

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

4.4. ANÁLISIS DE DENSIDAD: RECLUTAMIENTO, MIGRACIONES Y MORTALIDAD.

4.4.1. INTRODUCCIÓN

La distribución y densidad de *P. lividus* ha sido muy estudiada en la bibliografía y son muchos los trabajos que se han centrado en analizar este parámetro, si bien el objetivo varía entre los diferentes estudios.

De esta forma, el análisis de la densidad de *P. lividus* puede tener como objeto realizar un cartografiado del erizo como recurso marisquero (Palacín *et al*, 1998_a; Daza *et al*, 2002), analizar el efecto de la pesca sobre las poblaciones de este equinodermo (Bulleri *et al*, 1999; Guidetti *et al*, 2003; 2005; Gianguzza *et al*, 2006; Pais *et al*, 2007), analizar la evolución de una determinada población en el tiempo (Azzolina *et al*, 1988; Barnes y Crook, 2001; Fernández *et al*, 2006), etc.

Es importante destacar que los distintos trabajos que analizan la densidad de *P. lividus* lo hacen empleando técnicas diferentes y sobre todo escalas espaciales muy distintas.

Los estudios sobre la densidad de *P. lividus* varían desde cartografiados de toda una costa con cientos de Km de longitud (Palacín *et al*, 1998_a; Daza *et al*, 2002), pasando por seguimientos de poblaciones en zonas de varios cientos de metros cuadrados (Azzolina *et al*, 1988; Turón *et al*, 1995; Barnes y Crook, 2001; Fernández *et al*, 2006), muestreos en puntos concretos de la costa con extensiones de unas decenas de metros cuadrados (Sala y Zabala, 1996; Sala *et al*, 1998; Bulleri *et al*, 1999; Guidetti *et al*, 2003; 2004; Pais *et al*, 2007) o combinaciones de estos (Gianguzza *et al*, 2006).

Lógicamente, tanto la metodología a emplear, como los problemas de cada estudio así como los resultados varían de manera importante en función de la escala a la que se realice el trabajo. En este sentido, los trabajos más similares a este estudio son aquellos que han seguido la evolución de una población de *P. lividus* en una o varias zonas concretas y limitadas (Azzolina *et al*, 1988; Haya de la Sierra, 1990; Turón *et al*, 1995; Barnes y Crook, 2001; Fernández *et al*, 2006). Estos trabajos han analizado la evolución de poblaciones de

P. lividus en hábitats tan distintos como una zona portuaria del Mediterráneo (Azzolina *et al*, 1988); varias poblaciones de intermareal de la costa asturiana (Haya de la Sierra, 1990), dos poblaciones de características contrastadas en las costas de Cataluña (Turón *et al*, 1995), una laguna salobre en la costa de Irlanda (Barnes y Crook, 2001) o una laguna salobre en la Isla de Córcega (Fernández *et al*, 2006).

Estos estudios tienen la ventaja de que permiten analizar parámetros de gran importancia para la comprensión de la dinámica poblacional de la especie, al aportar información sobre el reclutamiento, la mortalidad o incluso los procesos migratorios y el crecimiento.

No obstante, la literatura existente sobre estos procesos en el erizo de mar *P. lividus* rara vez aborda estos procesos de manera conjunta y suele centrarse en alguno de ellos por separado.

Dentro de los trabajos que han analizado estos procesos de manera separada, los más abundantes son los que se han centrado en la mortalidad.

Estos estudios pueden analizar la mortalidad desde distintas perspectivas: durante los primeros meses después del reclutamiento (López *et al*, 1998; Hereu *et al*, 2004; Tomas *et al* 2004), ligada a algún proceso adverso (Guidetti *et al*, 2003; Fernández *et al*, 2006) o relacionada con su predación (Sala y Zabala, 1996; Guidetti, 2004; Guidetti y Dulcic, 2007).

Curiosamente, a pesar de la gran abundancia de estudios centrados en la mortalidad, son muy pocos los estudios que han calculado el parámetro Z de mortalidad natural para *P. lividus* (Turón *et al*, 1995; Sala y Zabala, 1996; López *et al*, 1998) y solo el trabajo de Turón *et al*, 1995 ha calculado esta mortalidad para erizos con más de un año de vida. En general, los estudios que han analizado la mortalidad de *P. lividus* normalmente no han tratado de calcular la curva de supervivencia de la especie, sino estimar la importancia de un proceso concreto sobre esta supervivencia (principalmente predación, pero también la pesca o fenómenos ambientales adversos).

De esta forma, son varios los estudios que han analizado el efecto de la predación por peces sobre las poblaciones de *P. lividus* (Sala y Zabala, 1996; Guidetti, 2004; Hereu *et al*, 2004; Hereu, 2005; Guidetti y Dulcic, 2007) obteniendo resultados muy interesantes sobre el efecto de esta predación en la distribución de tallas, la importancia de predadores concretos o la relación depredador-presa, pero sin llegar a analizar la tasa de mortalidad de la población analizada de *P. lividus*.

El reclutamiento también ha sido muy estudiado, tanto en *P. lividus* (Lozano *et al*, 1995; Sala y Zabala, 1996; López *et al*, 1998; Hereu *et al*, 2004; Tomas *et al* 2004), como en otras especies de equinoideos (Rowley, 1989; Keesing *et al* 1993; Ebert *et al*, 1994; Lamare y Barker, 2001; Balch y Sheibling, 2000).

Dentro de los trabajos que analizan la incorporación de nuevos erizos juveniles a la población, se debe separar entre estudios que analizan exclusivamente el asentamiento y los que analizan el reclutamiento.

Los estudios que analizan exclusivamente el asentamiento se centran en los erizos juveniles con pocas semanas de vida y diámetros muy pequeños (normalmente menores de 2 mm). Se trata principalmente de estudios realizados con colectores artificiales, que inducen el asentamiento en una superficie situada dentro del colector. Esta superficie (que varía en función del estudio) se retira periódicamente y se lleva al laboratorio, donde la presencia de erizos juveniles se contabiliza con ayuda de una lupa. Este método tiene varias ventajas sobre los tradicionales (principalmente su rapidez y sencillez) y ha sido muy usado en los últimos años tanto en *P. lividus* (Hereu *et al*, 2004; Tomas *et al*, 2004) como en otras especies de erizos (Harrold *et al*, 1991; Keesing *et al*, 1993; Ebert *et al*, 1994; Lamare y Barker, 2001). No obstante, también existen estudios que emplean métodos más tradicionales, buscando los nuevos reclutas directamente en el sustrato, pero con una minuciosidad tal que son capaces de encontrar juveniles de menos de 1 mm de diámetro. Este es el caso de los trabajos realizados por Lozano *et al* (1995) y López *et al* (1998). Estos autores arrancaban la capa más superficial del sustrato con ayuda de una piqueta y un martillo. El sustrato extraído era transportado al laboratorio donde con ayuda de un

estereomicroscopio, se contabilizaban los nuevos reclutas. Aunque los propios autores definen su estudio como análisis del reclutamiento, lo cierto es que en algunos meses, las tallas iniciales medidas son muy similares a las detectadas con ayuda de los muestreadores artificiales empleados en los análisis de asentamiento.

Finalmente, existen otro tipo de trabajos, similares al realizado en este estudio que no detectan a los reclutas hasta que estos alcanzan un diámetro visible sin necesidad de emplear una lupa. Azzolina (1988) estableció el límite inferior para los erizos muestreados en los 8 mm, mientras que Tomas *et al* (2004) comenzaron a contabilizar los erizos por encima de los 5 mm. La principal diferencia con los estudios de asentamiento, es que en estos trabajos los erizos muestreados tienen varios meses de vida.

Independientemente de la metodología empleada, no se conocen estudios que hayan analizado el reclutamiento de *P. lividus* en el Mar Cantábrico.

Finalmente, las migraciones también han sido analizadas en *P. lividus*, bien como consecuencia del seguimiento continuado de una población como ocurre en este estudio (Azzolina, 1988; Haya de la Sierra, 1990; Tomas *et al*, 2004; Fernández *et al*, 2006) o bien específicamente, en el medio natural (Dance, 1987; Palacín *et al*, 1997; Hereu, 2005) o en el laboratorio (Domenici *et al*, 2003).

No obstante, se conoce muy poco sobre los patrones de movimiento de esta especie de equinodermo y detalles importantes de la capacidad de migración de *P. lividus* permanecen aún desconocidas.

4.4.2. MATERIAL Y MÉTODOS

El capítulo 4.4 de esta tesis doctoral engloba tres procesos distintos del ciclo biológico del erizo de mar (reclutamiento, migraciones y mortalidad) que han sido unidos en un único punto por haberse estudiado en los tres casos mediante el análisis de la densidad y de su

evolución, bien en el tiempo (reclutamiento y mortalidad) o bien en el espacio (migraciones).

La densidad es una variable que no muestra una distribución normal cuando se estudia en organismos con una distribución en agregado. Por esta razón, en este punto se ha empleado principalmente estadística no paramétrica. Para realizar comparaciones de 2 muestras independientes se ha empleado la prueba U de Mann-Whitney, mientras que para K muestras independientes se ha usado test de Kruskal-Wallis. Además, también se han realizado comparaciones entre dos distribuciones empleando la prueba de la Chi-cuadrado.

4.4.2.1. Reclutamiento

El análisis del reclutamiento se centra en el estudio de la variación en densidad de los erizos juveniles. Se ha considerado como erizos juveniles a aquellos con diámetros de entre siete y quince milímetros. La razón para escoger este límite de tallas es doble; el límite inferior de siete milímetros se ha escogido tras revisar la evolución de las frecuencias relativas en los diámetros más pequeños (Figura 4.4.2.1.1).

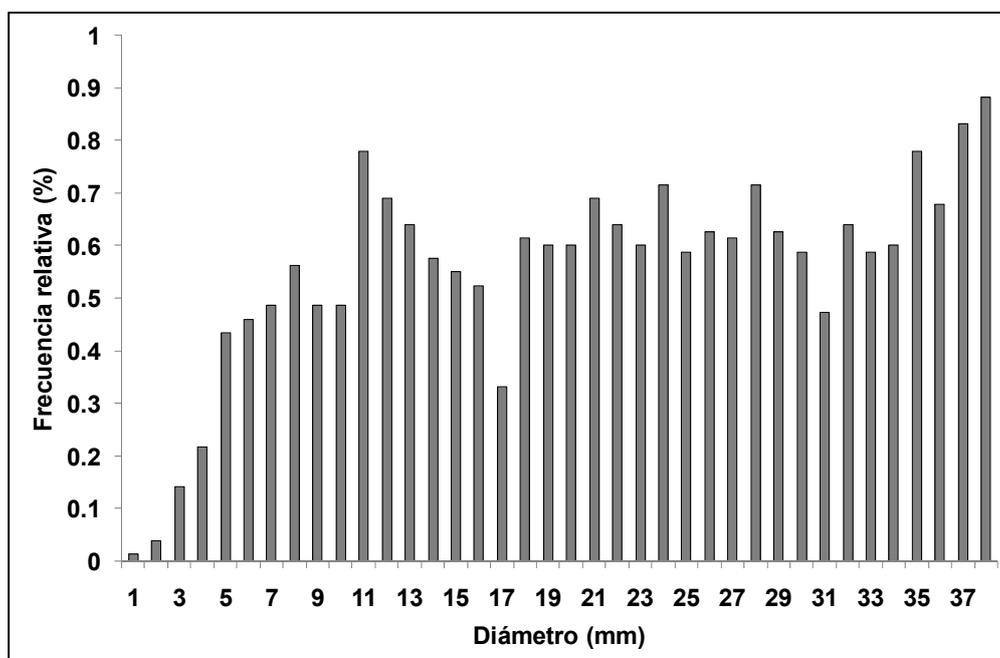


Figura 4.4.2.1.1. Distribución de frecuencias relativas en los primeros 40 mm de diámetro para el conjunto de erizos medidos a lo largo del periodo de estudio.

En esta figura se observa como las frecuencias relativas para los diámetros por debajo de los 5 mm son extremadamente bajas (las más bajas encontradas en el rango de tallas analizado). Estas frecuencias relativas mínimas son consecuencia del pequeño tamaño de estos erizos que los hace indetectables para los muestreadores. A medida que los erizos aumentan de tamaño, los erizos se hacen visibles y las frecuencias relativas se incrementan hasta estabilizarse en torno al 0,5% entre los 7 y los 10 mm, si bien ya en los 5 mm se acercan mucho a estos valores. El hecho de que las frecuencias relativas sean las mismas para los erizos de 7 que para los erizos de 9 o 10 mm (incluso superiores a las observadas en los 17 o los 31 mm) indica que los erizos de siete milímetros son ya muy visibles para los muestreadores, razón por la que se ha decidido comenzar a contabilizar a los nuevos reclutas a partir de este diámetro. Otros trabajos que han analizado el reclutamiento partiendo de muestreos de tallas similares a este han optado por decisiones similares y han comenzado a contabilizar los erizos a partir de los 5 (Tomas *et al*, 2004) o los 8 mm (Azzolina, 1988).

Respecto al límite superior, se han establecido los 15 mm por ser el diámetro medio para erizos de un año según la curva de crecimiento calculada en el Capítulo 4.3.3 de esta tesis doctoral.

4.4.2.2. Migraciones

La zona de estudio se encuentra muy aislada del exterior y las migraciones desde el exterior o hacia el exterior son muy poco probables (ver punto 4.4.4.3). De esta forma, es posible analizar las migraciones dentro del área de estudio mediante el análisis de la densidad por zonas a lo largo de los treinta y tres meses de estudio. Para ello, se ha procedido a revisar las variaciones de esta variable entre los distintos transectos y entre los distintos niveles.

En caso de que existiesen migraciones importantes, estas deberían provocar descensos de densidad en unas cuadrículas e incrementos en otras, lo que puede ser observado mediante un análisis detallado de la densidad media.

Además, también se han analizado las migraciones en función de la edad. Con este fin, se ha analizado la densidad en el espacio para los distintos rangos de talla, estudiándose las variaciones de esta densidad entre los distintos rangos de tallas y entra las distintas cuadrículas analizadas.

4.4.2.3. Mortalidad

Para estimar la mortalidad, se ha partido de la premisa (al igual que en el análisis de las migraciones) de que la población se encuentra aislada y que por lo tanto, las reducciones en densidad son consecuencia principalmente de la mortalidad. Además, como en la Comunidad Autónoma de Cantabria la pesca del erizo de mar es prácticamente nula, la mortalidad por pesca se ha considerado inexistente, por lo que toda la mortalidad estimada se considera mortalidad natural.

Partiendo de esta base, la evolución de la densidad en el tiempo para el conjunto de la población ha sido analizada.

Además de analizar la evolución en el tiempo para el conjunto de poblaciones, la mortalidad también ha sido estudiada para cada cohorte por separado.

Ya que en cada mes se midió un número muy distinto de ejemplares, la evolución de las cohortes en el estudio de mortalidad se ha seguido empleando valores relativos (expresados en porcentaje) y no valores absolutos. Además, se han empleado las frecuencias originales, sin someterlas al proceso de pulido.

Para estimar el rango de diámetros pertenecientes a cada cohorte se ha partido de la curva de crecimiento calculada en el punto 4.3, que representa el crecimiento medio de los erizos. El diámetro medio en función de la edad se ha calculado aplicando esta curva para erizos asentados al principio de la época de asentamiento (mes de abril) y para erizos nacidos al final de la misma (mes de septiembre), con el objeto de abarcar toda la variabilidad de tallas generada por estas diferencias temporales. Además, para reflejar aún más la posible

variabilidad en el diámetro de los erizos de cada cohorte se han utilizado parámetros de crecimiento distintos a los parámetros medios obtenidos, aunque siempre dentro de la variabilidad obtenida.

De esta forma, para los erizos nacidos en el mes de abril, se empleó además de los valores medios de L_{∞} y K , valores más altos, concretamente un L_{∞} de 73 mm y un valor de K de 0,275 (valores máximos para ambos parámetros), que simulan un crecimiento rápido. Por su parte, para los erizos nacidos en el mes de septiembre se emplearon, además de los valores medios, valores de L_{∞} y K mínimos ($L_{\infty} = 65$ y $K = 0,215$) que simulan un crecimiento lento. La evolución de las cuatro curvas resultantes durante los primeros tres años se representa en la Figura 4.4.2.1.2.

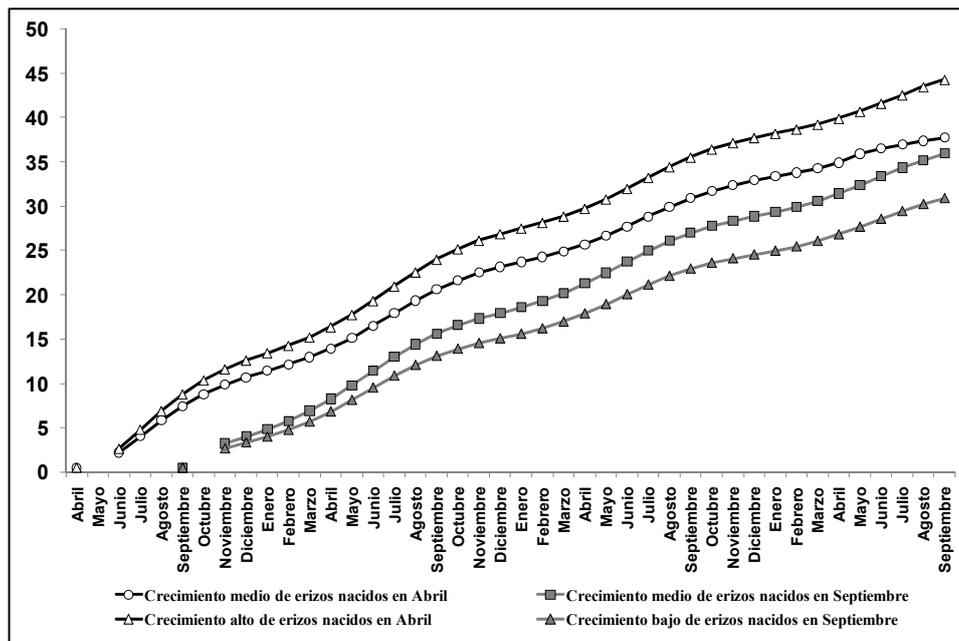


Figura 4.4.2.1.2. Evolución en longitud de los erizos nacidos en el mes de abril (crecimiento medio y crecimiento alto) y de los erizos nacidos en septiembre (crecimiento medio y crecimiento bajo) durante los primeros tres años.

El rango máximo de variabilidad entre erizos de la misma cohorte viene dado aproximadamente por las diferencias entre las dos curvas de crecimiento extremas. Estas diferencias no sobrepasan en ningún momento los 13 mm de diámetro, lo que significa, que

un intervalo de crecimiento del diámetro medio pronosticado por la curva de crecimiento ± 6 mm incluye a la mayor parte de los erizos de una cohorte durante los primeros tres años. Por lo tanto, es posible calcular el número de erizos de una cohorte determinada contabilizando los erizos que en cada mes se encuentran dentro de dicho rango.

No obstante, el hecho de que en este rango se encuentren todos los erizos de una cohorte, no significa que no pueda haber erizos de otras cohortes, especialmente cuando comienza el solapamiento.

La Figura 4.4.2.1.3 presenta la evolución del diámetro de erizos nacidos en dos años consecutivos. La primera curva muestra el crecimiento de los erizos más lentos de la cohorte uno nacidos al final de la época de reclutamiento (en el mes de septiembre), mientras que los erizos de la curva dos muestran el crecimiento de los erizos más rápidos de la cohorte 2, nacidos al comienzo de la siguiente época de reclutamiento, en el mes de abril.

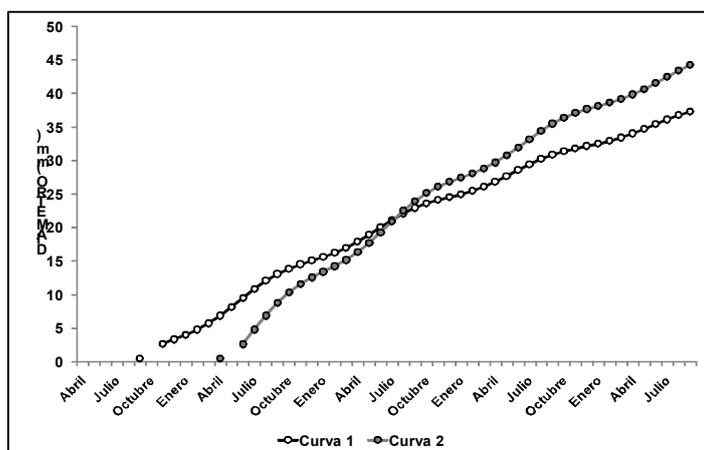


Figura 4.4.2.1.3. Evolución en diámetro de erizos de crecimiento lento nacidos al final de la época de reclutamiento (curva 1) y de erizos de crecimiento rápido nacidos al comienzo de la siguiente época de reclutamiento (curva 2).

Ambos grupos de erizos alcanzan la misma talla tan solo 15 meses después del reclutamiento de los erizos de crecimiento rápido y tan solo cuatro meses después (con una edad de 19 meses) los erizos de la cohorte dos ya superarían en 2 mm a los erizos de la cohorte 1.

Aunque este solapamiento es exagerado, al haberse calculado con supuesto extremos, debe ser tenido en cuenta, puesto que a diferencia de lo que ocurría con el análisis del

crecimiento (donde el solapamiento parcial no es tan importante mientras permita intuir la posición aproximada del conjunto de la cohorte), en el estudio de la mortalidad el solapamiento varía el número de erizos de la cohorte y puede falsear los cálculos de mortalidad.

En la determinación del número de erizos por cohorte se ha prestado especial atención al número de erizos presentes en los extremos del rango establecido, eliminando erizos de estos extremos cuando se consideraba que podía haber solapamiento.

Solo se han analizado las cohortes 06,05 y 04 por ser las únicas que se encontraban durante el tiempo suficiente dentro del rango de tallas de interés para el cálculo de la mortalidad (entre los 10 y los 40 mm aproximadamente).

La cohorte 07 no puede ser utilizada en el cálculo de la mortalidad, porque desde que aparece por primera vez en agosto del 2007 hasta que se acaba el estudio, no solo no muestra menos erizos, sino que muestra más, como consecuencia del crecimiento de los erizos más pequeños por encima del valor umbral de los 7 mm. La cohorte 03 tampoco ha sido incluida por ser muy poco frecuente y muy irregular. El resto de cohortes presentaban diámetros medios demasiado altos.

4.4.3. RESULTADOS

4.4.3.1. Distribución y composición de la población

La cala de *La Soledad* alberga en su zona norte una población de erizos de la especie *P. lividus* que ha sido objeto de un muestreo continuado durante más de tres años, con el objeto de realizar un estudio de su dinámica poblacional.

Esta población, formada por más de dieciséis mil erizos, no se distribuye de manera homogénea en el área de estudio, sino que se agrupa en unas determinadas cuadrículas, mostrando una clara distribución en agregado, como demuestra la relación entre la varianza y la media, que alcanza un valor de 67,06.

Además de las diferencias en la distribución también existen importantes diferencias en las tallas de los individuos en función de la zona de estudio.

Estas diferencias en la distribución de los individuos en cuanto a su número y talla en la zona de estudio pueden influir en el reclutamiento, la mortalidad o las migraciones, por lo que es necesario estudiarla antes de poder analizar estos procesos. A continuación se muestran las principales características de la distribución de los individuos en talla y densidad a lo largo de la zona de estudio.

4.4.3.1.1. Distribución de la densidad

De los 618,75 m² muestreados en todo el periodo de estudio (2475 lanzamientos de la cuadrícula de 0,25 m²), el 66,6% de la superficie no presentaba erizos, mientras que el 33,4% restante de la superficie albergaba al menos 1 individuo de *P. lividus*.

La densidad media en la superficie con erizos fue de 41,63 ind/m² (unos diez erizos por cuadrado de muestreo), mientras que la densidad media total incluyendo la superficie sin erizos se reduce hasta 13,90 ind/m².

La Figura 4.4.3.1.1 muestra la densidad media de los erizos muestreados en los tres transectos (4.4.3.1.1.B) y en los cinco niveles (4.4.3.1.1.A) para todo el periodo de estudio analizado de manera conjunta. Las densidades medias se calcularon para el conjunto de superficie muestreada y no solo para aquella que presentaba erizos, por lo que las áreas con densidad 0 fueron incluidas en el análisis.

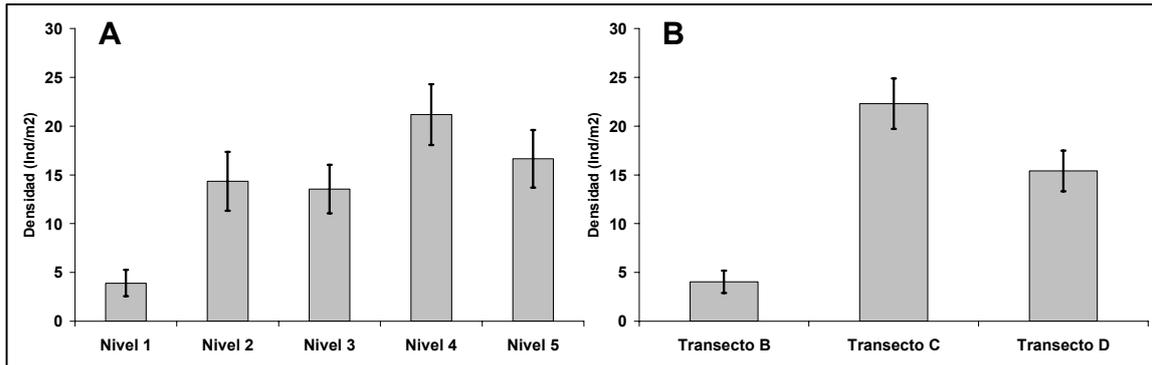


Figura 4.4.3.1.1. Densidad media para todo el periodo de estudio de los cinco niveles (Figura A) y los tres transectos (Figura B) muestreados. Las barras de error representan un intervalo de confianza para la media del 95%.

