en dos sub-cohortes y se debe a que los erizos asentados en los primeros meses de la época de puesta de este año son más escasos que en otros años y no forman distribuciones normales definidas. La sub-cohorte 03A no forma una distribución normal detectable por el método de Battacharya hasta el mes de abril de 2005 (Figura 4.3.3.1.13), seis meses después de determinarse por primera vez los erizos de la sub-cohorte 03 B y con aproximadamente dos años de edad. En este mes la cohorte 03 y la cohorte 04 aparecen unidas en un único conjunto de tallas que abarca erizos desde los 6 hasta los 22 mm de diámetro (Figura 4.3.3.1.1). Dentro de este conjunto se pueden distinguir hasta cuatro distribuciones normales solapadas, de las cuales la más desplazada hacia la derecha (con un diámetro medio de $19,5 \pm 1,31$ mm) está formada por erizos asentados al principio de la época de puesta del 2003 (sub-cohorte 03A), con tallas comprendidas entre los 19 y los 22 mm.

La sub-cohorte 03 B se sitúa siempre unida a la cohorte 04 y a la derecha de esta por lo que una vez identificada, se sigue sin dificultad a lo largo de todo el año 2005, desde los $13,22 \pm 1,7$ mm con los que comienza en el mes de noviembre de 2004, hasta los $26,27 \pm 1,26$ mm que alcanza en el mes de diciembre de 2005, pasando por $15,4 \pm 1,43$ mm (febrero), $15,5 \pm 1,43$ mm (marzo), $16,86 \pm 1,66$ (abril), $16,53 \pm 1,43$ mm (mayo), $22,5 \pm 1,77$ mm (agosto) y finalmente $23,92 \pm 1,84$ mm (septiembre). Desde el mes de agosto las sub-cohortes A y B se juntan y es muy difícil separarlas. Si nos fijamos en las distribuciones normales de agosto, septiembre y diciembre podemos observar que se trata de distribuciones amplias, unidas a los erizos de la siguiente cohorte (cohorte 02) y unimodales.

En el mes de agosto de 2005 los erizos de la cohorte 03 están formados por erizos con tallas comprendidas entre los 20 y los 26 mm, que forman una única distribución unimodal, claramente diferenciada de la siguiente moda. A este mes le sigue el mes de septiembre de 2005 en el que se puede observar un gran grupo de distribuciones de tallas con erizos de por lo menos tres cohortes distintas, que abarca desde los 12 hasta los 35 mm. En este grupo se encuentran presentes erizos de la cohorte 04 con tallas que van desde los 12 hasta los 23 mm, erizos de la cohorte 03 con tallas entre los 21 y los 28 mm y finalmente erizos de la cohorte 02 con tallas comprendidas entre los 27 y los 32 mm. A partir de este mes estas tres cohortes aparecen con mucha frecuencia juntas, por lo que diferenciar las dos sub-cohortes del año 2003 (que se encuentra en el medio de las otras dos) es extremadamente complejo.

Aún así, ambas sub-cohortes se han seguido hasta el mes de mayo de 2006, a partir del cual la cohorte 03 se siguió sin dividirla en sub-cohortes (Figura 4.3.3.1.14). La cohorte 03 B tras el mes de diciembre aparece claramente en febrero de 2006 ($26,51 \pm 0,85$ mm), marzo de 2006 ($27,5 \pm 1,08$ mm) y finalmente mayo ($30,62 \pm 1,81$ mm). La cohorte 03 A por su parte tras aparecer por primera vez en el mes de abril de 2004 ($19,5 \pm 1,31$ mm) reaparece en cuatro ocasiones más: noviembre de 2005 ($26,24 \pm 1,56$ mm), enero de 2006 ($29 \pm 1,9$ mm), febrero de 2006 ($29,59 \pm 2,21$ mm) y finalmente marzo de 2006 ($30,92 \pm 1,66$ mm).

A partir de aquí la cohorte 03 se sigue sin división por sub-cohortes. El primer mes es septiembre de 2006. En este mes los erizos asentados en el año 2003 forman una distribución normal de frecuencia abundante, unida a los erizos del año 2002, aunque claramente separados de estos. Está formada por erizos con tallas comprendidas entre los 34 y los 39 mm. El tamaño medio de la distribución es de $36,4 \pm 1,32$ mm. A este mes sigue el mes de noviembre ($38,06 \pm 1,45$ mm), enero ($39,5 \pm 1,2$ mm), marzo ($41,37 \pm 1,9$ mm), junio ($41,96 \pm 1,25$ mm), julio ($43,41 \pm 1,2$ mm) y finalmente octubre ($45,68 \pm 1,6$ mm).

El crecimiento medio de los erizos de la cohorte 03 es de 0,89 mm/mes. Este crecimiento es además, más rápido durante los primeros meses de estudio (Figura 4.3.1.12), donde los erizos crecieron a una media de de 0,95 mm/mes en la sub-cohorte A (entre 15-5-2003 y el 16-9-2005) y a 0,96 mm/mes en la sub-cohorte B (entre el 15-8-2003 y el 3-11-2005). Por su parte el crecimiento medio desde que se siguió la evolución de ambas sub-cohortes al mismo tiempo fue de 0,71mm/mes.

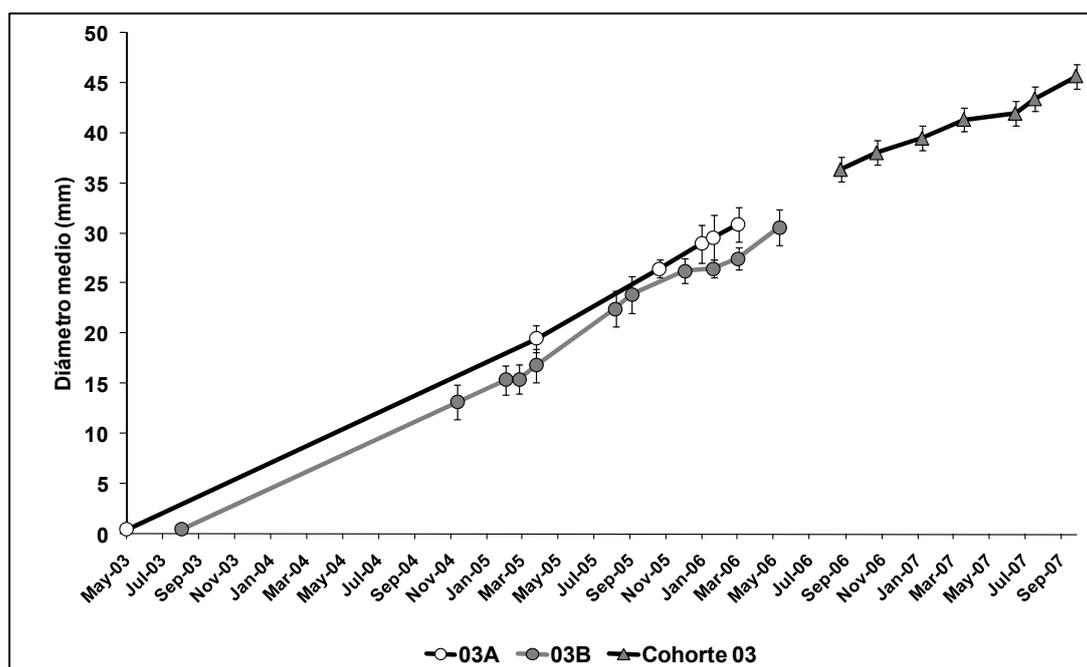


Figura 4.3.3.1.12. Crecimiento de las sub-cohortes 03A y 03B, así como de la cohorte 03 sin dividir en sub-cohortes. Se ha supuesto un diámetro inicial post-reclutamiento de 0,5 mm y las siguientes fechas de reclutamiento para ambas sub-cohortes: 03A (15/5/2003) y 03B (15/8/2003).

SUB-COHORTE 03 A

COHORTE 03

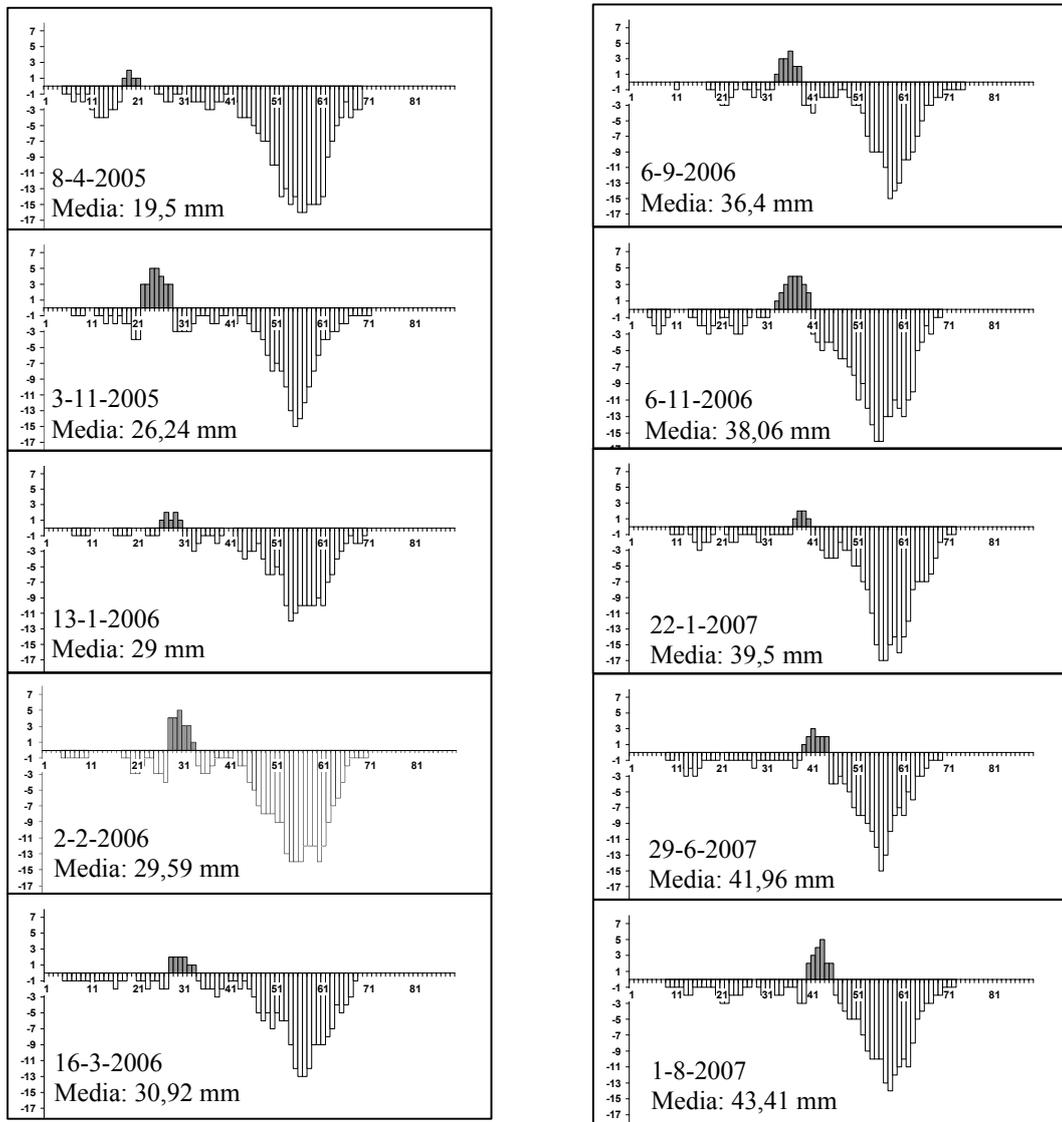


Figura 4.3.3.1.13. Evolución de la sub-cohorta 03 A (fila de gráficos de la izquierda) y de la cohorte 03 (fila de gráficos de la derecha) una vez de dejó de diferenciarse entre sub-cohortas.

SUB-COHORTE 03 B

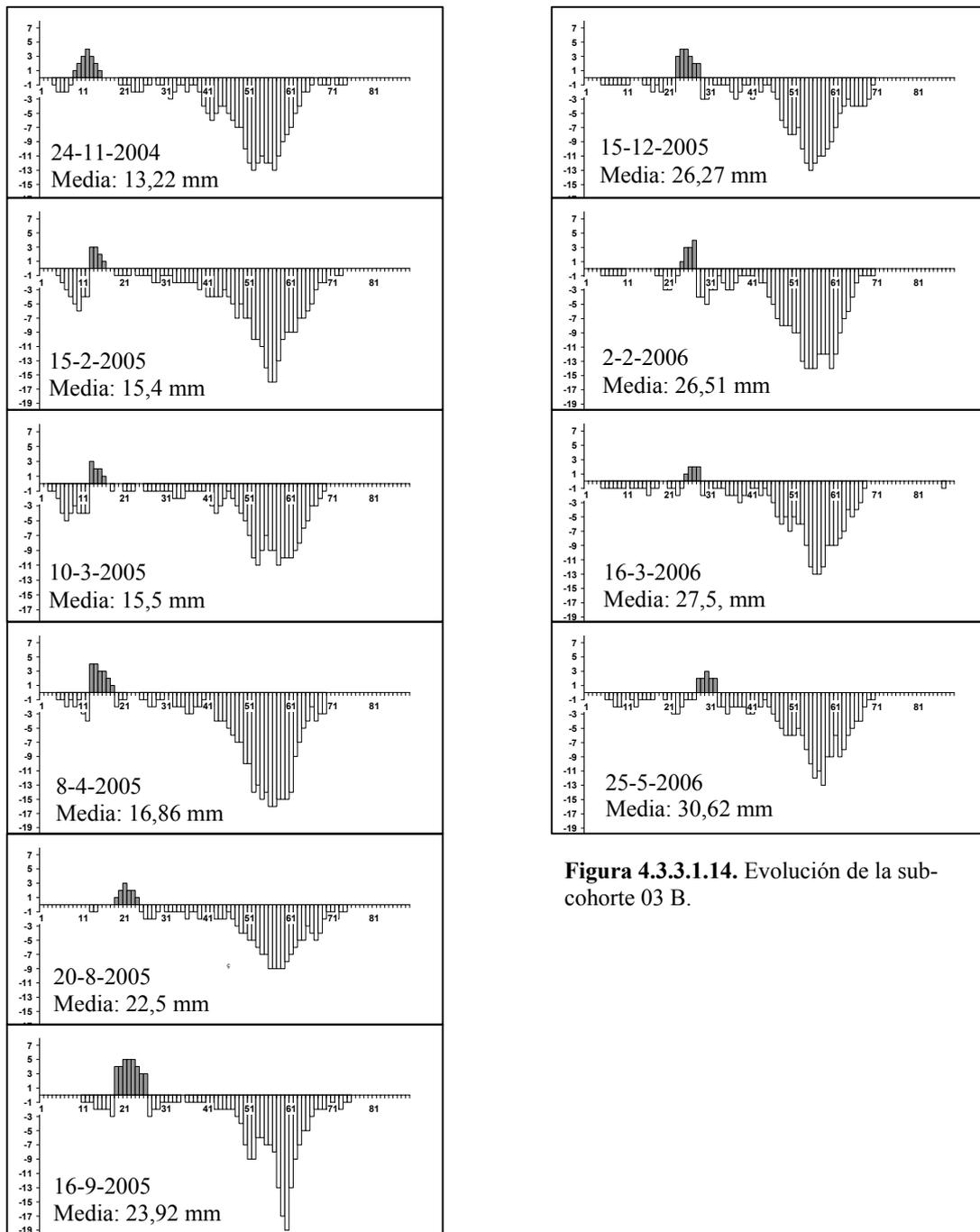


Figura 4.3.3.1.14. Evolución de la sub-cohorte 03 B.

4.3.3.1.6. Cohorte 02

Los erizos asentados en el año 2002 aparecen ya en el primer mes de estudio en forma de dos sub-cohortes. Los erizos reclutados al comienzo de la época de reproducción forman la sub-cohorte 02A, que muestra un diámetro medio en junio del 2004 de $25,02 \pm 1,52$ mm, mientras que los erizos asentados en los meses estivales muestran un diámetro medio de $21,17 \pm 1,7$ mm (Figuras 4.3.3.1.16 y 4.3.3.1.17).

Tras el verano del 2004 la cohorte 02 aparece en el mes de octubre, con valores de $28,99 \pm 2,34$ mm (sub-cohorte A) y $24,5 \pm 1,2$ mm (sub-cohorte B).

La sub-cohorte A reaparece en el año 2005 en agosto ($36,5 \pm 1,7$ mm) y noviembre ($38,56 \pm 1,56$ mm). En el año 2006 la cohorte 02 A fue observada en el mes de enero ($39,02 \pm 0,84$ mm), mayo ($41,77 \pm 2,25$ mm), julio ($42,11 \pm 1,54$ mm) y finalmente noviembre ($44,1 \pm 1,57$ mm). En el año 2007 la sub-cohorte 02 A fue determinada en los meses de enero ($45,52 \pm 1,99$ mm), marzo ($46,75 \pm 1,55$ mm) y finalmente el mes de octubre con un valor medio de $50,16 \pm 1,3$ mm.

La sub-cohorte 02 B por su parte se observa en los meses de noviembre de 2004 ($25 \pm 1,55$ mm), abril de 2005 ($28,5 \pm 1,2$ mm) y noviembre de 2005 ($31,85 \pm 1,98$ mm). Entre abril y noviembre, la cohorte 02 aparece unida a la cohorte 03 en los meses de agosto y septiembre, aunque con valores muy bajos al encontrarse desplazada a la izquierda por la abundante presencia de erizos de la cohorte 03 (diámetros medios menores de 29). En el año 2006 reaparece en el mes de enero ($34,17 \pm 1,3$ mm), mayo ($35,81 \pm 1,94$ mm) y julio ($37,5 \pm 1,67$ mm). Por último, en el año 2007 se observó en los meses de febrero ($43,16 \pm 1,86$ mm), abril ($45,64 \pm 1,71$ mm) y finalmente junio ($46,79 \pm 1,86$ mm).

La Figura 4.3.3.1.15 muestra el crecimiento de ambas sub-cohortes. El crecimiento medio de la sub-cohorte 02A fue de $0,76$ mm/mes. Este crecimiento medio fue mayor durante los primeros 25 meses de vida de los erizos de esta sub-cohorte (1 mm/mes) que durante el

resto del estudio, en el que los erizos de esta sub-cohorte tan solo crecieron 24,5 mm en 39 meses (unos 0,63 mm/mes).

La sub-cohorte 02 B por su parte mostró un crecimiento medio de 0,75 mm/mes. Antes de comenzar el estudio (entre agosto de 2002, cuando se supone que los erizos de esta cohorte fueron reclutados y junio de 2004, primer mes de estudio) los erizos de esta sub-cohorte crecieron 20,67 mm en 24 meses, es decir unos 0,86 mm/mes. Durante el estudio los erizos de esta cohorte aumentaron de talla hasta alcanzar los 46,79 mm del mes de junio. En este tiempo crecieron 25,62 mm en 36 meses, es decir unos 0,71 mm/mes.

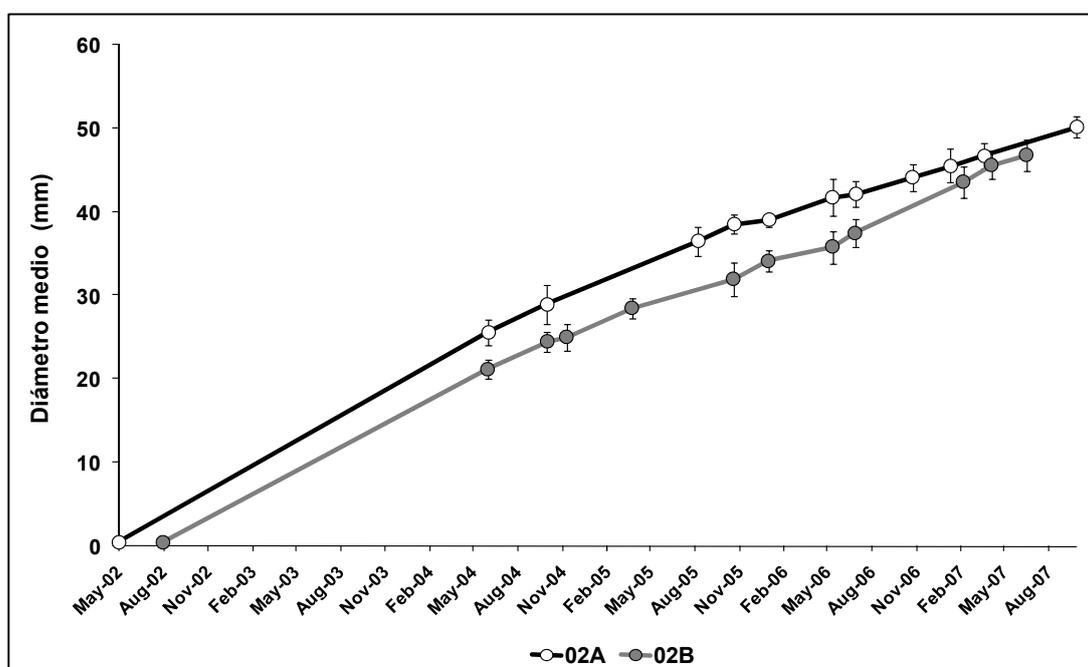


Figura 4.3.3.1.15. Crecimiento de las sub-cohortes 02A y 02B. Se ha supuesto un diámetro inicial post-reclutamiento de 0,5 mm y las siguientes fechas de reclutamiento para ambas sub-cohortes: 02A (15/5/2002) y 02B (15/8/2002).