La densidad media de erizos es máxima en el transecto C y en el nivel 4, mientras que es mínima en el transecto B y en el nivel 1.

Las diferencias de densidad entre los distintos transectos y niveles fueron analizadas mediante la prueba de Kruskal-Wallis. Los resultados se muestran en las Tablas 4.4.3.1.1 y 4.4.3.1.2.

| | Densidad |
|---------------|----------|
| Chi-cuadrado | 221.028 |
| gl | 2 |
| Sig. asintót. | .000 |

Tabla 4.4.3.1.1. Resultados del análisis de Kruskal-Wallis para el factor transecto.

| | Densidad |
|---------------|----------|
| Chi-cuadrado | 155.140 |
| gl | 4 |
| Sig. asintót. | .000 |

Tabla 4.4.3.1.2. Resultados del análisis de Kruskal-Wallis para el factor nivel.

En ambos factores existen diferencias significativas entre los distintos valores de densidad. Para comprobar entre qué transectos y niveles se producían estas diferencias significativas,

el análisis se completó con la prueba U de Mann-Whitney para dos muestras independientes (Tablas 4.4.3.1.3 y 4.4.3.1.4).

| | | |
|----------------------------|-------------|----------------|
| | Transecto C | Transecto D |
| Transecto B Transecto C | 0,000 | 0,000 0,028 |

Tabla 4.4.3.1.3. Resultados de la comparación entre transectos mediante la prueba U de Mann-Whitney. Todas las comparaciones realizadas mostraron diferencias significativas ($p < 0,05$).

| | | | | |
|---------|---------|---------|---------|---------|
| | Nivel 2 | Nivel 3 | Nivel 4 | Nivel 5 |
| Nivel 1 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 |
| Nivel 2 | | 0,026 | 0,000 | 0,003 |
| Nivel 3 | | | 0,000 | 0,435 |
| Nivel 4 | | | | 0,008 |

Tabla 4.4.3.1.4. Resultados de la comparación entre niveles mediante la prueba U de Mann-Whitney. Las comparaciones realizadas mostraron diferencias significativas ($p < 0,05$) en todos los casos excepto entre los niveles tres y cinco.

Los tres transectos muestreados presentan diferencias significativas entre sí en sus valores medios de densidad, mientras que en el caso de los niveles existen diferencias significativas en todos los casos excepto entre los niveles 3 y 5.

Además, la densidad media entre los distintos niveles ha sido analizada para los tres transectos de manera separada (Figura 4.4.3.1.2).

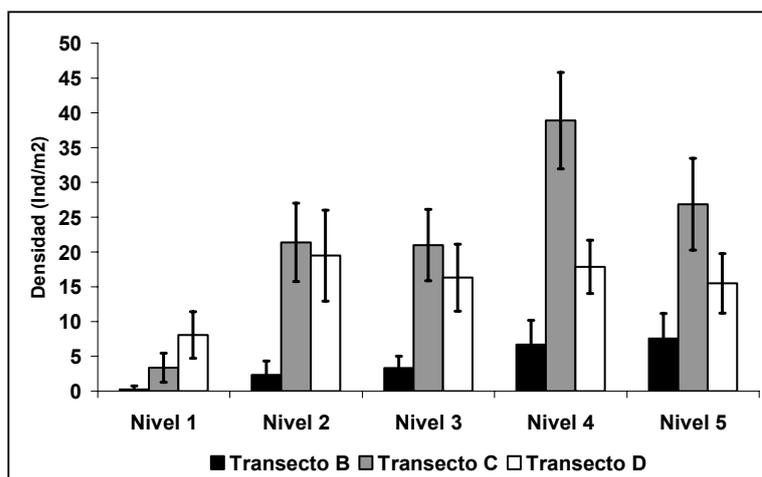


Figura 4.4.3.1.2. Densidad media en los tres transectos: B (negro), C (gris) y D (blanco) y en los cinco niveles (en el eje de las X) para todo el periodo de estudio. Las barras de error representan el intervalo de confianza al 95%.

El transecto C muestra las mayores densidades en todos los niveles excepto en el nivel 1, donde es el transecto D el que presenta los mayores valores. El valor máximo en el transecto C se alcanza en el nivel 4, con un valor medio de densidad de $38,9 \pm 6,9$ ind/m²,

le sigue a bastante distancia el nivel 5 (también en el transecto C) con un valor medio de $26,86 \pm 6,59$ ind/m² y después los niveles 2 y 3 con valores similares a los del transecto D, aunque ligeramente superiores.

El transecto B por su parte muestra los valores más bajos de los tres transectos, alcanzando un valor máximo de 7,5 ind/m² en el nivel 5, menor al mínimo del transecto D que es de 8 ind/m².

Finalmente, el transecto D presenta valores intermedios entre los valores máximos y mínimos de los transectos C y B. Además, muestra una menor variación entre los distintos niveles, que presentan un valor de densidad medio muy similar entre sí, con un valor mínimo de 8 ind/m² y un valor máximo de 19,5 ind/m².

Al igual que en los casos anteriores, las diferencias entre los distintos niveles para cada transecto fueron analizadas mediante la prueba U de Mann-Whitney (Tabla 4.4.3.1.5).

| | Nivel 2 | Nivel 3 | Nivel 4 | Nivel 5 |
|---------|--|--|--|--|
| Nivel 1 | B → 0,004 C → 0,000 D → 0,003 | B → 0,000 C → 0,000 D → 0,000 | B → 0,000 C → 0,000 D → 0,000 | B → 0,000 C → 0,000 D → 0,000 |
| Nivel 2 | | B → 0,001 C → 0,325 D → 0,629 | B → 0,017 C → 0,000 D → 0,004 | B → 0,000 C → 0,562 D → 0,144 |
| Nivel 3 | | | B → 0,441 C → 0,000 D → 0,014 | B → 0,185 C → 0,703 D → 0,360 |
| Nivel 4 | | | | B → 0,045 C → 0,000 D → 0,092 |

Tabla 4.4.3.1.5. Valor del p-valor para las prueba U de Mann-Whitney realizados entre los valores medios de densidad de los cinco niveles para cada transecto por separado.

En los tres transectos el nivel 1 (con valores mínimos de densidad) presenta diferencias muy significativas con el resto de niveles. En el nivel 2, las diferencias siguen siendo significativas en todos los casos para el transecto B, pero no así para los transectos D y C, que no muestran diferencias significativas entre el nivel 2 y los niveles 3 y 5, aunque sí con el 4, con el que si existen diferencias significativas en ambos transectos.

El nivel 4 presenta valores de densidad máximos en el transecto C y de hecho en este transecto presenta diferencias significativas con todos los demás niveles.

El nivel 3 presenta valores intermedios en los tres transectos y no muestra diferencias significativas con más de dos niveles en ningún caso.

Finalmente, el nivel 5 presenta valores máximos de densidad en el transecto B y, en este transecto, diferencias significativas con todos los demás niveles salvo el nivel 3, mientras que en los otros dos transectos ocupa un lugar intermedio, presentando diferencias significativas solo con algunos niveles.

La densidad media de una cuadrícula da información sobre el grado de ocupación del sustrato por parte de los erizos. No obstante, dos densidades medias iguales pueden representar distribuciones en el espacio diferentes. Para completar el dato de densidad media para cada cuadrícula se ha elaborado la Tabla 4.4.3.1.6 en la que se muestra la superficie cubierta de erizos, así como la densidad media para la superficie con erizos, es decir eliminando del análisis los datos de densidad 0.

| | Nivel 1 | | Nivel 2 | | Nivel 3 | | Nivel 4 | | Nivel 5 | |
|---|---|-----------------------------|---|-----------------------------|--------------------------------------|-----------------------------|--------------------------------------|-----------------------------|--------------------------------------|-----------------------------|
| | % área con al menos 1 erizo | D. media | % área con al menos 1 erizo | D. media | % área con al menos 1 erizo | D. media | % área con al menos 1 erizo | D. media | % área con al menos 1 erizo | D. media |
| B | 1,2% | 22 ind/m ² | 7,9% | 29,54 ind/m ² | 20,6% | 16,12 ind/m ² | 16,4% | 40,89 ind/m ² | 26,1% | 28,98 ind/m ² |
| C | 12,7% | 26,48 ind/m ² | 43% | 49,69 ind/m ² | 52,7% | 39,82 ind/m ² | 66,7% | 58,33 ind/m ² | 43,6% | 61,56 ind/m ² |
| D | 23,6% | 34,15 ind/m ² | 38,1% | 51,08 ind/m ² | 41,8% | 39,01 ind/m ² | 58,1% | 30,75 ind/m ² | 49,7% | 31,2 ind/m ² |

Tabla 4.3.1.6. En esta tabla se muestra la superficie total (en porcentaje) con al menos 1 erizo para cada cuadrícula y la densidad media para cada cuadrícula en el área cubierta de erizos, es decir sin contar los resultados de densidad 0.

El transecto D presenta densidades medias totales (Figura 4.4.3.1.1) muy similares para los niveles 2, 3, 4 y 5. Sin embargo, si observamos la Tabla 4.4.3.1.6, se aprecia que mientras

en los niveles 4 y 5 los erizos se encuentran dispersos por la mitad de la cuadrícula con densidades parciales para las zonas ocupadas por erizos de 31 ind/m², en el nivel 2 ocupan tan solo un 38% de la cuadrícula aunque formando agrupamientos muy densos, con un valor medio de 51,08 ind/m² en la superficie ocupada por erizos.

El transecto C presenta las mayores superficies ocupadas y las mayores densidades medias, tanto en el conjunto de la cuadrícula como exclusivamente en las zonas ocupadas por erizos.

La cuadrícula C4 presenta los valores medios de densidad total más elevados (Figura 4.4.3.3.1), pero sin embargo no muestra las agrupaciones más densas. Estas se encuentran en la cuadrícula C5, donde la elevada presencia de erizos se concentra además en un % relativamente pequeño de superficie (43,6%), lo que provoca densidades máximas para las zonas con erizos (61,56 ind/m²). No obstante, la cuadrícula C4 presenta los segundos valores máximos de densidad en las zonas con erizos (58,33 ind/m²) y el mayor porcentaje de superficie cubierta de erizos 66,7%, lo que explica los valores máximos de densidad media.

Finalmente, el transecto B presenta poca superficie con erizos y densidades medias bajas, tanto en el conjunto de la cuadrícula como en las zonas exclusivamente ocupadas por erizos, con la excepción de la cuadrícula B4, donde la superficie ocupada por erizos se mantiene baja, pero la densidad de las zonas con erizos es alta (40,89 ind/m²).

4.4.3.1.2. Análisis del diámetro medio en la zona de estudio

El diámetro medio a lo largo de la zona de estudio ha sido analizado con objeto de detectar diferencias entre los niveles o los transectos que indiquen diferencias en las distribuciones de tallas en función de la zona.

Los resultados se muestran en las Figuras 4.4.3.1.3 y 4.4.3.1.4.

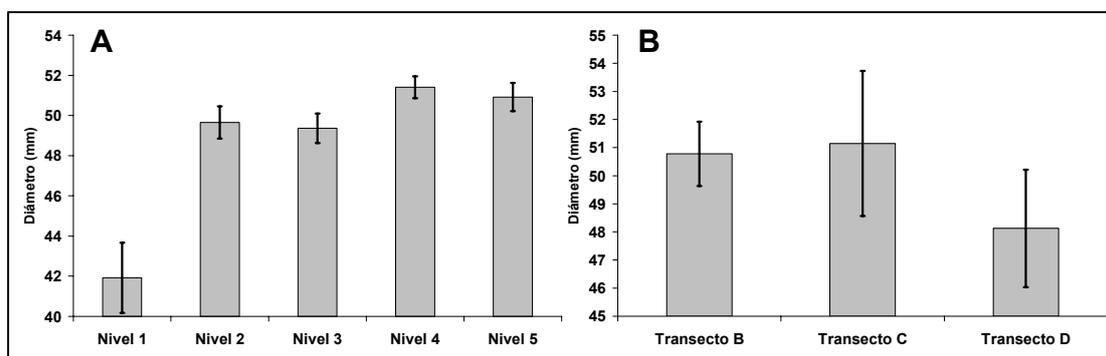


Figura 4.4.3.1.3. Diámetro medio en los cinco niveles (A) y los tres transectos (B). Las barras de error representan un intervalo de confianza al 95%.

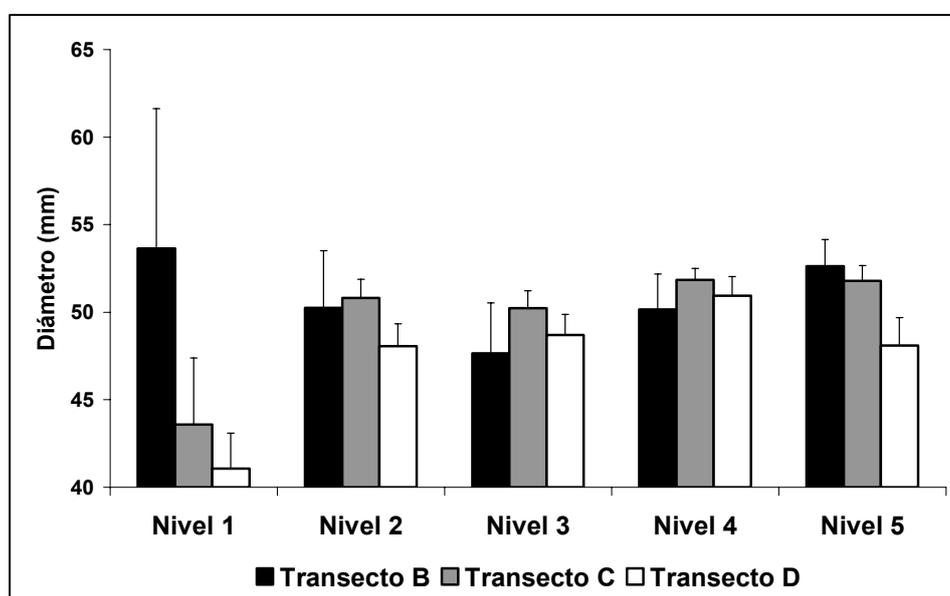


Figura 4.4.3.1.4. Diámetro medio en las quince cuadrículas muestreadas. Las barras de error representan un intervalo de confianza al 95%.

El diámetro no muestra una distribución normal por lo que no se ha podido aplicar estadística paramétrica. En su lugar se ha empleado el test de Kruskal-Wallis para comparar los diámetros de los tres transectos y cinco cuadrículas analizadas. Los resultados se muestran en las Tablas 4.4.3.1.7 y 4.4.3.1.8.

| | Diámetro |
|---------------|----------|
| Chi-cuadrado | 36.686 |
| gl | 2 |
| Sig. asintót. | .000 |

Tabla 4.4.3.1.7. Resultados del análisis de Kruskal-Wallis para el factor transecto

| | Diámetro |
|---------------|----------|
| Chi-cuadrado | 117.368 |
| gl | 4 |
| Sig. asintót. | .000 |

Tabla 4.4.3.1.8. Resultados del análisis de Kruskal-Wallis para el factor nivel.

Como en los casos anteriores, una vez observado que existen diferencias significativas entre los valores de diámetro de los distintos niveles y transectos, se realizó la prueba U de Mann-Whitney para dos muestras independientes entre las tres posibles combinaciones de transectos (Tabla 4.4.3.1.9) y las diez posibles combinaciones de niveles (Tabla 4.4.3.1.10).

| | Transecto C | Transecto D |
|-------------|-------------|-------------|
| Transecto B | 0.725 | 0.000 |
| Transecto C | | 0.000 |

Tabla 4.4.3.1.9. Resultados de las prueba U de Mann-Whitney. Existen diferencias significativas entre los transectos B-D y entre C-D, pero no entre B y C.

| | Nivel 2 | Nivel 3 | Nivel 4 | Nivel 5 |
|---------|---------|---------|---------|---------|
| Nivel 1 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 |
| Nivel 2 | | 0,239 | 0,021 | 0,001 |
| Nivel 3 | | | 0,000 | 0,000 |
| Nivel 4 | | | | 0,118 |

Tabla 4.4.3.1.10. Resultados de las prueba U de Mann-Whitney. Los cinco niveles presentan diferencias significativas entre sí, con la excepción de los niveles 2-3 y 4-5.

De los tres transectos muestreados, tan solo el transecto D presenta diferencias significativas con los otros dos transectos. Este transecto presenta un valor medio de 48,12 mm de diámetro, más de dos milímetros inferior a los otros dos (Figura 4.4.3.1.3 B).

Respecto a los niveles; el nivel uno presenta el valor medio de diámetro más bajo (41,9 mm, Figura 4.4.3.1.3. A) y significativamente distinto al resto de niveles (que presentan diámetros medios por encima de los 48 mm, Tabla 4.4.3.1.10). Dentro de los demás niveles, se puede distinguir dos grupos. Por un lado, los niveles 2 y 3 (con diámetros medios de 49,36 y 49,66 mm respectivamente), que no muestran diferencias significativas entre sí, pero sí con el resto de niveles y por otro lado los niveles 4 y 5, (con diámetros medios de 50,92 y 51,44 mm) significativamente distintos al resto de niveles pero no entre sí.

Finalmente, se realizó una comparación de los cinco niveles para los tres transectos por separado. Los resultados se muestran en la Tabla 4.4.3.1.11.

El nivel 1 muestra valores de diámetro significativamente inferiores al resto de niveles en los transectos C y D, pero no así en el transecto B, donde de hecho muestra un diámetro superior al resto (pero sin diferencias significativas). En este transecto los dos únicos niveles que muestran diferencias significativas entre sí son el nivel 3 y el nivel 5.

| | Nivel 2 | Nivel 3 | Nivel 4 | Nivel 5 |
|---------|--|--|--|--|
| Nivel 1 | B → 0,484 C → 0,000 D → 0,000 | B → 0,170 C → 0,003 D → 0,000 | B → 0,467 C → 0,000 D → 0,000 | B → 0,739 C → 0,000 D → 0,000 |
| Nivel 2 | | B → 0,130 C → 0,027 D → 0,191 | B → 0,813 C → 0,633 D → 0,000 | B → 0,463 C → 0,159 D → 0,039 |
| Nivel 3 | | | B → 0,084 C → 0,024 D → 0,009 | B → 0,005 C → 0,000 D → 0,294 |
| Nivel 4 | | | | B → 0,202 C → 0,031 D → 0,302 |

Tabla 4.4.3.1.11. Resultados de las prueba U de Mann-Whitney realizados entre los valores medios de diámetro de los cinco niveles para cada transecto por separado.

En el transecto C, tanto el nivel 1 (con diámetros medios mínimos para este transecto), como el nivel 3 (segundo nivel con valores más bajos) presentan diferencias significativas con los demás niveles.

Por último, en el transecto D, el nivel 4 (con valores máximos) presenta diferencias significativas con el resto de niveles con la excepción del nivel 5, que también tiene un diámetro medio elevado.

4.4.3.1.3. Distribución de diámetros en la población

Además de analizar la densidad y el diámetro medio, es importante conocer la composición de tallas de la población a lo largo de la zona de estudio. La distribución de tallas obtenida a lo largo de todo el periodo de estudio para el conjunto de la población se muestra en la Figura 4.4.3.1.5.

En esta figura se observa que la mayor parte de los erizos medidos mostraban un diámetro comprendido entre los 50 y los 70 mm de diámetro (el 64,8% de los erizos medidos presentaron diámetros comprendidos entre estos valores).

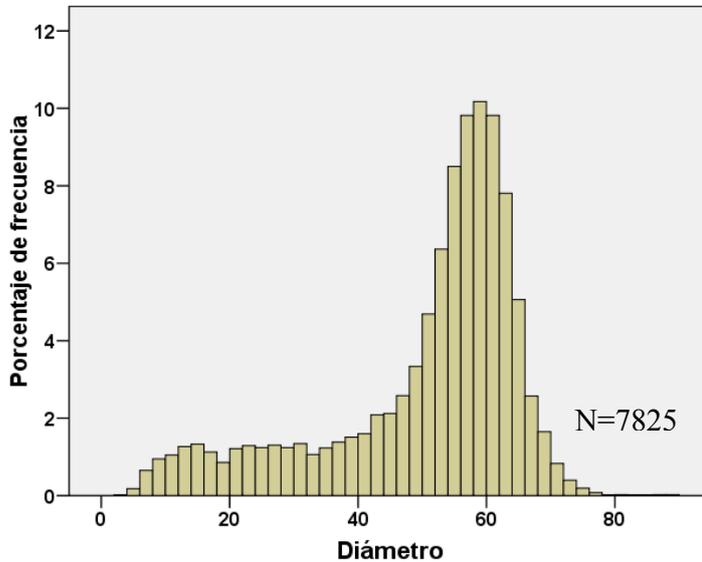


Figura 4.4.3.1.5. Distribución del diámetro (medido en mm) para el conjunto de erizos medidos a lo largo de todo el periodo de estudio.

Al comienzo del histograma, la frecuencia de los diámetros se incrementa rápidamente hasta que alcanza un diámetro de entre 6 y 8 mm de diámetro. A partir de este momento se mantiene en valores estables (entorno al 1%) hasta que alcanza los 45 mm. En este punto, las frecuencias comienzan a incrementarse exponencialmente, alcanzando un valor máximo en los 60 mm de diámetro, con valores por encima del 10%. Tras este máximo, las frecuencias para cada rango de tallas comienzan a descender de manera brusca y se pasa de un 10,3% del total de erizos con un diámetro de 59-60 mm a un 0,4% de los erizos con un diámetro de 71-72 mm de diámetro.

Las frecuencias de tallas en los tres transectos analizados (Figura 4.4.3.1.6) presentan aparentemente histogramas similares a los observados para el conjunto de erizos, con la mayor parte de los diámetros agrupados entre los 50 y los 70 mm de diámetro. Para comprobar si realmente esto era cierto, se comprobó la bondad del ajuste de las distribuciones de tallas de cada transecto (se consideraron como los valores observados) frente a los valores de la Figura 4.4.3.1.5 (que se consideró la distribución teórica). Las distribuciones no mostraron diferencias significativas en ningún caso.

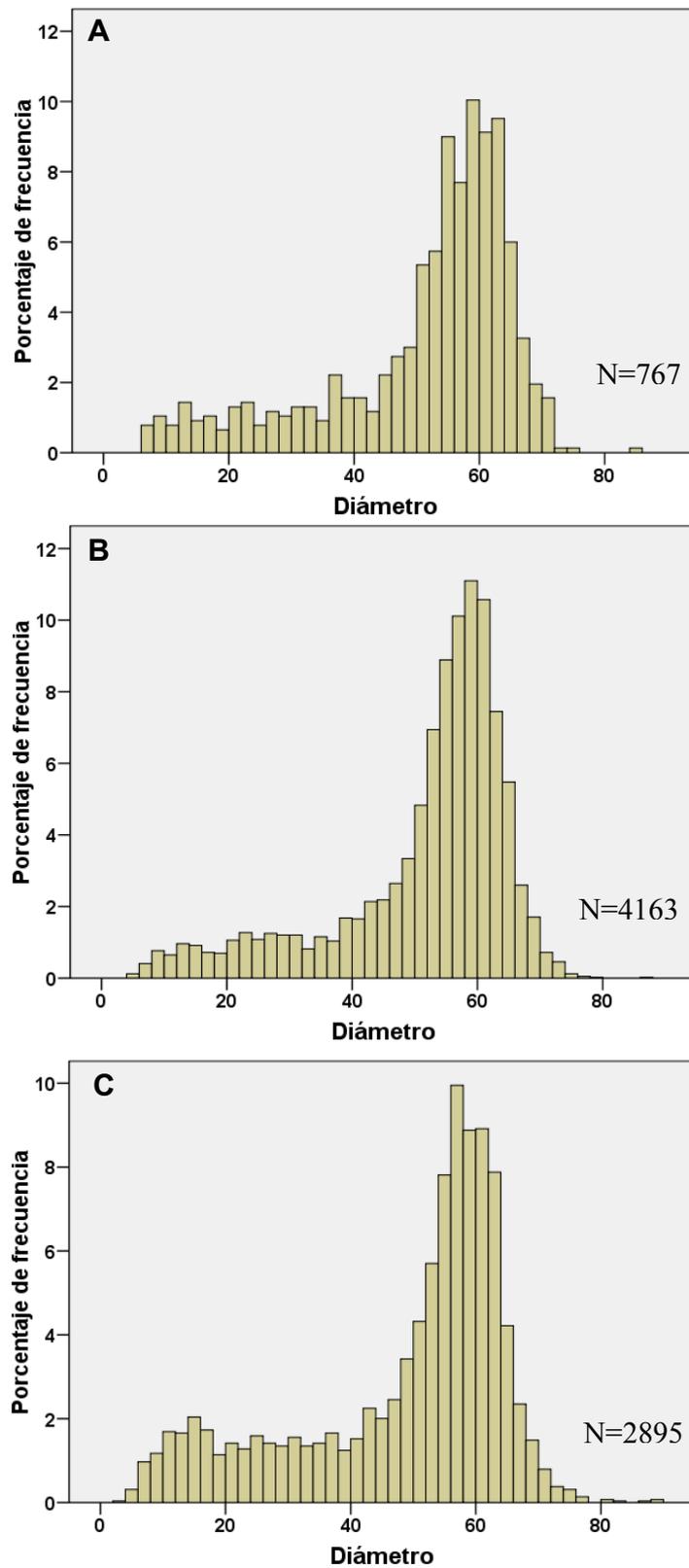


Figura 4.4.3.1.6. Histogramas de frecuencia relativa expresada en porcentaje de los erizos medidos en el transecto B (A), transecto C (B) y en el transecto D (C). El diámetro se expresa en milímetros. El grosor de los intervalos de diámetro es de dos milímetros.

No obstante, si observamos con detalle los porcentajes relativos para las tallas más pequeñas, podemos observar que en realidad, las distribuciones de los tres transectos presentan algunas pequeñas diferencias.

El transecto D presenta unos porcentajes de tallas menores de 40 mm superiores a los otros dos transectos. En este transecto, el 26,1% de los erizos medidos presentaban diámetros de 40 mm o menos, mientras que en el transecto B el porcentaje se reducía al 20,3% y en el transecto C al 17,8%. Estas diferencias son aún más claras en los primeros 20 mm como se aprecia en la Figura 4.4.3.1.6. Para este rango de tallas, el 11,5% de los erizos del transecto D presentaban diámetros de 20 mm o menos, prácticamente el doble de lo observado en el transecto C (5,8%). En el transecto B el porcentaje relativo para estas tallas era del 6,9%.

La mayor frecuencia de diámetros pequeños queda también reflejada en el menor diámetro medio de este transecto (Figura 4.4.3.1.3), que además presenta diferencias estadísticamente muy significativas con los otros dos transectos con diámetros medios superiores.

Por su parte, en cuanto a los valores máximos, los erizos de mayores tallas parecen encontrarse en su mayoría también en el transecto D. De los 21 erizos medidos con diámetros superiores a los 75 mm de diámetro, tan solo 1 fue encontrado en el transecto B, 6 fueron encontrados en C y los otros 14 fueron muestreados en D.

Además de en los transectos también se han analizado las distribuciones de tallas para cada nivel (Figura 4.4.3.1.7).

En general, al igual que ocurría con los transectos, los niveles muestran una estructura de tallas general similar a la observada en el histograma para el conjunto de erizos, con los erizos agrupados entre los 50 y los 70 mm de diámetro, si bien en los niveles hay una mayor variación de este patrón, especialmente en el nivel 1. Este nivel presenta una distribución claramente bimodal, con una primera moda entre los 6 y los 26 mm y la segunda moda, común al resto de niveles, entre los 50 y los 70 mm (Figura 4.4.3.1.7).

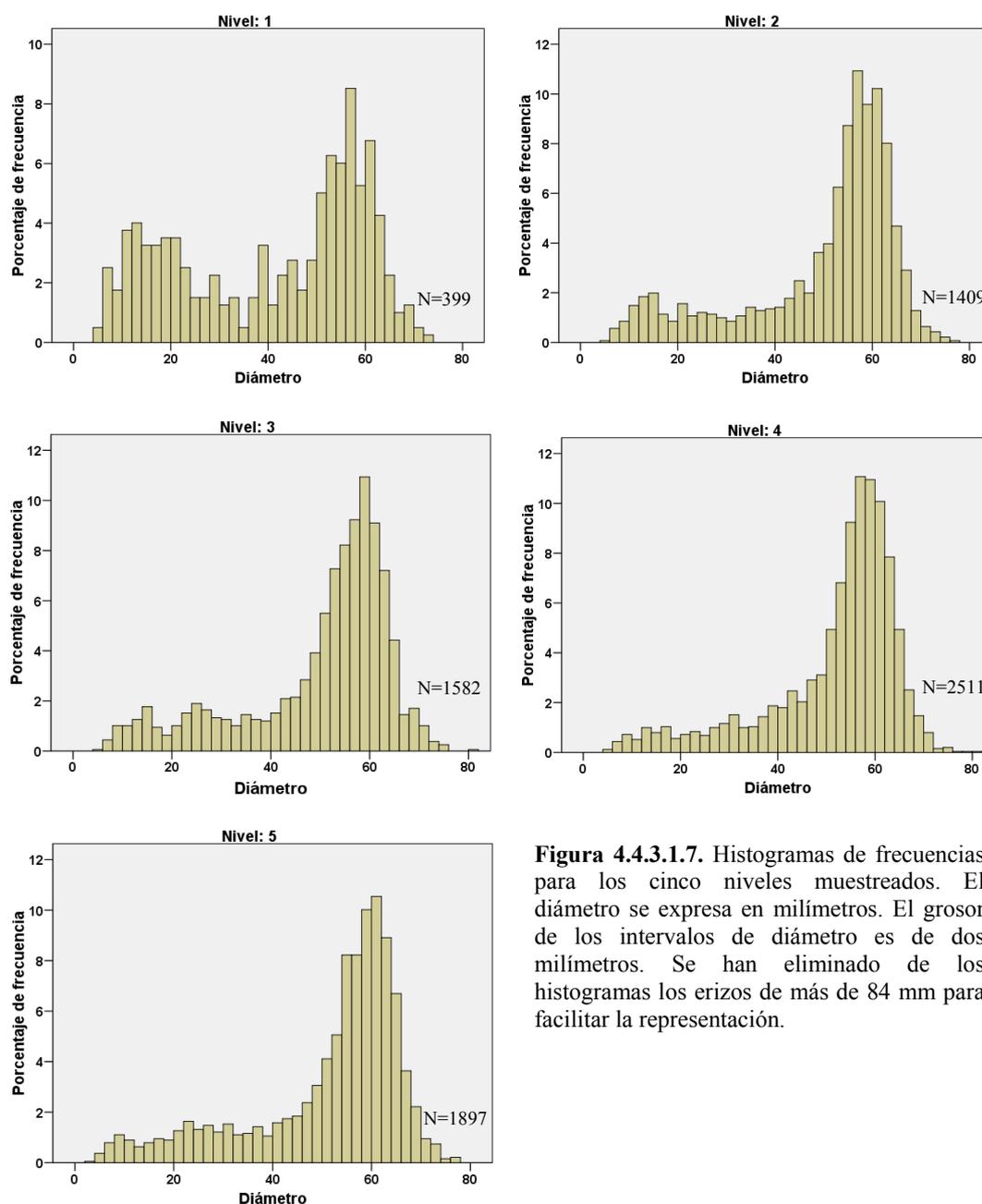


Figura 4.4.3.1.7. Histogramas de frecuencias para los cinco niveles muestreados. El diámetro se expresa en milímetros. El grosor de los intervalos de diámetro es de dos milímetros. Se han eliminado de los histogramas los erizos de más de 84 mm para facilitar la representación.

Las diferencias del nivel 1 provocan que entre la distribución de este nivel y la distribución observada para el conjunto de erizos existan diferencias estadísticamente muy significativas (Tabla 4.4.3.1.12).

| | Diámetro |
|---------------|----------|
| Chi-cuadrado | 98.246 |
| gl | 62 |
| Sig. asintót. | ,000 |

Tabla 4.4.3.1.12. Resultados del test de Chi-cuadrado entre la distribución del nivel 1 (distribución observada) y la distribución para el conjunto de erizos (distribución teórica)

En este nivel, el 24,6% de los erizos muestreados presentaban un diámetro de 20 mm o menos, frente al 9,4% del nivel 2 (segundo máximo valor) o el 5,5% del nivel 4 (valor mínimo).

La elevada presencia relativa de erizos de diámetros bajos explica el bajo valor medio del diámetro, que es además significativamente distinto al resto de niveles (Tabla 4.4.3.1.10).

En el resto de niveles la distribución de tallas es más similar a la observada en la Figura 4.4.3.1.5 y las diferencias en la distribución no son estadísticamente significativas, a pesar de que en algunos niveles (como el nivel 2) la presencia de erizos de diámetros pequeños es abundante, provocando un descenso en el diámetro medio que llega a generar diferencias significativas con el diámetro medio de los niveles 4 y 5 (Tabla 4.4.3.1.10).

Finalmente se han analizado las frecuencias de tallas presentes en cada uno de los cinco niveles para los tres transectos muestreados por separado (Figura 4.4.3.1.8).

El transecto B prácticamente no presenta individuos en el nivel 1. Durante los treinta y tres meses muestreados sólo se detectaron 11 erizos, con tallas comprendidas entre 39 y los 69 mm. Además, este transecto presenta las distribuciones con mayores diferencias con respecto al histograma de tallas de la Figura 4.4.3.1.5. La distribución observada en el resto de cuadrículas de B se comparó con la distribución del conjunto de datos mediante el test de la Chi-cuadrado. El nivel 2 presentó diferencias significativas ($p < 0,05$), mientras que el nivel 3 del transecto B presentó diferencias estadísticamente muy significativas ($p < 0,01$). Los niveles 4 y 5 no presentan diferencias significativas con la distribución general.

El transecto C presenta unos histogramas de frecuencias más similares a los observados en el transecto B y en su mayoría presentan una única moda clara entorno a los 60 mm de diámetro. El nivel 1 es la excepción a esta tendencia y presenta también un elevado porcentaje de erizos con tallas menores de 50 mm de diámetro, especialmente en las tallas más pequeñas (< 25 mm). Aunque no llegan a formar una segunda moda clara, muestran un porcentaje de frecuencia más importante de lo observado en la Figura 4.4.3.1.5.

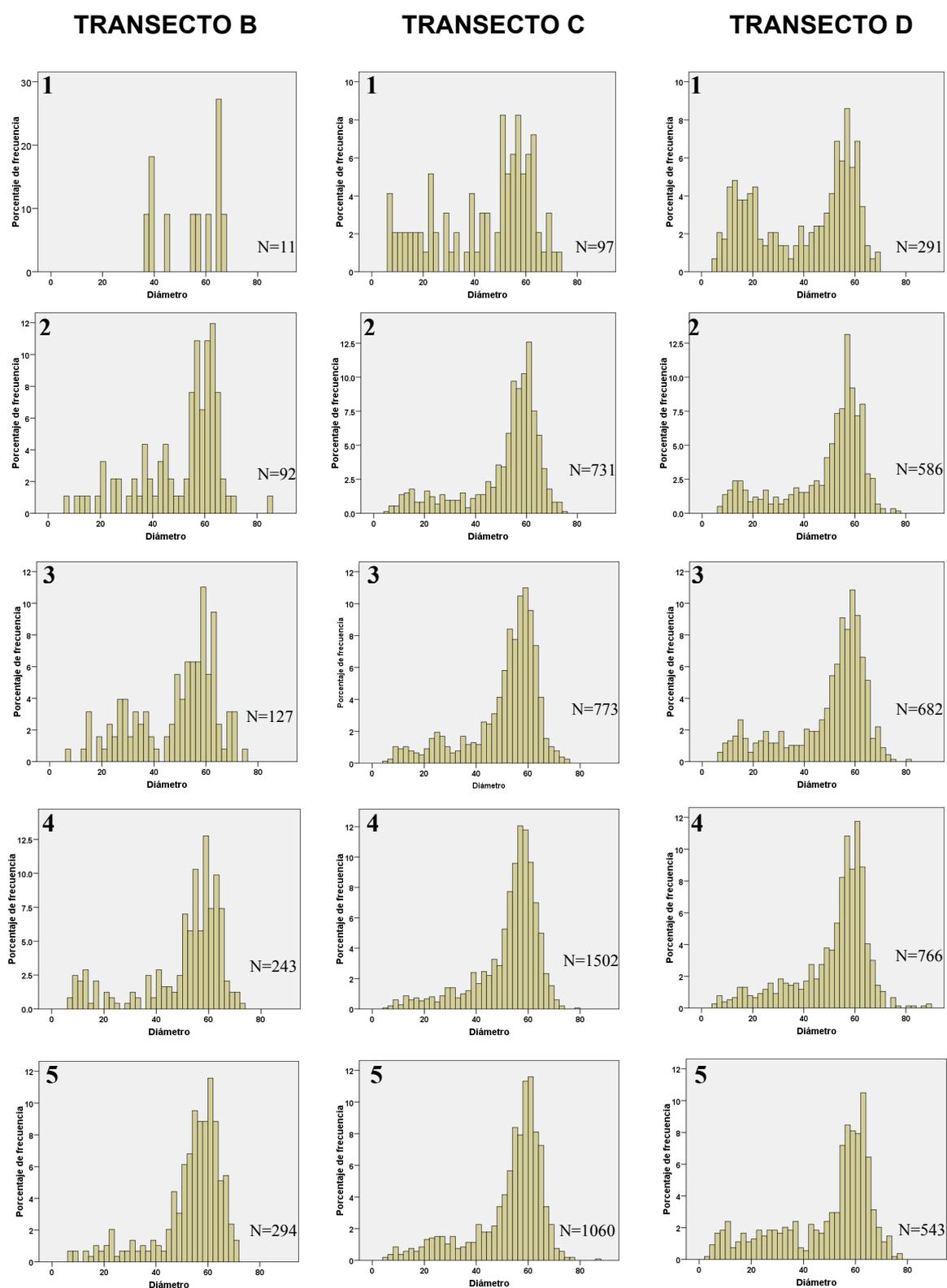


Figura 4.4.3.1.8. Histogramas de frecuencias relativas expresadas en porcentaje para los tres transectos (columnas) en los cinco niveles (filas) muestreados. Los diámetros aparecen agrupados en rangos de 2 mm.

Al igual que en el transecto B, todas las distribuciones de todas las cuadrículas del transecto C fueron comparadas con la distribución general mediante el test de la Chi-cuadrado. Tan solo C1 presentó diferencias significativas con la distribución general.

El transecto D presenta también una estructura similar a la observada en la Figura 4.3.1.9, aunque con diferencias importantes en el nivel 1 y en menor medida en el nivel 5. El nivel 1 del transecto D está caracterizado por la importante presencia relativa de erizos con diámetros menores de 25 mm. Las distribuciones de las cinco cuadrículas de D1 fueron comparadas con la distribución general observada en la Figura 4.4.3.1.5. Al igual que ocurría en el transecto C solo el nivel 1 presentó diferencias estadísticamente significativas.

4.4.3.2. Reclutamiento

La intensidad del reclutamiento varía en los cuatro años estudiados, como se observa en la Figura 4.4.3.2.1. En esta Figura se muestra la densidad media de erizos con diámetros comprendidos entre los 7 y los 15 mm, ambos inclusive. Además de la densidad media para cada mes, también se muestra el diámetro medio de los erizos para el rango de tallas seleccionado.

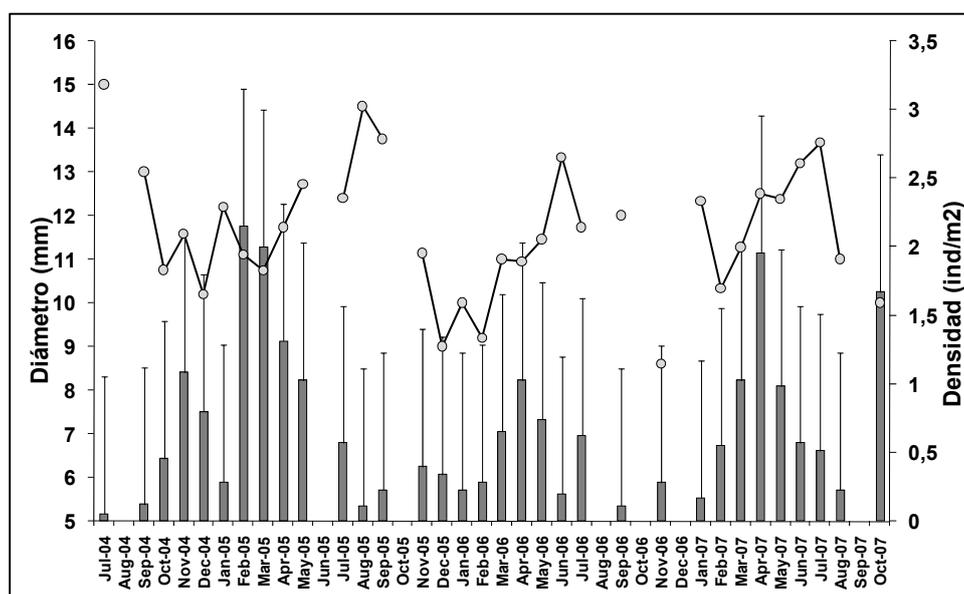


Figura 4.4.3.2.1. Evolución de la densidad media de los juveniles (barras) y el diámetro medio (línea y círculos) de los nuevos reclutas. Las barras de error representan el error típico para la densidad media de cada mes.

Los valores máximos de densidad para cada año se alcanzaron entre febrero y abril, excepto en el 2004, donde el muestreo comenzó en junio y los valores máximos se alcanzaron en noviembre.

El año con la mayor densidad de reclutas (erizos de menos de un año) es el 2005. En este año, durante los meses de febrero y marzo se midieron densidades medias de juveniles de 2,15 y 2 individuos/m² respectivamente. Le siguió el mes de abril del 2007 con 1,96 individuos/m² y también en el año 2007, el mes de octubre, con 1,67 individuos/m². El alto valor del mes de octubre de 2007 es especialmente importante cuando se compara con los

meses de noviembre y octubre de otros años cuya densidad media no superó los 1,09 ind/m² (mes de noviembre de 2005). En el año 2006 el mes que mostró las mayores densidades fue abril con 1,03 individuos/m².

La mayor parte de los erizos juveniles medidos en los meses de máxima densidad (febrero, marzo y abril), fueron reclutados un año antes, como demuestra su diámetro medio. Este diámetro varía entre los 10,74 y los 12,5 mm y corresponde a erizos con una edad media de entre ocho y diez meses aproximadamente (Figura 4.4.3.2.2).

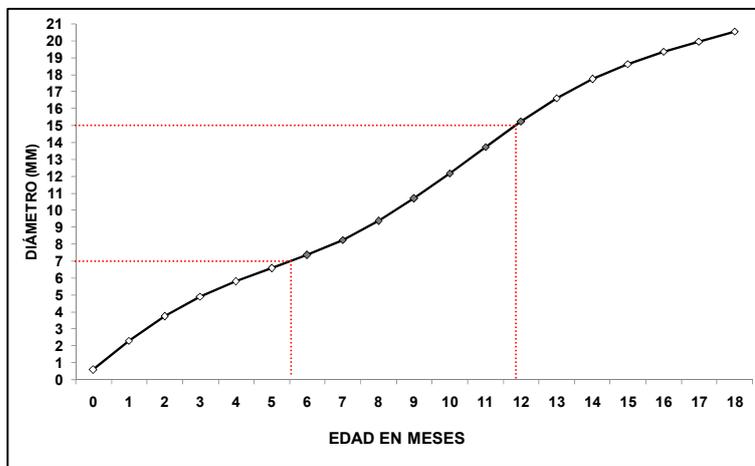


Figura 4.4.3.2.2. Curva de crecimiento medio para los primeros 18 meses. Las líneas rojas representan los límites de diámetro establecidos para las reclutas (entre 7 y 15 mm). Los erizos con diámetros dentro de este límite presentan una edad media de entre cinco y doce meses.

Por lo tanto, aunque las mayores densidades se observan en los meses de febrero, marzo y abril, se trata de erizos que realizaron el asentamiento entre abril y septiembre del año anterior.

El mes de octubre de 2007 es la excepción a esta tendencia, ya que gran parte de los nuevos reclutas medidos en este mes realizaron su asentamiento en este mismo año. En este mes, el diámetro medio (9,7 mm) es inferior al de los otros meses de densidades máximas, como consecuencia del pequeño tamaño de algunos de los nuevos reclutas muestreados en este mes (con diámetros comprendidos entre 4 y 8 mm), que tienen edades de menos de medio año.

La variación de la densidad a lo largo del periodo de estudio fue analizada mediante el test de Kruskal-Wallis. Para ello se compararon los valores de densidad para los erizos juveniles en cada uno de los treinta y tres meses estudiados. Los resultados se muestran en la Tabla 4.4.3.2.1.

| | |
|---------------|--------------------|
| | Densidad juveniles |
| Chi-cuadrado | 51.567 |
| gl | 32 |
| Sig. asintót. | .016 |

Tabla 4.4.3.2.1. Test de Kruskal-Wallis con la densidad como variable dependiente y el mes como variable de agrupación.

Las diferencias entre los distintos meses son estadísticamente significativas. Estas diferencias significativas son lógicas si se tiene en cuenta la marcada estacionalidad que presenta el proceso de reclutamiento, si bien no aportan excesiva información sobre posibles diferencias interanuales en la intensidad del reclutamiento.

Con objeto de comparar el reclutamiento entre los distintos años muestreados se procedió a realizar un nuevo análisis seleccionando exclusivamente los meses de máximo reclutamiento (periodo de febrero a mayo ambos inclusive). Una vez seleccionados estos meses se realizó un análisis de Kruskal-Wallis con el año como variable de agrupación y la densidad como variable dependiente (Tabla 4.4.3.2.2 y 4.4.3.2.3).

| Año | N | Media | Error típico |
|------|----|--------|--------------|
| 2004 | 55 | 1.6145 | .35322 |
| 2005 | 56 | .6786 | .17235 |
| 2006 | 54 | 1.1444 | .30975 |
| 2007 | 11 | 1.6727 | .5334 |

Tabla 4.4.3.2.2. Valores medios y error típico de la densidad de juveniles para los meses: febrero, marzo, abril y mayo). En este año solo se han incluido datos del mes de octubre de 2007.

| | |
|---------------|--------------------|
| | Densidad juveniles |
| Chi-cuadrado | 3.529 |
| gl | 2 |
| Sig. asintót. | .171 |

Tabla 4.4.3.2.3. Test de Kruskal-Wallis con la densidad como variable dependiente y el año como variable de agrupación. Solo se emplearon datos para el periodo febrero-mayo.

Hay que tener en cuenta que entre el asentamiento y el reclutamiento transcurren varios meses por lo que los erizos reclutados entre febrero y mayo de 2005 realizaron su

asentamiento en el 2004. En la Tabla 4.4.3.2.2 se hace referencia al año de asentamiento, no al de reclutamiento. Además, se han incluido los datos de densidad de octubre de 2007 pese a no haber sido empleados en los análisis estadísticos con objeto de mostrar el elevado reclutamiento registrado en los meses otoñales del 2007.

Las diferencias observadas entre los distintos años no son estadísticamente significativas, a pesar de que el valor medio de la densidad de juveniles alcanza, durante el año 2005, valores que superan al doble de lo observado en el 2006. Se analizaron también las diferencias entre los principales meses de reclutamiento (febrero, marzo, abril y mayo) en los diferentes años sin que tampoco se observaran diferencias significativas.

Para comparar la importancia del reclutamiento en relación al resto de erizos medidos y su variación en los cuatro años de estudio, se ha realizado un histograma con el porcentaje de frecuencias del diámetro en grupos de 2 mm para el mes de noviembre. En 2007, donde noviembre no se llegó a muestrear se han empleado datos de octubre (Figura 4.4.3.2.3).

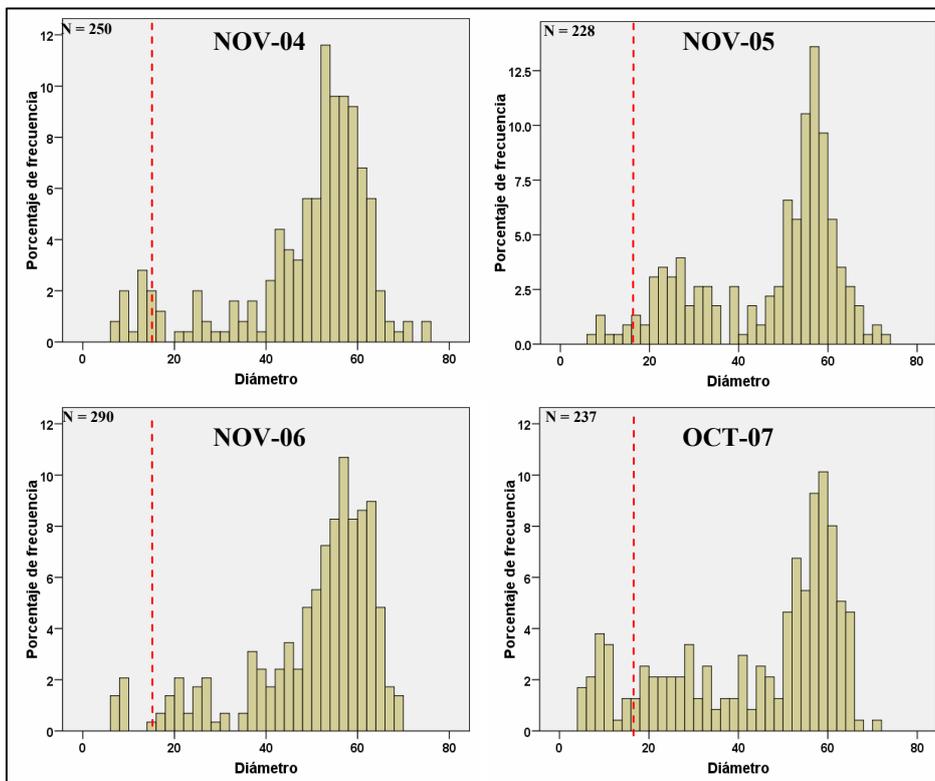


Figura 4.4.3.2.3. Histogramas de porcentaje de frecuencias para los meses de noviembre (2004, 2005, 2006) y octubre (2007). La línea roja indica el rango máximo de diámetros para los reclutas.