SUB-COHORTE 02 A

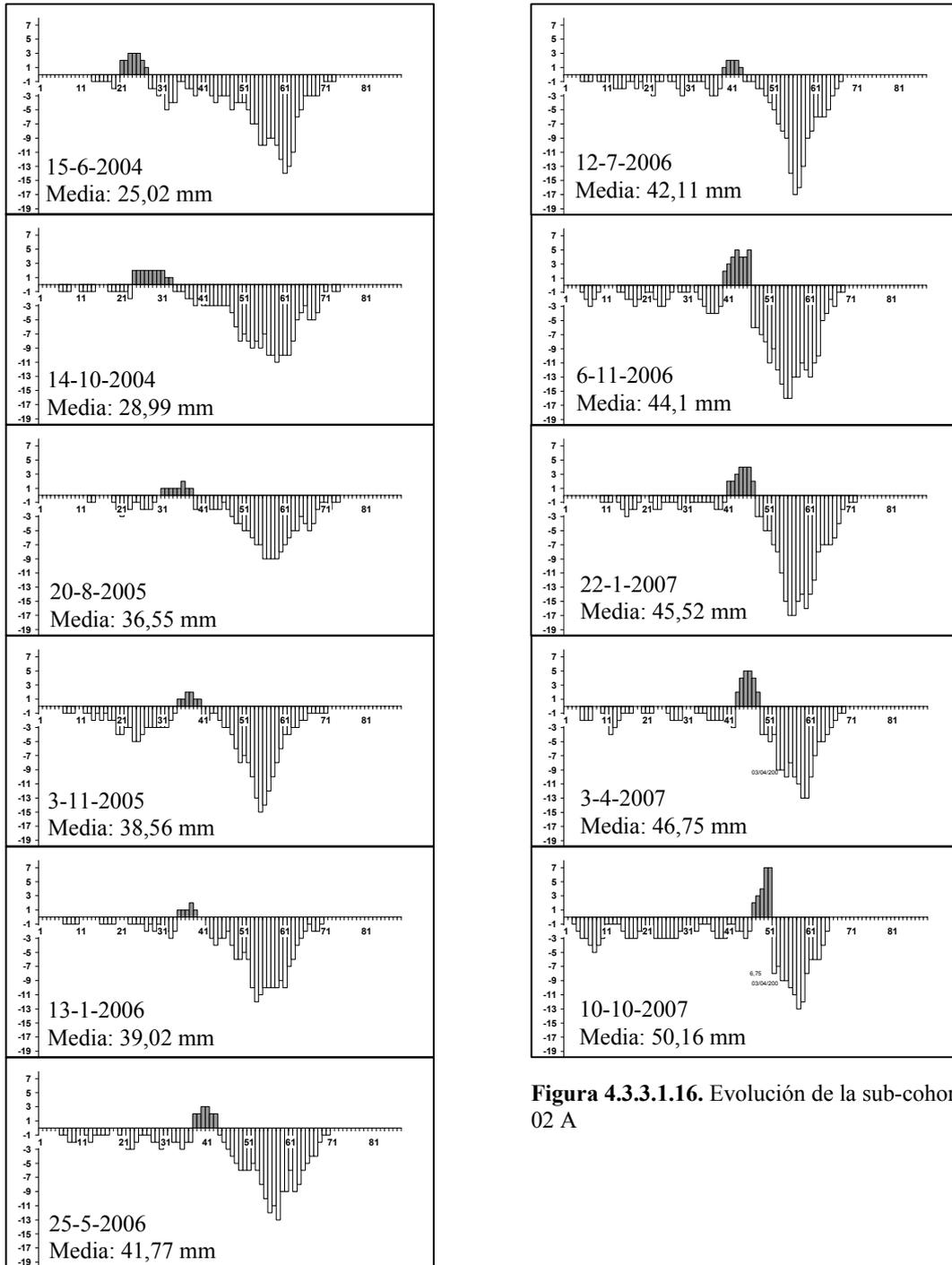


Figura 4.3.3.1.16. Evolución de la sub-cohorte 02 A

SUB-COHORTE 02 B

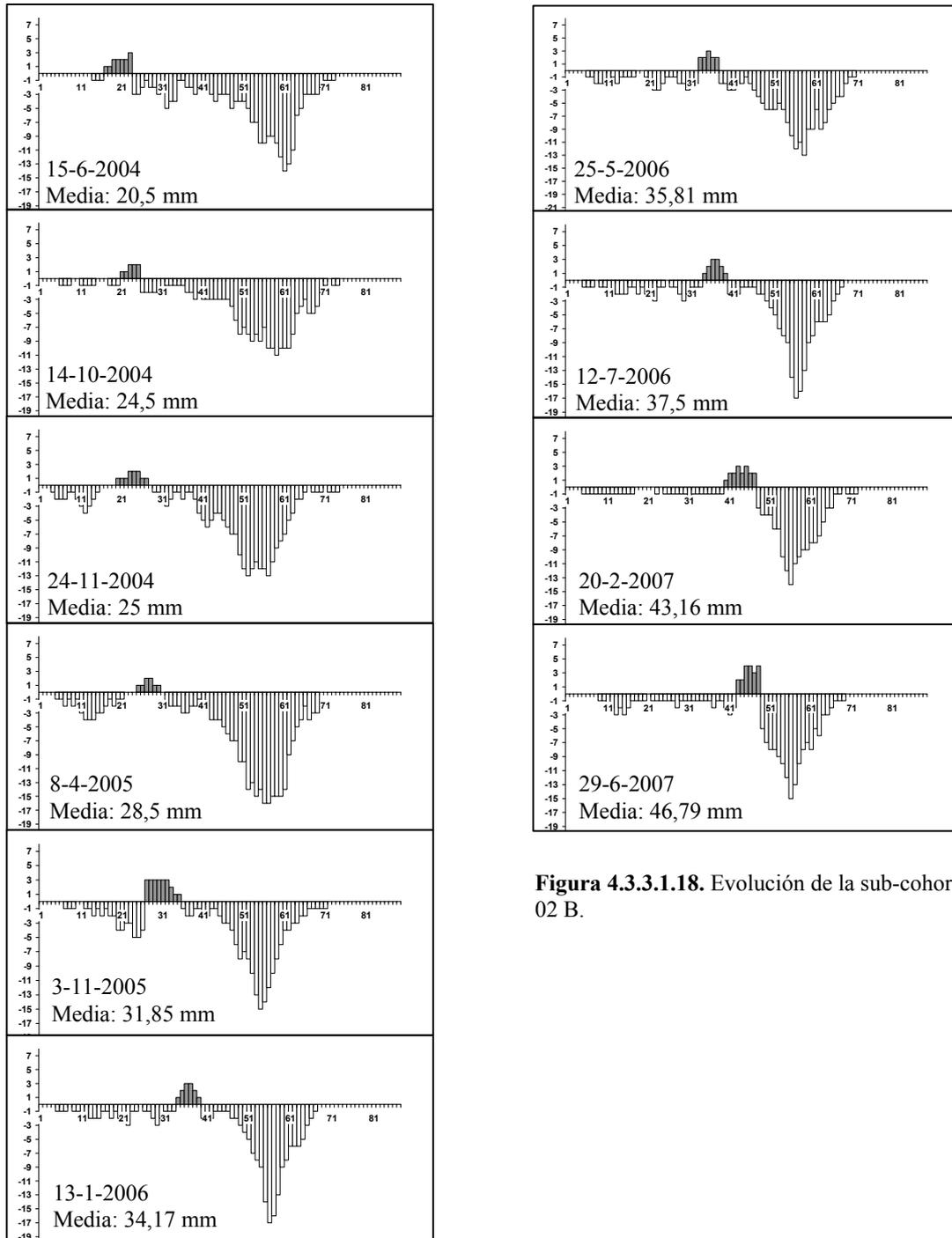


Figura 4.3.3.18. Evolución de la sub-cohorte 02 B.

4.3.3.1.7. Cohorte 01

La cohorte 01 comienza con un valor medio de $32,57 \pm 1,7$ mm en el mes de junio de 2004 y aparece formando una doble distribución normal, que se ha unido en una sola para facilitar su seguimiento a lo largo del periodo de estudio (Figura 4.3.3.1.20). A diferencia de las otras cohortes analizadas hasta el momento, la cohorte 01 se ha seguido sin dividir en sub-cohortes ya que son muy pocas las ocasiones en las que la doble distribución se aprecia de manera tan definida como en este mes.

Tras el mes de junio, la cohorte formada por los erizos asentados en el año 2001 reaparece en los meses de septiembre de 2004 ($33,17 \pm 2,19$ mm) y noviembre de 2004 ($34,5 \pm 2,97$ mm). En el 2005 aparece por primera vez en el mes de febrero ($35,89 \pm 2,65$ mm), marzo ($35 \pm 1,55$ mm), abril ($37,5 \pm 1,57$ mm) y mayo ($37 \pm 1,55$ mm) de 2005. La presencia de altibajos en la evolución de la cohorte es lógica si se tiene en cuenta la variabilidad natural de las muestras que además se ve incrementada por la presencia de dos sub-cohortes solapadas en una sola.

La evolución de la cohorte 01 continúa en los meses de julio ($39 \pm 0,85$ mm), agosto ($41,23 \pm 1,22$ mm), noviembre ($42,62 \pm 1,09$ mm) y diciembre ($43,16 \pm 1,28$ mm) de 2005.

En el año 2006 la cohorte 01 aparece en muchas ocasiones unidas a erizos de la cohorte 00 y en general al grupo de erizos con tallas comprendidas entre los 50 y los 70 mm que forman más de la mitad de los individuos analizados, lo que dificulta de manera importante su seguimiento a lo largo de este año y especialmente durante el año siguiente. No obstante, en enero de 2006 la cohorte 01 aparece aún claramente separada del resto de cohortes, si bien el elevado diámetro medio de este mes $44,89 \pm 1,7$ mm, más de 1,5 mm por encima de lo observado en el mes de diciembre hace sospechar que se encuentre ligeramente desplazada hacia la derecha. Este extremo queda comprobado en los meses de febrero y marzo, donde la cohorte 01 aparece unida a la cohorte 00, pero aún lo suficientemente separada de esta como para poder determinarse, con un valor medio de $44,17 \pm 1,69$ mm y $44,16 \pm 0,72$ mm respectivamente.

A partir de aquí la cohorte 01 se funde con el resto de cohortes de erizos con diámetros superiores formando un gran grupo de erizos con tallas comprendidas entre los 45 y los 75 mm de diámetro. No obstante, a pesar de que la cohorte no vuelve a aparecer claramente separada de las cohortes de años anteriores, aún es posible determinar mediante el método de Bhattacharya (1967) su diámetro medio en varios meses. Este es el caso de noviembre de 2006 en el que la cohorte 01 se determina claramente a la derecha de la cohorte 02 y con un valor medio de $48,49 \pm 1,54$ mm. Le siguen los meses de febrero de 2007 ($50,59 \pm 2,04$ mm), abril ($50,85 \pm 2,47$ mm), mayo ($50,94 \pm 2,05$ mm), agosto ($52,84 \pm 2,29$ mm) y finalmente octubre ($53,28 \pm 1,56$ mm). Es importante señalar que las cohortes de más de 50 mm no han sido tenidas en cuenta a la hora de calcular los parámetros de crecimiento.

La cohorte 01 creció una media de 0,7 mm/mes, si bien como en el resto de cohortes el crecimiento fue más rápido en los primeros meses (Figura 4.3.3.1.19). Desde su asentamiento (en julio del 2001) hasta el mes de junio de 2004 los erizos de esta cohorte crecieron una media de 0,93 mm/mes, mientras que en los siguientes quince meses los erizos de esta cohorte crecieron 0,66 mm/mes. Finalmente, en los últimos veintitres meses el crecimiento fue de 0,44 mm/mes.

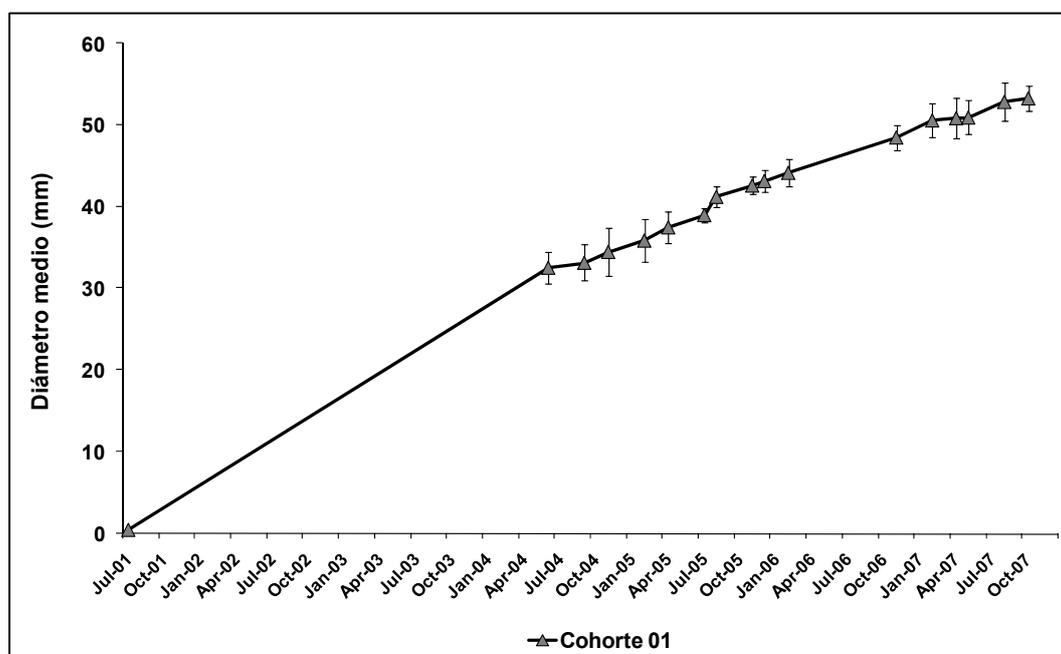


Figura 4.3.3.1.19. Crecimiento de la cohorte 01. Se ha supuesto un diámetro inicial post-reclutamiento de 0,5 mm y el 1 de julio de 2001 como fecha inicial de reclutamiento.

COHORTE 01

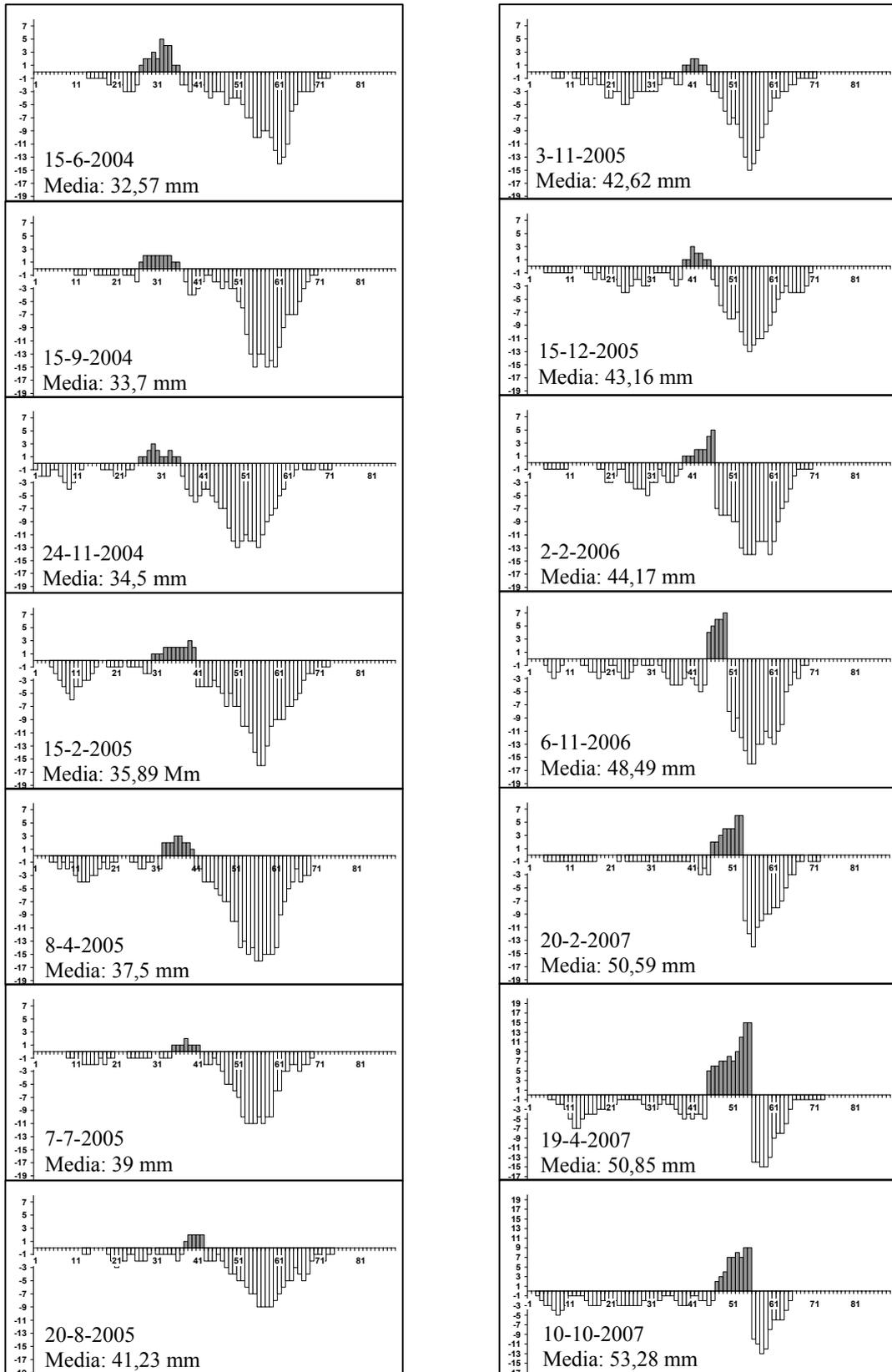


Figura 4.3.3.1.20. Evolución de la cohorte 01

4.3.3.1.8. Cohorte 00

Formada por erizos con diámetros comprendidos entre los 36 y los 43 mm, la cohorte 00 fue identificada en el mes de junio de 2004 con un tamaño medio de $39,7 \pm 1,54$ mm (Figura 4.3.3.1.21).

Durante los meses de verano incrementa su diámetro medio, alcanzado un valor medio de $41,09 \pm 1,76$ mm en el mes de septiembre y de $43,19 \pm 1,68$ mm en el mes de noviembre, mes en el que aparece superpuesta con la cohorte 99 y muy cerca del grueso de erizos compuesto por tallas de entre 51 y 60 mm.

En el año 2005 aparece por primera vez en el mes de febrero, con un valor medio de $43,75 \pm 2,68$ mm formando una distribución normal definida compuesta por erizos de entre 38 y 47 mm, que reaparecen también de manera clara en el mes de marzo con un valor medio de $44 \pm 1,88$ mm y en abril ($45,17 \pm 1,69$ mm), si bien en este mes la mitad de la cohorte se encuentra solapada con erizos de la cohorte 99. Se vuelve a identificar por última vez en el año 2005 en el mes de noviembre ($47,46 \pm 1,45$ mm) donde aparece unida a la cohorte 99.

En el año 2006 aparece en el mes de marzo, ya completamente unida al grupo de tallas formado por los erizos más longevos, aunque aún forma una distribución que por su posición y diámetro medio ($49,08 \pm 2,09$ mm) se identifica como formada por erizos de la cohorte 00. Reaparece en el mes de junio ($49,98 \pm 2,27$ mm) y finalmente septiembre ($51,44 \pm 1,31$ mm) y noviembre ($52,31 \pm 1,52$ mm).

La tasa de crecimiento medio de la cohorte 00 fue de 0,69 mm/mes (Figura 4.3.3.1.21). Desde su asentamiento (aproximadamente en julio del 2000) hasta el mes en que fue detectada por primera vez la tasa fue de 0,84 mm/mes, mientras que durante el periodo de estudio esta se redujo hasta los 0,43 mm/mes.

COHORTE 00

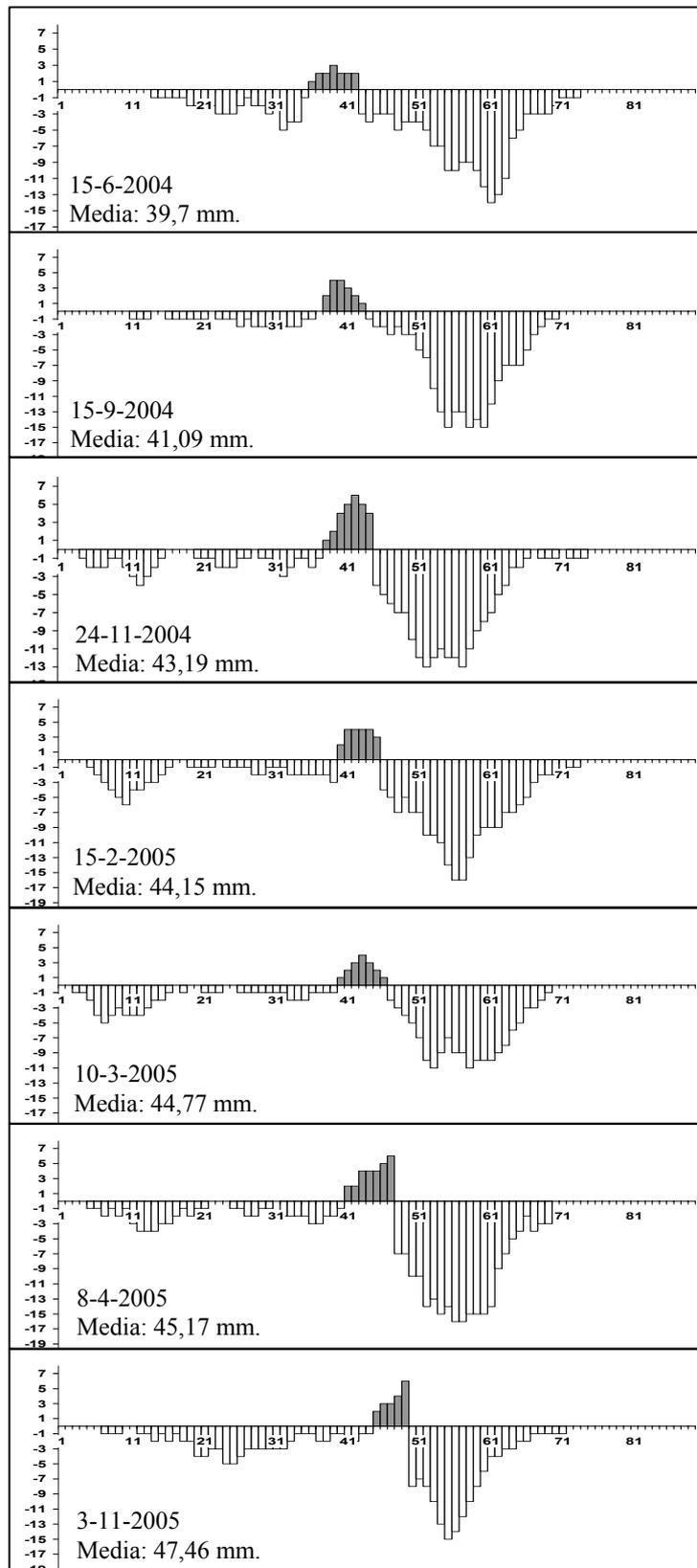


Figura 4.3.3.1.21. Evolución de la cohorte 00

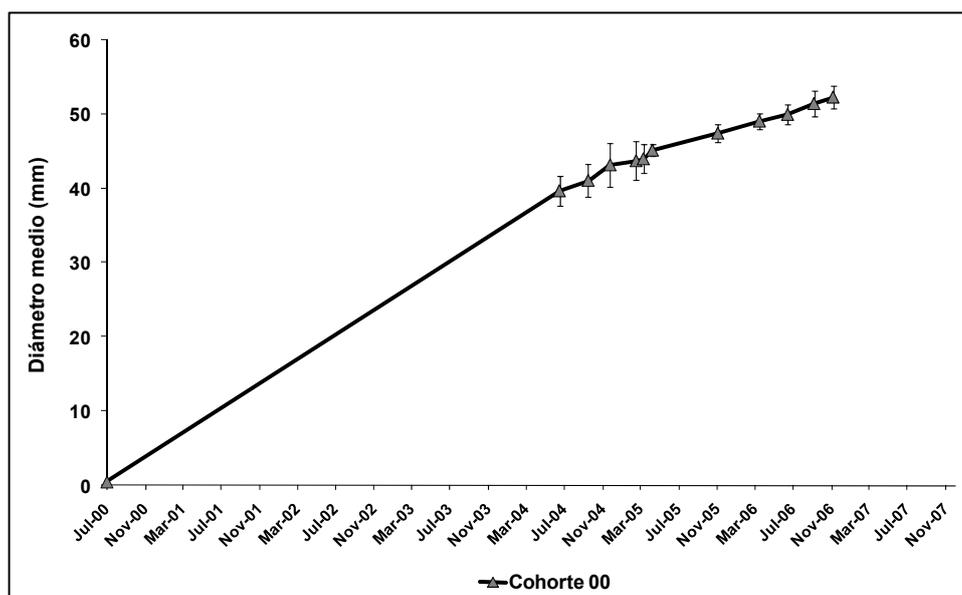


Figura 4.3.3.1.22. Crecimiento de la cohorte 00. Se ha supuesto un diámetro inicial post-reclutamiento de 0,5 mm y el 1 de julio del 2000 como fecha inicial de reclutamiento.

4.3.3.1.9. Cohorte 99

La cohorte 99 es la cohorte más antigua identificada en el estudio. Al comienzo del estudio (junio de 2004) estaba formada por erizos con una edad media de cinco años, un diámetro medio de $45,03 \pm 1,98$ mm, y tallas comprendidas entre los 41 y los 49 mm (Figura 4.3.3.1.23). Durante los meses de verano experimenta un importante crecimiento a pesar de su avanzada talla y alcanza los $47,69 \pm 1,56$ mm en el mes de septiembre, para después volver a aparecer en los meses de noviembre ($49,34 \pm 2,21$ mm) y diciembre ($50,23 \pm$ mm), en los que aparece desplazada hacia la derecha y enero de 2005, con un valor más moderado ($48,70 \pm 2,84$ mm).

De los tres meses se escogió unir noviembre con enero por ser un valor intermedio entre las cohortes con diámetros medios más elevados (como diciembre y noviembre) y otras con valores menores (como el observado en octubre o en la cohorte anterior a la última de diciembre). Tras el mes de enero, aparece abril ($49,58 \pm 1,78$ mm) y por último, septiembre ($52,33 \pm 1,77$ mm). Los crecimientos mostrados por la cohorte 99 se muestran en la Figura 4.3.3.1.24.