La Figura 4.4.3.2.3 muestra que el reclutamiento en los meses de otoño es un buen indicador de lo que más tarde se observará en los meses de primavera (cuando el conjunto de erizos reclutados tenga el diámetro suficiente para ser detectado en el muestreo), ya que la intensidad del reclutamiento de primavera es proporcional a lo observado en estos meses.

De esta forma, el reclutamiento para los tres años que después fueron muestreados en primavera mantiene el mismo orden de importancia, siendo máximo en noviembre del 2004 (8% del conjunto de erizos presentaba diámetros inferiores a los 15 mm) y mínimo en el 2005 (3,5%), con el año 2006 mostrando valores intermedios (3,8%). Además, es importante destacar los elevados valores observados en octubre del 2007 (12,66%), que pese a haberse muestreado un mes antes, presenta los mayores porcentajes de nuevos reclutas. Este hecho apunta a un importante reclutamiento durante el año 2007.

Además de estudiar la evolución de la densidad a lo largo del periodo de estudio, resulta también interesante analizar la evolución del diámetro medio de los nuevos reclutas en función del mes.

El diámetro medio de los reclutas presenta los valores más elevados en los meses estivales y los más bajos en los meses de invierno (Figura 4.4.3.2.1). El diámetro medio máximo se alcanzó en julio de 2004 donde se midió un único erizo ($n=1$) con un diámetro medio de 15 mm. Le siguen el mes de agosto de 2005 con un diámetro medio de 14,5 mm ($n=2$), el mes de junio de 2006 con un diámetro medio de 13,33 mm ($n=3$) y finalmente el mes de julio de 2007 con un diámetro medio de 13,67 mm ($n=9$). Los valores mínimos fueron de 10,2 mm en el mes de diciembre de 2004 ($n=15$), 9 mm en diciembre de 2005 ($n=6$), 8,6 mm en noviembre de 2006 ($n=10$) y por último el mes de octubre de 2007 con un diámetro medio de 9,7 mm y 23 erizos medidos ($n=23$).

La variación del diámetro a lo largo del periodo de estudio fue analizada con el test no paramétrico de Kruskal-Wallis, observándose diferencias muy significativas entre los valores de diámetro de los distintos meses (Tabla 4.4.3.2.4).

| | Diámetro |
|---------------|----------|
| Chi-cuadrado | 76.762 |
| gl | 32 |
| Sig. asintót. | .000 |

Tabla 4.4.3.2.4. Test de Kruskal-Wallis con el diámetro como variable dependiente y el mes como variable de agrupación.

Es importante señalar que el diámetro y la densidad parecen mostrar una relación inversa, con densidades mínimas en los meses con mayores diámetros medios y viceversa.

Con objeto de analizar en detalle la evolución estacional del diámetro y la densidad de los reclutas durante los distintos meses del año se procedió a obtener para cada mes el valor medio de diámetro y densidad a partir de los distintos datos anuales (Figura 4.4.3.2.4).

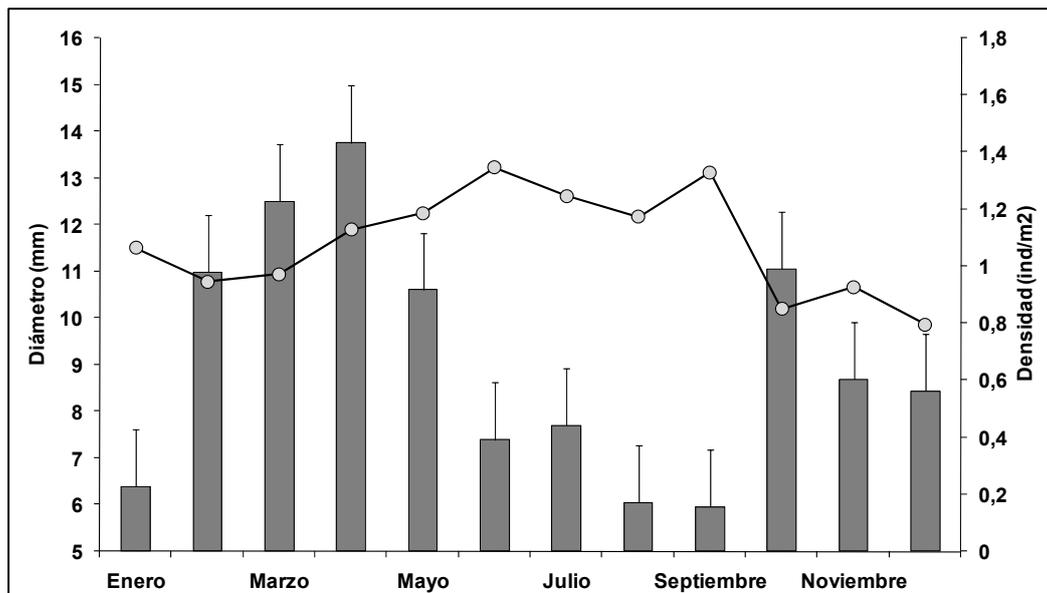


Figura 4.4.3.2.4. Evolución de la densidad media (barras) y el diámetro medio (líneas y círculos) de los nuevos reclutas para cada mes. Las barras de error representan la desviación estándar para el diámetro.

Los meses que muestran las mayores densidades medias son abril y marzo con 1,43 y 1,23 individuos juveniles por metro cuadrado respectivamente. Les siguen febrero (0,98 ind/m²) y mayo (0,92 ind/m²). La densidad de erizos juveniles desciende bruscamente en el mes de junio, alcanzando valores de 0,39 ind/m², solo superiores a los meses de agosto y septiembre (con valores de 0,17 y 0,16 ind/m² respectivamente).

El diámetro medio de los nuevos reclutas por su parte muestra una relación inversa con la densidad durante la primavera y aumenta progresivamente desde el mes de febrero, alcanzando valores máximos en el mes de junio. Hay que tener en cuenta que el diámetro medio para cada mes del año de la Figura 4.4.3.2.4 ha sido calculado a partir de los valores medios mensuales anuales, para dar el mismo peso a todos los años y no directamente desde los diámetros del conjunto de erizos medidos en ese mes.

Una vez el diámetro ha alcanzado los valores máximos en el mes de junio ($13,84 \pm 1$ mm, erizos de entre diez y doce meses), se mantiene en valores elevados durante todo el verano, por encima de los 12 mm. Con la llegada del otoño, en el mes de octubre el diámetro medio sufre un brusco descenso y cae en casi 3 mm, situándose en $10,19 \pm 0,99$ mm. Posteriormente se incrementa ligeramente durante el mes de noviembre para volver a descender hasta valores mínimos en el mes de diciembre ($9,86 \pm 0,56$ mm, erizos con edades comprendidas entre los seis y los ocho meses).

Con el objetivo de comprender mejor la relación entre el diámetro y la densidad de los erizos juveniles así como observar en detalle la frecuencia de diámetros en los erizos juveniles para cada uno de los 12 meses del año, se procedió a crear doce histogramas de frecuencias agrupando todos los erizos de menos de 20 mm de diámetro en función del mes en el que fueron muestreados e independientemente del año.

De esta forma se partía de datos de dos o tres años para cada mes, datos que analizados de forma conjunta forman los histogramas de frecuencia de la Figura 4.4.3.2.5. Además de los histogramas de frecuencias, se determinaron cohortes empleando el método de Bj attacharya tal y como se ha visto en el punto 4.2.2.1.

En la Figura 4.4.3.2.5 se observa como los meses con diámetros medios más bajos (febrero, octubre, noviembre y diciembre) se caracterizan por la presencia de una cohorte de erizos con tallas entorno a los 8-10 mm y la presencia de una segunda cohorte de erizos más grandes, con tallas superiores a los 15 mm (con más de un año de edad) y que por lo tanto no se incluyen en el análisis de los reclutas.

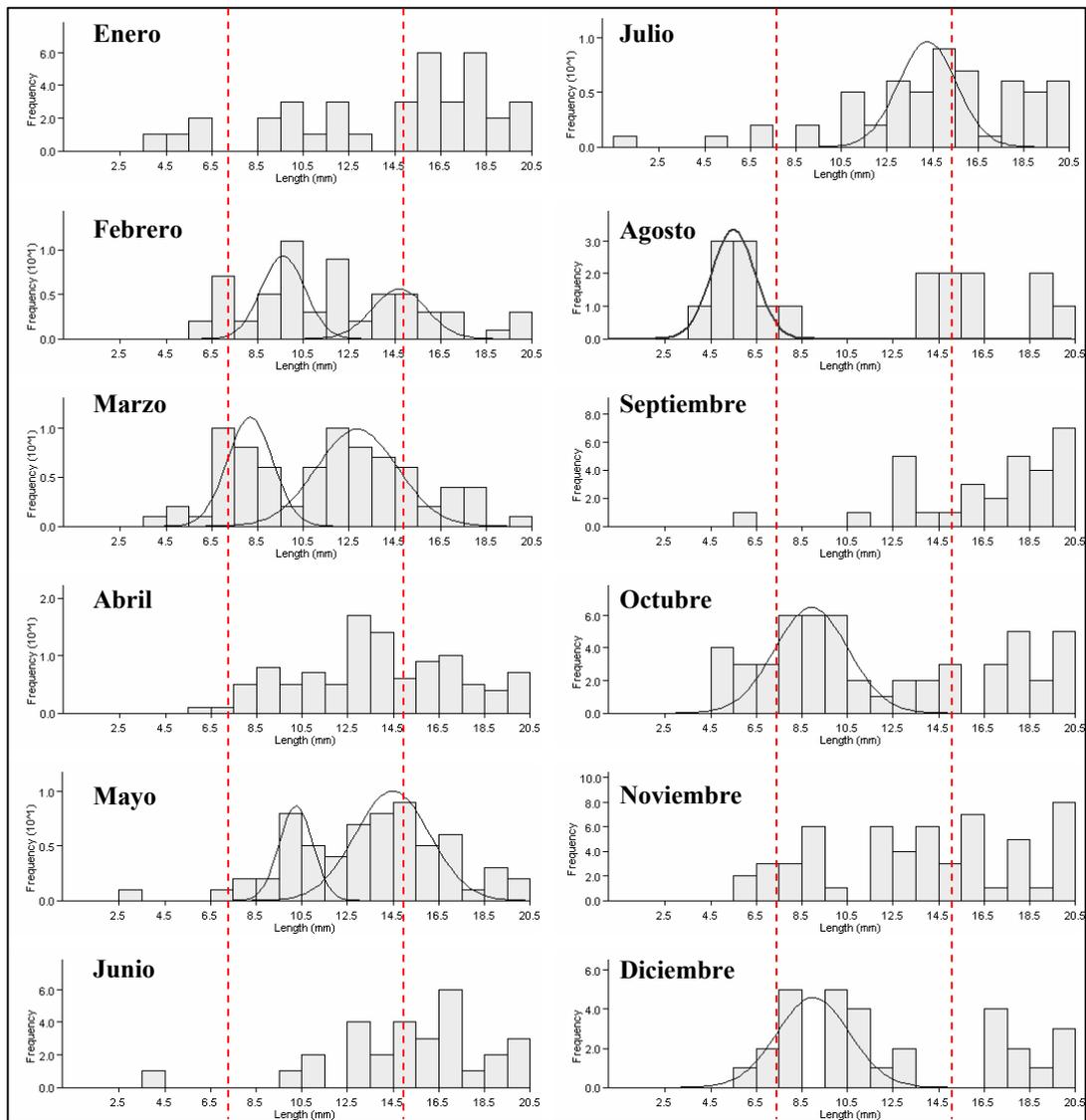


Figura 4.4.3.2.5. Histogramas de frecuencia de diámetro para los 12 meses del año de los erizos de menos de 20 mm. Los 12 histogramas muestran datos de dos o tres meses distintos, dentro de los treinta y tres meses muestreados. Obsérvese que las escalas de las frecuencias varían entre los distintos histogramas. Las líneas rojas de puntos indican los límites de diámetro establecidos para los reclutas (7 y 15 mm).

Por su parte, los meses que presentan los reclutas con los diámetros medios más elevados (junio, julio, agosto y septiembre), se corresponden con los de frecuencias más bajas, con erizos que en muchas ocasiones presentan tallas por encima de los 15 mm de límite, lo que explica la baja frecuencia y el elevado diámetro. Finalmente, los meses de frecuencias más elevadas (febrero, marzo, abril y mayo) presentan una distribución bimodal que corresponde a las sub-cohortes A y B. A diferencia de los otros casos, en estos meses

ambas sub-cohortes se encuentran dentro del rango de diámetros considerados en el estudio y por eso estos meses presentan las mayores frecuencias del estudio

Para comprobar si la estacionalidad producía diferencias estadísticamente significativas entre las densidades de los distintos meses se procedió a realizar un análisis de Kruskal-Wallis (Tabla 4.4.3.2.5) con la densidad como variable dependiente y el mes como variable de agrupación.

| | |
|---------------|--------------------|
| | Densidad juveniles |
| Chi-cuadrado | 30.329 |
| gl | 11 |
| Sig. asintót. | .001 |

Tabla 4.4.3.2.5. Test de Kruskal-Wallis con la densidad como variable dependiente y el mes como variable de agrupación.

El análisis de Kruskal-Wallis muestra que existen diferencias muy significativas en las densidades de cada mes. Una vez comprobada la existencia de estas diferencias entre los distintos meses del año se procedió a realizar una comparación múltiple mes a mes utilizando la prueba no paramétrica U de Mann-Whitney (Tabla 4.4.3.2.6).

| | Feb | Mar | Abr | May | Jun | Jul | Ago | Sep | Oct | Nov | Dic |
|------------|-------|--------|-------|-------|-------|-------|-------|--------|-------|-------|-------|
| Ene | 0.171 | 0.0001 | 0.010 | 0.006 | 0.633 | 0.082 | 0.971 | 0.729 | 0.019 | 0.084 | 0.137 |
| Feb | | 0.028 | 0.224 | 0.201 | 0.345 | 0.759 | 0.237 | 0.180 | 0.484 | 0.775 | 0.847 |
| Mar | | | 0.178 | 0.327 | 0.029 | 0.04 | 0.01 | 0.0001 | 0.265 | 0.026 | 0.065 |
| Abr | | | | 0.559 | 0.151 | 0.075 | 0.015 | 0.004 | 0.874 | 0.779 | 0.694 |
| May | | | | | 0.187 | 0.282 | 0.016 | 0.02 | 0.745 | 0.275 | 0.29 |
| Jun | | | | | | 0.181 | 0.698 | 0.406 | 0.101 | 0.803 | 0.269 |
| Jul | | | | | | | 0.122 | 0.194 | 0.584 | 0.979 | 0.92 |
| Ago | | | | | | | | 0.715 | 0.037 | 0.13 | 0.176 |
| Sep | | | | | | | | | 0.016 | 0.083 | 0.089 |
| Oct | | | | | | | | | | 0.614 | 0.566 |
| Nov | | | | | | | | | | | 0.931 |

Tabla 4.4.3.2.6. Resultados de la prueba U de Mann-Whitney entre densidades medias para cada una de las posibles parejas de meses. Las diferencias significativas han sido resaltadas en gris.

Las principales diferencias mes a mes se producen entre el mes de marzo y el resto. Este mes, presenta densidades medias elevadas (marzo presenta los segundos valores más altos de densidad), y significativamente distintas a las de los meses de: enero, junio julio, agosto, septiembre y noviembre (con valores bajos de densidad). Sin embargo, los meses de febrero y abril apenas muestran diferencias significativas con otros meses a pesar de mostrar valores medios de densidad también muy elevados (especialmente abril con un valor medio máximo y diferencias significativas solo con los meses de enero, agosto y septiembre). Probablemente esta ausencia de diferencias significativas sea consecuencia de la mayor variabilidad interanual existente en estos meses.

El análisis de los datos de la Tabla 4.4.3.2.6 y las Figura 4.4.3.2.4 y 4.4.3.2.5 permite diferenciar tres grupos de meses:

1. El primer grupo se encuentra formado por los meses de finales de invierno y primavera (febrero, marzo, abril y mayo). Estos meses muestran valores elevados de densidad (como consecuencia de la presencia de las dos sub-cohortes de reclutas) y diferencias significativas con el segundo grupo.
2. El segundo grupo (con valores mínimos de densidad) presenta diferencias significativas con el primer grupo y está formado por los meses de verano (junio, julio, agosto, septiembre) y el mes de enero (con bajos valores de densidad como consecuencia de la mala visibilidad predominante en los muestreos realizados este mes).
3. El tercer grupo estaría formado por los meses otoñales de octubre, noviembre y diciembre con valores intermedios de densidad (solo está presente la sub-cohorte A) y sin apenas diferencias significativas con los meses de los otros dos grupos.

Respecto a la variación del diámetro a lo largo del año, esta fue analizada mediante un ANOVA (Tabla 4.4.3.2.7), con el diámetro como variable dependiente y el mes como factor.

| | Suma de cuadrados | gl | Media cuadrática | F | Sig. |
|--------------|-------------------|----|------------------|-------|------|
| Inter-grupos | 45.968 | 11 | 4.179 | 2.723 | .023 |
| Intra-grupos | 32.231 | 21 | 1.535 | | |
| Total | 78.199 | 32 | | | |

Tabla 4.4.3.2.7. Resultados del ANOVA con el diámetro como variable dependiente y el mes como factor.

Una vez comprobada la existencia de diferencias significativas en el valor medio del diámetro entre los distintos meses, se analizó entre que meses se producían estas diferencias mediante la prueba *post-hoc* de Tukey. Las diferencias significativas se producen exclusivamente entre los meses de junio y diciembre, con valores máximos y mínimos respectivamente. Hay que tener en cuenta que el análisis se realizó utilizando los valores medios de diámetro obtenidos en cada mes y no los diámetros individuales de cada erizo juvenil, por lo que para cada mes había entre dos y cuatro datos de diámetro.

4.4.3.2.1. Variación espacial del reclutamiento

La distribución espacial del reclutamiento fue analizada mediante el análisis de la densidad de los erizos juveniles en las distintas cuadrículas muestreadas. La Figura 4.4.3.2.6 muestra la densidad media de juveniles obtenida a lo largo del periodo de estudio en el área de muestreo (Figura B), junto con la densidad de adultos (densidad total menos densidad de juveniles, Figura A). Se puede observar que la distribución de los reclutas es distinta a la distribución de los adultos.

El transecto C es el que muestra las mayores densidades de adultos con máximos en los niveles 4 y 5 (37,24 y 25,81 ind/m² respectivamente), mientras que los erizos juveniles son más frecuentes en el transecto D con valores máximos en los niveles 2, 3 y 1 (1,28, 1,19 y 1,14 ind/m² respectivamente).

No obstante, el transecto C también muestra valores elevados en la densidad de juveniles en algunos niveles, como el nivel 2 y el nivel 4 (1,07 y 0,93 ind/m² respectivamente).

El transecto B por su parte presenta valores mínimos de densidad tanto en erizos juveniles como en la densidad total, si bien en el nivel número 4 muestra un valor relativamente elevado de densidad para los juveniles (0,475 ind/m²), que no se corresponde con la densidad total.

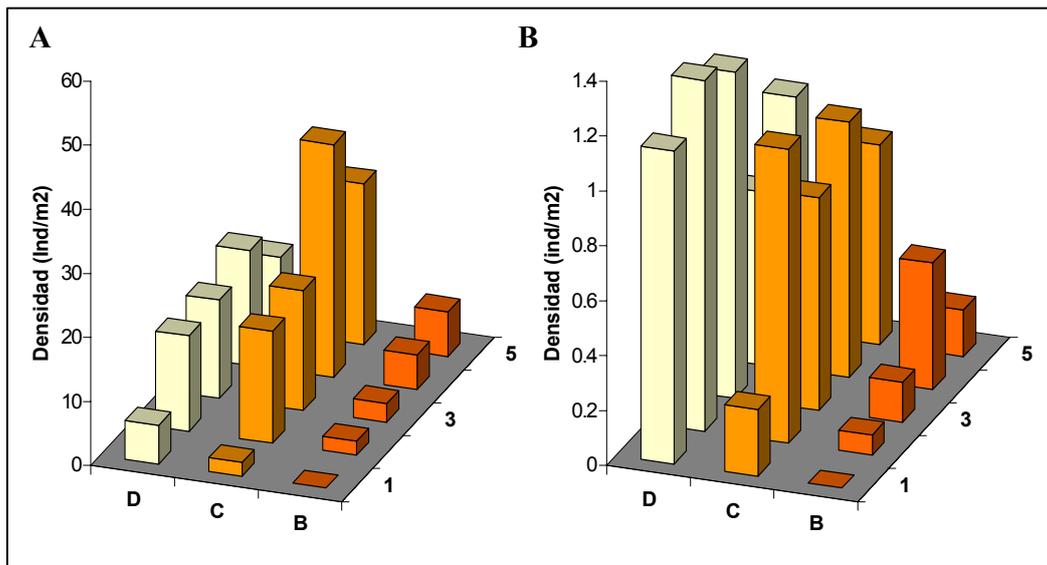


Figura 4.4.3.2.6. Distribución de la densidad de adultos (A) y de erizos juveniles (B) en las quince cuadrículas muestreadas. Obsérvese que las escala es muy distinta en las Figuras A y B.

Para observar si existían diferencias estadísticamente significativas en la densidad de juveniles entre las distintas cuadrículas muestreadas, se procedió a realizar un análisis de Kruskal-Wallis con el transecto como variable de agrupación (Tabla 4.4.3.2.8). El análisis se repitió con el nivel como variable de agrupación (Tabla 4.4.3.2.9).

| | Densidad juveniles |
|---------------|--------------------|
| Chi-cuadrado | 32.141 |
| gl | 2 |
| Sig. asintót. | .000 |

Tabla 4.4.3.2.8. Test de Kruskal-Wallis con la densidad como variable dependiente y el transecto como variable de agrupación.

| | Densidad juveniles |
|---------------|--------------------|
| Chi-cuadrado | 3.072 |
| gl | 4 |
| Sig. asintót. | .546 |

Tabla 4.4.3.2.9. Test de Kruskal-Wallis con la densidad como variable dependiente y el nivel como variable de agrupación.

Los tres transectos muestreados presentan diferencias significativas entre sí, diferencias no observadas entre los distintos niveles. El análisis se repitió seleccionando los valores para

cada transecto por separado y repitiendo el análisis de Kruskal-Wallis con el nivel como variable de agrupación. Los resultados se muestran en la Tabla 4.4.3.2.10.

| Estadísticos de contraste | Transecto B | Transecto C | Transecto D |
|---------------------------|-------------|-------------|-------------|
| Chi-Cuadrado | 1.630 | 11.201 | 2.406 |
| gl | 3 | 4 | 4 |
| Sig. Asintót. | 0.653 | 0.024 | 0.661 |

Tabla 4.4.3.2.10. Resultados del análisis de Kruskal-Wallis para cada transecto por separado. Las diferencias solo fueron significativas en el transecto C.

El transecto C fue el único que mostró diferencias significativas entre los distintos niveles muestreados. Para comprobar entre que niveles de este transecto se producían estas diferencias significativas se realizó el análisis U de Mann-Whitney para dos muestras independientes en todas las combinaciones posibles de niveles. El nivel 1 (0,24 ind/m²) presentó diferencias estadísticamente muy significativas con el resto de niveles, con valores medios de entre 0,73 y 1,07 ind/m², mientras que el resto de niveles no presentó diferencias significativas entre sí.

Por otro lado, los tres transectos analizados mostraban diferencias significativas entre sí. Para comprobar entre que transectos se producían estas diferencias se completó el análisis con comparaciones de medias dos a dos, mediante la prueba U de Mann-Whitney. Los resultados se muestran en la Tabla 4.4.3.2.11.

| | Transecto C | Transecto D |
|-------------|-------------|-------------|
| Transecto B | 0.000 | 0.000 |
| Transecto C | | 0.097 |

Tabla 4.4.3.2.11. Resultados de la prueba U de Mann-Whitney entre transectos con la densidad como variable dependiente.

El transecto B presenta diferencias muy significativas con los otros dos transectos, que además no presentan diferencias entre sí.

Por lo tanto y sintetizando los resultados obtenidos hasta el momento. Las mayores diferencias se observan entre el transecto B (con valores mínimos de densidad de juveniles)

y los otros dos transectos, produciendo diferencias significativas entre el transecto B y los transectos C y D (que no muestran diferencias significativas entre sí). Además, los distintos niveles muestreados en cada transecto no presentan diferencias significativas, si bien en el transecto C los valores de la cuadrícula C1 son significativamente distintos al resto de cuadrículas de ese transecto.

4.4.3.2.2. Relación entre el reclutamiento y la densidad de adultos

Para analizar la relación entre la densidad total y la presencia de erizos juveniles se procedió a crear una nueva variable denominada: *Grupos de Densidad*. En la nueva variable se dividió a las diferentes cuadrículas en siete niveles de variación en función de la densidad de adultos, intentando que en cada grupo hubiese un número similar de datos. Los grupos son:

- | | |
|---|---|
| 1. Densidad < 6 ind/m ² | 5. Densidad ≤ 30 y > 24 ind/m ² |
| 2. Densidad ≤ 12 y > 6 ind/m ² | 6. Densidad ≤ 45 y > 30 ind/m ² |
| 3. Densidad ≤ 18 y > 12 ind/m ² | 7. Densidad > 45 ind/m ² |
| 4. Densidad ≤ 24 y > 18 ind/m ² | |

La densidad de juveniles para cada uno de los siete grupos de densidad se observa en la Figura 4.4.3.2.7.