COHORTE 99

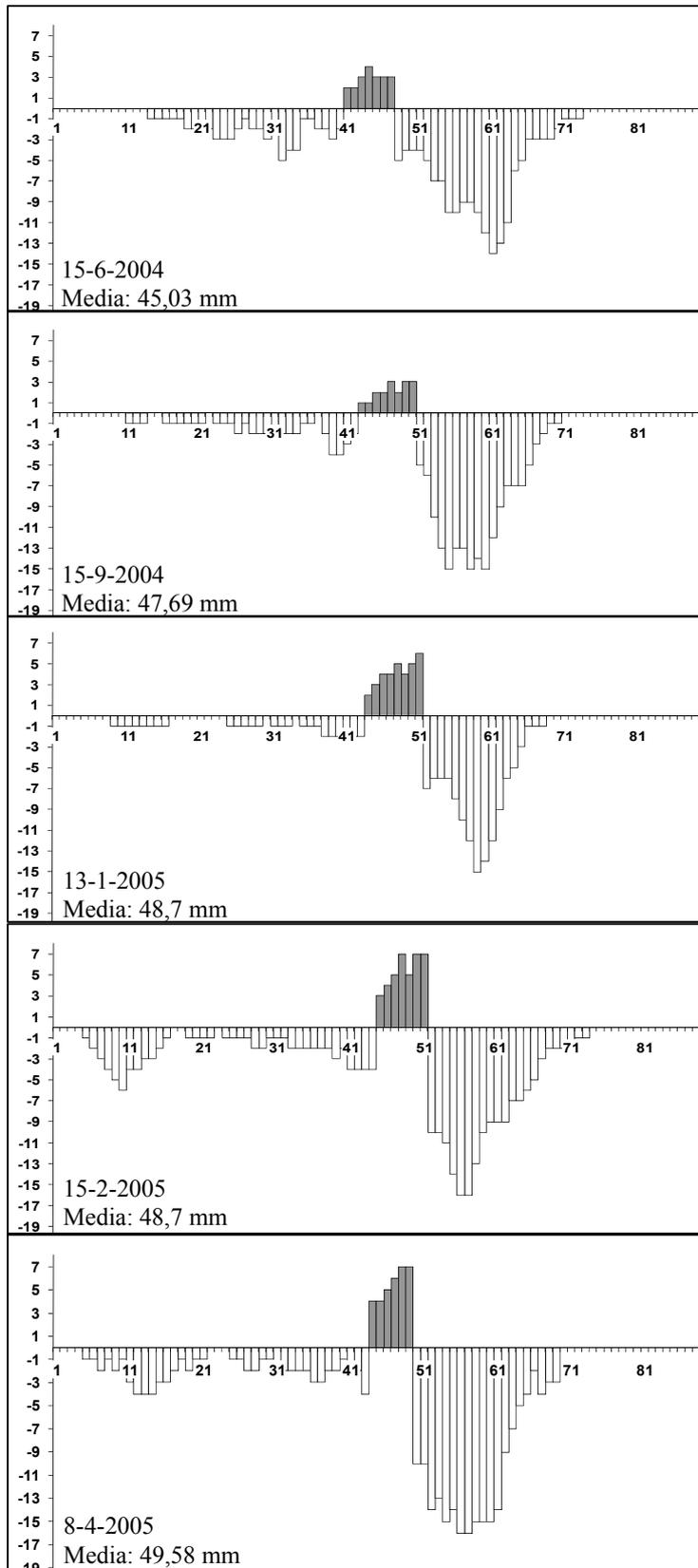


Figura 4.3.3.1.23. Evolución de la cohorte 99.

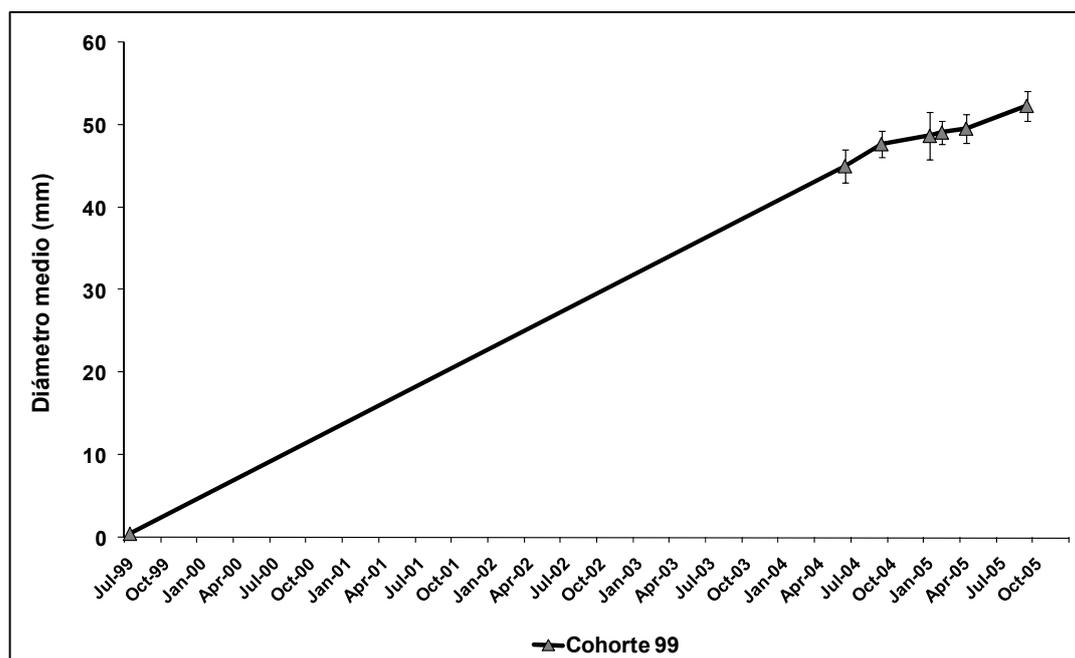


Figura 4.3.3.1.24. Crecimiento de la cohorte 99. Se ha supuesto un diámetro inicial post-reclutamiento de 0,5 mm y el 1 de julio de 1999 con fecha inicial de reclutamiento.

4.3.3.2. Datos de edad-diámetro y tasas de crecimiento

Una vez identificadas las cohortes en los treinta y tres meses de muestreo y realizado su seguimiento se obtienen los datos de edad diámetro (Figura 4.3.3.2.1) y los intervalos de crecimiento (Figura 4.3.3.2.2) que se utilizaran en el cálculo de los parámetros de crecimiento para los distintos modelos.

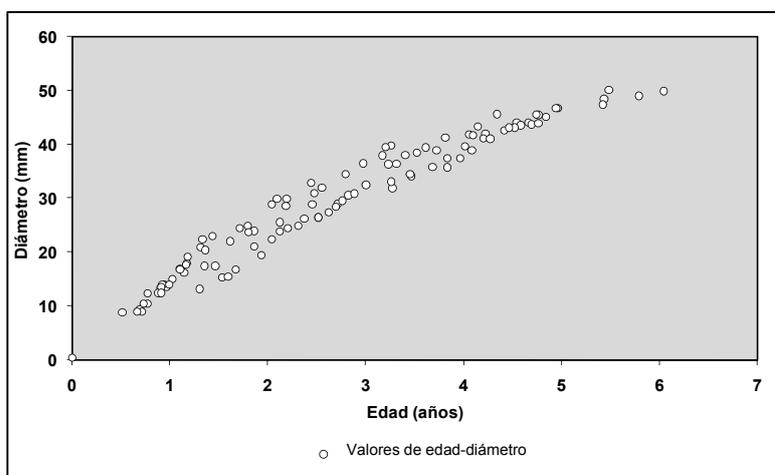


Figura 4.3.3.2.1. Valores de edad-diámetro para cada una de las componentes gaussianas de las nueve cohortes en los treinta y tres meses de muestreo.

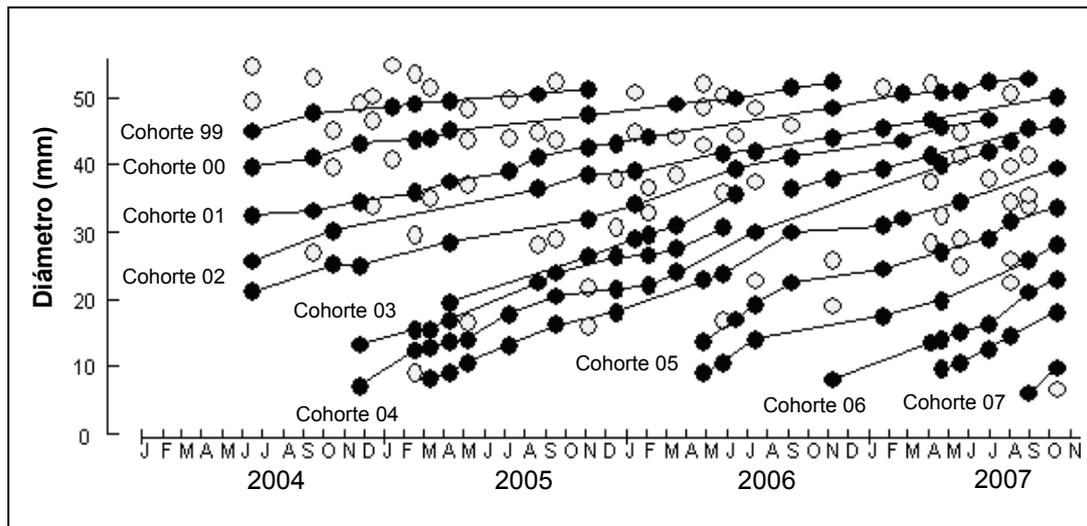


Figura 4.3.3.2.2. Unión definitiva de medias para las nueve cohortes (incluyendo sub-cohortes) seguidas en el estudio. Los puntos negros son los meses en los que el valor medio fue seleccionado, mientras que los puntos grises representan los valores medios que no han sido seleccionados, por ser demasiado bajos o demasiado elevados.

La Figura 4.3.3.2.1 muestra los valores de edad-diámetro para todas las distribuciones gaussianas determinadas por el método de Battacharya en las treinta y tres distribuciones de tallas disponibles (una por mes muestreado). De esta Figura se han eliminado los valores de menos de 9 mm y los valores de más de 50 mm de diámetro, tal y como se ha explicado en el punto 4.3.2.3.

La Figura 4.3.3.2.2 por su parte presenta los valores medios de todas estas distribuciones (círculos negros y grises), así como la conexión de medias realizada entre aquellos valores medios que mostraban una evolución más plausible. De esta forma, para cada cohorte y sub-cohorte se consigue una evolución con intervalos de crecimiento (representados por líneas negras) que son los que se emplearan en el cálculo de los parámetros de crecimiento. En esta Figura se observa claramente como la tasa de crecimiento de los erizos decrece a medida que se incrementa el tamaño inicial de los erizos .

Una vez seleccionado los valores que presentaban una mejor evolución en función de los criterios expuestos en el punto 4.3.2.2, se obtienen el crecimiento de cada cohorte y sub-cohorte (Figura 4.3.3.2.3), así como el valor medio de la tasa de crecimiento para cada una de ellas (4.3.3.2.4).

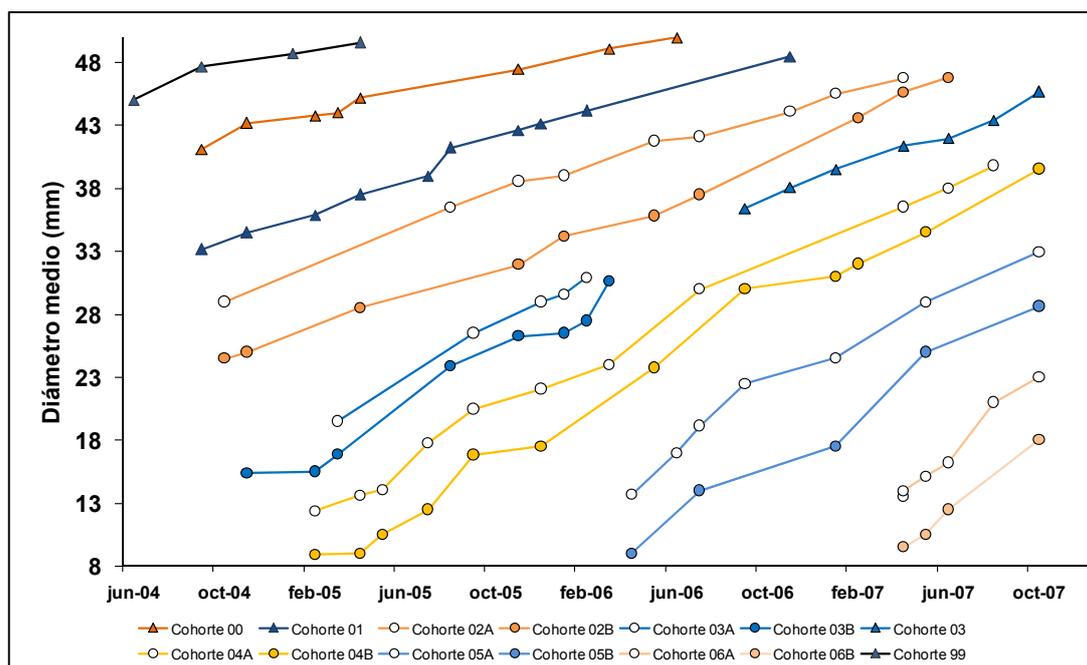


Figura 4.3.3.2.3. Evolución del diámetro de las ocho cohortes empleados en los modelos basados en intervalos de crecimiento. La cohorte 07 no ha sido incluida porque sus intervalos de crecimiento se producen desde valores iniciales menores a los 9 mm de diámetro. Tampoco se han introducido los incrementos producidos desde diámetro iniciales por encima de los 50 mm.

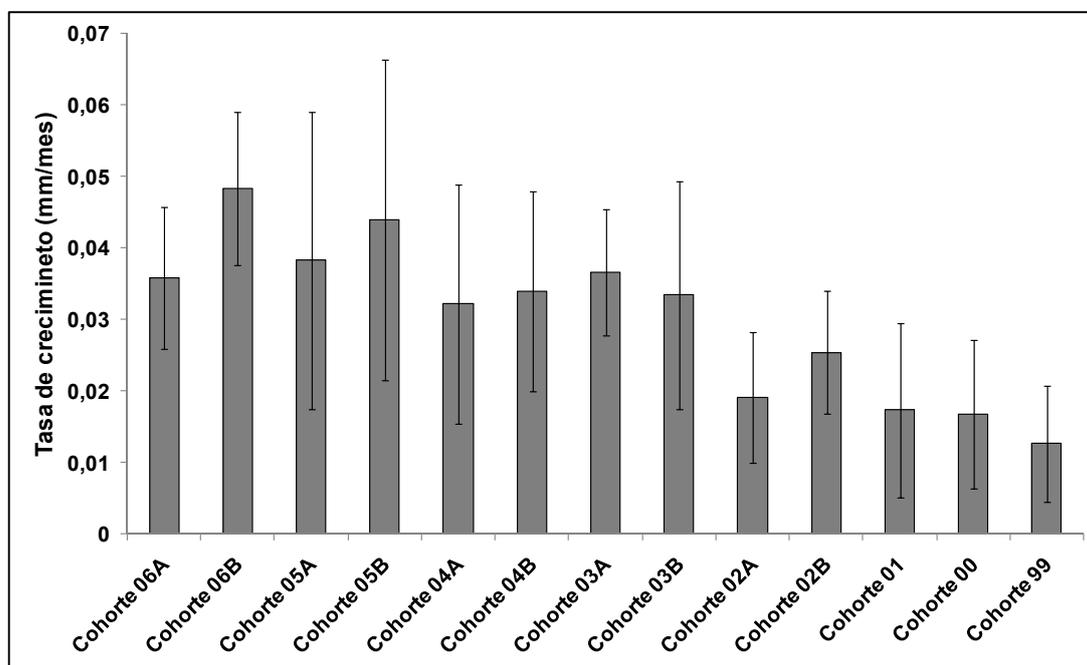


Figura 4.3.3.2.4. Valores medios de la tasa de crecimiento de las diferentes cohortes y sub-cohortes. Las barras de error representan la desviación estándar.

4.3.3.3. Modelos de crecimiento

Como se ha explicado, el método de seguimiento de cohortes permite calcular el crecimiento de dos maneras distintas:

- Mediante los intervalos de crecimiento
- Mediante los datos de edad-diámetro

4.3.3.3.1. Modelos de crecimiento basados en los intervalos de crecimiento

Método de Gulland y Holt

El método de Gulland y Holt (1959) consiste en realizar una regresión lineal de los intervalos de crecimiento (variable dependiente) frente al diámetro inicial, a partir de la cual se calculan los parámetros de crecimiento L_{∞} y K para la curva de Von Bertalanffy. El análisis de las tasas de crecimiento obtenidas mediante la conexión de medias con la ayuda del programa FISHAT II permite realizar este análisis de regresión lineal (Figura 4.3.3.3.1).

Inicialmente, se obtuvo un L_{∞} de 72,85 mm de diámetro y un valor para el parámetro K de 0,256. No obstante, tras excluir del estudio los valores más extremos (puntos negros en la Figura 4.3.3.3.1) el L_{∞} se incrementó hasta los 76 mm de diámetro, mientras que el valor de K se redujo a 0,229. El R^2 de la recta de regresión, facilitada por el programa en otra ventana es de 0,2534.

Además de facilitar el modelo de crecimiento, el análisis de Gulland y Holt realizado por el programa FISHAT II permite analizar la estacionalidad del crecimiento, mediante el análisis de los residuos. Este análisis, muestra que existe una estacionalidad significativa, aunque pequeña, con un valor de $C < 0,2$ y un *Winter-point* situado en el mes de diciembre (Figura 4.3.3.3.2). La inclusión de los valores estacionales con un parámetro C

menor a 0,2 tiene un efecto muy limitado en la curva de Von Bertalanffy, que apenas muestra variaciones en su desarrollo (Figura 4.3.3.3).

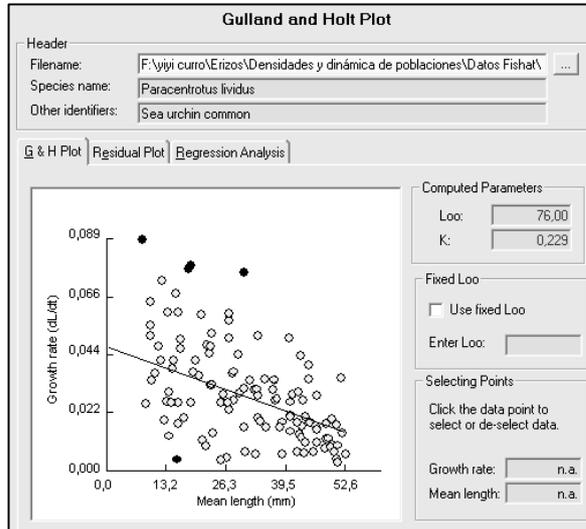


Figura 4.3.3.1. Imagen de la recta de regresión calculada a partir de los intervalos de crecimiento obtenidos por la herramienta de conexión de medias del programa FISAT II. Una vez obtenida la recta de regresión para las tasas de crecimiento elegidas (de color gris) se obtiene el valor de L_{∞} y K.

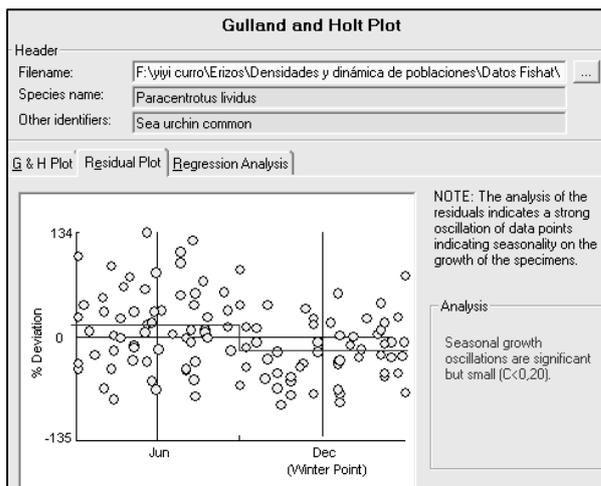


Figura 4.3.3.2. Análisis de los residuos. El análisis proporciona el Winter point (en este caso el mes de Diciembre) y el valor de C (menor de 0,2).

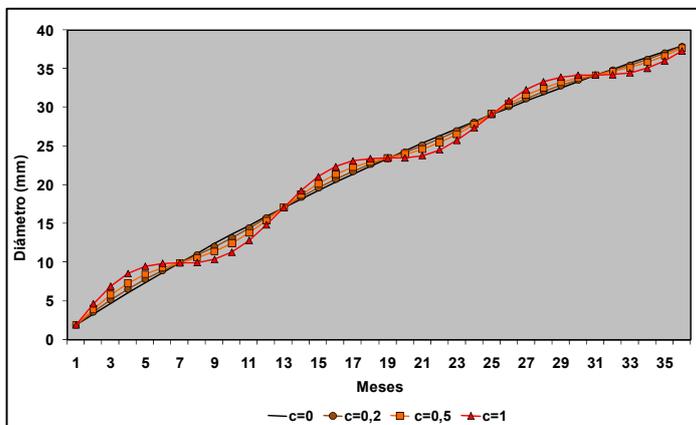


Figura 4.3.3.3. Evolución de la curva estacional de Von Bertalanffy (con los parámetros de L_{∞} y K estimados por el método de Gulland y Holt) durante los tres primeros años para cuatro valores distintos de C: 0; 0,2; 0,5 y 1.

Método de Appeldoorn

Partiendo de los intervalos de crecimiento obtenidos mediante la conexión de medias, se han calculado los parámetros de crecimiento para la curva de Von Bertalanffy empleando el método de Appeldoorn (1987). Para el cálculo de dichos parámetros es necesario introducir unos valores iniciales, así como acotar los posibles valores de cada parámetro con valores máximos y mínimos. En este caso se han aprovechado los valores de los parámetros obtenidos en el método de Gulland y Holt para introducirlos como valores iniciales.

Una vez introducidos los valores iniciales y los límites del proceso iterativo, el programa proporciona los valores de la curva, que además es dibujada (Figura 4.3.3.3.4.), así como el R^2 obtenido en la regresión no lineal obtenida por el algoritmo (Figura 4.3.3.3.5).

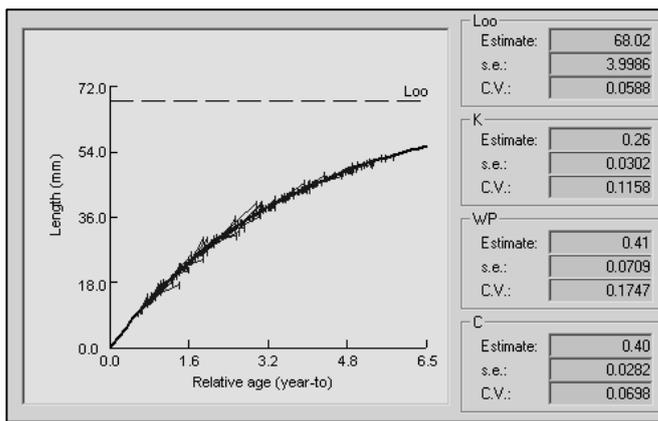


Figura 4.3.3.3.4. Ventana *Growth Curve* en la que se muestra el valor de los parámetros estimados, así como la curva trazada con estos parámetros. Los parámetros estimados son:

- $L_{\infty} \rightarrow 68,02 \pm 4 \text{ mm}$
- $K \rightarrow 0,26 \pm 0,03$
- $C \rightarrow 0,40 \pm 0,028 \text{ años}$
- $WP \rightarrow 0,41 \pm 0,071 \text{ años}$

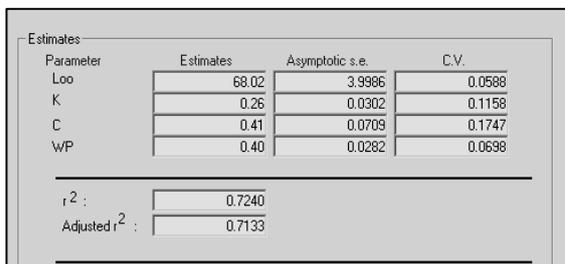


Figura 4.3.3.3.5. Ventana *Summary Statistics*. En esta ventana se muestran los parámetros de crecimiento en detalle, así como el valor del R^2 obtenido en la regresión no lineal. En este caso $R^2 = 0,724$

A diferencia de lo que ocurría con el método de Gulland y Holt en el que la estacionalidad era mínima, el método de Appeldoorn detecta una estacionalidad relativamente importante con un valor de C de 0,4. Hay que tener en cuenta que este método ajusta los parámetros

del modelo al crecimiento instantáneo observado, que lógicamente es muy sensible a la estacionalidad. De hecho, si realizamos la iteración sin incluir estacionalidad (introduciendo un valor de $C=0$) el R^2 del modelo cae en casi un punto, hasta el 0,63.

Esto significa que la estacionalidad del crecimiento en las poblaciones cántabras de *P. lividus* es importante y debe ser tenido en cuenta en los modelos utilizados, por lo que la curva de Von Bertalanffy estacional ha sido incluida en los modelos testados en base a datos de edad-diámetro.

4.3.3.3.2. Modelos de crecimiento basados en datos de edad-diámetro

Se testaron mediante el proceso de regresión no lineal del SPSS los siguientes modelos: Logístico, Von Bertalanffy, Von Bertalanffy estacional, Gompertz y Richards.

En la estimación de los parámetros para cada modelo se empleó el algoritmo de Levenberg-Marquadt. Los resultados del análisis se muestran en la Tabla 4.3.3.3.1. En esta tabla se muestran los valores obtenidos en el algoritmo para los distintos parámetros de crecimiento, así como el R^2 de la regresión.

MODELO	L_{∞}	Parámetro 1	Otros Parámetros	R^2
Logístico	41,466 ± 0,899 mm	$K= 2,472 \pm 0,254$		0,74
Von Bertalanffy	69,439 ± 2,392 mm	$K= 0,218 \pm 0,012$		0,973
Von Bertalanffy estacional	68,155 ± 4.3 mm	$K= 0.227 \pm 0.023$	✿ $C=0,4$ $W_p \rightarrow$ Diciembre	0.975
Gompertz	45,802 ± 0,824 mm	$K= 1,009 \pm 0,029$		0,968
Richards	76,318 ± 7,932 mm	$K=0,172 \pm 0,04$	$m=0,918 \pm 0,066$	0,970

Tabla 4.3.3.3.1. Parámetros de las curvas de crecimiento estimados para los distintos modelos. ✿ → Los parámetros de estacionalidad no han sido calculados en el análisis de regresión no lineal. Se han introducido los valores obtenidos con el método de Appeldorn.

Como consecuencia de los parámetros estimados, se dibujaron las curvas de la Figura 4.3.3.3.6 frente a los valores observados mediante el seguimiento de cohortes.

De los cuatro modelos escogidos, tan solo los dos modelos de Von Bertalanffy y el modelo de Richards presentan modelos con un sentido biológico.

Los modelos Logístico y de Gompertz presentan un L_{∞} demasiado bajo (41,466 y 45,802 respectivamente), que se encuentra por debajo incluso de la mediana de la distribución de tallas (que se sitúan en los 55 mm) y que en ningún caso constituye una talla máxima lógica. Además, la fase lenta característica de estos modelos no parece producirse en los erizos de la población de Laredo, que no solo no crecen más lento en los primeros meses de vida, sino que lo hacen más rápido. De esta forma, en los primeros dos años de vida estos modelos predicen diámetros bastante por debajo de lo observado en los erizos analizados.

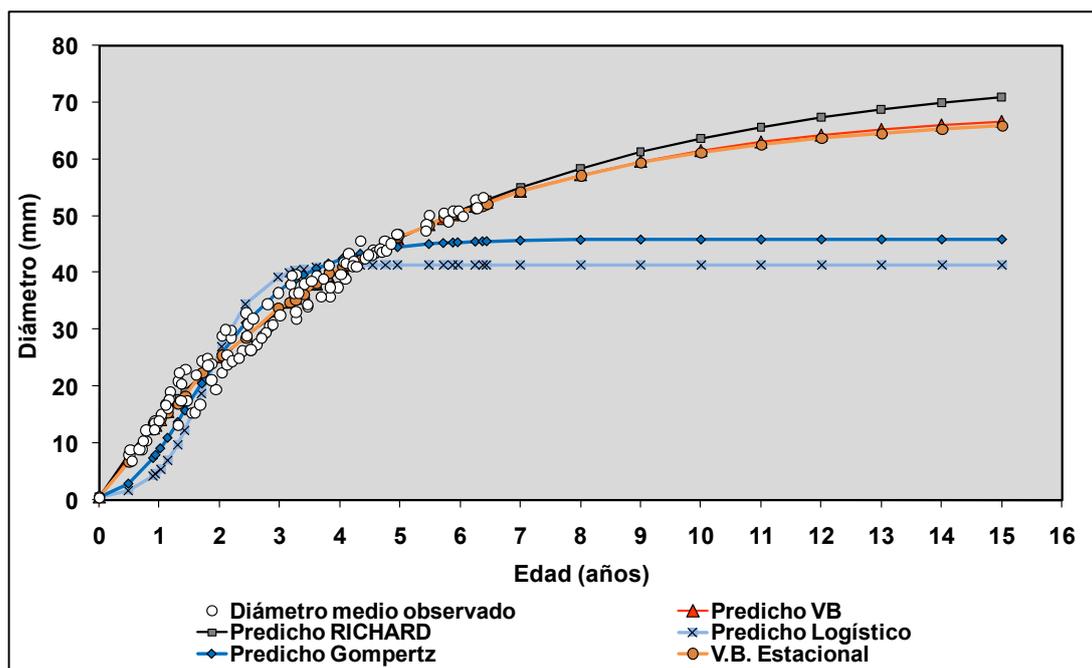


Figura 4.3.3.3.6. Representación de los distintos modelos con los parámetros de crecimiento de la Tabla 4.3.3.3.1.

Los modelos de Von Bertalanffy y Richards presentan elevados valores de R^2 , similares entre sí y superiores a los R^2 observados en los otros dos modelos, especialmente al observado en el modelo logístico que es de tan solo 0,74.

El modelo de Gompertz presenta un valor elevado de R^2 debido a la ausencia de valores observados en diámetros altos, pero presenta un valor demasiado bajo de L_{∞} .

Aunque el modelo de Richards puede presentar curvas con gran variedad de formas en función del valor del parámetro m , en este caso este valor ha sido de 0,918, muy cercano a 1. Como se ha visto en el capítulo de material y métodos, la función de Richards engloba a las otras funciones testadas aquí (Gompertz, Logística y Von Bertalanffy) en función del valor de m . Para un m cercano a uno, como el observado en este caso, la función de Richards adquiere una forma muy similar a la curva descrita por Von Bertalanffy, como por otro lado se aprecia en la Figura 4.3.3.3.6.

Por todo esto, el modelo descrito por Von Bertalanffy es el más apropiado para describir el crecimiento de *P. lividus* en la población analizada, si bien la Longitud máxima puede encontrarse entre los $69,439 \pm 2,392$ mm estimados para la ecuación de Von Bertalanffy, los $68,155 \pm 4,3$ mm de la curva estacional o los $76,318 \pm 7,932$ mm estimados para la ecuación de Richard.

Los valores de diámetro predicho por los dos modelos de Von Bertalanffy apenas presentan diferencias en sus valores medios y en la Figura 4.3.3.3.6 es muy difícil distinguirlos. Hay que tener en cuenta que aunque la estacionalidad en el crecimiento es muy importante en la predicción de incrementos instantáneos de talla y por lo tanto fundamentales en los métodos basados en intervalos de crecimiento, lo es en menor medida cuando se trata de estimar crecimientos anuales (como los observados en la Figura 4.3.3.3.6) donde las fases de crecimiento rápido del verano se compensan por las fases de crecimiento lento del invierno.

4.3.3.4. Análisis de la estacionalidad del crecimiento

El análisis de los intervalos de crecimiento mediante el método de Gulland y Holt y especialmente mediante el método de Appeldorn muestra que existe una importante estacionalidad en el crecimiento de las cohortes estudiadas. Este crecimiento estacional se

observa perfectamente en la Figura 4.3.3.4.1, que muestra la evolución en la tasa de crecimiento para cada uno de los meses del año. El crecimiento es máximo en los meses de verano (principalmente en julio y junio), con tasas de crecimiento en torno a los 0,035 mm/días. En invierno, por el contrario los crecimientos son mínimos, especialmente en el mes de enero, que presenta las tasas de crecimiento más bajas (0,016 mm/día).

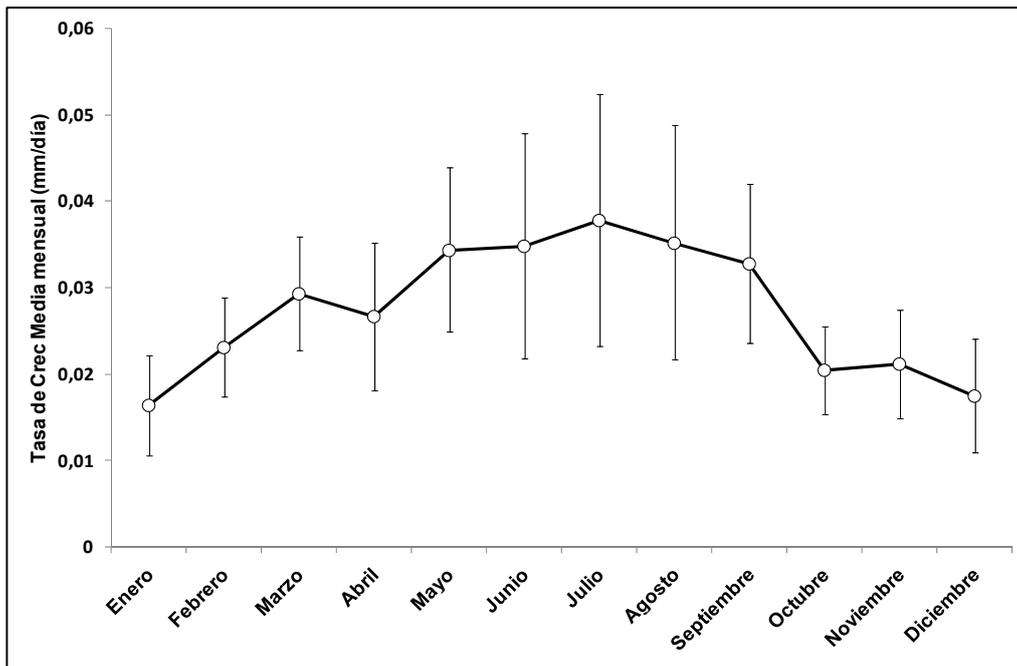


Figura 4.3.3.4.1. Evolución anual de la Tasa de crecimiento. Las barras de error representan un intervalo de confianza para la media del 95%.

Es importante destacar que los valores medios registrados en el conjunto de meses son en general elevados, con un valor medio de 0,0278 mm/día o lo que es lo mismo, unos 0,8 mm/mes. Esto es consecuencia del bajo diámetro inicial medio, que es de 31 mm (como consecuencia de la mayor presencia de cohortes con diámetros medios bajos).

Para analizar si las diferencias observadas en la Figura 4.3.3.4.1 en las tasas de crecimiento de los distintos meses son estadísticamente significativas se realizó un ANOVA (Tabla 4.3.3.4.1).

Previamente, se comprobó la normalidad y la homogeneidad de las varianzas. La variable tasa de crecimiento se transformó mediante la raíz cuadrada para cumplir la premisa de homocedasticidad (Tabla 4.3.3.4.2). Una vez realizada la transformación se realizó el análisis, con la variable *raiztasa* (obtenida de la raíz cuadrada de la tasa de crecimiento) como variable dependiente y el mes como factor. El análisis de completo con el análisis de comparación múltiple de Tukey (Tabla 4.3.3.4.3).

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	,071	11	,006	3,313	,000
Intra-grupos	,267	138	,002		
Total	,338	149			

Tabla 4.3.3.4.1. Resultado del ANOVA aplicado a la variable dependiente *raiztasa* con la variable *mes* como factor.

Estadístico de Levene	gl1	gl2	Sig.
1,255	11	135	,257

Tabla 4.3.3.4.2. Resultados del test de Levene sobre la homogeneidad de las varianzas del error

	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic
Ene	,990	,512	,728	,128	,074	,017	,161	,326	1,000	1,000	1,000
Feb		,985	,999	,646	,464	,152	,665	,917	1,000	1,000	1,000
Mar			1,000	,999	,992	,807	,998	1,000	,925	,903	,730
Abr				,996	,974	,721	,991	1,000	,982	,977	,893
May					1,000	,996	1,000	1,000	,501	,432	,244
Jun						1,000	1,000	1,000	,347	,286	,150
Jul							1,000	,943	,111	,083	,038
Ago								1,000	,515	,463	,284
Sep									,796	,750	,527
Oct										1,000	1,000
Nov											1,000

Tabla 4.3.3.4.3. Resultados del test de comparación múltiple de Tukey. La tabla muestra el nivel de significación de las diferencias observadas entre cada mes. Las parejas de meses que presentaron diferencias estadísticamente significativas han sido resaltadas en gris.

Las principales diferencias entre meses se producen entre julio y los meses invernales con menores valores en la tasa de crecimiento (enero y diciembre). Los meses de junio y agosto, sin embargo no muestran diferencias estadísticamente significativas con los meses invernales a pesar de mostrar valores medios en su tasa de crecimiento similares a los del

mes de julio. La razón debe buscarse en la gran variabilidad que existe en las tasas de crecimiento, como se aprecia en la amplitud de los intervalos de confianza que prácticamente alcanzan la mitad del valor medio para cada mes (Figura 4.3.3.4.1).

La gran variabilidad observada en la tasa de crecimiento es lógica si se tiene en cuenta que se han estudiado incrementos en cohortes con diferencias de diámetro de hasta 40 mm. Teniendo en cuenta la gran influencia del diámetro en la tasa de crecimiento era lógico esperar esta gran variabilidad.

El efecto conjunto del diámetro inicial y la tasa de crecimiento fue analizado mediante un ANCOVA (Tabla 4.3.3.4.4), con la tasa de crecimiento como variable dependiente, el mes como variable independiente y el diámetro inicial como covariable. En esta ocasión no fue necesario realizar la transformación de la raíz cuadrada, ya que la tasa de crecimiento presentaba homocedasticidad (Tabla 4.3.3.4.5).

Fuente	Suma de cuadrados tipo III	gl	Media cuadrática	F	Significación
Modelo corregido	,018 ^a	12	,001	11,294	,000
Intersección	,048	1	,048	370,469	,000
Diametroinic	,010	1	,010	79,874	,000
Mes	,005	11	,000	3,481	,000
Error	,018	137	,000		
Total	,151	150			
Total corregida	,035	149			

Tabla 4.3.3.4.4. Resultados del análisis normal de la covarianza (ANCOVA) sobre la variable dependiente tasa de crecimiento, con la variable *Diametroinic* como covariable y el *Mes* como factor. $R^2=0,497$

F	gl1	gl2	Significación
,641	11	136	,791

Tabla 4.3.3.4.5. Resultados del test de Levene sobre la homogeneidad de las varianzas del error

Los resultados muestran que la variable independiente *mes* tiene una influencia muy significativa en la variable dependiente *tasa de crecimiento*, independientemente de la covariable *diametroinic* que a su vez también tiene un efecto muy significativo sobre la variable dependiente tasa de crecimiento. Ambas variables explican casi el 50% de la varianza observada, con un R^2 de 0,497.

4.3.3.4.1. Efecto de la reproducción en la estacionalidad del crecimiento

Para estudiar el efecto de la reproducción en la estacionalidad del crecimiento se procedió a crear una nueva variable, *madurez*, con tres niveles de variación: Cohortes inmaduras, cohortes de madurez indeterminada y cohortes maduras.

La inclusión de las cohortes en una u otra categoría se realizó en función del diámetro inicial medio desde el que se produjeron las tasas de crecimiento y de la talla de primera madurez, que en los erizos analizados en el capítulo 3 se encontraba en torno a los 27 mm de diámetro.

De esta forma, las cohortes con diámetros medios menores o iguales a los 25 mm de diámetro (con la mayor parte de los erizos que las componen por debajo de la talla de primera madurez) se consideraron inmaduras. Cuando el diámetro medio de la cohortes se situó entre los 26 y los 29 mm de diámetro, con un porcentaje importante de los erizos en tallas cercanas a la talla de primera madurez, estas cohortes de consideraron de madurez indeterminada. Las cohortes con diámetros medios de 30 o más milímetros (con la mayor parte de los erizos que las componen por encima de los 27 mm de diámetro) se consideraron maduras.

Para testar el efecto de la reproducción sobre la tasa de crecimiento, se realizó un ANCOVA (Tabla 4.3.3.4.6) con dos factores: el *mes* y la *madurez*.

El diámetro inicial se introdujo como *covariable*, mientras que la variable dependiente fue la variable *raiztasa*, obtenida de la raíz cuadrada de la tasa de crecimiento. Se empleó la transformación para cumplir con la homogeneidad de las varianzas, que se analizó mediante el test de Levene (Tabla 4.3.3.4.7).

En el análisis de los datos solo se utilizaron los erizos maduros e inmaduros, mientras que los erizos de madurez indeterminada (con diámetros medios iniciales entre 26 y 29 mm) fueron excluidos del análisis.

Fuente	Suma de cuadrados tipo III	gl	Media cuadrática	F	Significación
Modelo corregido	,185 ^a	24	,008	7,325	,000
Intersección	,277	1	,277	262,757	,000
Diametroinic	,043	1	,043	40,545	,000
Madurez	,010	1	,010	9,266	,003
Mes	,045	11	,004	3,903	,000
Madurez * Mes	,019	11	,002	1,639	,098
Error	,114	108	,001		
Total	3,617	133			
Total corregida	,299	132			

Tabla 4.3.3.4.6. Resultados del ANCOVA sobre la variable dependiente *raiztasa* con el diámetro inicial (*Diametroinic*) como covariable y las variables *Mes* y *Madurez* como factores. $R^2=0,619$

F	gl1	gl2	Significación
,789	23	109	,738

Tabla 4.3.3.4.7. Resultados del test de Levene sobre la homogeneidad de las varianzas del error.

La variable *madurez* produce un efecto estadísticamente muy significativo en el valor medio de la variable dependiente *raiztasa* incluso sin el efecto producido por los distintos diámetros que presentan ambos grupos. La inclusión de esta variable en el análisis incrementa el porcentaje de varianza explicada por el modelo hasta el 61,9% ($R^2=0,619$).

La interacción del factor mes y el factor madurez no es estadísticamente significativa pesar de las diferencias observadas en la estacionalidad entre erizos maduros e inmaduros que se observan en la Figura 4.3.3.4.2.

En esta gráfica se observa como los erizos inmaduros incrementan notablemente su ritmo de crecimiento durante los meses estivales, mientras que los erizos maduros muestran una menor estacionalidad, con un descenso del crecimiento en los meses de mayo y junio.

Además, las diferencias entre ambos grupos de madurez en la tasa de crecimiento fueron analizadas mes a mes mediante la T de Student. Sorprendentemente se encontraron varios meses con diferencias significativas en los valores de crecimiento en función de la madurez. Estos meses han sido señalados en la Figura 4.3.3.4.2.

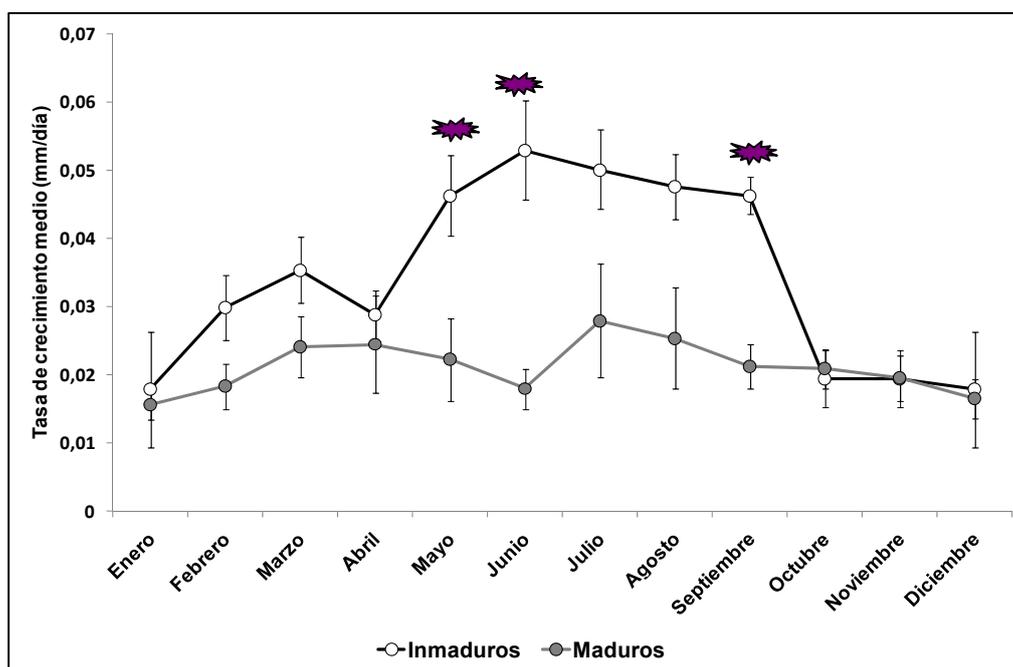


Figura 4.3.3.4.2. Variación estacional de la tasa de crecimiento en los erizos de tallas maduras e inmaduras. *→Meses con diferencias estadísticamente significativas entre ambos grupos. Las barras de error representan la desviación estándar.

Los meses de mayo y junio mostraron diferencias estadísticamente significativas, mientras que el mes de septiembre mostró diferencias estadísticamente muy significativas. El resto de meses no mostró diferencias significativas, si bien agosto estuvo muy cerca de hacerlo con un p-valor de 0,51.

Para comprobar si la estacionalidad tenía un efecto significativo en los erizos separados en función de su grado de madurez y si existían diferencias estadísticamente significativas entre los distintos meses dentro de cada uno de los dos grupos, se procedió a realizar un ANOVA para las tasas de crecimiento separadas en función de la madurez, así como un análisis post-hoc de Tukey.

El análisis de las tasas de crecimiento en los erizos inmaduros mostró un efecto estadísticamente muy significativo del mes (Tabla 4.3.3.4.8).

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	.007	11	.001	4.575	.000
Intra-grupos	.006	41	.000		
Total	.013	52			

Tabla 4.3.3.4.8. Resultados del ANOVA para los erizos inmaduros con la tasa de crecimiento como variable dependiente y el mes como factor.

El análisis post-hoc de Tukey muestra que las diferencias observadas se producen entre el mes de junio y el resto de meses. Este mes mostró diferencias significativas con los meses de enero, abril y diciembre y muy significativas con octubre y noviembre.

El análisis de las tasas de crecimiento realizado sobre la variable *raiztasa* (para cumplir la premisa de homogeneidad de las varianzas) en los erizos maduros sin embargo no mostró una estacionalidad estadísticamente significativa, como se observa en la Tabla 4.3.3.4.9.

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	.007	11	.001	.377	.961
Intra-grupos	.119	70	.002		
Total	.126	81			

Tabla 4.3.3.4.9. Resultados del ANOVA para los erizos maduros con la variable *raiztasa* como variable dependiente y la variable mes como factor.

La ausencia de estacionalidad observada puede estar relacionado con las limitaciones del método empleado (seguimiento de cohortes) en las tallas más elevadas de crecimiento más lento.

Cuanto más alta es la talla, más lento era el crecimiento y más difícil su observación, por lo que normalmente era necesario un mayor tiempo antes de detectar el incremento del diámetro. Esto hace que para las tallas mayores la estacionalidad sea más difícil de detectar. Además, la variabilidad en el crecimiento es mucho menor y por lo tanto el efecto de los posibles errores también tienen una mayor influencia. Por esta razón, el análisis de los erizos maduros se repitió, eliminando las tallas más grandes (con diámetros iniciales superiores a los 45 mm).

Los resultados del análisis se observan en la Tabla 4.3.3.4.10, mientras que la evolución del valor en la tasa de crecimiento se muestra en la Figura 4.3.3.4.3.