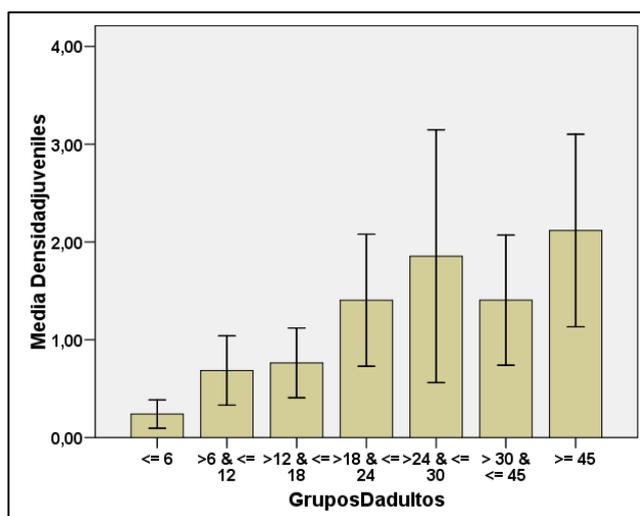


Figura 4.4.3.2.7. Evolución de la densidad de juveniles en relación con la densidad de adultos. Las barras de error representan un intervalo de confianza al 95% para el valor de la media.

La densidad de juveniles presenta en una relación proporcional con la densidad de adultos. No obstante, existe una importante excepción en las densidades de adultos de entre 30 y 45 ind/m² que presentan densidades de juveniles prácticamente idénticas e incluso ligeramente inferiores a las observadas en las agrupaciones de adultos de entre 18 y 24 ind/m².

Los distintos grupos fueron comparados entre sí mediante la prueba U de Mann-Whitney, con el objeto de comprobar si las diferencias observadas en la Figura 4.4.3.2.7 eran o no estadísticamente significativas (Tabla 4.4.3.2.12).

Las densidades más bajas (menos de 6 erizos adultos por metro cuadrado) muestran una presencia de erizos juveniles muy baja, con diferencias estadísticamente muy significativas con el resto de grupos. Los siguientes dos grupos (densidades de adultos mayores de 6 y menores de 18 ind/m²) no muestran diferencias significativas entre sí, pero si con muchos de los otros grupos, especialmente en el caso del grupo 2 (≤ 12 y > 6 ind/m²) que presenta diferencias significativas con los grupos: 1,4, 6 y 7. Finalmente, el resto de grupos no presentan diferencias significativas entre sí.

| | >6 & ≤ 12 ind/m ² | >12 & ≤ 18 ind/m ² | >18 & ≤ 24 ind/m ² | >24 & ≤ 30 ind/m ² | >30 & ≤ 45 ind/m ² | >45 ind/m ² |
|-------------------------------|------------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|------------------------|
| <6 ind/m ² | 0,002 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 |
| >6 & ≤ 12 ind/m ² | | 0,185 | 0,048 | 0,064 | 0,008 | 0,000 |
| >12 & ≤ 18 ind/m ² | | | 0,471 | 0,382 | 0,147 | 0,011 |
| >18 & ≤ 24 ind/m ² | | | | 0,713 | 0,545 | 0,076 |
| >24 & ≤ 30 ind/m ² | | | | | 0,976 | 0,288 |
| >30 & ≤ 45 ind/m ² | | | | | | 0,183 |

Tabla 4.4.3.12. Resultados del análisis múltiple realizado con la prueba U de Mann-Whitney entre los distintos grupos de densidad de la Figura 4.3.3.6.

Por lo tanto, aunque artificialmente se crearon siete grupos, los análisis estadísticos muestran solo tres, homogéneos entre sí pero con diferencias significativas con los otros grupos. El primero de estos grupos correspondería con las zonas de densidades mínimas (<6 ind/m²). El segundo agruparía las zonas con densidades de adultos entre 6 y 18 ind/m² y por último el tercer grupo englobaría las zonas con más de 18 ind/m². Estos tres grupos muestran diferencias estadísticamente muy significativas entre sí (Tabla 4.4.3.2.1) y valores medios de densidad muy diferenciados (Figura 4.4.3.2.8).

| | | |
|------------------------------|------------------------------|-------------------------|
| | >6 & < 18 ind/m ² | > 18 ind/m ² |
| < 6 ind/m ² | 0,0001 | 0,0001 |
| >6 & < 18 ind/m ² | | 0,008 |

Tabla 4.4.3.2.13. Resultados del análisis U de Mann-Whitney de las diferencias en la densidad de juveniles entre los tres nuevos grupos de densidad de adultos. Las diferencias fueron estadísticamente muy significativas en todos los casos.

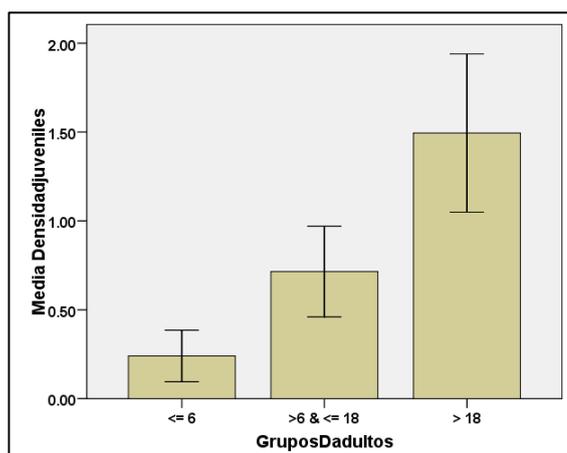


Figura 4.4.3.2.8. Valores de densidad media de erizos juveniles para las zonas agrupadas en función de la densidad de adultos. Las barras de error representan intervalos de confianza al 95 % para la media.

Esta relación también puede estudiarse mediante un análisis de regresión entre las densidades de juveniles (variable dependiente) y las densidades de adultos (variable independiente).

Los resultados de este análisis se presentan en la Tabla 4.4.3.2.14 y la Figura 4.4.3.2.9. El modelo presenta un R^2 bajo (0,152), lo que significa que la densidad de los adultos solo explica el 15,2% de la variabilidad observada en la densidad de juveniles.

| Ecuación | Resumen del modelo | | | | | Estimaciones de los parámetros | |
|----------|--------------------|--------|-----|-----|------|--------------------------------|------|
| | R cuadrado | F | gl1 | gl2 | Sig. | Constante | b1 |
| Lineal | ,152 | 80,577 | 1 | 449 | ,000 | ,172 | ,040 |

Tabla 4.4.3.2.14. Resumen del modelo de regresión entre la densidad de adultos y la densidad de juveniles y estimaciones de los parámetros.

Djuveniles

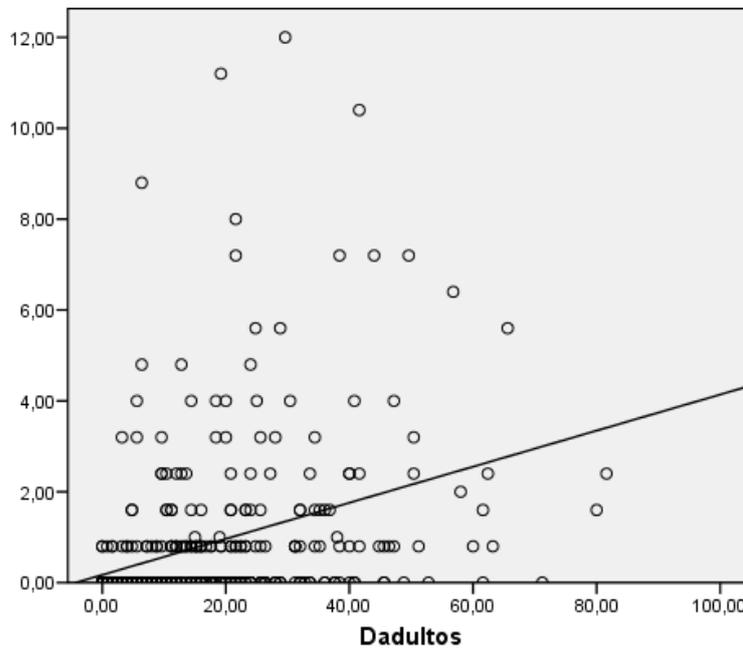


Figura 4.4.3.2.9. Representación de los valores esperados (línea) frente a los valores observados (círculos). El modelo trata de estimar los valores de densidad de juveniles a partir de los valores de densidad en adultos.

Por otro lado, otras variables como el transecto o el nivel también son importantes en la distribución de los juveniles como se ha comprobado con las diferencias significativas observadas en la densidad de juveniles entre las distintas zonas. Para poder observar mejor la distribución de los juveniles en relación al total de la población se procedió a calcular el porcentaje de erizos juveniles en el área de estudio. La Figura 4.4.3.2.10 muestra la distribución en porcentaje de los erizos juveniles.

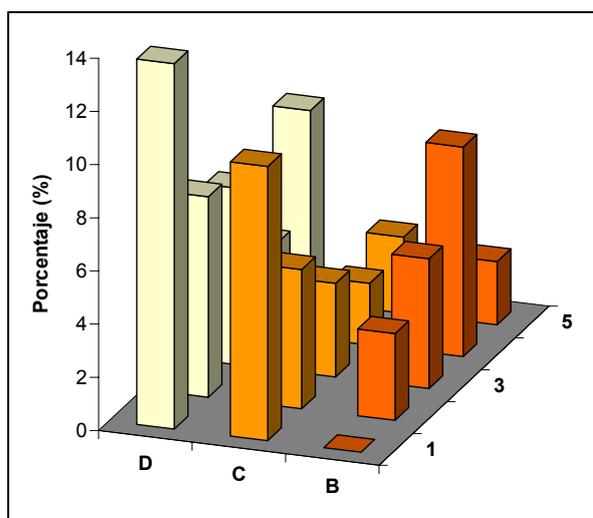


Figura 4.4.3.2.10. Distribución en porcentaje de erizos juveniles muestreados durante los 33 meses de estudio.

El transecto con mayores porcentajes de erizos juveniles es el D, después el C y por último el B, que si bien muestra porcentajes bajos, presenta un valor muy elevado en el nivel número 4.

Al comienzo de los transectos C y D (niveles 1 y 2) el porcentaje de erizos juveniles es máximo. Estos niveles están caracterizados por una baja densidad total que contrasta con valores relativamente altos de juveniles (especialmente en el transecto D).

A medida que nos acercamos a las zonas con mayores densidades, el porcentaje de erizos juveniles disminuye, y en la cuadrícula C4 el porcentaje es mínimo. Este bajo porcentaje se produce principalmente por el elevado número de erizos adultos por metro cuadrado, ya que el número de reclutas es muy similar al observado en otras cuadrículas del transecto C o D.

Por lo tanto, aunque el porcentaje de reclutas es mayor en las zonas más densas, este incremento no es suficiente para compensar el ratio de erizos juveniles respecto al total, observándose los porcentajes más elevados en zonas con densidades bajas de adultos.

4.4.3.3. Migraciones

La existencia de migraciones en la zona de estudio fue analizada mediante el análisis de la evolución en la densidad para los tres transectos y los cinco niveles durante los treinta y tres meses muestreados, sin que se detectaran variaciones relacionadas entre ellos en ningún caso.

En general, tanto los transectos como los niveles presentan una evolución en la densidad independiente del tiempo, con importantes fluctuaciones en sus valores medios como consecuencia de su elevada variabilidad (típica de las distribuciones en agregado), pero sin mostrar ningún tipo de tendencia estacional, manteniéndose relativamente estables (dentro de la variabilidad mencionada) a lo largo del periodo de estudio.

En ningún caso se detectaron variaciones en la densidad de dos transectos o niveles relacionados entre sí que pudieran sugerir la existencia de migraciones del conjunto de erizos y mucho menos una tendencia duradera en el tiempo de variación en la densidad a lo largo de un gradiente espacial.

No obstante, el hecho de que las densidades totales entre las distintas cuadrículas permanezcan constantes a lo largo del periodo de estudio no significa que no existan migraciones en la zona de estudio, y de hecho existen otras evidencias que apuntan a la existencia de estas migraciones al menos en las tallas más pequeñas.

Tanto el punto 4.4.3.1 de distribución y composición de la población como en el punto 4.4.3.2 de reclutamiento se presenta una distribución de las tallas más pequeñas distinta a la que después se observa para las tallas adultas, lo que podría ser consecuencia de una migración desde las zonas de reclutamiento hacia las zonas de densidades máximas de adultos. Con objeto de analizar esta posibilidad en el siguiente punto se analizan las migraciones durante el ciclo de vida de *P. lividus* en la zona de estudio.

4.4.3.3.1. Migraciones durante el ciclo de vida

Además de estudiar las migraciones para el conjunto de erizos presentes en el área de estudio, se analizó el desplazamiento de los erizos a lo largo de su ciclo de vida mediante el estudio de su distribución en función de su talla.

Para ello, el conjunto de erizos se ha dividido en nueve grupos en función del diámetro (Figura 4.4.3.3.1). El número de erizos muestreados en cada transecto para cada grupo de talla se expresa en porcentaje, de tal forma que para los erizos de menos de 10 mm de diámetro (primer grupo), aproximadamente un 55% de los erizos se encontraron en el transecto D, un 36% en el transecto C y finalmente el 9% restante en el transecto B.

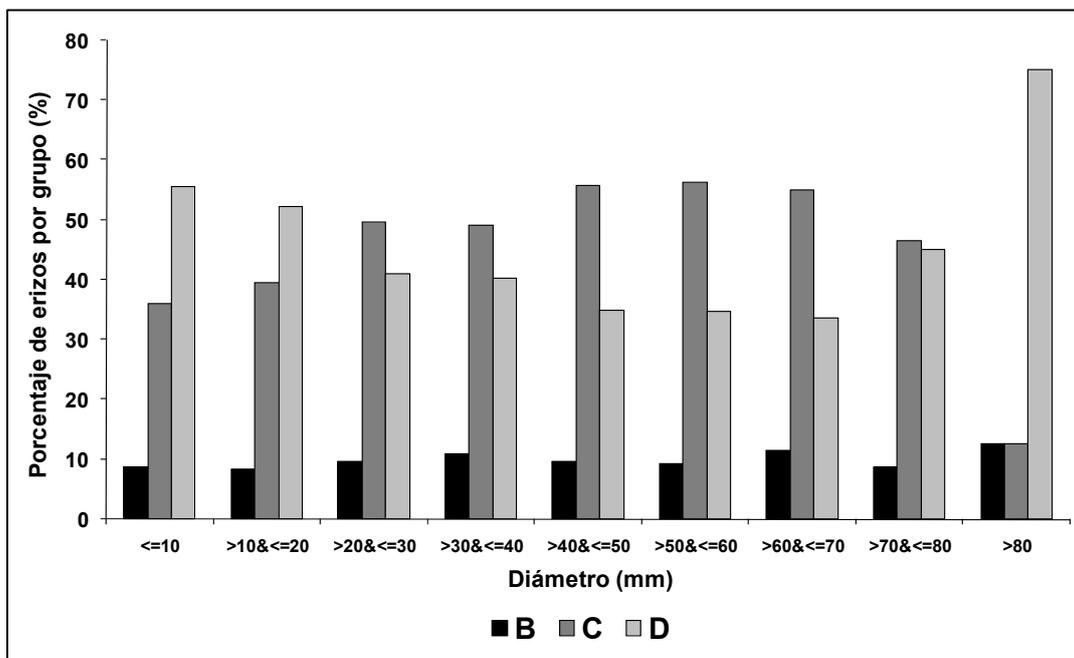


Figura 4.4.3.3.1. Distribución en porcentaje para cada transecto de los erizos separados en grupos de tallas.

A medida que se avanza hacia tallas mayores los porcentajes se reducen en el transecto D y aumentan en el transecto C y en el rango entre los 20 y los 30 mm de diámetro, el transecto C muestra por primera vez un porcentaje de erizos de esta talla superior al observado en el transecto D (49,5% del transecto C frente a 41% del transecto D).

Esta diferencia entre ambos transectos se incrementa a medida que se incrementa la talla y se hace máxima en los grupos de tallas con diámetros comprendidos entre 40 y 50 mm y entre 50 y 60 mm. En ambos grupos las diferencias se sitúan en torno al 21%, si bien son ligeramente mayores en el grupo de erizos con tallas comprendidas entre los 50 y los 60 mm.

El transecto B por su parte apenas varía el porcentaje de erizos en cada grupo de talla y muestra un porcentaje prácticamente constante en todos los grupos. Finalmente, a partir de los 60 mm las diferencias entre el transecto C y D comienzan a reducirse de nuevo y en el último grupo de tallas (erizos con diámetros superiores a los 80 mm) el transecto D muestra claramente un porcentaje superior al C.

Una vez observada la distribución en porcentajes de los erizos en función del grupo de talla, se decidió enfocar el análisis en los transectos C y D por ser los únicos que presentaban indicios de migración entre transectos.

Además, tras varios análisis preliminares, se decidió agrupar los erizos en rangos de 3 mm (en vez de los 10 mm anteriores) y restringir el estudio a los primeros 52 mm de diámetro. Los rangos de 3 mm permiten observar con mayor detalle la evolución de los porcentajes en función de la talla, mientras que el estudio se ha restringido a los primeros 52 mm porque a partir de esta talla los porcentajes apenas varían en ambos transectos (Figura 4.4.3.3.2), al menos hasta las tallas más grandes (estas tallas no se han tenido en cuenta en el estudio por ser excepcionalmente escasas).

Los erizos con diámetros menores de 19 milímetros son más abundantes en el transecto D en los primeros cinco grupos de tallas analizados ($< 7\text{ mm}$, ≥ 7 y $< 10\text{ mm}$, ≥ 10 y $< 13\text{ mm}$, ≥ 13 y $< 16\text{ mm}$, ≥ 16 y $< 19\text{ mm}$). En estos grupos el transecto D mantiene unos porcentajes entorno al 52% del total con pequeñas variaciones en función del grupo, mientras que el transecto C presenta una importante reducción de los porcentajes desde el grupo de erizos con diámetros menores de siete milímetros, en el que el porcentaje total de

erizos en el transecto C era de casi un 45%, hasta los erizos con diámetros entre diez y trece milímetros en los que el porcentaje de erizos es de menos del 35%.

Hay que tener en cuenta que los erizos de menos de 7 milímetros eran muy crípticos, tanto que no se han tenido en cuenta para el análisis del reclutamiento. En este grupo de tallas, la localización de los erizos puede estar más relacionada con la facilidad para detectar erizos de un tamaño tan pequeño que con el número real de reclutas.

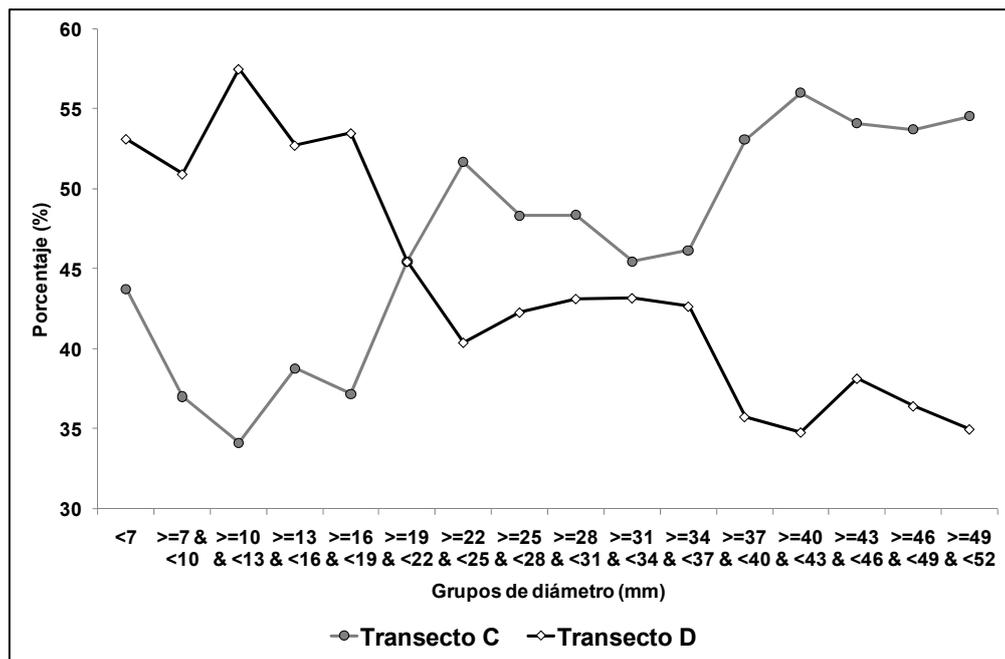


Figura 4.4.3.3.2. Distribución en porcentaje de los erizos separados en grupos de tallas para los transectos C y D.

Tras estos primeros grupos, el porcentaje de erizos desciende en D, incrementándose al mismo tiempo en C. En los grupos de tallas ≥ 19 & < 22 mm y ≥ 22 & < 25 mm el porcentaje de erizos en el transecto D desciende en más de un 13% y a su vez se incrementa en C en porcentajes similares. Es interesante destacar que este descenso se produce en un intervalo de tallas estrecho (unos 6 mm) y de una manera bastante brusca, apuntando la posibilidad de una migración entre ambos transectos al alcanzar una talla cercana a los 19 mm (erizos de aproximadamente año y medio).

No obstante, esta migración no se produce en un solo proceso y tras un periodo de estabilidad entre los 25 y los 37 mm, el porcentaje de erizos en el transecto D vuelve a

descender, incrementándose de nuevo en el transecto C. Este descenso se produce, como en casos anteriores, en dos grupos de talla si bien en este caso la mayor parte del descenso en el porcentaje se produce en el primer grupo (con diámetros ≥ 37 & <40 mm y unos tres años y medio de edad).

A partir de aquí y como se muestra también en la Figura 4.3.4.1.7, el porcentaje de erizos en los transectos C y D permanece estable (exceptuando las tallas máximas).

Además de para cada transecto, la posición relativa de los erizos en función de su diámetro se analizó también para cada nivel (Figura 4.4.3.3.3).

El nivel 1 es el que presenta la evolución en su porcentaje con la talla más evidente, con valores elevados para las tallas más pequeñas (< 10 mm) y valores cada vez menores a media que se incrementa el rango de tallas hasta desaparecer en el último grupo (> 80 mm).

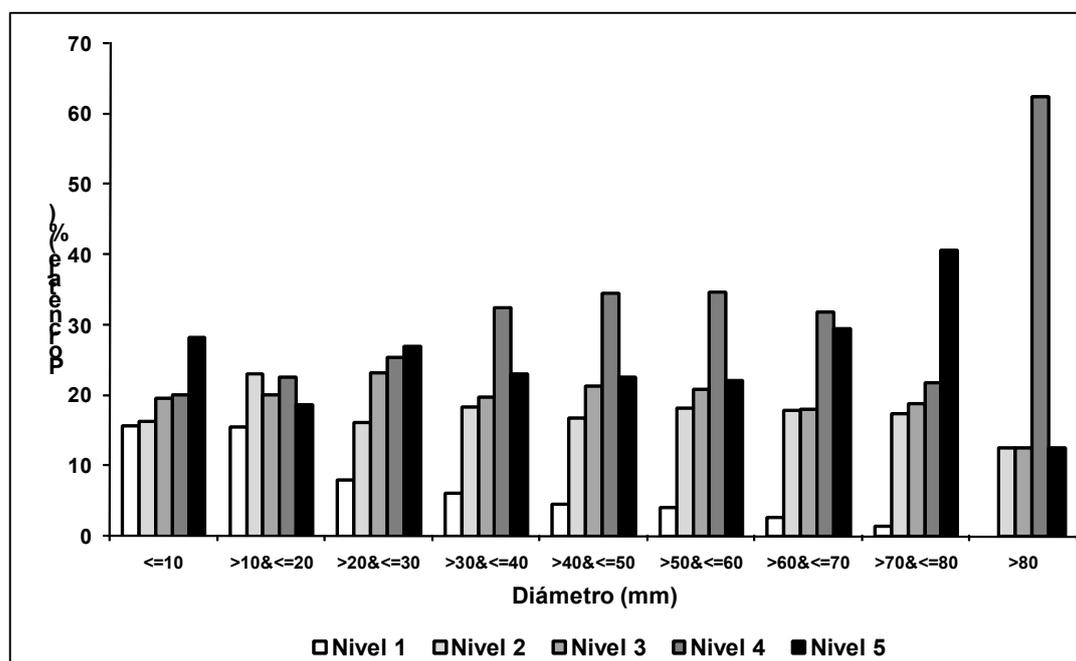


Figura 4.4.3.3.3. Distribución en porcentaje de los erizos separados en grupos de tallas para cada nivel.

El nivel 4 es el que más veces alcanza los mayores porcentajes y lo hace en cinco de los nueve grupos de tallas. Además, durante los primeros cinco grupos de tallas muestra un

incremento interrumpido, lo que probablemente indique la migración desde otros niveles hacia el nivel 4. El resto de niveles muestran una evolución menos marcada y sin una tendencia definida.

Con objeto de analizar con mayor detalle la evolución en la distribución de los erizos a medida que se desarrollan y alcanzan tallas mayores en los niveles 1 y 4 y tal y como se realizó en el análisis de los transectos, se ha procedido a separar en grupos de tres milímetros el conjunto de erizos analizando la distribución de cada grupo en estos niveles para los primeros 52 mm. Los resultados se muestran en la Figura 4.4.3.3.4.