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	.003	11	.000	2.377	.020
Intra-grupos	.005	47	.000		
Total	.007	58			

Tabla 4.3.3.4.10. Resultados del ANOVA para los erizos maduros con diámetros iniciales inferiores a los 46 mm, con la tasa de crecimiento como variable dependiente y la variable mes como factor.

Los resultados del nuevo análisis muestran una estacionalidad estadísticamente significativa de la tasa de crecimiento en los erizos maduros una vez eliminadas del análisis los diámetros iniciales más elevados, si bien el análisis post-hoc de Tukey no mostró diferencias significativas en la tasa de crecimiento entre los distintos meses en ningún caso.

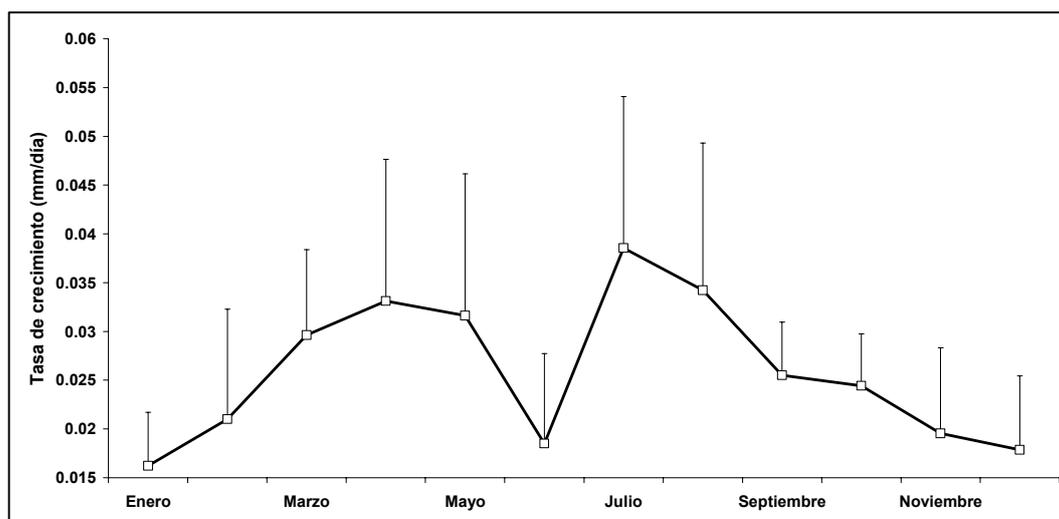


Figura 4.3.3.4.3. Evolución de la tasa de crecimiento para los erizos maduros con diámetros iniciales inferiores a los 46 mm. Las barras de error representan la desviación estándar.

A diferencia de los erizos inmaduros, en los que la variación en las tasas de crecimiento no muestra interrupciones (con máximos en verano y mínimos en invierno), las tasas de crecimiento de los erizos maduros muestran una estacionalidad interrumpida durante los meses de mayo y junio. Esta interrupción, que ya se observaba en la Figura 4.3.3.4.2, se

hace más clara tras la eliminación de los intervalos de crecimiento para los diámetros más elevados.

Durante estos meses, las tasas de crecimiento no continúan con su ascenso, como ocurre en los erizos inmaduros, sino que se mantienen e incluso desciende durante el mes de junio, alcanzando valores medios cercanos a los de los meses invernales. Esta pausa en el incremento del crecimiento, coincide con los meses de recuperación gonadal tras la puesta de primavera y es especialmente intensa en el mes de junio, coincidiendo con el mes de mayor actividad en las gónadas (ver Capítulo 3).

4.3.3.4.2. Efecto de la Temperatura en la tasa de Crecimiento

Como se ha observado, existe una fuerte estacionalidad en los intervalos de crecimiento. Aunque son muchas las variables con efecto sobre el crecimiento que pueden variar a lo largo del año (como la reproducción, la disponibilidad de alimento, el hidrodinamismo, el fotoperiodo, etc.), la temperatura es sin duda una de las más importantes (Le Gall, 1990; Fernández y Caltagirone, 1994). Además, a diferencia de las otras variables mencionadas es fácil de medir, por lo que su influencia ha sido analizada con detalle. Para ello se han utilizado los datos de temperatura de la bolla oceanográfica de Bilbao, mencionada en el Capítulo 3, obteniéndose los valores medios mensuales de temperatura para cada mes y año del estudio.

La evolución de la temperatura y la tasa de crecimiento se muestran en la Figura 4.3.3.4.4.

Además, el efecto de la temperatura sobre la tasa de crecimiento se ha estudiado mediante un análisis de regresión lineal, con la variable temperatura como variable independiente y la tasa de crecimiento como variable dependiente. La relación entre ambas variables se muestra en las Figuras 4.3.3.4.4 y 4.3.3.4.5, mientras que los resultados del análisis se muestran en la Tabla 4.3.3.4.11.

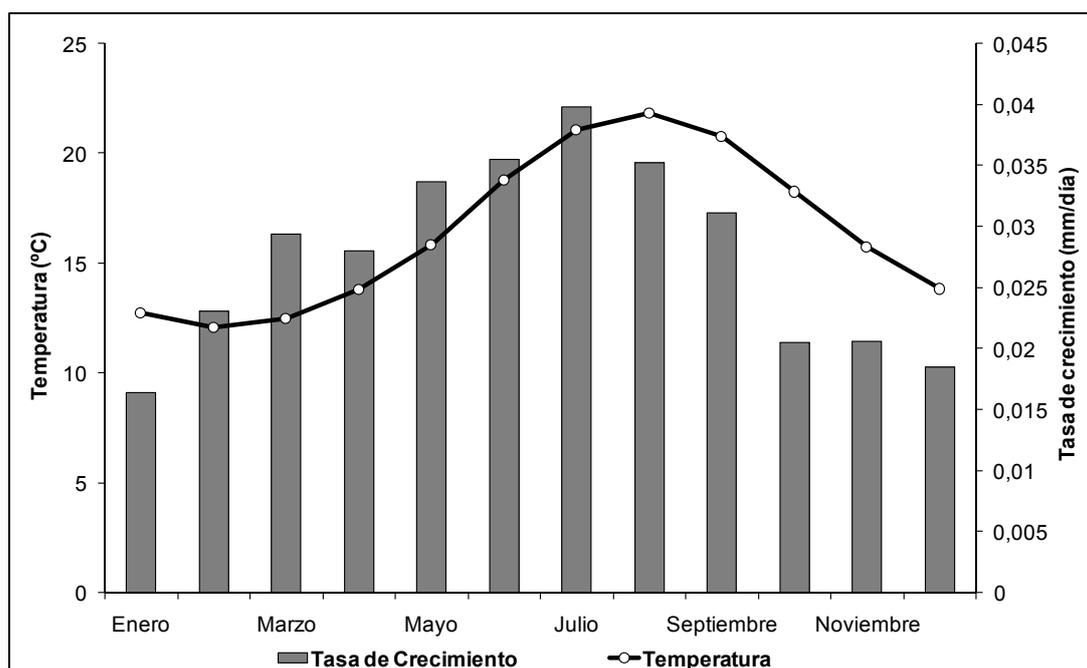


Figura 4.3.3.4.4. Evolución de las Temperaturas medias mensuales (periodo 2004-2008) y de la tasa de crecimiento a lo largo del año.

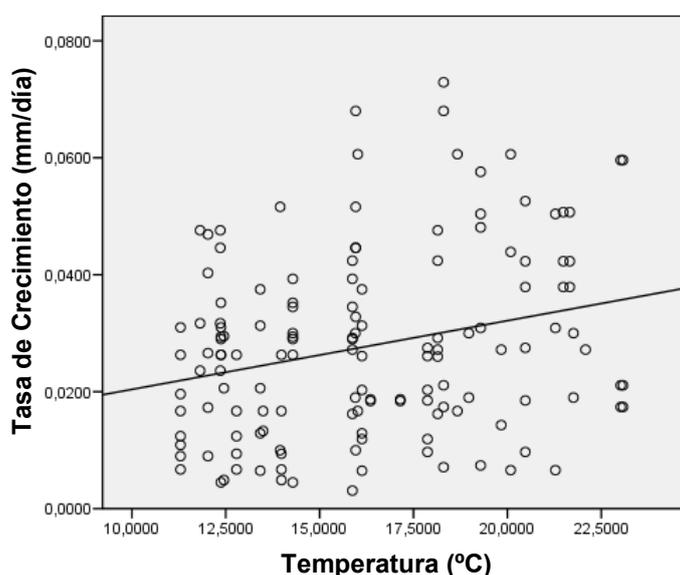


Figura 4.3.3.4.5. Representación de los valores observados frente a los valores predichos por el modelo de regresión de Tabla 4.3.3.4.10.

Ecuación	Resumen del modelo					Estimaciones de los parámetros	
	R cuadrado	F	gl1	gl2	Sig.	Constante	b1
Lineal	,066	9,836	1	139	,002	,009	,001

Tabla 4.3.3.4.11. Resumen del modelo de regresión lineal. Incluye los valores de los parámetros predichos, el valor del R^2 (0,066) y el nivel de significación.

Para tratar de analizar mejor el efecto de la temperatura sobre la tasa de crecimiento se procedió a separar los intervalos de crecimiento en función de la madurez. El análisis de la relación entre la temperatura y la tasa de crecimiento para los erizos inmaduros permite analizar el efecto de la temperatura sin el efecto de la reproducción. Las Figura 4.3.3.4.6 muestra la relación entre temperatura y tasa de crecimiento para los erizos maduros (A) e inmaduros (B).

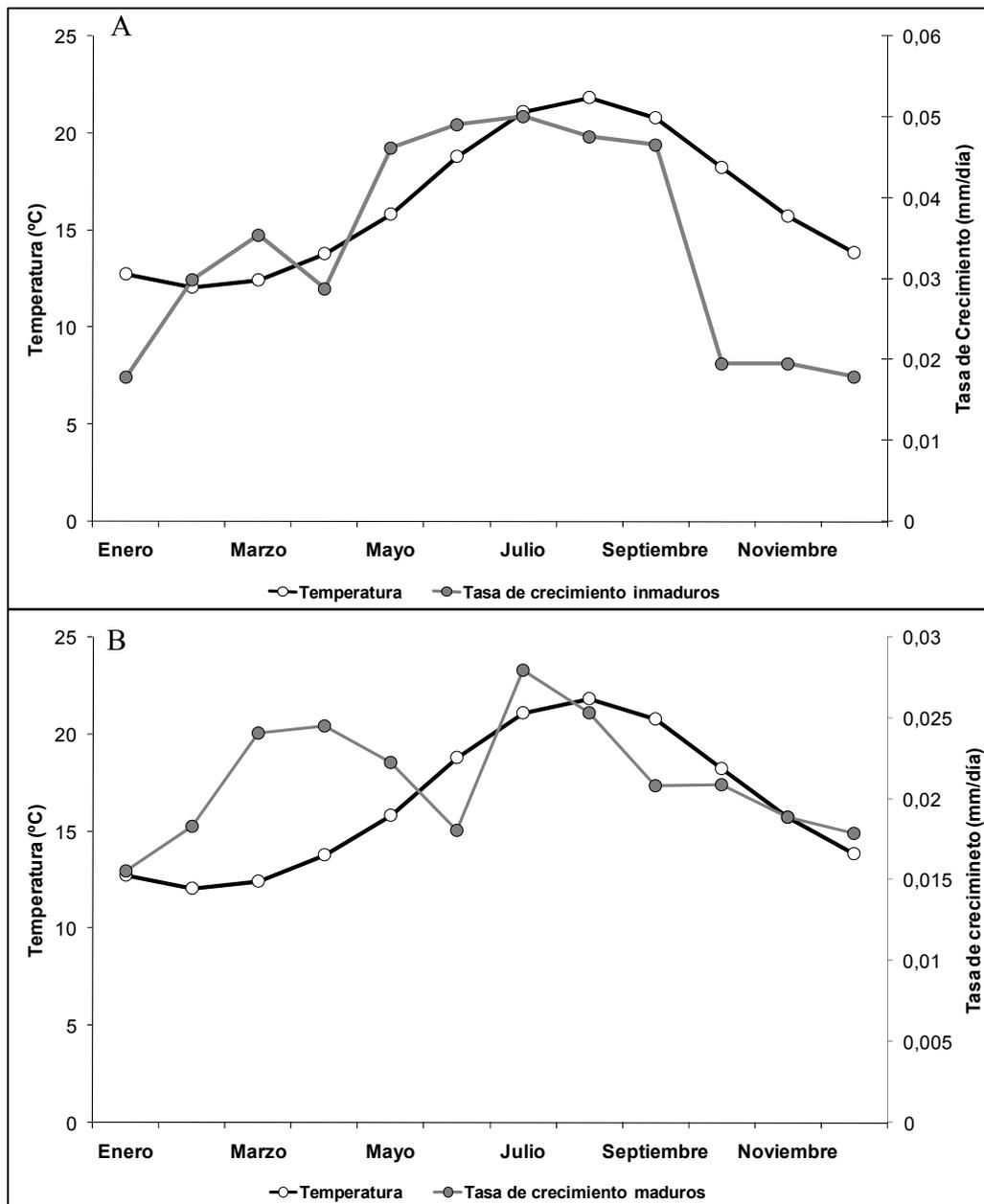


Figura 4.3.3.4.6. Evolución de las tasas de crecimiento y las temperaturas medias mensuales (2004-2008) para los intervalos de crecimiento de erizos inmaduros (A) y maduros (B).

La relación entre ambas variables no es directa en ninguno de los dos casos, si bien en los erizos inmaduros es más constante, al no mostrar el descenso primaveral observado en los erizos maduros. En ambos casos, el valor máximo en las tasas de crecimiento se produce en el mes de julio, mientras que el máximo en las temperaturas se produce en el mes de agosto. Los valores mínimos de temperatura y crecimiento coinciden en ambos casos (durante los meses de enero y diciembre).

La relación entre la temperatura y la tasa de crecimiento para cada uno de los dos grupos de madurez se analizó de nuevo mediante un análisis de regresión lineal. Los resultados de ambos análisis se muestran en la Tabla 4.3.3.4.12 (cohortes inmaduras) y 4.3.3.4.13 (cohortes maduras).

Ecuación	Resumen del modelo					Estimaciones de los parámetros	
	R cuadrado	F	gl1	gl2	Sig.	Constante	b1
Lineal	,224	13,541	1	47	,001	,000	,002

Tabla 4.3.3.4.12. Resumen del modelo de regresión para la variable dependiente *Tasa de crecimiento* y la variable independiente *Temperatura* en los intervalos de crecimiento de cohortes inmaduras.

Ecuación	Resumen del modelo					Estimaciones de los parámetros	
	R cuadrado	F	gl1	gl2	Sig.	Constante	b1
Lineal	,025	1,917	1	75	,170	,012	,001

Tabla 4.3.3.4.13. Resumen del modelo de regresión para la variable dependiente *Tasa de crecimiento* y la variable independiente *Temperatura* en los intervalos de crecimiento de cohortes maduras.

Los intervalos de crecimiento de las cohortes clasificadas como maduras no presentan una correlación significativa con la temperatura, incluso tras eliminar los diámetros superiores a los 45 mm de diámetro. Esta ausencia de correlación se observa ya en la Figura 4.3.3.4.6 y se confirma en los resultados del análisis de regresión lineal (Tabla 4.3.3.4.13).

Una vez analizado el efecto de la temperatura sobre la tasa de crecimiento de los erizos se procedió a estudiar el efecto para todas las variables analizadas hasta el momento de manera conjunta. Para ello se realizó un ANCOVA de dos vías (Tabla 4.3.3.4.14), con las variables: *Madurez* y *mes* como factores, las variables *Diámetroinic* y *temperatura* como covariables y *raiztasa* (obtenida de la raíz cuadrada de la tasa de crecimiento) como

variable dependiente. Los intervalos de crecimiento producidos por cohortes de madurez indeterminada fueron eliminados del análisis. La homogeneidad de las varianzas fue comprobada previamente mediante el test de Levene.

Fuente	Suma de cuadrados tipo III	gl	Media cuadrática	F	Significación
Modelo corregido	,188 ^a	25	,008	6,924	,000
Intersección	,004	1	,004	3,645	,059
Temperatura	,002	1	,002	2,007	,160
Diametroinic	,041	1	,041	37,838	,000
Madurez	,009	1	,009	7,978	,006
Mes	,029	11	,003	2,434	,010
Madurez * Mes	,018	11	,002	1,542	,128
Error	,109	100	,001		
Total	3,446	126			
Total corregida	,297	125			

Tabla 4.3.3.4.14. Resultados del ANCOVA aplicado sobre la variable dependiente *raiztasa* con el *Diametroinic* y la *temperatura* como covariables y las variables *Mes* y *Madurez* como factores. $R^2 = 0,634$

El modelo explica un 63,4% de la varianza explicada, tan solo un 1,5% más de lo explicado antes de la inclusión de la variable temperatura. De hecho, el efecto de la temperatura sobre la tasa de crecimiento no es significativo.

Una de las principales causas para la ausencia de diferencias significativas observadas son los meses de primavera y otoño, que muestran tasas de crecimiento diferentes a pesar de mostrar temperaturas similares.

Este es el caso de los meses de junio y octubre. La mayor parte de los intervalos de crecimiento producidos durante junio se produjeron con temperaturas entorno a los 18°C, igual que ocurre con los intervalos de crecimiento de octubre. Sin embargo, la tasa de crecimiento media del mes de junio es de 0,035 mm/día, mientras que la del mes de octubre es de 0,02 mm/día. Algo parecido ocurre en los meses de mayo y noviembre con temperaturas entorno a los 16°C y tasa de crecimiento de 0,034 mm/día y 0,021 mm/día respectivamente. Estas diferencias entre meses con igual temperatura ocurren también en

los erizos inmaduros (Figura 4.3.3.4.6 A), por la que la explicación no puede relacionarse con la reproducción.

4.3.3.4.3. Efecto del año en la tasa de crecimiento

Las diferencias en la tasa de crecimiento en función del año han sido analizadas. El año 2004 fue eliminado del análisis por ser muy pocos los intervalos de crecimiento registrados en este año (tan solo se muestrearon cuatro meses del 2004). Además, los meses de octubre noviembre y diciembre han sido eliminados del análisis ya que en el 2007 no se muestrearon estos meses.

La Figura 4.3.3.4.7 muestra el valor medio de las temperaturas y la tasa de crecimiento para los tres años restantes, mientras que la Figura 4.3.3.4.8 muestra la evolución de ambas variables mes a mes para cada año por separado.

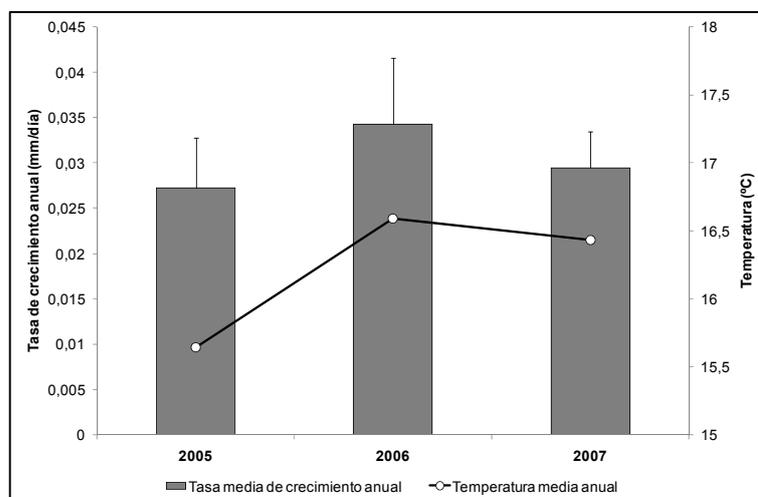


Figura 4.3.3.4.7. Evolución de la temperatura y la tasa de crecimiento para los tres años de estudio (2004 no fue incluido). Las barras de error representan la desviación estándar para la tasa de crecimiento media anual.

Tanto las temperaturas medias como las tasas de crecimiento medio son superiores en el año 2006 respecto a los años 2005 y 2007. Para saber si estas diferencias en la tasa de crecimiento son estadísticamente significativas se procedió a realizar un ANOVA, con la variable *raiztasa* como variable dependiente y la variable *año* como factor (Tabla 4.3.3.4.15). La homogeneidad de las varianzas fue testada mediante el test de Levene (Tabla 4.3.3.4.16).

	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Inter-grupos	.006	2	.003	1.321	.271
Intra-grupos	.267	110	.002		
Total	.274	112			

Tabla 4.3.3.4.15. Resultados del ANOVA realizado sobre la variable dependiente *raiztasa* con la variable año como factor.

Estadístico de Levene	gl1	gl2	Sig.
2.777	2	110	.067

Tabla 4.3.3.4.16. Resultados del test de Levene sobre la homogeneidad de las varianzas.

Las diferencias en la tasa de crecimiento observadas entre los distintos años (Figura 4.3.3.4.7 y 4.3.3.4.8) no son estadísticamente significativas.

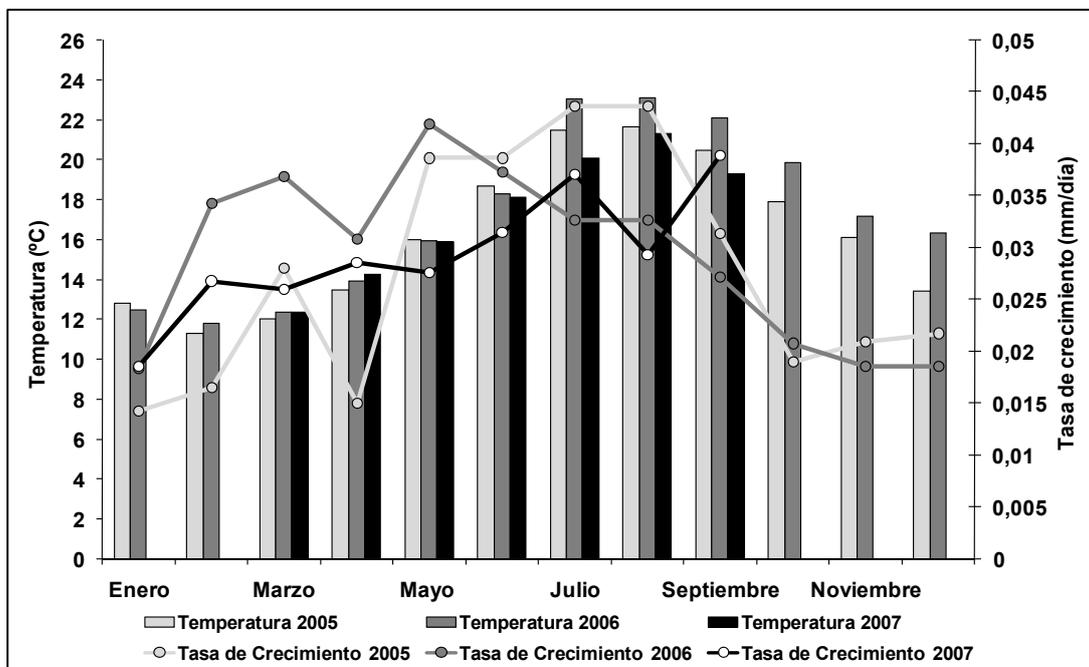


Figura 4.3.3.4.8. Evolución mes a mes de la temperatura (barras) y la tasa de crecimiento (líneas) para los tres años de estudio (2004 no fue incluido).

Con objeto de eliminar el efecto de variables secundarias que puedan estar enmascarando las diferencias entre los distintos años, se procedió a realizar un ANCOVA introduciendo estas variables como covariables. La temperatura (distinta entre los tres años) fue la primera de las posibles variables secundarias en ser introducida como covariable. Además, la tasa de crecimiento se introdujo como variable dependiente y el año como factor. Los resultados

del análisis se muestran en la Tabla 4.3.3.4.17. Además, la homogeneidad de las varianzas se comprobó mediante el test de Levenne (Tabla 4.3.3.4.18).

Fuente	Suma de cuadrados tipo III	gl	Media cuadrática	F	Significación
Modelo corregido	.024 ^a	3	.008	3.379	.021
Intersección	.064	1	.064	26.736	.000
Temperatura	.018	1	.018	7.462	.007
Año	.004	2	.002	.910	.406
Error	.246	102	.002		
Total	3.220	106			
Total corregida	.270	105			

Tabla 4.3.3.4.17. Resultados del ANCOVA realizado sobre la variable dependiente *raiztasa* con la temperatura como covariable y el año como factor.

F	gl1	gl2	Significación
2.490	2	103	.088

Tabla 4.3.3.4.18. Resultados del test de Levenne sobre la homogeneidad de las varianzas del error.

Además, para evitar posibles diferencias en el diámetro inicial desde el que se observaron los crecimientos entre los distintos años, este elemento se introdujo como segunda covariable. Los resultados se muestran en la Tabla 4.3.3.4.19, mientras que en la Tabla 4.3.3.4.20 se muestra el resultado del test de Levenne.

Origen	Suma de cuadrados tipo III	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Modelo corregido	.015 ^a	4	.004	27.279	.000
Intersección	.006	1	.006	39.711	.000
Diámetro inicial	.012	1	.012	87.198	.000
Temperatura	.002	1	.002	12.826	.001
Año	.001	2	.000	3.252	.043
Error	.014	101	.000		
Total	.127	106			
Total corregida	.029	105			

Tabla 4.3.3.4.19. Resultados del ANCOVA realizado sobre la variable dependiente *Tasa de crecimiento* con el *Diámetro inicial* y la *temperatura* como covariables y la variable *año* como factor. $R^2=0,458$.

F	gl1	gl2	Significación
,967	3	137	,410

Tabla 4.3.3.4.20. Resultados del test de Levenne sobre la homogeneidad de las varianzas del error.

Sorprendentemente, tras introducir la covariable *Diametroinic* los valores medios anuales de la tasa de crecimiento si muestran diferencias estadísticamente significativas entre sí.

Es decir, que los valores de crecimiento entre los distintos años son estadísticamente significativos, una vez eliminado el efecto del diámetro inicial. Los diámetro iniciales medios para cada año son: 2005 (29,86 mm), 2006 (31,42 mm) y 2007 (30,21 mm). Esto significa que el año con tasas de crecimiento más elevadas presenta además los diámetros más elevados por lo que tras eliminar el efecto del diámetro las diferencias pasan a ser aún mayores haciéndose significativas.

Respecto a la temperatura, su efecto es significativo, pero no afecta a las diferencias entre los distintos años que no presentan diferencias significativas a pesar de eliminar su efecto sobre la variable dependiente.

4.3.4. DISCUSIÓN

El seguimiento de cohortes se realizó durante treinta y nueve meses, entre el mes de junio de 2004 y el mes de octubre de 2007. Durante este periodo, se determinaron 118 distribuciones Gaussianas con un diámetro medio que osciló entre los $6 \pm 1,55$ mm y los $52,84 \pm 2,29$ mm. Teniendo en cuenta que la anchura media para cada distribución Gaussiana excede en pocos casos los 4 mm, el rango de tallas de erizos que se encuentra dentro de estas distribuciones oscila aproximadamente entre los 2 y los 57 mm de diámetro.

En realidad, el rango de tallas estudiado es más estrecho ya que aunque se determinaron distribuciones Gaussianas con un diámetro medio mínimo de 6 mm, todas aquellas con valores inferiores a los 9 mm o superiores a los 50 mm fueron excluidas del análisis. Por lo tanto, el rango real de tallas utilizado para el estudio del crecimiento estuvo comprendido aproximadamente entre los 5 y los 54 mm respectivamente.

Una vez determinadas todas las cohortes para los treinta y tres meses muestreados y tras haber realizado los cálculos de edad y la unión de las diferentes cohortes para calcular los intervalos de crecimiento se calculan los modelos de crecimiento.

4.3.4.1. Modelos de crecimiento

En la obtención de un modelo de crecimiento para *P. lividus* en la población de la cala de *La Soledad* se han empleado dos metodologías distintas y hasta cinco tipos diferentes de funciones matemáticas. Los resultados obtenidos hasta el momento se resumen en la Tabla 4.3.4.1.1. En esta tabla se presentan los resultados para las cinco funciones o modelos introducidos en el análisis de regresión (Logístico, Gompertz, Richard, Von Bertalanffy y Von Bertalanffy estacional), así como los resultados de los cálculos realizados a partir de los intervalos de crecimiento empleando la curva de Von Bertalanffy estacional

Tanto el modelo logístico como el modelo de Gompertz presentan un L_{∞} demasiado bajo, que no se corresponde en absoluto con lo observado en la población analizada, que presenta

un elevado porcentaje (más del 50% en ambos caso) con tallas superiores a este L_{∞} . Por esta razón ambos modelos no han sido seleccionados en este trabajo para describir el crecimiento de *P. lividus*.

MODELO/METODOLOGÍA	L_{∞}	Parámetro 1	Parámetro 2	R^2
Logístico	41,466 ± 0,899 mm	K = 2,472 ± 0,254		0,74
Von Bertalanffy	69,439 ± 2,392 mm	K = 0,218 ± 0,012		0,973
Gompertz	45,802 ± 0,824 mm	K = 1,009 ± 0,029		0,968
Richards	76,318 ± 7,932 mm	K =0,172 ± 0,04	M =0,918 ± 0,066	0,970
Von Bertalanffy estacional	68,155 ± 2,166 mm	K = 0,227 ± 0,011	C =0,4 ±0,28 WP = 0,41 ± 0,071	0,974
Gulland y Holt	76 mm	K =0,229		0,25
Appeldorn	68,02 ± 4 mm	K = 0,26 ± 0,03	C =0,4 ±0,28 WP = 0,41 ± 0,071	0,724

Tabla 4.3.4.1.1. Parámetros de las curvas de crecimiento estimadas a partir de los datos de edad-diámetro y tasas de crecimiento (en gris).

L_{∞} → Diámetro máximo **M** → Cte. De forma **WP** → *Winter point*
K → Cte. De Crecimiento **C** → Cte. De estacionalidad

El modelo logístico no suele presentar un buen ajuste al crecimiento de los equinoideos y ha sido sistemáticamente rechazado en los estudios que probaron más de un modelo (Grosjean, 2001), con excepción del trabajo de Gage (1987) para el crecimiento de *Echinocardium pennatifidum*.

El modelo de Gompertz por el contrario si ha sido empleado con frecuencia en estudios de crecimiento en equinoideos (Gage *et al*, 1986; Gage, 1987; Cellario y Fenaux, 1990; Dafni 1992; Turon *et al*, 1995; Ebert, 1999). La principal ventaja del modelo de Gompertz es la de describir una fase lenta durante la primera etapa de crecimiento, fase que en este estudio no se ha observado.

La mayor parte de las cohortes que fueron reclutadas durante la duración del estudio aparecieron por primera vez en los meses de octubre y noviembre, entre cinco y seis meses

después de su reclutamiento durante la primavera. Tras este periodo de crecimiento, los diámetros medios oscilaban entre los 7 y los 9 mm, lo que supone un desarrollo de aproximadamente 1,5 mm por mes (lejos de lo que podría considerarse una fase de crecimiento lento).

De los trabajos que emplearon el método de Gompertz, dos se realizaron sobre *Paracentrotus lividus*: Cellario y Fenaux (1990) y Turon *et al* (1995), si bien solo este último se centró en poblaciones naturales. El trabajo de Cellario y Fenaux (1990) estudió el crecimiento de juveniles de *P. lividus* durante los dos primeros años de vida. En este periodo de tiempo, el modelo de Gompertz presentaba un mejor ajuste que el modelo de Von Bertalanffy, si bien esta situación podría haber cambiado de haberse continuado el estudio durante más tiempo. Turon *et al* (1995) por su parte testaron los modelos logístico, de Richards y de Gompertz y seleccionaron el modelo de Gompertz por ser el modelo que presentaba los valores más bajos en la suma de los residuos al cuadrado (SR^2). En este trabajo la curva de Von Bertalanffy no fue estudiada, aludiendo a la falta de ajuste de las curvas sin fase sigmoidal demostrada por dos trabajos (Gage y Tyler, 1985; Sime y Cranmer, 1985), especialmente cuando se incluían juveniles en el análisis.

Gage y Tyler (1985) en un estudio sobre el erizo de profundidad *Echinus affinis* testaron cuatro modelos de crecimiento (Von Bertalanffy, Richards, Logístico y Gompertz). El modelo de Von Bertalanffy no fue considerado un buen modelo debido al elevado diámetro resultante para los juveniles de edad 0. No obstante, la curva de Von Bertalanffy mostró los valores más bajos de SR^2 (aunque con valores cercanos a los del resto de curvas). Sin embargo, la curva de Von Bertalanffy no es la única que puede estimar valores excesivamente elevados para $t=0$. Turon *et al* (1995) obtuvieron dos expresiones del modelo de Gompertz (una para cada población analizada) que estimaban un diámetro para $X = 0$ (siendo x la edad en años) de 5,5 y 4,3 mm en función de la población. Ambos valores son muy superiores a los 0,5 mm con los que *P. lividus* inicia su fase juvenil (López *et al*, 1998; Grosjean, 2001).

Por otro lado, Sime y Cranmer (1985) no probaron varios modelos, sino que emplearon directamente el modelo logístico argumentando que permitía diferenciar tres fases de crecimiento (una más que la curva de Von Bertalanffy) y que además ofrecía la posibilidad de hacer pasar la curva por un origen diferente a 0 (es decir que la $L_0 \neq 0$). No obstante, la curva de Von Bertalanffy también permite estimar curvas con valores de $L_0 \neq 0$ mm y el hecho de que los modelos sigmoidales diferencien tres fases de crecimiento solo es una ventaja si durante el desarrollo de *P. lividus* se observan estas tres fases, lo cual no ocurre en este estudio.

Por todo esto no está demostrado que el modelo de Von Bertalanffy sea menos válido que los modelos logísticos para describir el crecimiento de *P. lividus*, incluso aunque se incluyan fases juveniles.

La curva de Richards ha sido bastante utilizada en el análisis del crecimiento de los equinoideos. Este modelo fue propuesto por Ebert (1973) como alternativa al modelo de Von Bertalanffy y ha sido muy utilizado por este autor (Ebert, 1980, 1982, 1999; Ebert y Russel, 1992, 1993) así como por otros autores (Gage y Tyler, 1985; Russel, 1987; Turon *et al* 1995; Lamare y Mladenov, 2000), si bien nunca ha sido propuesto como el modelo más adecuado para describir el crecimiento en *P. lividus*.

En el presente trabajo, el modelo de Richards presenta muy buen ajuste a los datos de edad-diámetro, pero lo hace adoptando un valor de m cercano a uno, dibujando una curva casi idéntica a la curva de Von Bertalanffy. De esta forma, añadir la curva de Richards no aporta excesiva información nueva, pero complica las posibles comparaciones, por lo que tampoco ha sido seleccionada.

Por lo tanto, el modelo finalmente elegido para describir el crecimiento de *P. lividus* en este estudio es el modelo de Von Bertalanffy.

Este modelo es el que mejor describe los resultados observado mediante el análisis de edad-diámetro. Presenta los valores más altos de R^2 , junto con el modelo de Richards. Además,

es el más empleado en la bibliografía en el análisis del crecimiento de equinoideos, así como en *P. lividus*. Finalmente, la elección de este modelo permite comparar sin problemas los resultados basados en los datos de edad-diámetro con los datos basados en las tasas de crecimiento así como introducir la estacionalidad en el crecimiento.

Los métodos basados en las tasas de crecimiento empleados para el cálculo de los parámetros (métodos de Gulland-Holt y Appeldoorn) emplean la curva de Von Bertalanffy o mejor dicho una adaptación de esta al crecimiento estacional (curva estacional de Von Bertalanffy).

De los dos métodos utilizados, el método de Appeldorn es considerado más potente, por emplear en el cálculo de los parámetros de crecimiento técnicas de regresión no-lineal (Gallucci y Quinn, 1979; Vaughan y Kanciruk, 1982). Los parámetros estimados por el método de Gulland y Holt por lo tanto solo fueron empleados para la estimación de los parámetros definitivos por el método de Appeldorn, introduciéndolos como valores iniciales del proceso iterativo de este método.

Por todo ello, de los siete posibles resultados de la Tabla 4.3.4.1.1 (cinco obtenidos de los datos de edad-diámetro y dos de las tasas de crecimiento), se pre-seleccionaron tres para continuar con la discusión:

1. Curva de Von Bertalanffy calculada con datos de edad-diámetro.
2. Curva estacional de Von Bertalanffy calculada a partir de los datos de edad-diámetro.
3. Curva estacional de Von Bertalanffy calculada mediante el método de Appeldoorn.

Las distintas curvas producidas pueden observarse en la Figura 4.3.4.1.1.

La curva calculada mediante el método de Appeldoorn (C_1 en adelante) presenta los mayores valores durante los primeros 12 años, si bien finalmente es la curva no estacional

basada en datos de edad-diámetro la que predice los mayores tamaños debido a su mayor L_{∞} .

Las dos curvas de Von Bertalanffy calculadas con los datos de edad-diámetro muestran valores prácticamente idénticos durante toda la mayor parte de la vida del erizo. No obstante, la curva estacional tiene en cuenta las diferencias en el ritmo de crecimiento que se producen en las diferentes épocas del año, por lo que es más adecuada que la curva no estacional. A partir de este momento esta curva se conocerá como curva C_2 .

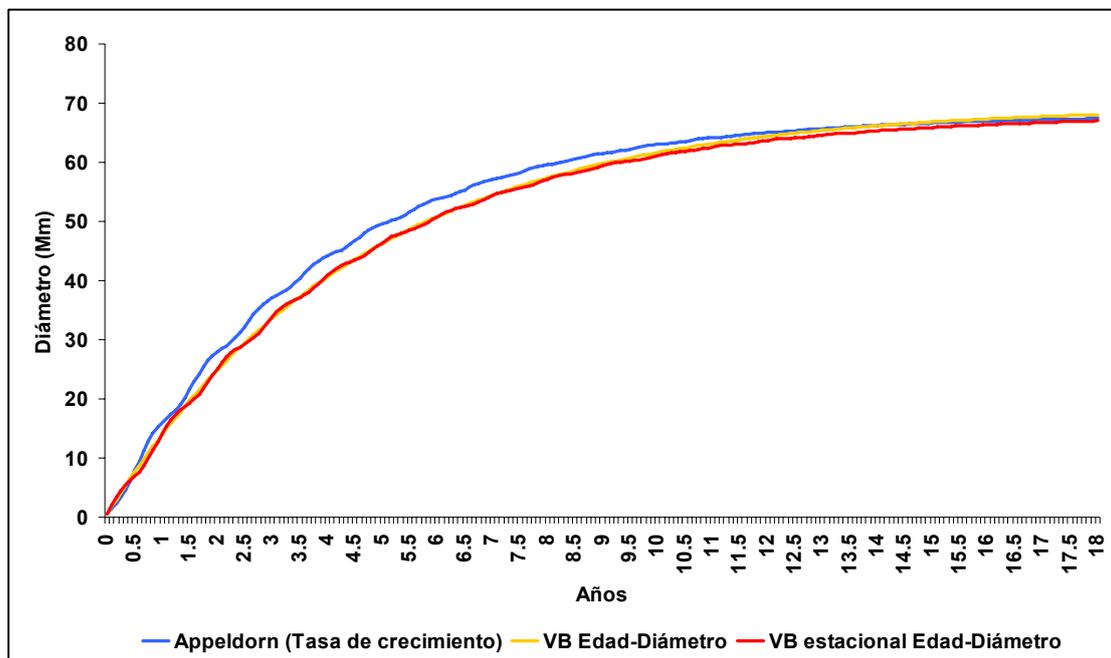


Figura 4.3.4.1.2. Evolución del diámetro en el tiempo para las tres curvas seleccionadas.

Por lo tanto finalmente se disponen de dos curvas estacionales de Von Bertalanffy para describir el crecimiento de *P. lividus* en Cantabria, la curva estacional obtenida mediante el método de Appeldoorn (con un valor de L_{∞} de $68,02 \pm 4$ mm y un valor de K de $0,26 \pm 0,03$) y la curva obtenida mediante análisis de regresión no lineal sobre los datos de edad-diámetro, (con un valor de L_{∞} $68,155$ mm $\pm 2,166$ mm y un valor de K de $0,227 \pm 0,011$).

Ambas curvas presentan valores en los parámetros de crecimiento muy similares y de hecho, prácticamente toda la variabilidad de resultados posibles para la curva C_2 se

encuentra dentro de la curva C1 (Figura 4.3.4.1.3). En esta figura se muestra la variabilidad para cada curva teniendo en cuenta el error estándar de cada parámetro.

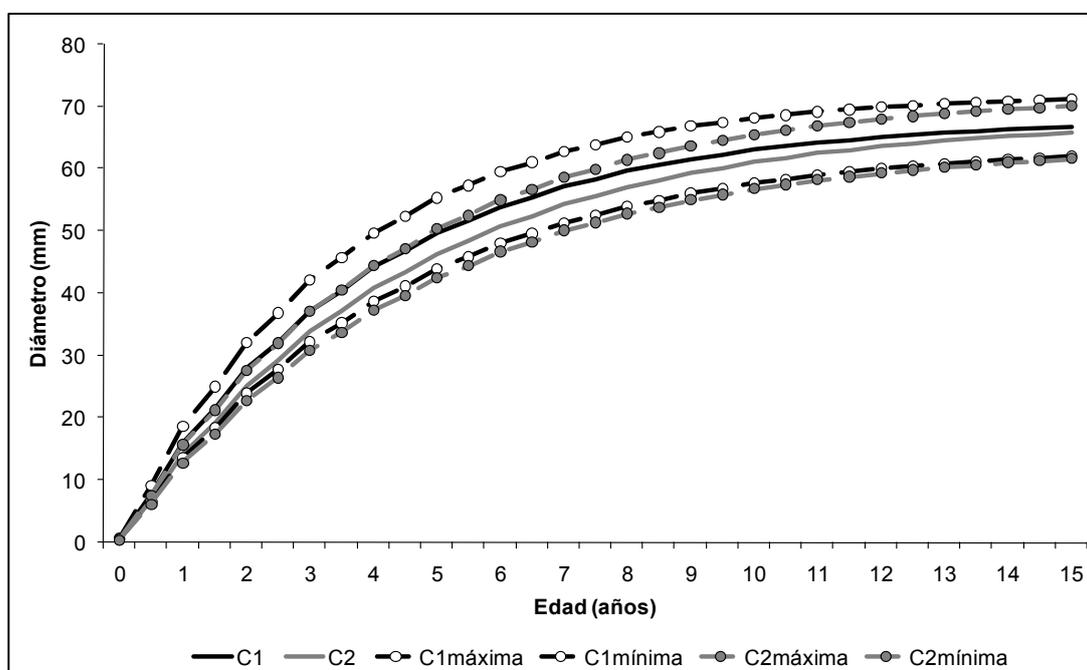


Figura 4.3.4.1.3. Evolución de las curvas C1 y C2 así como de sus correspondientes curvas máximas (máximo valor de L_{∞} y K) y mínimas (mínimo valor de L_{∞} y K).

4.3.4.1.1. Determinación y comparación de los parámetros de crecimiento

La curva de Von Bertalanffy y gran parte de las demás curvas empleadas en el modelado del crecimiento emplean dos parámetros de crecimiento que definen en gran medida a la curva: la Talla máxima (L_{∞}) y la constante de crecimiento K. Aunque, existen otros parámetros como la m (en el modelo de Richard) o parámetros de estacionalidad (como C o el parámetro W_p), K y sobre todo L_{∞} son comunes a casi todos los modelos y su valor puede ser comparado.

- **Talla máxima (L_{∞})**

El parámetro L_{∞} es el más sencillo de analizar por tener un significado mucho más intuitivo que el de la K. Este parámetro representa la talla máxima que pueden alcanzar los erizos en

su crecimiento independientemente de los años que vivan. Matemáticamente es la asíntota de la curva de Von Bertalanffy.

En este trabajo la talla máxima medida en un erizo es de 89 mm de diámetro. Inicialmente se podría pensar que está debería ser la talla máxima. No obstante, este dato corresponde a un único erizo de los 7.825 erizos medidos a lo largo del estudio. Es más, de todos estos erizos medidos, tan solo 8 pasaron de los 80 mm de diámetro (0,1%).

Para poder establecer esta talla como L_{∞} se debería conocer con certeza que este erizo es el más viejo de todos los erizos medidos y que su gran tamaño es consecuencia de un crecimiento prolongado durante más tiempo al del resto de erizos analizados. Sin embargo, esta certeza no existe y es igualmente posible, que estos tamaños excepcionales no sean sino variaciones individuales de la talla máxima general, de tal forma que estos erizos serían más grandes no por haber crecido durante un mayor tiempo que el resto, sino por razones genéticas, por una mejor alimentación, por un hábitat más favorable, etc.

La Figura 4.3.2.3.1 muestra que el porcentaje acumulado prácticamente deja de incrementarse a partir de los 72 mm de diámetro. Del total de erizos analizados, 44 erizos (0,56%) presentaron un diámetro superior a los 72 mm de diámetro y solo 9 un diámetro superior a 77 mm de diámetro (0,11%, incluyendo los 8 erizos con diámetros superiores a los 80 mm de diámetro).

Los resultados de los distintos análisis muestran finalmente solo dos valores de L_{∞} que se muestran en la Tabla 4.3.4.1.2, junto con los valores máximos y mínimos de cada parámetro.

Curva	L_{∞} mín.	L_{∞} media	L_{∞} máx.	% de erizos x debajo de L_{∞} máx.
C_2	65,989 mm	68,155 mm	70,321 mm	99,0%
C_1	64,020 mm	68,020 mm	72,020 mm	99,4%

Tabla 4.3.4.1.2. Valores medios, máximos y mínimos de L_{∞} para cada curva obtenidos tras sumar el error estándar a los valores medios.

A la hora de juzgar la exactitud del L_{∞} estimado por los distintos modelos hay que tener muy en cuenta que las tallas más elevadas (>55 mm) no han sido incluidas en el análisis, por lo que la determinación del L_{∞} puede estar sesgada a la baja, tal y como por otro lado se ha observado en los modelos de Gompertz y logístico.

No obstante, los valores estimados de L_{∞} se encuentran cercanos a los 70 mm y son prácticamente iguales en ambas curvas, lo que indica el óptimo ajuste que presentan ambos modelos. Además, el intervalo de confianza en los datos de edad-diámetro así como los valores del error estándar del modelo obtenido a partir de las tasas de crecimiento sitúan los valores máximos de L_{∞} en los 72 mm, justo el diámetro en el que el porcentaje acumulado deja de incrementarse (Figura 4.3.2.3.1).

Tras revisar los valores medios para el parámetro L_{∞} de ambas curvas, los errores estándar en ambos casos y la evolución de las frecuencias de los diámetros para las tallas mayores se decidió fijar la talla máxima en 69 mm, con un error estándar de ± 4 mm (el más elevado de los dos, Tabla 4.3.4.1.2).

Se ha empleado el error estándar más elevado de los dos para introducir el total de la variabilidad observada. El valor de la talla máxima se ha incrementado en casi un milímetro con respecto al valor medio de ambos modelos (68,085mm) con objeto de incluir más del 99,5% de los erizos (concretamente el 99,62% de los erizos presentan tallas de menos de 73 mm) y corregir un posible error mínimo de sesgo a la baja por la ausencia de datos de las cohortes más elevadas.

De esta forma, empleando términos estadísticos se puede decir el conjunto de tallas de erizos medidas están dentro del rango de tallas predicho por el modelo con una probabilidad de error menor al 5%.

De los 7.825 erizos medidos, tan solo 30 mostraron un diámetro medio superior a la talla máxima del modelo, de los cuales la mitad medían 74 o 75 mm.

El valor del L_{∞} en los diferentes trabajos que han analizado el crecimiento de *Paracentrotus lividus* varía considerablemente en función de la zona y la población analizada y los autores que calcularon este parámetro para *P. lividus* (Allain, 1978; Azzolina, 1988; Fenaux, 1987; Haya de la Sierra, 1990; Turon *et al*, 1995; Sellem *et al*, 2000) encontraron un gran rango de valores (Tabla 4.3.4.1.3).