El nivel 1 muestra un descenso de sus porcentajes a medida que los erizos se desarrollan y alcanzan mayores diámetros. Este nivel comienza albergando el 18,75% de los erizos menores de siete milímetros (con valores muy cercanos a los observados en el nivel 4) y termina con menos del 5% de los erizos entre 46 y 51 mm.

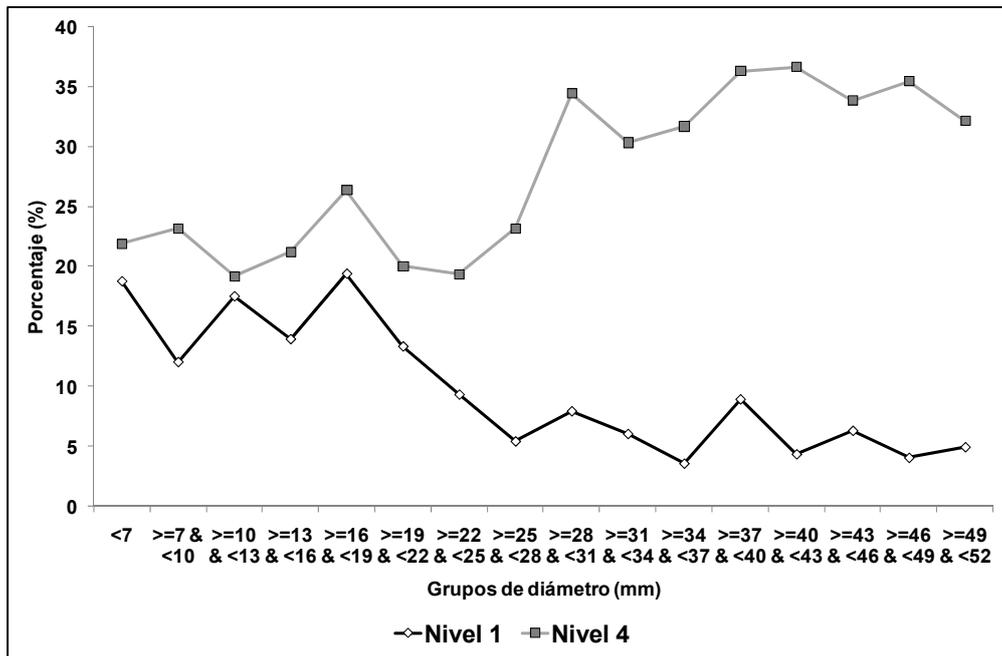


Figura 4.4.3.3.4. Distribución en porcentaje de los erizos separados en grupos de tallas para los niveles 1 y 4.

No obstante, el descenso es aún más acusado y se produce en tan solo unos pocos rangos de tallas. En el nivel 1, aunque el porcentaje inicial es del 18,75%, se incrementa hasta el

19,4% para los erizos de tallas comprendidas entre los 16 y los 19 mm, tras una evolución irregular en los rangos de tallas anteriores (con aumentos y descensos leves del porcentaje). Tras alcanzar este valor máximo, la frecuencia relativa del nivel 1 comienza a descender y en tan solo tres rangos de talla desciende por debajo del 5%. Es decir que mientras en los erizos muestreados con tallas de entre 16 a 19 mm, uno de cada cinco se encontraba en el nivel 1, en los erizos de entre 25 y 28 mm el porcentaje se reduce a uno de cada veinte. En los siguientes rangos de tallas la frecuencia relativa del nivel 1 continúa descendiendo aunque de manera mucho más moderada, estabilizándose en torno al 3,5%.

Es importante destacar que en este nivel, la reducción comienza por encima de los 19 mm, como sucedía en los erizos del transecto D.

El nivel 4, a diferencia del nivel 1, presenta unos porcentajes más estables dentro de la variabilidad propia de los datos. En los ocho grupos de talla comprendidos entre los erizos de menos de siete milímetros y los erizos de menos de 28 milímetros este nivel mantiene porcentajes estables entre el 20 y el 25% del total. No obstante, a partir de esta talla, los porcentajes comienzan a incrementarse y en tan solo un grupo de talla pasa de albergar a un 23,13% de los erizos entre los 25 y los 28 milímetros al 34,43% de los erizos con diámetros entre los 28 y los 31 milímetros. Tras este incremento, el nivel 4 mantiene sus porcentajes estables con ligeros aumentos y descensos, pero siempre entorno a este nivel.

Por último, con el objeto de comparar la evolución en la distribución de los erizos en función de sus tallas para las distintas cuadrículas, se ha calculado los porcentajes para los nueve grupos de tallas en cada una de las quince cuadrículas analizadas por separado (Figura 4.4.3.3.5).

Los erizos más pequeños (<10 mm) se agrupan principalmente en el transecto D, seguido por el transecto C. En el transecto C los diferentes niveles muestran porcentajes muy similares en este grupo de tallas, mientras que en el transecto D el nivel 5 muestra valores superiores al resto. En este transecto al nivel 5 (16,3% del total) le siguen los niveles 1 (11,96%) y 3 (11,41%).

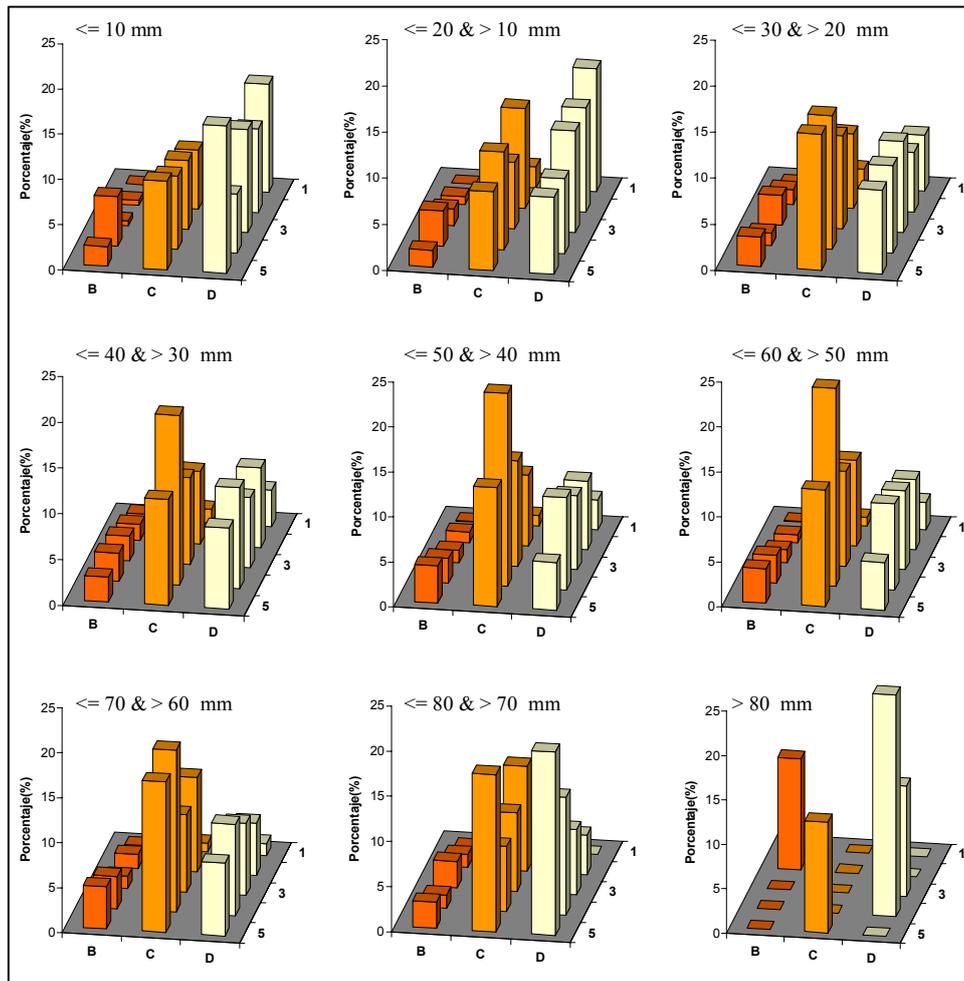


Figura 4.4.3.3.5. Distribución en porcentaje para cada cuadrícula de los erizos separados en grupos de tallas.

En el siguiente grupo de tallas (≤ 20 mm & > 10 mm) el transecto D sigue mostrando los mayores porcentajes, incluyendo la cuadrícula con los máximos valores, si bien en esta ocasión no es D5 (8,35%) sino D1 (13,32%) la cuadrícula que muestra los mayores porcentajes de erizos de esta talla.

Además, las diferencias entre ambos transectos se reducen y de hecho el transecto C muestra la cuarta cuadrícula con mayores porcentajes (C4 con un 10,84%) muy cerca de la segunda (que es D2 con un 11,29%).

El transecto B por su parte muestra unos porcentajes muy similares a los del grupo de tallas anterior, si bien la cuadrícula B4 muestra menores porcentajes, mientras que la cuadrícula B3 los incrementa.

Los erizos con diámetros entre 20 y 30 mm confirman la evolución desde el transecto D hacia el transecto C, que presenta por primera vez un mayor porcentaje de erizos. Además, la cuadrícula C4 pasa a ser la segunda con mayores porcentajes (14,55%) solo superada por C5 (14,75%), adelantando lo que sucederá en el resto de grupos de tallas. El nivel 1, de gran importancia para las tallas más pequeñas reduce enormemente sus porcentajes y pasa a ser el que muestra los porcentajes más bajos. El transecto B reduce sus porcentajes en la cuadrícula B4 y los incrementa en la cuadrícula B3 y B5.

Los siguientes cuatro grupos de tallas, que agrupan erizos con diámetros mayores de 30 mm y menores de 70 mm, representan a la mayor parte de los erizos medidos en este estudio. Estos erizos se agrupan en su mayoría en la cuadrícula C4, con un valor medio para los cuatro grupos del 20% del total. Le sigue a bastante distancia la cuadrícula C5 (13,65% del total).

El transecto D presenta valores muy similares entre todos los niveles para las tallas más intermedias, pero a medida que se alcanzan las tallas más elevadas, los niveles 4 y 5 adquieren mayor relevancia, con valores máximos para erizos con diámetros superiores a los 70 mm de diámetro.

Finalmente, el transecto B no muestra una tendencia clara durante los distintos grupos de tallas y mantienen unos porcentajes bajos y similares entre todos los niveles, con las cuadrículas B4 y B5 como las más importantes en casi todos los grupos de tallas.

4.4.3.4. MORTALIDAD

Si analizamos el histograma de frecuencias para el conjunto de la población (Figura 4.4.3.4.1) podemos comprobar que tras alcanzar un valor ligeramente superior al 1% a partir de los 6-8 mm, el porcentaje de erizos para cada grupo de 2 mm se mantiene más o menos estable hasta los 40 mm, momento en el que comienza a incrementarse de manera notable como consecuencia del solapamiento de tallas.

Este primer análisis de las frecuencias para el conjunto de la población indica que los procesos de mortalidad no son especialmente intensos durante los primeros tres años de vida, ya que desde que se alcanzan los valores máximos de frecuencia entre los 14 y 16 mm, hasta que estas frecuencias comienzan a incrementarse tras los 40 mm de diámetro, el porcentaje de erizos para cada grupo de diámetros se mantiene relativamente estable.

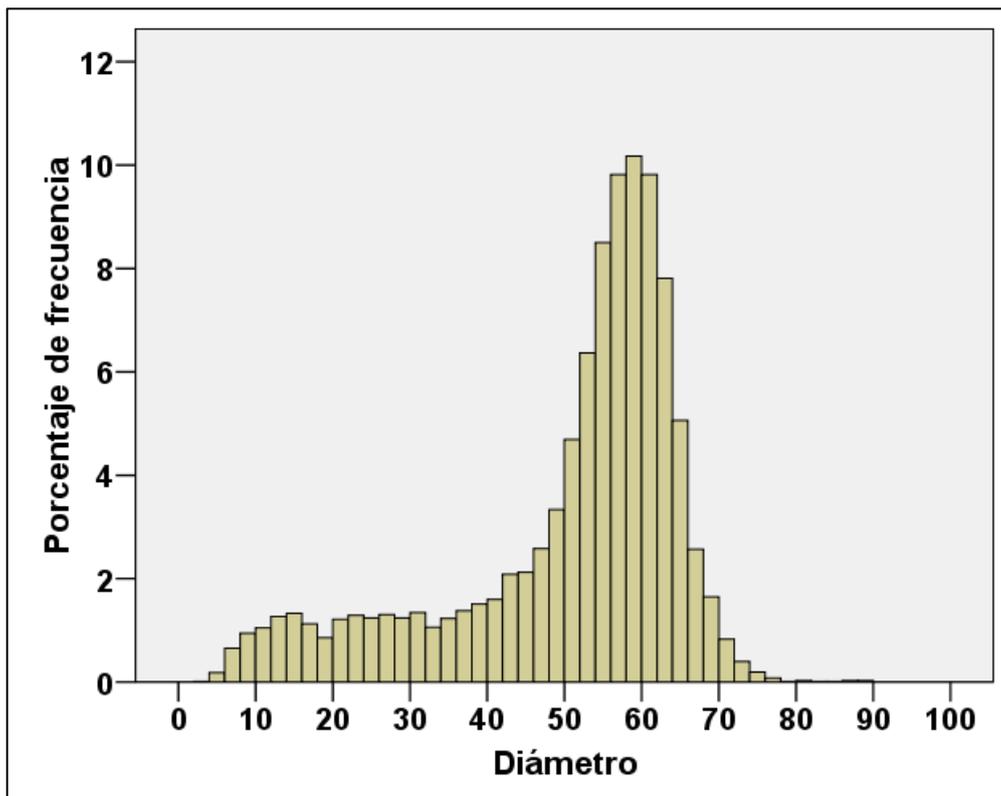


Figura 4.4.3.4.1. Histograma de frecuencias en porcentaje para los 7825 erizos medidos a lo largo de todo el estudio. El diámetro viene expresado en mm. El histograma agrupa los diámetros en intervalos de 2 mm.

El porcentaje de erizos desciende bruscamente a partir de los 60 mm de diámetro, si bien no se puede conocer con los datos de los que se dispone si esta reducción es consecuencia de una mortalidad elevada en las tallas más grandes o simplemente a que son pocos los erizos que llegan a alcanzar tamaños tan grandes, al dejar de crecer antes.

Con el objeto de observar cual ha sido la evolución en la densidad total de población a lo largo del periodo de estudio se ha procedido a analizar la variación en la abundancia media de individuos a lo largo de los treinta y nueve meses de estudio (Figura 4.4.3.4.2).

Esta abundancia se ha calculado multiplicando el valor medio de densidad por los 1200 metros cuadrados del área de estudio. El número total de erizos varía bastante, con valores mínimos (en los meses estivales del año 2005) de 11.648 erizos y valores máximos (en el mes de diciembre de 2004) de 23.936 erizos. El valor medio es de 16.680 ± 738 erizos. A pesar de estas variaciones, la abundancia no muestra una tendencia clara con el tiempo, manteniéndose en valores similares desde el comienzo del estudio hasta el final. La relación entre el tiempo y la densidad media fue analizada mediante un análisis de regresión lineal sin que los resultados fuesen significativos.

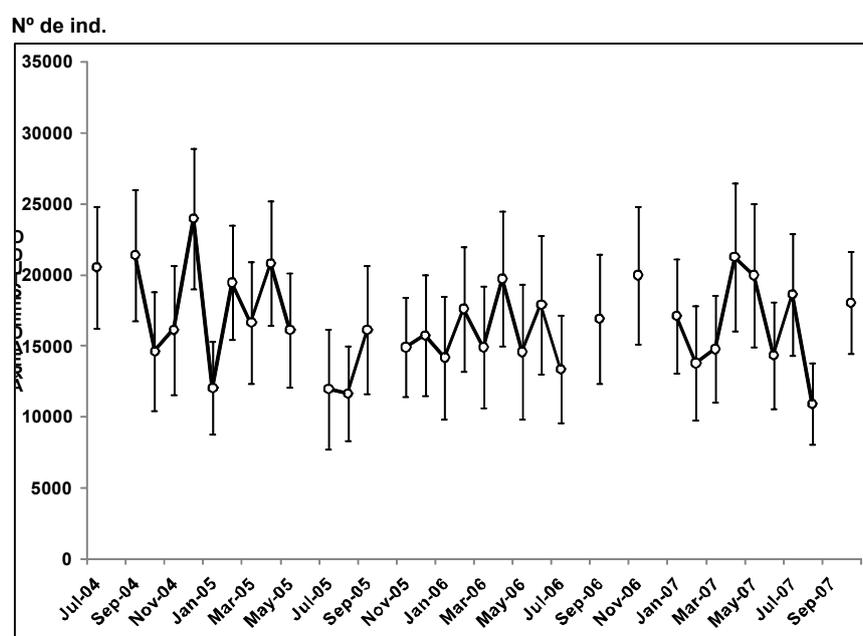


Figura 4.4.3.4.2. Evolución del número total de erizos estimados para el área de estudio a partir de la densidad media mensual. Las barras de error representan el error estándar.

Se comprobó si el efecto del tiempo sobre la abundancia tenía en efecto significativo mediante un análisis de Kruskal-Wallis para k muestras independientes (Tabla 4.4.3.4.1).

| | |
|---------------|----------|
| | Densidad |
| Chi-cuadrado | 33,184 |
| gl | 32 |
| Sig. asintót. | ,409 |

Tabla 4.4.3.4.1. Resultados del análisis de Kruskal-Wallis realizado sobre los valores medios de densidad con el tiempo como variable de agrupación.

Como se observa en la Tabla 4.4.3.4.1, no existen diferencias significativas entre los treinta y tres meses muestreados.

Además de analizar las diferencias en las abundancias de erizos estimadas para cada mes se ha analizado la estacionalidad anual mediante la agrupación de los distintos meses en función del mes del año en el que se realizó el muestreo (Figura 4.4.3.4.3). Los valores máximos de abundancia se observan en el mes de abril (20.587 individuos), mientras que los valores mínimos aparecen en el mes de agosto (11.989 individuos), pero salvo estos dos valores extremos apenas se observa una variación estacional de la abundancia que se sitúa alrededor de los 16.000 ± 2.000 individuos para la mayor parte de los otros meses.

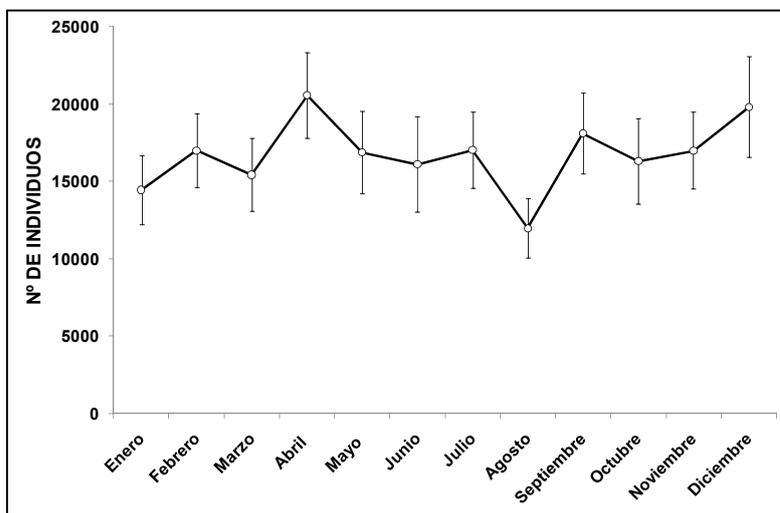


Figura 4.4.3.4.3. Evolución del número de erizos en el área de muestreo para los doce meses del año. Para cada mes había datos de un mínimo de dos años y un máximo de cuatro. Las barras de error representan el error estándar.

Las diferencias en los valores medios de abundancia para los doce meses de estudio fueron analizadas mediante el test no paramétrico de Kruskal-Wallis sin observarse diferencias significativas entre los valores de los diferentes meses (Tabla 4.4.3.4.2).

| | Densidad |
|---------------|----------|
| Chi-cuadrado | 11,195 |
| gl | 11 |
| Sig. asintót. | ,427 |

Tabla 4.4.3.4.2. Resultados del análisis de Kruskal-Wallis realizado sobre los valores medios de densidad con el mes como variable de agrupación.

Finalmente, se calculó el valor medio de abundancia para los cuatro años de estudio (Figura 4.4.3.4.4).

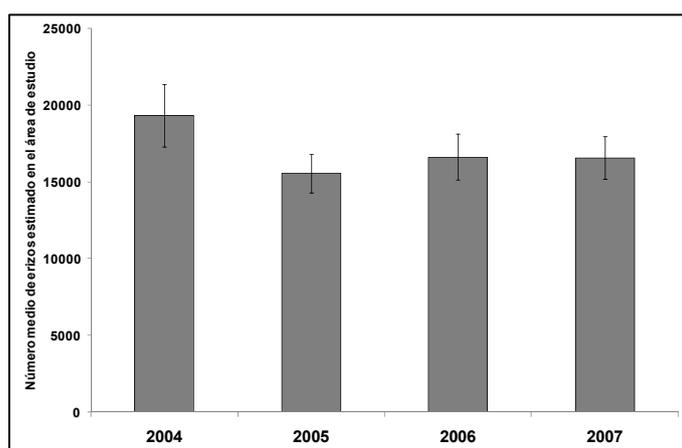


Figura 4.4.3.4.4. Evolución en la presencia de erizos en el área de muestreo para los cuatro años de estudio. Las barras de error representan el error estándar.

Las diferencias entre los valores medios de abundancia fueron analizadas mediante el test no paramétrico de Kruskal-Wallis. Como ocurrió en los análisis precedentes no se observaron diferencias significativas entre los distintos años analizados (Tabla 4.4.3.4.3).

| | Densidad |
|---------------|----------|
| Chi-cuadrado | 2,615 |
| gl | 3 |
| Sig. asintót. | ,455 |

Tabla 4.4.3.4.3. Resultados del análisis de Kruskal-Wallis realizado sobre los valores medios de densidad con el año como variable de agrupación.

Por lo tanto, la densidad media para el conjunto de erizos analizados en este estudio se ha mantenido estable durante todo el estudio (dentro de la variabilidad propia de un estudio de densidad realizado sobre una especie de distribución en agregado) y no muestra una tendencia temporal clara. Además, tampoco hay estacionalidad en las variaciones de densidad, ni existen diferencias significativas entre los distintos años muestreados.

La población por lo tanto parece mantenerse en equilibrio, con una mortalidad natural equivalente a la tasa de reclutamiento.

Con el objeto de realizar un análisis de esta mortalidad natural con mayor detalle se ha procedido a realizar un seguimiento de la evolución del número de ejemplares para las cohortes: 06,05 y 04.

4.4.3.4.1. Cohorte 06

El primer análisis de la mortalidad por cohortes se ha realizado para la cohorte 06 (Figura 4.4.3.4.5). Esta cohorte, formada por erizos nacidos en el año 2006, se hace visible por primera vez a finales de este año, concretamente en el mes de noviembre, cuando los primeros erizos reclutados forman una clara distribución normal, con un diámetro medio de 8 mm. No obstante, no es hasta el mes de febrero del 2007, con una edad media de siete meses, cuando presenta por primera vez erizos reclutados durante toda la época de reclutamiento, con erizos de entre 6 y 14 mm.

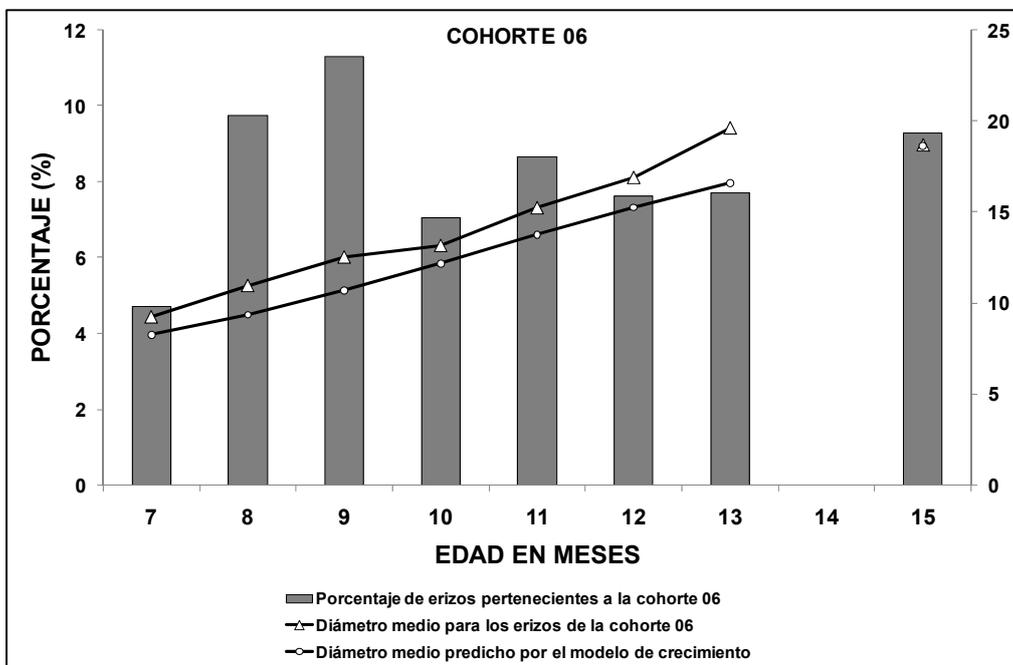


Figura 4.4.3.4.5. Evolución del porcentaje de erizos pertenecientes a la cohorte 06, así como del diámetro medio para los erizos de la cohorte 06 y del diámetro medio predicho por la curva de crecimiento.