Autor	Tipo de curva	L_{∞} y Rango de Tallas aprox.	K	Región de estudio y Tipo de Hábitat
Allain (1978)	Von Bertalanffy	61,80 mm 7,5-62,4mm	0,220	Bretaña (fondos rocosos infralitorales e intermareales)
Fenaux (1987)	Logística	51,5 ± 2,6 mm 5-55 mm	0,0032	Mediterráneo Francés. Playa de cantos rodados-praderas de <i>Posidonia</i>
Azzolina (1988)	Von Bertalanffy	58,96 mm	0,268	Mediterráneo Francés.
Haya de la Sierra (1990)	Logística	54,67 mm 2-50 mm	0.066	Mar Cantábrico. Charcos de intermareal
Turon <i>et al</i> (1995) _a	Gompertz	77,451 mm 1-70 mm	0,252	Mediterráneo Español (Cataluña). Muros de roca verticales
Turon <i>et al</i> (1995) _b	Gompertz	53,67 mm 1-57 mm	0,287	Mediterráneo Español. Playa de cantos rodados.
Sellem <i>et al</i> (2000)	Von Bertalanffy	52,83 mm 22,9-62,4 mm	0,689	Golfo de Túnez. Praderas de <i>Posidonia</i>
Naya (2007)	Von Bertalanffy	65,44 mm	0.247	Curva obtenida a partir de revisión bibliográfica de 21 trabajos sobre crecimiento de <i>P. lividus</i>

Tabla 4.3.4.1.3. Resumen de las curvas de crecimiento determinadas por los distintos autores que han modelado el crecimiento de *P. lividus* en el medio natural. _a, _b → Hace referencia a las dos poblaciones analizadas por Turon *et al* (1995). La población _a es la considerada óptima, mientras que la _b es la considera no óptima.

Esta variabilidad puede ser elevada incluso en poblaciones de la misma zona, como demuestra el trabajo realizado por Turon *et al* (1995). Este trabajo estudió el crecimiento de dos poblaciones de *P. lividus* en condiciones ambientales opuestas en las costas de Cataluña y encontraron una variabilidad en el valor de L_{∞} en función de la población de más 24 mm. La población con condiciones óptimas (población _a) mostraba una talla máxima de 77,45 mm, mientras que la población con condiciones ambientales adversas (población _b) mostraba una talla máxima de 53,67 mm de diámetro.

El valor medio de la talla máxima tiene un valor mínimo en la bibliografía de 51,5 mm (Fenaux, 1987), mientras que el valor máximo es de 77,451 mm (Turon *et al*, 1995).

A la hora de comparar el valor de la talla máxima hay que tener muy cuenta una gran cantidad de factores que pueden tener influencia en el valor de este parámetro como: el área geográfica donde se realizó el estudio, el tipo de hábitat que se estudio, el rango de tallas analizado, la existencia o no de presión pesquera en la zona, etc.

Los erizos situados en la zona norte del área de distribución de *P. lividus* muestran diámetros máximos superiores a los observados en el Mediterráneo o en zonas más meridionales del Atlántico. En zonas como Irlanda (Byrne, 1990), Bretaña (Allain 1978), Galicia (Catoira *et al*, 1995) o Cantabria los diámetros máximos pueden alcanzar los 90 mm de diámetro, mientras que en el Mediterráneo raramente superan los 70 mm de diámetro.

Por otro lado, el tipo de hábitat es también muy importante especialmente cuando los erizos muestreados proceden de charcos de marea. Los charcos de marea presentan poblaciones de erizos con diámetros inferiores a los observados en los fondos infralitorales (Crapp y Willis, 1975; Haya de la Sierra, 1990) sin que se sepa con certeza la razón para esta distinta distribución de tallas. Algunos autores lo atribuyen a un rango menor de crecimiento como consecuencia de unas supuestas condiciones ambientales adversas y estudian el crecimiento contando con la veracidad de esta premisa. No obstante, otros autores relacionan la ausencia de tallas grandes en los charcos de marea con una migración hacia zonas más profundas de los erizos a medida que se desarrollan (Haya de la Sierra, 1990). Esta posibilidad se ve reforzada por la distribución de tallas en los propios charcos, con diámetros medios mayores a medida que se desciende hacia el nivel del mar (observación personal). En este caso, los estudios realizados sobre los charcos de marea se estarían realizando solo sobre una parte de la población y los modelos de crecimiento basados en estos erizos deberían tener este hecho en cuenta, para evitar errores graves en el modelado del crecimiento.

Finalmente, los estudios realizados mediante análisis de frecuencias de tallas en zonas donde existe una importante presión extractiva también pueden subestimar la talla máxima de las poblaciones analizadas debido a la menor frecuencia de las tallas grandes, mucho más expuestas a la extracción por parte de los mariscadores.

Todas estas razones, por separado o de manera combinada pueden explicar el diámetro de las tallas máximas, que salvo en la población *a* de Turon *et al* (1995) son bastante bajas. La talla máxima media observada en la bibliografía exceptuando esta población es de 55,752 mm, 13 mm inferior a la observada en este trabajo.

De los seis trabajos sobre *P. lividus* con datos propios de la Tabla 4.3.4.1.3, cuatro se realizaron en el Mediterráneo y solo dos en el Atlántico. Dentro de estos dos únicos trabajos Atlánticos, uno se realizó exclusivamente en charcos de marea, con un rango de tallas muy inferior al observado en las poblaciones infralitorales (Haya de la Sierra, 1990) y el otro solo empleó datos de una bahía con diámetros medios bajos (ver rango de tallas en la Tabla 4.3.4.1.3) posiblemente por el efecto de la sobrepesca, mientras que los datos de una segunda bahía con diámetros medios superiores no fueron empleados en la estimación de la curva (Allain, 1978).

Por otro lado, los diámetros medios observados en la población de estudio son en general elevados, incluso para las poblaciones del Mar Cantábrico (observación personal). Este mayor diámetro medio puede estar relacionado con las óptimas condiciones observadas en esta población, con un bajo hidrodinamismo y una elevada disponibilidad de alimento.

El valor fijado de L_{∞} (69 mm \pm 4 mm) se adapta a los valores observados en la bibliografía y aunque es el segundo más elevado existen fuertes razones que lo justifican. La población analizada se encuentra en el Océano Atlántico donde las tallas de los erizos son en general más elevadas (Boudouresque y Verlaque, 2001), en un fondo infralitoral (frente a estudios realizados en charcos de marea) y con unas condiciones ambientales óptimas (bajo hidrodinamismo y elevada disponibilidad de alimento). No obstante, son necesarios más estudios que permitan confirmar los parámetros del modelo desarrollado (incluyendo la

talla máxima), así como comparar el crecimiento de la población analizada con otras poblaciones de condiciones ambientales distintas.

- **Constante de crecimiento K**

Además de determinar y comparar el valor de la talla máxima, es necesario hacer lo mismo con la constante de crecimiento K si se quiere disponer de todos los datos necesarios para estimar una curva de crecimiento que defina el desarrollo de *P. lividus*.

El parámetro de K difiere de la talla máxima (L_{∞}) en que no tiene unidades de media. Esto significa que su valor es relativo y varía en función del modelo analizado por lo que no debe ser comparado entre modelos distintos. De esta forma, no se pueden comparar los valores de K de un modelo Logístico frente a los valores de un modelo de Von Bertalanffy, ya que no tienen la misma escala. Con el objeto de poder comparar el efecto de los distintos valores de K de la Tabla 4.3.4.1.3 independientemente del modelo empleado por los distintos autores se ha procedido a representar las curvas calculadas por estos, así como las dos curvas de la Tabla 4.3.4.1.2 (C_1 y C_2), respetando su valor de K pero con una talla máxima en ambos casos de 69 mm (Figura 4.3.4.1.4).

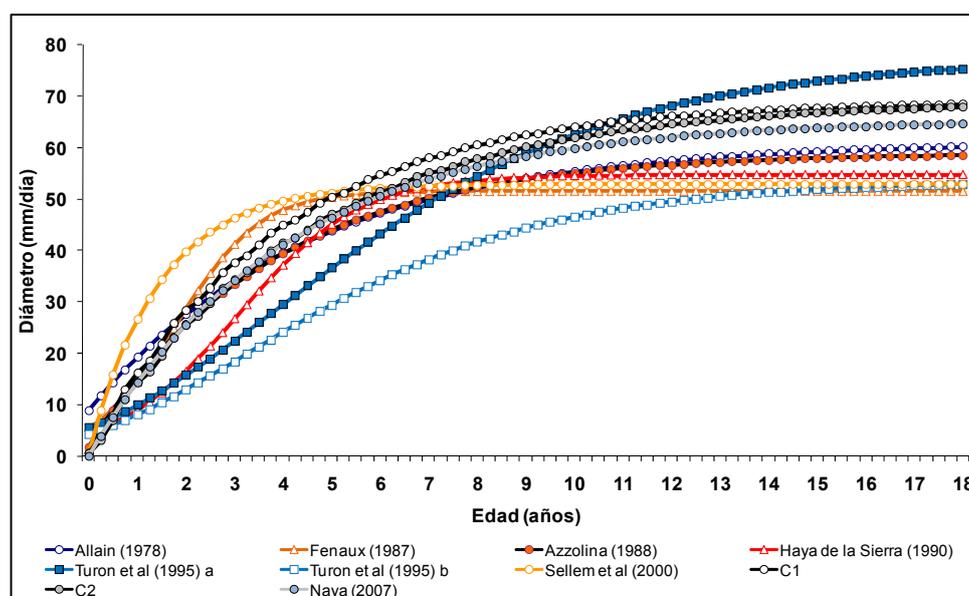


Figura 4.3.4.1.4. Comparación entre las curvas obtenidas en este estudio y las distintas curvas presentes en la bibliografía. El modelo de Gompertz está representado con cuadrados, Von Bertalanffy con círculos y el modelo logístico con triángulos.

El trabajo que muestra el crecimiento más rápido es el de Sellem *et al* (2000), mientras que el crecimiento más lento corresponde a una de las dos poblaciones estudiadas por Turon *et al* (1995).

La diferencia entre ambas curvas es máxima durante los tres años de edad y llega a ser de casi 28 mm de diámetro, si bien ambas curvas terminan por juntarse al presentar valores de L_{∞} muy similares. Estas dos curvas son un ejemplo claro de la importancia del valor K , ya que pese a mostrar valores muy similares para el parámetro de talla infinita, son las dos curvas con mayores diferencias.

Lo abultado de las diferencias se justifica por la enorme variedad de condiciones ambientales, metodologías, rangos de tallas y modelos empleados.

No obstante, exceptuando los trabajos de Turon *et al* (1995), Sellem *et al* (2000) y Haya de la Sierra (1990), el resto de trabajos muestra una evolución similar de los diámetros medios respecto a la edad durante los primeros años de crecimiento.

Los trabajos de Allain (1978), Fenaux (1987), Azzolina (1988) y Naya (2007) calculan que los erizos alcanzan los 30 mm de diámetro con una edad que oscila entre los 28 y los 31 meses, lo que da una idea del grado de concordancia entre estos trabajos durante los primeros años de desarrollo de *P. lividus*.

En este trabajo la talla de los 30 mm se alcanza a los 27 meses con el valor de K de C_1 y a los 30 meses con el valor de C_2 , lo que indica que ambas curvas muestran parámetros muy similares a los observados en la bibliografía en los primeros años de estudio.

No obstante, de las dos curvas calculadas en este trabajo, la curva C_2 estima valores más similares a los observados en la bibliografía, incluida la curva de Naya (2007) obtenida a partir de datos de crecimiento de más de 21 trabajos. Ambas curvas transcurren de manera casi simultánea hasta los nueve años, a partir de la cual la mayor talla máxima de la curva C_1 la separa de la curva calculada por Naya (2007).

La curva C_1 por su parte presenta un crecimiento más rápido, acercándose a los valores de la curva de Azzolina (1988), que es la que muestra los segundos diámetros mayores después del trabajo de Sellem *et al* (2000). El valor de K de la curva C_1 es muy elevado y de hecho, es superior al valor límite máximo del intervalo de confianza de los parámetros estimados para la curva C_2 (Tabla 4.3.4.1.2).

Este valor tan elevado de K puede estar influenciado por el hecho de que gran parte de los intervalos utilizados en el cálculo de la curva de crecimiento se han medido desde diámetros iniciales pequeños (con grandes tasas de crecimiento), así como por el hecho de que los crecimientos rápidos son más sencillos de detectar que los crecimientos lentos.

Desde el punto de vista de la gestión de la especie, introducir valores excesivamente elevados de crecimiento es más problemático que estimar valores lentos, ya que puede sobrestimarse la capacidad de recuperación del erizo.

Por todo esto finalmente se optó por calcular el valor de K de tal forma que incluyese ambas curvas, pero eliminando la variabilidad superior del parámetro K.

Para ello, se calculo la media aritmética de los dos parámetros de K: 0,227 y 0,26. El resultado es un valor medio de 0,245.

Además se calculo el valor más bajo de K dentro de la variabilidad de los dos valores. Este valor es 0,216 y se obtiene del valor de K para C_1 (0,227) menos su error estándar (0,011).

Una vez calculados el valor medio y el límite inferior se calculó el rango de variabilidad (0,245-0,216) y se sumo al valor medio.

Redondeando se obtiene el valor definitivo de K $\rightarrow 0,245 \pm 0,3$.

4.3.4.1.2. Determinación y comparación de la curva definitiva de crecimiento

Una vez determinados los parámetros de crecimiento (L_{∞} y K) finalmente se obtiene una curva definitiva para el crecimiento de *P. lividus* en la población de estudio:

$$L_{(t)} = 69 \times \left[1 - \text{Exp} - \left[(0,245 * t) + \frac{(0,4 \times 0,245 \times \text{Sen}(2\pi \times (t + 0,09)))}{2\pi} \right] \right]$$

Esta curva representa el crecimiento medio de *P. lividus* en la población estudiada, si bien como es lógico tiene una amplia variabilidad que viene determinada por el error estándar de los parámetros de crecimiento. Además de los parámetros de crecimiento la curva incluye los parámetros de crecimiento estacional C y T_s obtenidos mediante el método de Appeldoorn (Figura 4.3.3.3.4). La Figura 4.3.4.1.5, muestra esta variabilidad representando la curva media, la curva mínima (con $L_{\infty} = 65$ mm y $K = 0,215$) y la curva máxima ($L_{\infty} = 73$ mm y $K = 0,275$).

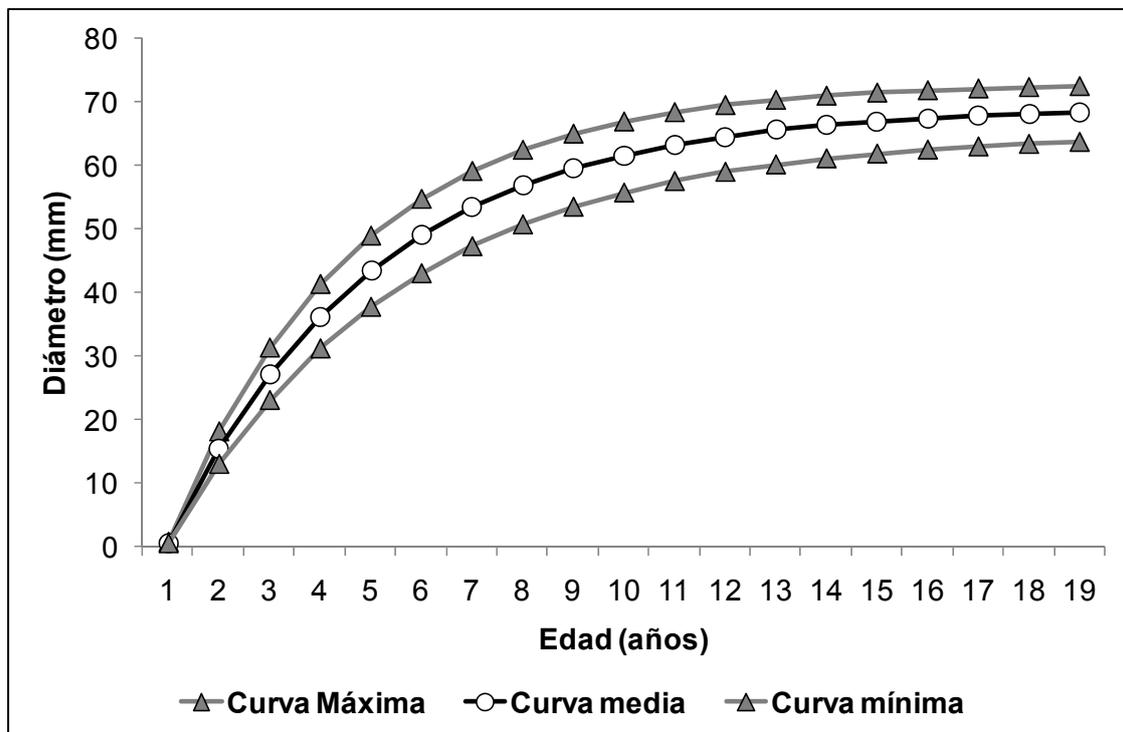


Figura 4.3.4.1.5. Evolución de la curva media ($L_{\infty} = 69$ mm y $K = 0,245$), máxima ($L_{\infty} = 73$ mm y $K = 0,275$) y mínima ($L_{\infty} = 65$ mm y $K = 0,215$) empleando los parámetros de L_{∞} y K medios, máximos y mínimos dentro del rango de variabilidad de estos. Los parámetros de estacionalidad son los mismos en los tres casos.

Las diferencias entre la curva máxima y mínima se incrementan rápidamente en los primeros tres años para después mantenerse estables entre los 10 y los 11,9 mm hasta los treces años cuando se reducen por debajo de los 10 mm. Por lo tanto, el modelo predice crecimientos con diferencias de hasta casi 12 mm de diámetro empleando los errores estándar de los parámetros empleados, lo cual entra dentro de lo esperable si tenemos en cuenta la gran variabilidad que presenta *P. lividus* en su crecimiento (Grosjean, 2001).

Las diferencias máximas entre ambas curvas se observan a los seis años, con diámetros que oscilan entre los 59,1 mm para los erizos de crecimiento máximo y los 47,24 mm para los erizos de crecimiento lento. El valor medio para esta edad es de 53,27 mm de diámetro.

Con el objeto de poder comparar en mayor detalle con otros estudios la curva de crecimiento desarrollada en esta tesis doctoral, así como analizar aquellos valores de la curva de interés para la biología de la especie se ha procedido a representar dicha curva para los primeros siete años de vida.

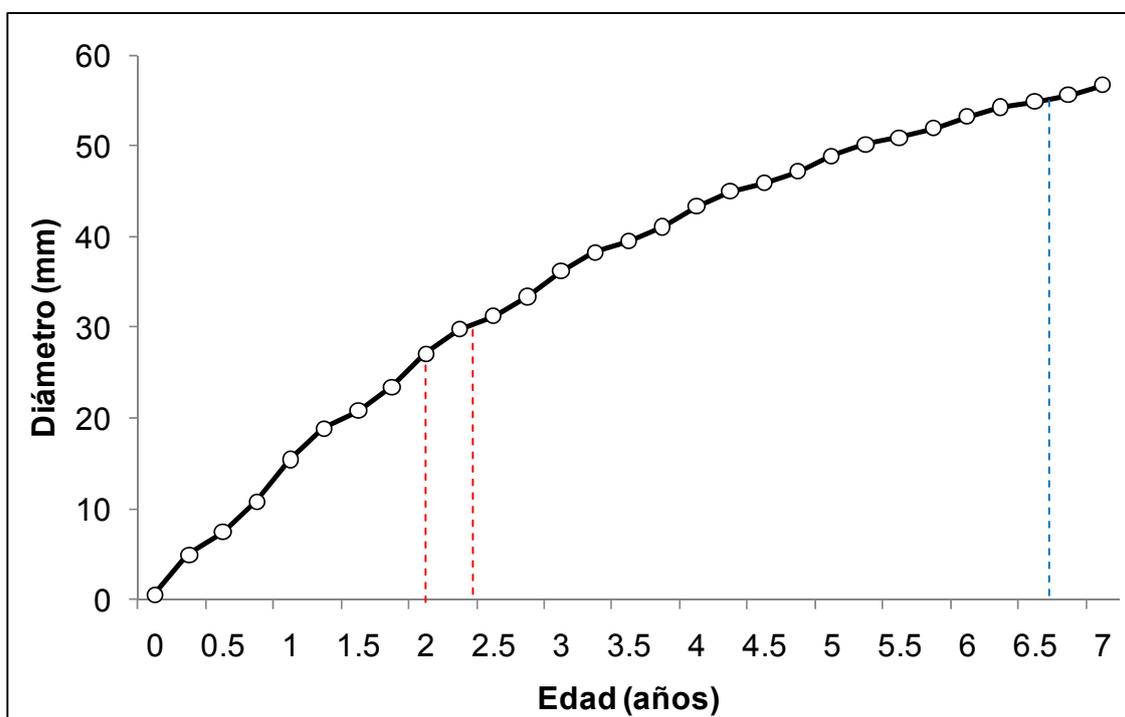


Figura 4.3.4.1.6. Evolución del diámetro para un erizo de crecimiento medio durante los primeros siete años de vida. Las líneas rojas marcan la edad en la que los erizos maduran por primera vez (entre los 27 y los 30 mm de diámetro), mientras que la línea azul indica la edad a la que superan la talla límite de captura.

En esta curva se pueden apreciar algunos datos de interés para la conservación de la especie:

- La **talla de primera madurez**, situada entre los 27 y los 30 mm es alcanzada por un erizo de crecimiento medio en la zona de estudio tras un periodo de desarrollo de entre dos años y dos años y cuatro meses después de su asentamiento.
- La **talla mínima de captura**, situada en Cantabria en los 55 mm de diámetro es alcanzada por un erizo con un crecimiento medio tras un periodo de entre seis años y medio y seis años y nueve meses después del asentamiento.
- Entre la **talla de primera madurez** y la **talla mínima de captura** transcurren cuatro estaciones de puesta.

Como ocurría con los parámetros de crecimiento el tiempo que tardan los erizos de otras zonas analizadas en alcanzar estos momentos claves de la biología pesquera del erizo varían en función del estudio (Tabla 4.3.4.1.5).

Autor	Tipo de curva	30 mm	55 mm
Allain (1978)	Von Bertalanffy	Dos años y cuatro meses	Nueve años y ocho meses
Fenaux (1987)	Logística	Dos años y un mes	No los alcanza
Azzolina (1988)	Von Bertalanffy	Dos años y medio	Diez años
Haya de la Sierra (1990)	Logística	Tres años y cuatro meses	No la alcanza
Turon <i>et al</i> (1995) a	Gompertz	Cuatro años y un mes	Ocho años y dos meses
Turon <i>et al</i> (1995) b	Gompertz	Cinco años y un mes	No los alcanza
Sellem <i>et al</i> (2000)	Von Bertalanffy	Un año y tres meses	No los alcanza
Naya (2007)	Von Bertalanffy	Dos años y medio	Siete años y medio

Tabla 4.3.4.1.5. Tiempo aproximado predicho por los distintos modelos de crecimiento para *P. lividus* presentes en la bibliografía para alcanzar los 30 mm de diámetro (talla máxima a la que maduran los erizos de poblaciones cántabras) y los 55 mm de diámetro (talla mínima de captura en Cantabria).

Se da la curiosa circunstancia que la talla mínima de captura exigida en las comunidades del Norte de España (55 mm de diámetro) es superior a la talla máxima (L_{∞}) predicha por algunos de los modelos de crecimiento propuestos en la bibliografía (Fenaux, 1987; Haya de la Sierra, 1990; Turon *et al*, 1995b; Sellem *et al*, 2000), por lo que según estos modelos esta talla no se alcanzaría en ningún momento. En los modelos con una talla máxima superior a los 55 mm de diámetro, el tiempo de crecimiento necesario oscila entre los diez años predichos por Azzolina (1988) y los siete años y medio calculados por Naya (2007) en su trabajo de recopilación bibliográfica.

Por otro lado, la talla de 30 mm (límite superior de la horquilla de maduración) se alcanza tras un periodo de crecimiento que varía enormemente entre los distintos estudios, entre el año y tres meses predicho por Sellem *et al* (2000) y los cinco años y un mes predichos por Turon *et al* (1995). No obstante, ambos trabajos se alejan mucho del tiempo medio del resto de trabajos que se encuentran cercanos al tiempo predicho en este estudio (dos años y cuatro meses).