En este mes, los erizos de la cohorte 06 representan tan solo el 4,71% del total de erizos medidos ese mes. Este porcentaje se incrementa en los siguientes dos meses, a medida que los erizos más pequeños de la cohorte 06 comienzan a superar el diámetro umbral de siete milímetros. Para la edad de nueve meses (mes de abril del 2007), la cohorte 06 alcanzó un porcentaje máximo (Figura 4.4.3.4.5). En este mes, el 11,28% de los erizos medidos pertenecían a la cohorte 06.

Tras este valor máximo, el porcentaje se reduce drásticamente en el mes siguiente, hasta el 7,04% y ya no se recupera permaneciendo en valores entorno al 8% el resto del estudio (8,65% a los 11 meses, 7,63 y 7,69% para los 12 y 13 meses y finalmente 9,29% a los 15 meses).

Por lo tanto, en la cohorte 06 el número máximo de erizos se alcanza aproximadamente a los nueve meses de edad, tras lo cual el porcentaje se reduce drásticamente en tan solo un mes permaneciendo estable en los siguientes meses.

4.4.3.4.2. Cohorte 05

La cohorte 05 (formada por los erizos nacidos en el año 2005) se detecta por primera vez en su totalidad en el mes de febrero de 2006. En este mes, la edad media de los erizos de esta cohorte era de aproximadamente siete meses y su diámetro medio era de 9,12 mm, con erizos de entre siete y doce milímetros (Figura 4.4.3.4.6). El porcentaje total de los erizos medidos en febrero de 2006 que pertenecían a la cohorte 05 era del 1,8%.

En los siguientes dos meses, al igual que ocurriera en la cohorte 06, el porcentaje de erizos de esta cohorte se incrementa y en el mes de abril de 2006 (con una edad media para los erizos de la cohorte 05 de nueve meses) el porcentaje para la cohorte 06 alcanza un valor máximo (8,82% del total).

Este valor máximo es inferior en más de dos puntos al observado en la cohorte 06, lo que se explica por el bajo reclutamiento observado en el año 2005, como se ha visto en el punto 4.3.3 de esta tesis doctoral.

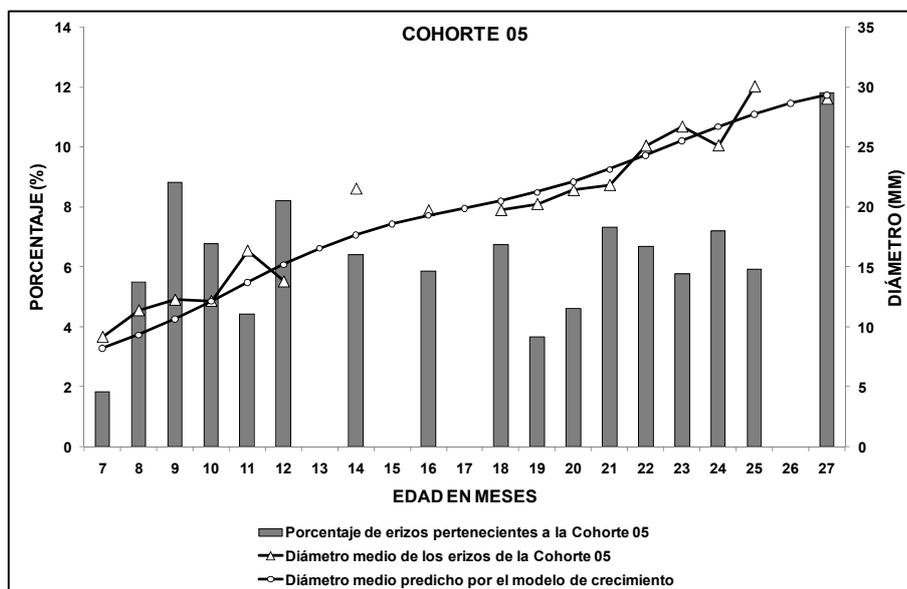


Figura 4.4.3.4.6. Evolución del porcentaje de erizos pertenecientes a la cohorte 05, así como del diámetro medio para los erizos de esta cohorte y del diámetro medio predicho por la curva de crecimiento.

Una vez alcanzado el valor máximo, el porcentaje comienza a descender. Inicialmente el porcentaje se reduce notablemente y en tan solo dos meses (entre los nueve y los once meses de edad) el porcentaje de la cohorte 05 se reduce a la mitad. No obstante, a los diez meses de edad el porcentaje se recupera y alcanza valores superiores al 8% demostrando, que en este caso la reducción se produce de manera más moderada.

En los siguientes meses se produce una reducción escalonada y más o menos continua de los porcentajes de la cohorte 05, alcanzando valores mínimos en las edades de diecinueve y veinte meses (con porcentajes incluso inferiores al 4%), para posteriormente recuperarse por encima del 6%.

El valor en porcentaje de erizos de la cohorte 05 muestra una gran variabilidad, con subidas y bajadas consecutivas, si bien la tendencia del porcentaje es a reducirse, desde valores por

encima del 8% para edades de menos de un año, a valores entorno al 6% para edades de dos años.

Finalmente, en el mes de octubre de 2007, cuando los erizos de la cohorte 05 tenían una edad media de 27 meses, el porcentaje de esta cohorte se incremento notablemente. Si nos fijamos en el histograma de frecuencias de la Figura 4.3.3.2 podemos observar que en este mes, las cohortes 06, 05 y 04 aparecen unidas y probablemente en el caso de las cohortes 05 y 04, también solapadas, lo que puede explicar en parte el elevado porcentaje observado en este mes.

4.4.3.4.3. Cohorte 04

La cohorte 04 (Figura 4.4.3.4.7) está formada por erizos reclutados durante el año 2004. Al igual que el resto de cohortes, presenta por primera vez erizos reclutados a lo largo de todo el periodo de reclutamiento en el mes de febrero de 2005 (11,81% del total de los erizos medidos este mes pertenecían a esta cohorte), con erizos de entre 5 y 14 mm (diámetro medio de 8,5 mm).

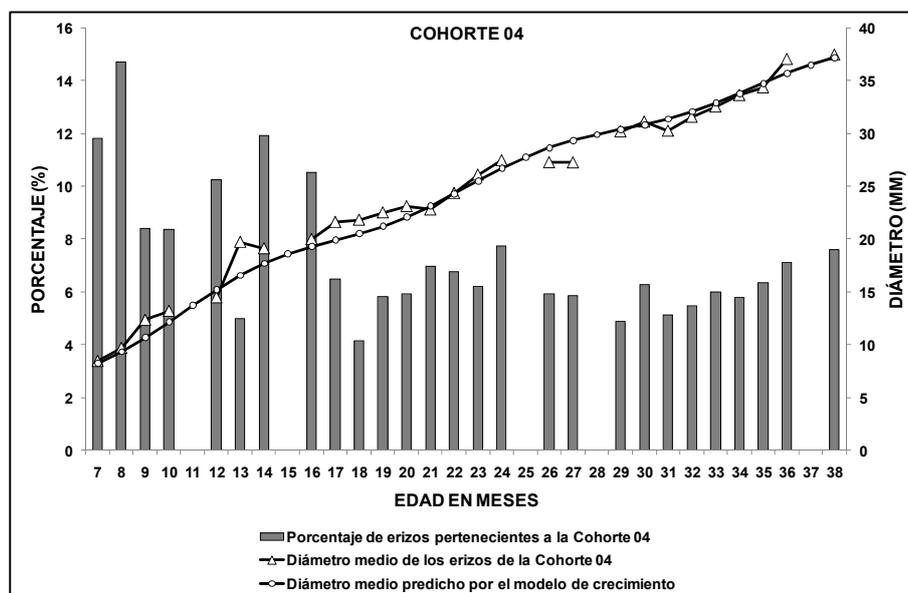


Figura 4.4.3.4.7. Evolución del porcentaje de erizos pertenecientes a la cohorte 04, así como del diámetro medio para los erizos de esta cohorte y del diámetro medio predicho por la curva de crecimiento.

No obstante, no es hasta el mes de marzo cuando muestra al conjunto de erizos de ambas sub-cohortes, alcanzando el valor máximo de porcentaje para el periodo de estudio (14,72%). Este máximo, se alcanza en el mes de marzo, con erizos de una edad media de ocho meses, uno menos que en las otras dos cohortes.

Este valor es además el más elevado de todas las cohortes analizadas hasta el momento. A este valor máximo en el mes de marzo le siguen dos valores bastante bajos en los dos siguientes meses, para después volver a mostrar valores elevados en las edades 12, 14 y 16. En este periodo, el porcentaje muestra cierta inestabilidad con alternancia de valores bajos y altos en meses consecutivos. A partir del mes 17, el porcentaje de erizos de la cohorte 04 se sitúa en torno al 6%, valor alrededor del cual se mantendrá los siguientes 12 meses. Finalmente, tras el mes 29 el porcentaje comienza a incrementarse, probablemente como consecuencia del solapamiento de cohortes.

4.4.3.4.4. Estimación de la Mortalidad Natural Z

Una vez realizado el seguimiento de las tres cohortes que cumplían los requisitos para el análisis de la mortalidad se ha procedido a calcular la mortalidad natural de los individuos de *P. lividus* de la zona de estudio entre los 8 y los 27 meses de vida aproximadamente.

Se trata de un cálculo realizado con limitaciones provocadas por la propia estructura de la población, así como por la metodología de muestreo, que excluye del mismo a los erizos menores de 7 milímetros. Teniendo en cuenta que según algunos autores aproximadamente el 95% de la población muere durante los primeros seis meses de vida (López *et al*, 1998), con diámetros inferiores a estos siete milímetros, es evidente que una parte muy importante de la mortalidad natural a la que está sometida *P. lividus* se escapa del estudio. Además, el solapamiento de cohortes, que agrupa a los erizos a partir de cierta talla limita el análisis de la mortalidad para las tallas más elevadas. A pesar de estas limitaciones, el cálculo de la mortalidad total se ha podido analizar en tres de las nueve cohortes estudiadas.

En la estimación de la mortalidad se asume que la tasa de mortalidad natural M , es igual a la tasa de mortalidad total Z , ya que en Cantabria actualmente no existe una extracción comercial del erizo de mar *P. lividus*, por lo que la mortalidad por pesca puede considerarse nula. Además, la tasa de mortalidad se ha considerado constante a lo largo del periodo de estudio basándonos en la ausencia de diferencias significativas entre los valores medios de abundancia en los distintos meses del año.

Por todo esto, la tasa de mortalidad natural M , puede ser calculada mediante las siguientes dos expresiones:

$$N_t = N_0 \times e^{-Z * edad}$$

Donde:

N_t = Abundancia de la Cohorte en el tiempo t

N_0 = Porcentaje inicial Z = Coeficiente de mortalidad

$edad$ = Edad en meses

Si introducimos logaritmos neperianos a ambos lados de la expresión:

$$\ln(N_t) = \ln(N_0) + (-Z \times edad)$$

La expresión queda como la ecuación de una recta ($y = a + bx$) y por lo tanto puede ser deducida mediante un análisis de regresión lineal.

Para realizar los cálculos, la variación en porcentaje de cada cohorte se ha convertido en abundancia relativa, empleando los valores medios de abundancia (16.680 individuos) estimados en la zona de estudio durante los treinta y tres meses muestreados (Figura 4.4.3.4.8).

Tras realizar la transformación a valores de abundancia relativa para cada cohorte se ha realizado el análisis de regresión lineal (Tabla 4.3.4.2.4).

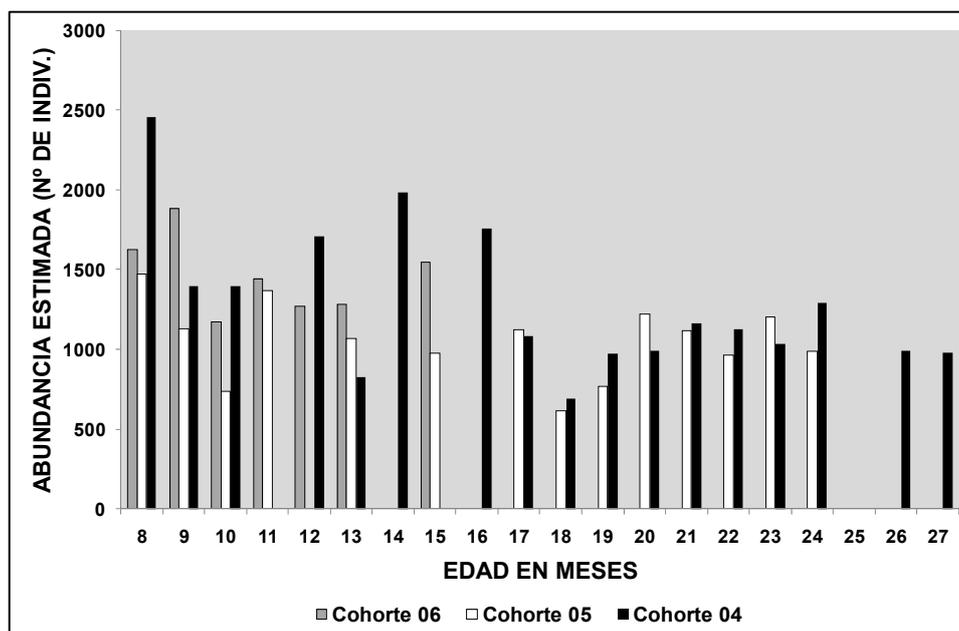


Figura 4.4.3.4.8. Evolución de las abundancias relativas para las cohortes 04, 05 y 06, partiendo en todos los casos de una abundancia media total de 16.680 individuos.

Tan solo la cohorte 04 (la mejor representada de las tres cohortes analizadas) muestra una regresión estadísticamente significativa para las dos variables analizadas. En esta cohorte la relación entre el logaritmo neperiano de la abundancia y la edad (en meses) es significativa y predice el 30,7% de la variabilidad observada en la abundancia ($R^2=0,307$).

| | Valor del Parámetro Z | R ² del análisis | Significación | Cte. |
|------------|-----------------------|-----------------------------|---------------|-------|
| Cohorte 06 | 0,061 | 0,424 | 0,162 | 7,909 |
| Cohorte 05 | 0,005 | 0,015 | 0,662 | 7,010 |
| Cohorte 04 | 0,031 | 0,307 | 0,021 | 7,646 |

Tabla 4.3.4.2.4. Resultados del análisis de regresión para cada una de las tres cohortes analizadas. Solo la cohorte 04 muestra una regresión significativa entre la variable dependiente $\ln(abundancia)$ y la variable dependiente $edad$.

En las otras dos cohortes la relación entre la abundancia y la edad no es estadísticamente significativa, probablemente como consecuencia de la gran variabilidad observada en este parámetro entre los distintos meses.

Por último, se procedió a calcular los valores medios de abundancia de las tres cohortes con el objeto de analizar cuál sería la mortalidad media de los erizos en el rango de edades estudiado independientemente de la cohorte de la que provengan (Figura 4.4.3.4.9).

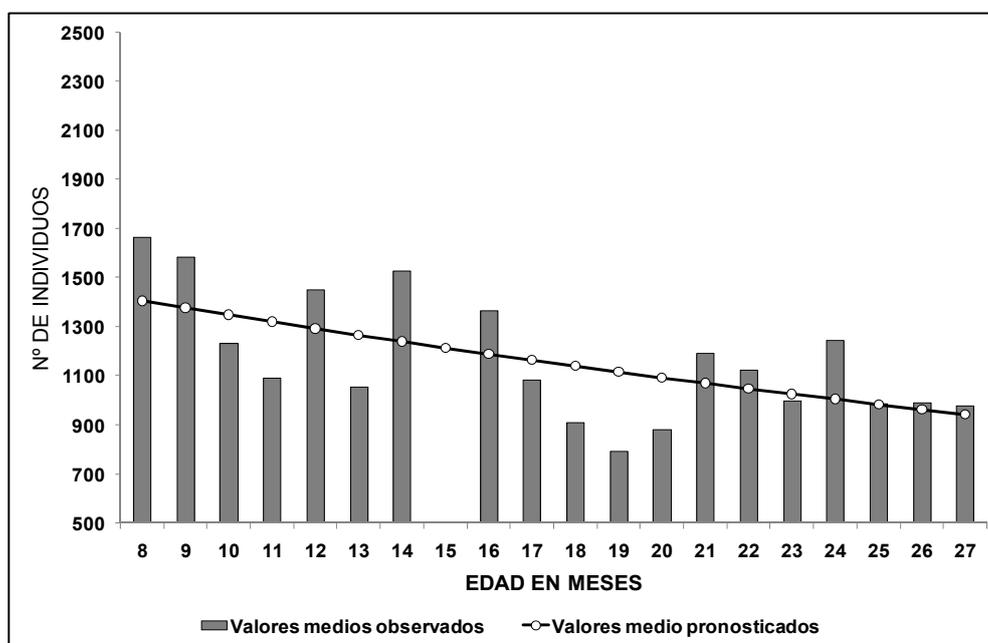


Figura 4.4.3.4.9. Valores observados y pronosticados para el valor medio de las tres cohortes. La curva de valores pronosticados tiene la siguiente expresión $\rightarrow N_t = 1662 * e^{-0,021 * edad}$

La ventaja de realizar el cálculo para el valor medio de las tres cohortes es que la variabilidad de estas se compensa y la evolución en la abundancia presenta un mejor ajuste a la curva de mortalidad (Tabla 4.4.3.4.5).

| Ecuación | Resumen del modelo | | | | | Estimaciones de los parámetros | |
|----------|--------------------|--------|-----|-----|------|--------------------------------|-------|
| | R cuadrado | F | gl1 | gl2 | Sig. | Constante | b1 |
| Lineal | ,381 | 10,456 | 1 | 17 | ,005 | 7,416 | -,021 |

Tabla 4.4.3.4.5. Resultados del análisis de regresión lineal para el valor medio de las tres cohortes.

La constante de mortalidad Z obtenida para el valor medio de las tres cohortes es ligeramente inferior a la obtenida para la cohorte 04 y presenta además un mejor ajuste con un valor de R² de 0,381.

4.4.4. DISCUSIÓN

4.4.4.1. Distribución y composición de la población

4.4.4.1.1. Distribución espacial de la densidad

El área de muestreo presenta una importante población de *P. lividus* distribuida de manera desigual a lo largo de la zona de estudio. La densidad media en el área de muestreo es de 13,9 ind/m², lo que significa que los 1.200 m² de la zona de estudio albergan una población de 16.680 individuos. La población se agrupa en un espacio reducido de 401 m² (superficie que alberga al menos 1 erizo), donde la densidad media se incrementa hasta los 41,63 ind/m². No obstante, la densidad varía entre las quince cuadrículas muestreadas, con un valor mínimo de 0,27 ind/m² en B1 y un valor máximo de 38,88 ind/m² en C4.

Estos valores de densidad se encuentran en el rango observado en la bibliografía, que de hecho presenta valores máximos muy superiores a lo observado en este trabajo, con densidades de más de 1.000 ind/m² en poblaciones de charcos de marea de la costa Asturiana (Haya de la Sierra, 1990).

Boudouresque y Verlaque (2001) realizaron una revisión bibliográfica de las distintas densidades observadas en poblaciones de *P. lividus* en toda su área de distribución, así como en todos los hábitats en los que es posible encontrar a esta especie de erizo. Los treinta y siete datos de densidad para *P. lividus* revisados en este trabajo muestran densidades que oscilan entre menos de 1 individuo por metro cuadrado hasta densidades de entre 150 y 300 individuos por metro cuadrado en charcos de marea.

Los charcos de marea presentan las mayores densidades de erizos de todos los hábitats muestreados. De las 37 densidades citadas por Boudouresque y Verlaque (2001), tres de las cuatro densidades más elevadas pertenecían a este tipo de hábitat. Aunque las densidades observadas en los charcos de marea (con valores de hasta 1000 ind/m²) pueden llegar a

parecer exageradas si las comparamos con las observadas en este estudio, hay dos factores que ayudan a entender estos valores de densidad.

Por un lado, hay que tener en cuenta que se trata de densidades máximas, calculadas directamente sobre los agregados de erizos. En este estudio se han llegado a medir 50 individuos dentro del cuadrado de área conocida lo que en un estudio en el que se midiese directamente sobre los agregados de erizos sería una densidad de 200 ind/m².

Por otro lado, el pequeño tamaño de los erizos de los charcos de marea, que muestran un diámetro medio de entre 25 y 35 mm o incluso menos permite que entre un mayor número de erizos en el mismo espacio. Ambos factores combinados hacen posibles densidades tan elevadas, si bien se trata de densidades máximas y limitadas en el espacio.

Si exceptuamos los datos de los charcos de marea, los datos máximos de densidad rara vez superan los 40 ind/m². Trabajos recientes (no incluidos en la revisión bibliográfica de Boudouresque y Verlaque) que han medido la densidad de poblaciones de *P. lividus* han obtenido densidades medias más bajas (Guidetti *et al*, 2003; 2005; Gianguzza *et al*, 2006) o similares a las del presente estudio (Barnes y Crook, 2001; Fernández *et al*, 2006; Pais *et al*, 2007).

En este sentido, es destacable el cartografiado realizado para la consejería de Pesca de la Junta de Andalucía en las costas de Cádiz y Málaga (Daza *et al*, 2002). Este estudio dividió las zonas con erizos en cinco categorías en función de su densidad: Ausencia (0 ind/m²), presencia (>1 ind/m²), poco abundante (1-15 ind/m²), abundante (16-30 ind/m²) y muy abundante (> 30 ind/m²). Aplicando esta categorización nuestra zona de estudio quedaría definida como una zona con presencia poco abundante de erizos. No obstante, los erizos muestreados en el área de estudio no se distribuyen de manera homogénea por toda el área de estudio, sino que se agrupan en los transectos C y D, así como alrededor del nivel 4. En estas zonas, las densidades medias superan mayoritariamente los 15 ind/m² (categoría: abundante) y en el caso de la cuadrícula C4 supera ampliamente los 30 ind/m² por lo que quedaría dentro del rango máximo de densidad (categoría: muy abundante).

Finalmente, los trabajos que han seguido la evolución de una población de *P. lividus* en una zona concreta y limitada (Azzolina *et al*, 1988; Barnes y Crook, 2001; Fernández *et al*, 2006) han observado una amplia variedad de densidades (como ocurre en este trabajo), pero similares a las observadas en este estudio, con valores máximos cercanos a los 40 ind/m² (Fernández *et al*, 2006) y valores mínimos de menos de 1 ind/m² (Azzolina *et al*, 1988; Fernández *et al*, 2006).

Las densidades medias del área de estudio descienden de manera importante por la presencia del transecto B. Este transecto muestra densidades medias significativamente más bajas que C y D, con una densidad media (incluyendo las zonas sin erizos) de 4,03 ind/m², tres veces menos de lo observado en el transecto D (15,41 ind/m²) y cinco veces menos de lo observado en el transecto C (22,30 ind/m²). Este transecto, situado en la zona más meridional de la zona de estudio se encuentra unido a la zona exterior por tres canales naturales que se forman durante la bajamar a la altura de los niveles 2, 4 y 5 (Figura 4.4.4.1.1).



Figura 4.4.4.1.1. Imagen del área de estudio. El transecto B aparece marcado con un rectángulo rojo y dividido en cinco cuadrículas. De izquierda a derecha: B1, B2, B3, B4 y B5. Los canales por los que entra y sale el agua durante los niveles más bajos de la marea aparecen marcados con círculos rojos.

Aunque las razones de la baja densidad de erizos no están del todo claras, la abundancia de fondos arenosos o arcillosos y la escasa profundidad media (con niveles que emergen

durante la bajamar, como el nivel 1) probablemente son determinantes a la hora de limitar la presencia de ejemplares de *P. lividus* en este transecto.

Son mucho los estudios que han constatado las bajas densidades de *P. lividus* en las zonas de fondo blando (Palacín *et al*, 1998b; Daza *et al*, 2002; Fernández *et al*, 2006), donde se agrupan en las pocas zonas de fondo rocoso que emergen de la arena (Palacín *et al*, 1998). Los fondos blandos no ofrecen una buena fijación para los pies ambulacrales de los erizos y durante la pleamar, cuando la zona de rompiente se sitúa en esta zona, los erizos podrían ser arrancados del fondo de no encontrarse bien sujetos. Probablemente esta sea la explicación para la distribución parcheada de los erizos y también para su baja densidad en el transecto B. La importancia del hidrodinamismo y de la fijación de los pies ambulacrales en la distribución de los equinoideos, incluyendo *P. lividus* ha sido demostrada por varios autores (Santos y Flammang, 2005; Tuya *et al*, 2007).

El transecto C (Figura 4.4.4.1.2) por el contrario presenta las mayores densidades de erizos y él solo alberga al 53% de los erizos medidos en este estudio. La densidad media de este transecto es de 22,30 ind/m² que se distribuyen por el 43,75% de la superficie del transecto (unos 175 m²) en los que presentan una densidad media de 50,96 ind/m². Además de ser el que presenta las mayores densidades de erizos, también es el que muestra las mayores diferencias entre niveles. En este transecto la densidad de C1 es doce veces menor a la observada en C4. Tanto C4 como C1 muestran diferencias significativas con el resto de cuadrículas y entre sí.

La principal razón de la elevada densidad del transecto C, así como de las diferencias observadas entre cuadrículas en este transecto se encuentra en las cuadrículas C4 y C5. La cuadrícula C4 presenta la densidad media más elevada (38,88 ind/m²), así como el mayor porcentaje de superficie cubierto por al menos 1 erizo (66,7%) y la segunda mayor densidad en la zona con erizos (58,33 ind/m²), solo superada por la de C5.