Por lo tanto, el modelo calculado en esta tesis doctoral predice un crecimiento de los erizos de la población analizada moderadamente rápido, aunque sin llegar a los extremos de Sellem *et al* (2000) y cercano a los valores observados en otros estudios especialmente en los primeros años de crecimiento. Las diferencias con el resto de estudios se acentúan a medida que se aumenta de talla como consecuencia de que la mayor parte de los estudios presentes en la bibliografía analizaron un rango de tallas con valores máximos inferiores a los de este estudio, lo que provoca que presenten menores tallas máximas (L_{∞}).

La talla mínima de captura asegura la reproducción de los erizos al menos en cuatro ocasiones tras su primera maduración antes de entrar en el stock de erizos explotables. En general, las condiciones de desarrollo de la especie son como mínimo tan buenas como las de otras zonas, donde el erizo es explotado con éxito y de hecho presentan uno de los crecimientos más rápidos de la bibliografía.

No obstante, hay que tener en cuenta que se trata de datos obtenidos en una única población con unas condiciones ambientales específicas.

Estas variables pueden variar considerablemente de una población a otra generando grandes diferencias en la estructura de tallas entre poblaciones así como en la velocidad de crecimiento (Turon *et al.*, 1995).

Por todo esto, son necesarios más estudios antes de que los datos obtenidos en este trabajo puedan ser generalizados al conjunto de poblaciones de erizos de la costa cántabra.

4.3.4.2. Estacionalidad del crecimiento

El crecimiento en equinoideos al igual que en la mayor parte de organismos vivos está condicionado por factores ambientales, que pueden acelerar, retrasar o incluso detener el crecimiento. En mares templados (como el Mar Cantábrico) el crecimiento suele ser estacional con un periodo de rápido crecimiento durante los meses estivales seguido por periodos de crecimiento más lento durante el otoño y especialmente durante el invierno (Lawrence y Lane, 1982).

No obstante, establecer cuáles son las causas de esta estacionalidad no siempre es sencillo, puesto que en mares templados son varios los factores que presentan una misma estacionalidad: Temperatura, Fotoperiodo, disponibilidad de alimento, hidrodinamismo, reproducción, etc (Brockington y Clarke, 2001).

El crecimiento de *P. lividus* en Cantabria es claramente estacional como demuestra la variación de la tasa de crecimiento de la Figura 4.3.3.4.1, así como los resultados del ANOVA (Tabla 4.3.3.4.1).

El crecimiento se incrementa durante los primeros meses del año y sigue haciéndolo durante la primavera y el verano, hasta alcanzar valores máximos en el mes de julio, provocando diferencias estadísticamente significativas con los meses de enero y diciembre

(Tabla 4.3.3.4.3). El crecimiento de la tasa de crecimiento entre enero y julio solo se interrumpe durante el mes de abril, coincidiendo con el comienzo de la época de reproducción en la mayoría de los erizos con tallas maduras.

La estacionalidad junto con el diámetro explican casi el 50% de la variabilidad observada en la tasa de crecimiento como se desprende del ANCOVA realizado ($R^2 = 0,497$, Tabla 4.3.3.4.4).

Para tratar de explicar mejor las razones de la variabilidad estacional observada en la tasa de crecimiento se procedió a analizar el efecto de las distintas variables implicadas en dicha estacionalidad.

4.3.4.2.1. Efecto de la reproducción en la estacionalidad del crecimiento

Aunque la estacionalidad del crecimiento es clara, establecer las causas de dicha estacionalidad es complicado, ya que son varios los factores que evolucionan de forma paralela. Uno de estos factores es la reproducción. Como se ha visto en el capítulo 3, la vitelogénesis de *P. lividus* comienza a desarrollarse de manera intensa en los meses invernales y se mantiene activa hasta el mes de julio. Durante este tiempo, la tasa de crecimiento evoluciona desde valores mínimos hasta alcanzar valores máximos en el mes de julio, por lo que un primer análisis podría indicar que la reproducción no afecta a la tasa de crecimiento.

No obstante, son muchos los trabajos que han observado un efecto del desarrollo gonadal en la tasa de crecimiento (Moore, 1935; Lewis, 1958; Fuji, 1967; Jensen, 1969; Mottet 1976; Moore *et al*, 1963, Moore y López 1972; Vadas, 1977; Greenwood, 1980, Gage y Tyler, 1985; citados en Guillou y Michel, 1994; Turon *et al*, 1995). En todos estos trabajos el desarrollo gonadal reducía el crecimiento somático al gastar recursos energéticos en los procesos gonadales.

Por esta razón, se decidió estudiar en detalle el efecto de la reproducción sobre el crecimiento mediante la creación de la variable *madurez*. Para evitar el efecto de la talla sobre la tasa de crecimiento el diámetro inicial se introdujo en el análisis como covariable. Los resultados (Tabla 4.3.3.4.6) muestran que la madurez tiene un efecto estadísticamente muy significativo en la tasa de crecimiento, independientemente del diámetro inicial.

La inclusión de la nueva variable incrementa además el porcentaje de varianza explicado hasta el 61,9%, doce puntos más de lo observado antes de incluir la madurez en el análisis.

Esto significa que los erizos que aún no necesitan invertir recursos energéticos en la reproducción (erizos inmaduros) muestran una evolución estacional en su tasa de crecimiento diferente al de los erizos con tallas maduras, que deben dividir sus recursos energéticos entre el crecimiento somático y el desarrollo gonadal.

Una vez observado el efecto significativo de la reproducción sobre la tasa de crecimiento se decidió separar los intervalos de crecimiento en función de la madurez (Figura 4.3.3.4.2).

Los erizos inmaduros, muestran una estacionalidad mucho más marcada que los erizos maduros. Las tasas de crecimiento determinadas desde los diámetros más bajos varían en más de 0,03 mm entre los meses invernales y los meses estivales, mientras que en los erizos de tallas maduras no alcanza los 0,015 mm.

No obstante, la razón principal para esta diferencia en la variabilidad no está relacionada con la reproducción sino con la reducción del crecimiento con el diámetro.

Los erizos de tallas más grandes muestran un crecimiento menor al de los erizos de tallas más pequeñas, provocando que la tasa de crecimiento sea menos elevada en los meses estivales, pero también que la reducción durante los meses invernales no sea tan intensa como en los erizos de tallas menores. Para observar este fenómeno de manera ilustrativa se presenta la Figura 4.3.4.2.1. En esta Figura se observa las diferencias entre una curva de

Von Bertalanffy tradicional y otra estacional, con idénticos valores de K y L_{∞} a lo largo de siete años.

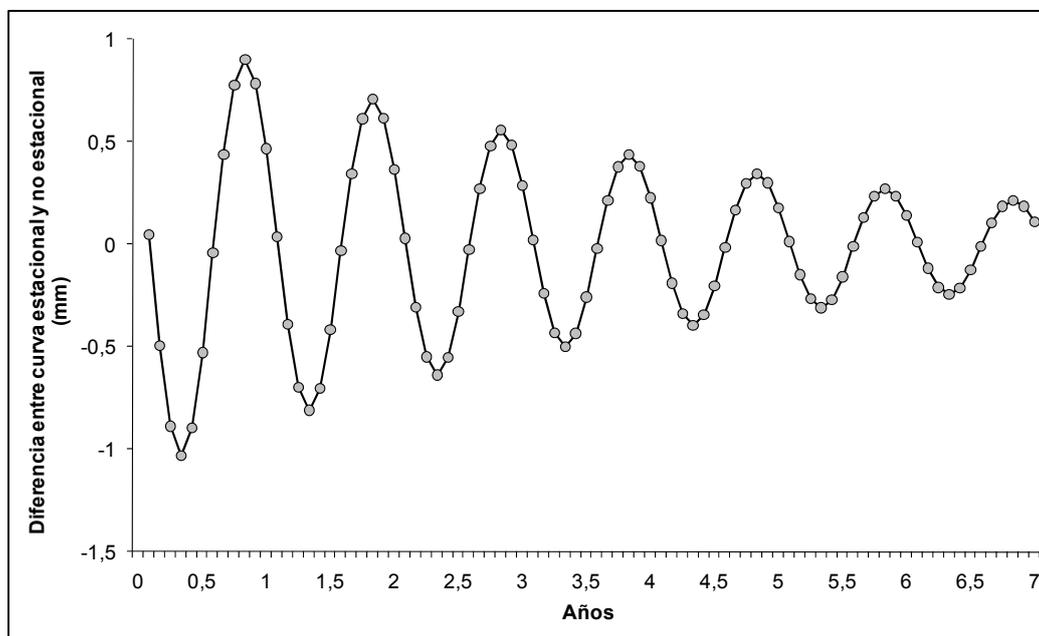


Figura 4.3.4.2.1. Evolución durante los primeros siete años de vida de las diferencias de diámetro observadas entre una curva de Von Bertalanffy estacional y otra no estacional.

Las diferencias como consecuencia de la estacionalidad se hacen menores de manera directamente proporcional a la reducción en la tasa de crecimiento y por lo tanto al diámetro, produciendo la reducción en la variabilidad estacional observada en las tallas más grandes.

No obstante, lo importante en este caso no es el valor de la variación a lo largo del año, sino si estas variaciones producen diferencias estadísticamente significativas entre los distintos meses y si son iguales o distintas en los dos grupos de madurez analizados.

El análisis de los intervalos de crecimiento para los erizos maduros por separado mostró que el factor *mes* produce un efecto estadísticamente significativo en la variable tasa de crecimiento, al igual que ocurría con los erizos inmaduros, si bien fue necesario eliminar los intervalos provenientes de diámetros iniciales mayores de 45 mm para observar este efecto (Tabla 4.3.3.4.9).

Además, la evolución en la variación de la tasa de crecimiento a lo largo del año es diferente a la observada en los erizos inmaduros, si bien estas diferencias no son lo suficientemente claras como para producir diferencias estadísticamente significativas en la interacción mes-madurez.

Los erizos inmaduros muestran una estacionalidad de la tasa de crecimiento clara con valores máximos en los meses estivales y mínimos en los meses invernales. Entre ambos periodos se produce un incremento prolongado interrumpido solo durante el mes de abril.

Los erizos maduros por su parte también muestran máximos en los meses estivales y valores mínimos en invierno, pero entre ambos periodos se produce una interrupción del crecimiento durante los meses de abril, mayo y especialmente junio, coincidiendo con los meses de freza de *P. lividus* en las poblaciones cántabras (Capítulo 3).

Precisamente, mayo y junio son dos de los tres meses que presentan diferencias estadísticamente significativas en sus valores medios de crecimiento entre los erizos maduros y los inmaduros. En los erizos inmaduros, junio es el tercer mes con valores medios más elevados en su tasa de crecimiento después de julio y agosto, pero en los erizos maduros este mes muestra el tercer valor medio más bajo después de enero y diciembre. En este mes muchos erizos presentan una intensa vitelogénesis que les permite alcanzar la fase IV a pesar de haber liberado previamente sus gametos durante la puesta de primavera, incrementando durante este mes su índice gonadal (ver Capítulo 3).

Finalmente, coincidiendo con el final de la época de puesta en la mayor parte de erizos durante el mes de julio, las tasas de crecimiento de los erizos maduros se incrementan notablemente, alcanzando valores máximos para el periodo de estudio.

Parece claro por lo tanto que las diferencias observadas en algunos meses en el valor de la tasa de crecimiento entre erizos maduros e inmaduros, así como las diferencias observadas en la evolución de la tasa de crecimiento en ambos grupos son consecuencia de la fisiología de la reproducción.

Son varios los trabajos que han observado un efecto negativo de la reproducción sobre la estacionalidad en el crecimiento de equinoideos, tanto en *P. lividus* (Azzolina, 1988; Haya de la Sierra, 1990; Fernández y Caltagirone, 1994; Turon *et al*, 1995) como en otros equinoideos (Guillou y Michel, 1994).

Azzolina (1988) estudio el crecimiento de cinco clases de edad en jaulas sumergidas en el Mediterráneo en una pradera de *Posidonia* durante diferentes periodos de tiempo pertenecientes a grosso modo a las cuatro estaciones del año. Obtuvo tasas máximas de crecimiento durante la primavera y mínimas en invierno, atribuyendo los bajos valores invernales al efecto negativo de la vitelogénesis sobre el crecimiento.

Haya de la Sierra (1990) observó al igual que en este estudio un descenso de la tasa de crecimiento durante los meses de puesta.

Fernández y Caltagirone (1994) analizaron el crecimiento de *P. lividus* en la laguna de Urbino en la isla de Córcega en erizos de la especie *P. lividus* recluidos en jaulas. Estos autores relacionaron la variación estacional del crecimiento de *P. lividus* con variaciones en la temperatura y la reproducción, observando crecimiento mínimos en invierno, (con temperaturas mínimas y desarrollos gonadales máximos) y crecimientos máximos en otoño (sin apenas actividad gonadal y con temperaturas óptimas).

Turon *et al* (1995) también observaron un efecto de la reproducción en el crecimiento de *P. lividus* en los datos de crecimiento obtenidos de cuatro cohortes seguidas durante un año en la población de Tosa (la población con condiciones óptimas). Sin embargo, el efecto descrito por estos autores fue el contrario al observado por el resto de autores, ya que los erizos analizados en la población catalana mostraron crecimientos máximos durante los meses de vitelogénesis y crecimientos mínimos tras la puesta. De las cuatro cohortes que analizaron Turon *et al* (1995), dos no alcanzaron un diámetro medio superior a 25 mm de diámetro en todo el estudio, una osciló entre los 25 y los 35 mm y solo una mostró diámetros superiores a 35 mm de diámetro. Teniendo en cuenta que en otro trabajo realizado simultáneamente en las mismas poblaciones (Lozano *et al*, 1995) se estimaba la

talla de primera madurez en los erizos de Tosa entre los 35 y los 45 mm, la reproducción solo puede afectar a un 25% de las tasas de crecimiento determinadas. Por lo tanto, es posible que fueran otras las variables (distintas a la reproducción) las causantes de los bajos crecimientos observados en esta población en los meses de julio y agosto.

Guillou y Michel (1994) estudiaron el efecto de la reproducción en el erizo de mar *Sphaerechinus granularis* en las aguas del Atlántico en la provincia Francesa de Bretaña y encontraron incrementos en las tasas de crecimiento tras la época de puesta como ocurre en este estudio, si bien observaron una compleja interacción de reproducción, temperatura y tasa de ingestión de alimentos como responsables finales del control del crecimiento.

En los erizos cántabros estudiados el crecimiento es mínimo durante los meses invernales, coincidiendo con niveles bajos de temperatura, hidrodinamismo máximo y almacenamiento de reservas energéticas en las gónadas. Con la llegada de la primavera, coincidiendo con el incremento de las temperaturas el crecimiento de los erizos inmaduros aumenta, pero el de los erizos maduros se mantiene en niveles bajos e incluso desciende más, lo que provoca diferencias significativas en la tasa de crecimiento medio de los erizos maduros e inmaduros durante los meses de mayo y junio.

Existen dos posibles explicaciones relacionadas con la reproducción que bien de manera separada o bien simultáneamente pueden explicar la reducción en la tasa de crecimiento durante los meses de puesta.

Por un lado, el desarrollo continuo de gametos que durante los meses de abril, mayo y especialmente junio se produce en las gónadas de gran parte de los erizos consume una parte importante de los recursos energéticos del erizo, disminuyendo con ello su crecimiento somático. Fernández y Boudouresque (2000) calcularon en un 4% de la energía absorbida anualmente el coste de los gametos liberados durante la freza.

Por otro lado, son varios los trabajos que han observado una reducción en el contenido estomacal inmediatamente antes y durante la freza en varias especies de erizos:

Strongylocentrotus intermedius (Fuji, 1967); *Sphaerechinus granularis* (Guillou y Michel, 1994) y *Paracentrotus lividus* (Fernández y Boudouresque, 2000).

Una vez terminada la época de puesta en el mes de julio, el crecimiento somático se reactiva alcanzando valores máximos, probablemente como consecuencia de las altas temperaturas y de la ausencia de actividad gonadal.

4.3.4.2.2. Efecto de la temperatura en la estacionalidad

La evolución de las tasas de crecimiento obtenidas durante los 33 meses de estudio presenta una estacionalidad similar a la de la temperatura, con valores máximos en los meses de verano y valores mínimos en los meses invernales.

Le Gall *et al* (1990) analizaron el efecto de la temperatura en el crecimiento de *P. lividus* obteniendo resultados claros de su efecto. Según estos autores, tanto las temperaturas demasiado bajas (por debajo de los 7°C) como las temperaturas demasiado altas (superiores a 28°C) podían inhibir el crecimiento. Dentro de estos valores umbral, el crecimiento se aceleraba a medida que se incrementaba la temperatura alcanzando valores máximos entre los 18 y los 22°C. Entre los 22°C y los 28° el ritmo de crecimiento volvía a descender hasta detenerse.

Esta relación se repite de manera similar en las tasas de crecimiento analizadas en este estudio, que se incrementan desde valores mínimos con temperaturas entre 10 y 14°C, hasta temperaturas máximas en los valores óptimos entre 18 y 22°C (Figura 4.3.4.2.2).

Las tasas de crecimiento registradas con temperaturas superiores a los 22 °C son ligeramente más bajas a las observadas entre los 18 y los 22 °C, si bien siguen siendo superiores a las del resto de temperaturas. Además presentan una gran variabilidad como muestra el elevado rango de su índice de confianza (Figura 4.3.4.2.2).

La razón para esta gran variabilidad puede explicarse por el hecho de que estos crecimientos se encuentran en la frontera entre el crecimiento máximo y la inhibición. La

existencia de un valor límite de temperatura a partir del cual la velocidad de crecimiento se reduce se ha observado en este estudio en varias ocasiones. Por un lado, los crecimientos máximos se producen en el mes de julio, un mes antes de alcanzar los valores máximos de temperatura.

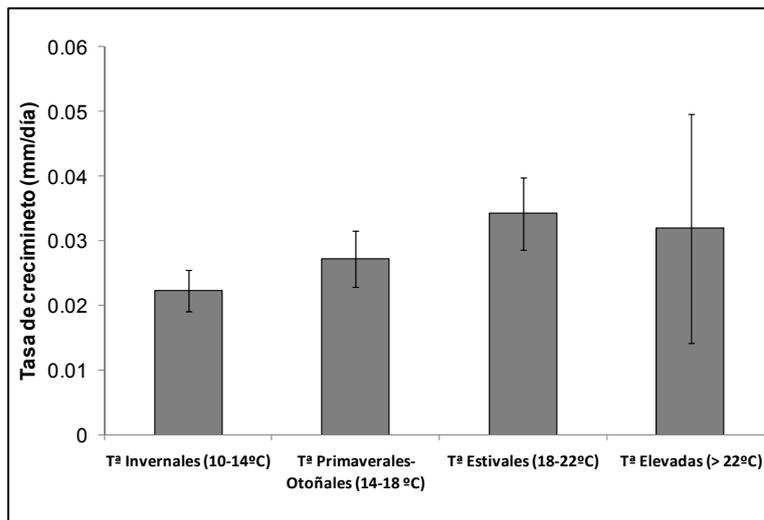


Figura 4.3.4.2.2. Evolución de la tasa de crecimiento en función de la temperatura.

Por otro lado, durante el año 2006, las tasas de crecimiento alcanzaron su valor máximo en el mes de mayo, dos meses antes que en los otros años (Figura 4.3.3.4.8). En este año, las tasas de crecimiento se redujeron en los meses estivales alcanzando valores en julio y agosto similares a las de abril e incluso inferiores a los de marzo. Esta variación en la evolución de las tasas de crecimiento coincidió con valores medios de temperaturas muy elevados, superiores a los 23°C (y por lo tanto al valor límite) durante julio y agosto.

El efecto de la temperatura sobre la tasa de crecimiento ha sido analizado mediante un análisis de regresión obteniéndose un modelo de regresión lineal estadísticamente muy significativo, pero que explica una mínima parte de la varianza explicada ($R^2 = 0,066$).

El análisis se repitió para los erizos maduros e inmaduros de manera separa obteniéndose resultados diferentes. Los erizos inmaduros presentan un modelos de regresión estadísticamente muy significativo y con un R^2 superior al observado en el conjunto de poblaciones (0,224). Los erizos maduros por su parte no presentan un modelo de regresión

significativo. El menor efecto de la estacionalidad sobre la tasa de crecimiento descrito en el punto 4.3.4.2.1 probablemente sea el responsable de esta falta de correlación al ocultar el efecto de la temperatura en las tasas de crecimiento.

El papel de la temperatura por lo tanto no es claro y su influencia en la tasa de crecimiento es menos importante de lo que podría haberse pensado en un principio como demuestra el bajo valor del R^2 del análisis de regresión de la Tabla 4.3.3.4.10. Guillou y Michel (1994) observaron la existencia de una compleja interacción de varios factores (principalmente disponibilidad de alimento, reproducción y temperatura) en la determinación de la estacionalidad del erizo de mar *Sphaerechinus granularis*, interacción que parece repetirse en *P. lividus*.

De esta forma cuando se separa la evolución en la velocidad de crecimiento para los erizos maduros (Figura 4.3.3.4.6), se observa que la influencia positiva de la temperatura en el crecimiento es enmascarada durante algunos meses por el efecto adverso de la reproducción. Esto ocurre de manera especialmente clara en el mes de junio, cuyo valor medio en la tasa de crecimiento para los erizos maduros es el tercero menor de todo el año a pesar de mostrar valores de temperatura elevados. De hecho, en los erizos maduros la relación entre la temperatura y la tasa de crecimiento no es estadísticamente significativa (Tabla 4.3.3.4.12).

Finalmente, durante los meses de primavera y otoño, se producen importantes diferencias en las tasas de crecimiento a pesar de que las temperaturas son muy similares. Este es el caso de los meses de octubre y junio, con temperaturas entorno a 18 °C y tasa de crecimiento muy diferentes, especialmente en los erizos inmaduros. En estos erizos, durante el mes de octubre la tasa de crecimiento se reduce a la mitad, desde valores superiores a 0,04 mm/día a valores de 0,02 mm/día a pesar de que la temperatura apenas desciende un par de grados. Por el contrario, en el mes de junio, con temperaturas prácticamente iguales, la tasa de crecimiento era de cerca de 0,05 mm/día. En menos medida, el mes de noviembre muestra las mismas diferencias respecto al mes de mayo, con temperaturas muy similares pero tasas de crecimiento muy diferentes.

La razón para estas diferencias, especialmente claras en los erizos inmaduros, puede estar relacionada con la desaparición de las algas verdes con la llegada del otoño. La intensa floración de estas algas durante los meses primaverales, recubre con intensidad los fondos rocosos someros durante la primavera, facilitando una gran cantidad de alimento directa (por ramoneo) o indirecta (en forma de algas de arribazón). Con la llegada del otoño, estas algas comienzan a desaparecer reduciendo enormemente la cantidad de alimento disponible. La relación entre la cantidad y calidad del alimento y el crecimiento ha sido comprobada en equinoideos por varios autores (Briscoe y Sebens, 1988; Caltagirone *et al*, 1992; Grosjean *et al*. 1996; Williams y Harris, 1998). Finalmente, otras variables como el hidrodinamismo también varían entre la primavera y el otoño y pueden ayudar a explicar las diferencias observadas.

4.3.4.2.3. Efecto del año en la estacionalidad

Los tres años con datos suficientes para ser comparados (2005, 2006 y 2007) no presentan diferencias estadísticamente significativas entre sí en un primer análisis. No obstante, tras introducir el diámetro inicial como covariables estas diferencias pasan a ser significativas. Esto significa que tras eliminar el efecto del diámetro sobre la tasa de crecimiento, se observaron diferencias estadísticamente significativas en la velocidad de crecimiento de los erizos entre los distintos años.

Son muchas las variables secundarias que pueden variar de un año a otro y que tienen un efecto directo sobre el crecimiento, si bien la más evidente es la temperatura. El efecto de la temperatura ha sido analizado introduciéndola como covariable. Su efecto sobre la tasa de crecimiento es estadísticamente significativo, si bien su presencia en el modelo como covariable no afecta a las diferencias entre los distintos años. Esto significa, que aunque existen importantes diferencias en la temperatura media entre los distintos años, estas no son las principales responsables de las diferencias observadas y deben existir otras variables, como variaciones en la disponibilidad de alimento o en la intensidad del oleaje que han influido de manera decisiva en el crecimiento medio anual, reforzando además lo observado en las diferencias entre la primavera y el otoño.