Tanto en la cuadrícula C4 como en la cuadrícula C5 se pueden encontrar los ejemplos más claros dentro del área de estudio de los llamados *sea urchin barren* (que se podría traducir

como eriales de erizos), zonas caracterizadas por elevadas densidades de erizos, ausencia de macroalgas y presencia de algas incrustantes. Las densidades de *P. lividus* medidas en el estudio en este tipo de hábitat superan con frecuencia los 100 ind/m² y se han llegado a medir hasta 200 ind/m² (es decir 50 individuos dentro del cuadrado de 0,25 m², que es la máxima densidad registrada).



Figura 4.4.4.1.2. Imagen del área de estudio. El transecto C aparece marcado con un rectángulo rojo y dividido en cinco cuadrículas. De izquierda a derecha: C1, C2, C3, C4 y C5.

Finalmente, el transecto D (Figura 4.4.4.1.3) muestra valores intermedios de densidad entre los transectos C y B, si bien sus valores se encuentran mucho más cerca de los de C que de los de B, con el que de hecho muestra diferencias significativas en su densidad media.

La variación de la densidad en sus cinco niveles es la menos intensa de los tres transectos, y el nivel 2 (con densidades máximas) apenas dobla al nivel 1 (con densidades mínimas). A diferencia de los otros dos transectos, en D apenas hay superficies emergidas (Figura 4.4.4.1.3) y el fondo muestra una brusca pendiente que desciende rápidamente desde el nivel 1, alcanzando profundidades de más de metro y medio.

Aunque el nivel 1 presenta los valores más bajos de densidad de todo el transecto D, estos son muy superiores a los registrados en el nivel 1 en los otros dos transectos (8,07 ind/m²).

En esta cuadrícula, el fondo es gravoso pero existen numerosas rocas de tamaño mediano que albergan densos agregados de *P. lividus* recubriendo completamente las rocas. La cuadrícula D2 es muy similar a D1, aunque con algunas rocas más grandes, junto con las rocas de tamaño mediano lo que explica la densidad media de esta cuadrícula (19,47 ind/m²), la más elevada del transecto D.



Figura 4.4.4.1.3. Imagen del área de estudio. El transecto D aparece marcado con un rectángulo rojo y dividido en cinco cuadrículas. De izquierda a derecha: D1, D2, D3, D4 y D5.

4.4.4.1.2. Distribución del diámetro y composición de tallas

El diámetro medio para el conjunto de erizos de la población es de 49,97 mm, si bien este diámetro medio varía entre los distintos transectos y niveles, como consecuencia de las diferencias en la composición de tallas. El transecto con el diámetro medio máximo es el transecto C (51,18 mm), mientras que el valor más bajo se observó en el transecto D (48,03 mm). El transecto B ocupa un lugar intermedio con un valor medio de 50,7 mm.

El transecto D presenta diferencias estadísticamente muy significativas en su diámetro medio con los otros dos transectos como consecuencia de la mayor presencia de erizos juveniles, más acusada que en los otros dos transectos. Aunque la distribución no llega a ser bimodal y no hay diferencias significativas entre la distribución de D y la observada para el

conjunto de erizos (como ocurre por ejemplo en el nivel 1), los erizos de 15 mm o menos representan el 7,9% de la población, mientras que en el transecto C tan solo suponen el 3,8% y en el B el 5%. Es decir, que los erizos juveniles (< de 15 mm) representan el doble del porcentaje de la población en el transecto D de lo observado en C.

Además de las diferencias entre los tres transectos también hay diferencias entre los cinco niveles, especialmente entre el nivel 1 (con un diámetro medio de 41,9 mm) y el resto (con diámetros medios superiores a 49 mm).

El nivel 1 presenta diferencias muy significativas en su diámetro medio con el resto de niveles como consecuencia de su distribución de tallas, muy diferentes a la del resto. Este nivel presenta una distribución claramente bimodal y significativamente distinta a la observada en el conjunto de tallas. La primera moda está formada por los erizos menores de 25 mm (menores de dos años) y la segunda moda por los erizos con diámetros entorno a los 60 mm de diámetro. En este nivel, los erizos menores de 25 mm representan el 30% de la población total, mientras que en el siguiente nivel con mayor presencia de erizos de pequeño tamaño, el nivel 2, el porcentaje es de menos de la mitad (12,6%).

Por lo tanto, parece claro que las principales diferencias observadas en el diámetro tanto en los niveles como en los transectos son consecuencia de una distribución distinta de los erizos más pequeños en relación a las tallas grandes dentro de la superficie de estudio.

Además de las diferencias entre el nivel 1 y el resto, existen más diferencias significativas en el diámetro medio. De hecho, en función del diámetro medio, los niveles restantes pueden agruparse en dos. Por un lado los niveles 2 y 3 (con diámetros medios de 49,64 y 49,47 mm respectivamente) y por otro lado los niveles 4 y 5 (con diámetros medios de 51,36 y 50,86 mm respectivamente). Estas diferencias en el diámetro (a diferencia de lo observado en el nivel 1) no son consecuencia de diferencias claras en las distribuciones de tallas y ninguno de los demás niveles presenta diferencias significativas con respecto a la distribución general.

Respecto a la distribución de tallas observada para los 7825 erizos medidos en este estudio, se caracteriza por ser unimodal, con una única moda clara, formada por el solapamiento de tallas a partir de los 50 mm de diámetro (Figura 4.4.3.1.5).

Dentro de los estudios que han analizado la distribución de tallas de *P. lividus*, son varios los trabajos que han observado distribuciones unimodales formadas por erizos adultos, como ocurre en este estudio (Turón *et al*, 1995; Sala *et al*, 1998; Barnes y Crook, 2001; Tomas *et al*, 2004; Fernández *et al*, 2006; Gianguzza *et al*, 2006; Pais *et al*, 2007).

No obstante, la distribución de tallas en *P. lividus* presenta gran variabilidad y en la literatura se pueden encontrar varias distribuciones distintas.

El trabajo de Turón *et al* (1995) probablemente sea uno de los que demuestra de manera más clara esta variabilidad. Estos autores analizaron el crecimiento y la composición de la población de *P. lividus* en dos hábitats contrastados. En ambos hábitats, la población de *P. lividus* mostraba una distribución unimodal, pero mientras en el hábitat considerado estable la moda se formaba en los erizos más pequeños (entorno a los 15 mm), en el hábitat considerado inestable la moda se formaba en los erizos adultos, en torno a los 40 mm de diámetro. Algo muy similar fue observado por Tomas *et al* (2004) que analizaron el asentamiento y el reclutamiento en dos hábitats: Praderas de fanerógamas y muros verticales de roca. Al igual que en el trabajo de Turón *et al* (1995) ambos hábitats mostraban una distribución unimodal, en el muro vertical entorno a las tallas más pequeñas (unos 20 mm) y en las praderas de fanerógamas entorno a los 60 mm de diámetro.

Distribuciones unimodales de adultos o de juveniles y distribuciones bimodales con ambas modas, están presentes en la bibliografía e incluso hay algunos trabajos que muestran todas las posibilidades en función de la localidad o el tipo de hábitat muestreado (Azzolina *et al*, 1988; Sala *et al*, 1998; Fernández *et al*, 2006).

En este trabajo la variabilidad observada en la distribución de frecuencias entre los distintos transectos y niveles es menor a la observada en la bibliografía, probablemente porque la

variabilidad de las condiciones ambientales (profundidad, exposición al oleaje, tipo de sustrato, hábitat, etc.) en este trabajo es también mucho menor. No obstante, existen diferencias importantes, especialmente en relación a los distintos niveles, aunque también entre cuadrículas.

El nivel 1, presenta claramente una distribución bimodal, que no se observa en el resto de niveles, lo que provoca diferencias significativas entre la distribución de tallas observadas en este nivel y la observada para el conjunto de erizos. El histograma de frecuencias de tallas para el nivel 1 muestra una primera moda en torno a los 15 mm y otra (ya para erizos adultos) entorno a los 56 mm de diámetro.

En este nivel, se midieron un total de 399 erizos de los cuales, el 31,3% de los erizos (es decir 125 erizos) medían menos de 26 mm (mostraban una edad de menos de dos años). Los erizos de entre 0 y 2 años son muy abundantes, proporcionalmente más abundantes que en ninguno de los otros cuatro niveles, pero sin embargo este elevado número de erizos de pequeño tamaño no repercute en la presencia de erizos con tallas de más de 26 mm o en la densidad total que es la más baja de los cinco niveles. La explicación más lógica para esta situación es la de una migración de los erizos a medida que se desarrollan desde el nivel 1 hacia niveles superiores, si bien también son posibles otras explicaciones como una mayor mortalidad en el nivel 1 de la observada en otras zonas.

Además del nivel 1, el transecto D también presenta un mayor porcentaje de erizos de tallas pequeñas que los otros dos transectos, si bien los porcentajes relativos de estas tallas en el histograma de frecuencias permanecen bajos (menores del 2%) y las diferencias entre la distribución de este nivel y la observada para el conjunto de transectos (incluido D) no llegan a ser estadísticamente significativas. Por lo tanto, en el transecto D existe un mayor porcentaje relativo de erizos juveniles que en los otros dos transectos, pero no una distribución de frecuencias diferente para el conjunto del transecto que muestra una distribución unimodal.

El análisis de los histogramas de frecuencias para cada cuadrícula por separado muestra cuadrículas con distribuciones bimodales (D1, D2, B2, B3, B4), unimodales (C4, C5, D4, D5, B5, C2) con más de dos modas (C3) o con ninguna moda clara (C1 y B1).

La cuadrícula B1 y en menor medida la cuadrícula C1 presentan un número tan bajo de erizos que es muy difícil establecer conclusiones de su distribución de tallas, si bien en el caso de C1 es evidente que la presencia de erizos de menos de 20 mm es proporcionalmente abundante.

La cuadrícula D1 es la que muestra más claramente la distribución bimodal observada para el nivel 1 y es la principal responsable del aspecto de este nivel. Además, la cuadrícula D2 o la cuadrícula B4 también presenta una posible segunda moda de erizos juveniles, aunque mucho menos clara que la de D1. De estas dos cuadrículas, tan solo B4 presenta diferencias significativas con la distribución general.

Finalmente, las cuadrículas C4, C5, D4, D5, B5 y C2 presentan claramente distribuciones unimodales y no presentan diferencias significativas con la distribución general.

Estas seis cuadrículas son las que presentan las mayores densidades y los mayores diámetros de todo el estudio. De las siete cuadrículas con mayores diámetros, seis pertenecen a este grupo y lo mismo ocurre para las densidades. Por lo tanto, se puede decir que las cuadrículas con densidades máximas presentan diámetros medios altos y distribuciones unimodales formadas por el solapamiento de tallas. Estas distribuciones se caracterizan además por incrementar la frecuencia a medida que se aumenta de talla incluso en las tallas en las que aún no hay solapamiento. Esto es especialmente claro en las cuadrículas C4 y C5 donde las frecuencias de erizos con tallas entre 30 y 40 mm de diámetro son casi el doble de las frecuencias para erizos entre 10 y 20 mm.

Este incremento de erizos a medida que se aumenta en talla (en tallas en las que no hay solapamiento) indica que estas cuadrículas son receptoras de erizos en migración.

4.4.4.2. Reclutamiento

Los valores máximos de reclutamiento se observaron en el año 2005. En este año, los erizos reclutados llegaron a tener una densidad media en el área de estudio de 2 ind/m². Esta densidad es muy inferior a la observada en la bibliografía, donde en algunos trabajos que analizaron el asentamiento de *P. lividus* llegan a detectarse densidades superiores a los 6.000 ind/m². No obstante, las comparaciones entre trabajos como el realizado en esta tesis, basados en el estudio de la densidad de los erizos juveniles (con varios milímetros de diámetro y varios meses de edad) y los trabajos basados en el asentamiento (con erizos de menos de 2 mm de diámetro y menos de un mes de edad) deben hacerse extremando las precauciones, al analizar momentos muy diferentes de la vida de los juveniles.

Gran parte de los trabajos que han estudiado el reclutamiento (en el sentido amplio del término) en el erizo de mar *P. lividus* lo han hecho analizando el asentamiento, bien empleando colectores artificiales (Hereu *et al*, 2004; Tomas *et al*, 2004) o bien mediante análisis meticulosos del sustrato, con el objeto de detectar a los reclutas en sus primeras fases de desarrollo (Sala y Zabala, 1996; López *et al*, 1998). En estos trabajos, los picos de densidad alcanzan valores de cientos (Sala y Zabala, 1996) o incluso miles (López *et al*, 1998; Hereu *et al*, 2004; Tomas *et al* 2004) de reclutas por metro cuadrado en las primeras fases de desarrollo.

No obstante, cuando el estudio se ha continuado hasta tallas de varios milímetros como es el caso de Tomas *et al* (2004) o Azzolina (1988) las densidades obtenidas han sido muy similares a las observadas en este estudio.

Tomas *et al* (2004) analizaron el asentamiento de *P. lividus* en dos tipos de hábitat (muro vertical de roca y praderas de fanerógamas) mediante ambos métodos: colectores artificiales y análisis de densidad de erizos juveniles. Aunque el asentamiento vario entre profundidades y hábitats alcanzó picos máximos de varios cientos de nuevos reclutas por metro cuadrado en ambos hábitats (60-160 reclutas por colector). Además, estos autores revisaron la composición de tallas en los hábitats muestreados, utilizando cuadrados de 0,25

m² (tal y como se ha hecho en este estudio). Todos los erizos dentro del cuadrado eran medidos. Los autores consideraron reclutas a los erizos de más de 5 mm y menos de 16 mm, por considerar que eran erizos de menos de 1 año. Estos autores encontraron densidades medias de entre 3 y 8 reclutas por metro cuadrado en el muro de roca. En las praderas de fanerógamas por el contrario, apenas se encontraron erizos de menos de 21 mm y ninguno por debajo de los 14 mm.

Por lo tanto, aunque las densidades observadas por Tomas *et al* (2004) en los colectores son muy superiores a las observadas en este estudio (con picos de varios cientos de individuos por metro cuadrado), las densidades máximas de erizos juveniles son similares (en el caso del muro vertical) o muy inferiores (en el caso de las praderas de fanerógamas) a las observadas en este estudio.

Hay que tener en cuenta además, que las densidades máximas del mes de febrero de 2005 (2 ind/m²) corresponden a densidades para toda el área de estudio, incluyendo zonas como el transecto B donde la presencia de erizos (de todas las tallas incluyendo los reclutas) es mínima. En este mismo mes, de los 36 reclutas detectados, 15 se encontraban en la cuadrícula D1 que presentaba una densidad relativa de 12 reclutas por metro cuadrado (densidad de juveniles máxima para el periodo de estudio).

Azzolina (1988) encontró también densidades de *jóvenes* (erizos con diámetros inferiores a los 20 mm) similares entre 1 y 6 ind/m².

Por lo tanto, parece claro que si bien el asentamiento puede ser muy intenso (de hasta varios miles de individuos por metro cuadrado), los reclutas que alcanzan tallas accesibles para un muestreo no específico son del orden de tres rangos de magnitud menos y por lo tanto similares a las observadas en este estudio, pudiendo incluso darse el caso de que zonas con intensos asentamientos apenas presenten nuevos reclutas.

La explicación a estas diferencias entre las densidades del asentamiento y el reclutamiento debe buscarse en la elevada mortalidad que existe en *P. lividus* durante los primeros meses

de vida y que en el Mediterráneo ha sido estimada en hasta el 75% en los primeros seis meses de vida (Sala y Zabala, 1996) y mayor del 99% durante el primer año (López *et al*, 1998).

Si aplicamos las mismas mortalidades observadas en el Mediterráneo a las densidades máximas observadas en D1 en febrero del 2005 (para erizos con edades cercanas al año), estas podrían ser el resultado de un asentamiento superior a los 1200 individuos/m², densidades que si serían comparables a las observadas en los estudios de este tipo.

Aunque la Figura 4.4.3.2.1 muestra diferencias en la densidad media observada en los cuatro periodos de reclutamiento (el año 2004 muestra más del doble de reclutas que el 2005), estas diferencias no produjeron diferencias significativas en las densidades medias de los distintos años analizados (Tabla 4.4.3.2.3). Probablemente, esta ausencia de diferencias significativas sea consecuencia de la gran variabilidad existente en los valores de densidad de los juveniles, típica en este tipo de estudios.

No obstante, si se observaron diferencias significativas durante el periodo de estudio entre los distintos meses, tanto en la densidad media, como en el diámetro medio (lo que indica la marcada estacionalidad existente en la variación de ambas variables).

Además del menor número de erizos juveniles en el año 2005, también es muy llamativo el abundante número de erizos en el mes de octubre del 2007, superior a los meses de noviembre de los otros años (Figura 4.4.3.2.1) y que señala un importante reclutamiento durante este año.

Si analizamos la Figura 4.4.3.2.1, se puede observar que el valor de densidad en los meses de primavera es más o menos el doble de lo observado en los meses de otoño en la mayor parte de años analizados. De cumplirse esta relación, en la primavera del 2008 el número de reclutas podría haber superado los 2,5 ind/m², valor superior a los erizos asentados durante el año 2004.

En cualquier caso, las diferencias interanuales observadas en el reclutamiento durante este estudio son menores a las observadas en otros equinoideos (Balch y Scheibling, 2000; Lamare y Barker, 2001) y no se ha detectado ningún año de reclutamiento fallido en las cuatro épocas de puesta observadas, como ha ocurrido en trabajos que han analizado el asentamiento de *P. lividus* en el Mediterráneo (Hereu *et al*, 2004).

Si analizamos la bibliografía existente sobre asentamiento y reclutamiento en *P. lividus* se observa, que si bien los estudios de asentamiento encuentran diferencias interanuales enormes, las diferencias en los estudios de reclutamiento son más modestas y muy similares cuantitativamente a las observadas en este estudio. Tomas *et al* (2004) observaron diferencias mucho mayores en el asentamiento a las observadas posteriormente en el análisis de los juveniles. Esta cierta estabilidad en el reclutamiento también fue observada por Azzolina (1988) a lo largo de seis años de seguimiento del reclutamiento de una población de *P. lividus* en la bahía de Port-Cross.

Por lo tanto, las diferencias observadas en este estudio, se encuentran dentro del rango observado en otros estudios de reclutamiento en *P. lividus* y aunque son mucho menores a las observadas en los trabajos que han estudiado exclusivamente el asentamiento, pueden haber sido causadas por diferencias en este igual de importantes. Además, no se han observado años de reclutamiento fallido, lo que sin duda supone una buena noticia de cara a la explotación comercial de la especie.

Respecto a la variación del diámetro, esta representa la evolución de los reclutas desde que entran en el muestreo, cuando alcanzan los 7 mm (con una edad media aproximada de 5 meses, Figura 4.4.3.2.2) hasta que dejan de considerarse juveniles tras superar la talla límite de los 15 mm de diámetro (con una edad media aproximada de 12 meses, Figura 4.4.3.2.2).

Los nuevos reclutas comienzan a aparecer en el muestreo en los meses otoñales, principalmente en el mes de noviembre, aunque también en el mes de octubre. En estos meses se observa una doble cohorte de erizos (Figura 4.4.3.2.5). La primera cohorte estaría formada por erizos entre los 5 y los 11 mm y un diámetro medio de unos 8 mm. Estos

erizos comienzan a hacerse accesibles durante estos meses para el método de muestreo, con una edad aproximada de entre cinco y siete meses. Se trata por lo tanto de erizos que realizaron el asentamiento durante la primavera, principalmente en los meses de abril y mayo. Como se ha observado en el capítulo 3 de esta tesis doctoral, la puesta de *P. lividus* comienza a finales del mes de marzo y se extiende durante todo el mes de abril. Se trataría por lo tanto de erizos fecundados en el primer periodo de puesta y que tras asentarse en los meses de abril y mayo habrían crecido durante el final de la primavera y todo el verano, alcanzando un tamaño suficiente para ser detectados en el muestreo durante el otoño. En el estudio del crecimiento, a estos erizos se los ha llamado sub-cohorte A.

La segunda cohorte observada en los meses otoñales estaría formada por los erizos de crecimiento más lento reclutados durante el año anterior y que ya habrían superado el tamaño límite de los 15 mm o estarían cerca de hacerlo.

La presencia de la sub-cohorte A prácticamente completa y de los restos de cohortes de años anteriores hace que los meses otoñales (octubre, noviembre y diciembre) tengan valores de densidad intermedios, a medio camino entre los valores máximos de finales de invierno e inicios de primavera y los valores mínimos del verano.

Esto se observa con claridad en la Tabla 4.4.3.2.6, donde los meses otoñales apenas muestran diferencias significativas con el resto de meses: diciembre no muestra diferencias significativas con ninguno de los otros once meses, mientras que noviembre solo muestra diferencias significativas con marzo. Octubre es la mayor excepción y muestra diferencias significativas con enero y septiembre. Dentro de los meses otoñales, este mes es el que presenta los valores de densidad más elevados, lo que probablemente explica las diferencias significativas con estos meses que tienen densidades mínimas. En octubre de 2007 se observó un importante reclutamiento, el cuarto en importancia de los 33 meses estudiados. Este mes aporta un 74% de los erizos del mes de octubre, mientras que el mes de octubre de 2004 (el otro mes de octubre medido) solo aporta el 26% restante.

Entre los valores intermedios de los meses otoñales y los valores máximos de los meses de febrero, marzo y abril se encuentra el mes de enero. En este mes se observan a los erizos reclutados durante la primavera del año anterior (sub-cohorte A) completamente dentro de los límites de diámetro, formando una cohorte compuesta por erizos entre 8 y 13 mm de diámetro. No obstante, pese a que en este mes toda la sub-cohorte A se encuentra dentro de los límites de diámetro, las densidades en este mes son muy bajas, menores incluso a las del mes de diciembre (donde algunos erizos aún no habían pasado el umbral de los 7 mm) y mucho menores a las de febrero. Esta anomalía en la densidad observada probablemente sea consecuencia de la mala visibilidad que hubo en los tres meses de enero muestreados, como consecuencia de fuertes temporales, especialmente en enero de 2005 y 2007 y que se refleja en las observaciones de los tres estadillos que avisan de una mala visibilidad predominante. Una visibilidad mala, pese a ser limitada dentro de la piscina natural que se forma en la zona de muestreo y a la poca profundidad que existe, limita en gran medida la detección de los erizos más pequeños, lo que explica la baja densidad.

Con la llegada del mes de febrero, la sub-cohorte A se observa con mayor claridad, principalmente en los erizos del año 2005, que suman más del 50% del total de erizos medidos en los tres meses de febrero muestreados. Además, se observan algunos erizos con diámetros entorno a los 7 mm, que anuncian la llegada de la sub-cohorte B, como se observa en el mes de marzo.

Los erizos que realizaron el asentamiento tras el segundo periodo de puesta, en los meses estivales de julio y principalmente agosto (sub-cohorte B), comienzan a aparecer en el mes de marzo, formando una segunda cohorte con diámetros comprendidos entre los 6 y los 10 mm. Además, la sub-cohorte A continúa mayoritariamente por debajo de los 15 mm de diámetro (con diámetros entre los 10 y los 16 mm), por lo que continúan dentro del rango de tallas para juveniles.

La presencia de ambas sub-cohortes explica la densidad media máxima de erizos juveniles observada en los cuatro años en los meses de marzo y abril.

El histograma de frecuencias del mes de marzo, (con datos de 2005, 2006 y 2007) muestra de una manera muy ilustrativa el periodo de reclutamiento bimodal observado en esta tesis doctoral, con dos modas consecutivas y separadas en su centro por unos 4 mm de diámetro. Esta imagen se repite también de manera muy ilustrativa en el mes de mayo, aunque con los histogramas de ambas sub-cohortes desplazados hacia la derecha por el lógico crecimiento.

Con la llegada de los meses estivales el crecimiento de los reclutas se acelera y la sub-cohorta A supera en su totalidad el umbral de los 15 mm. En el mes de junio la sub-cohorta B todavía permanece mayoritariamente dentro del rango de tallas, con diámetros entre 10 y 15 mm, por lo que en general aún mantiene densidades elevadas. Durante los siguientes meses estivales (julio, agosto y septiembre) la densidad se reduce a medida que los erizos de la sub-cohorta B crecen por encima de los 15 mm, lo que produce que en estos tres meses los valores de densidad sean mínimos para todo el periodo de estudio.

En el histograma de agosto de la Figura 4.4.3.2.5 se observa una cohorte de erizos con diámetros inferiores a 7 mm. Esta cohorte fue detectada en el mes de agosto del 2007, concretamente el día 29 y se volvió a observar en el mes de octubre (en septiembre de este año no hubo muestreo). El hecho de que el 29 de agosto del 2007 existiesen un grupo importante de erizos (nueve individuos) con un valor medio de diámetro de 6 mm (entre tres y cinco meses) confirma una vez más la existencia de asentamiento durante los primeros meses de primavera.

El asentamiento de *P. lividus* en Cantabria se produce durante los meses de abril a septiembre, con dos picos máximos en primavera y en verano que producen un reclutamiento bimodal: los erizos de la primera cohorte (sub-cohorta A) alcanzan un diámetro detectable en el muestreo (>7 mm) en los meses de octubre y noviembre, unos seis meses después de su asentamiento. La segunda cohorte (sub-cohorta B) lo hace en el mes de marzo (excepto en el año 2005 que lo hizo en febrero), con erizos de entre siete y ocho meses de edad. La razón por la cual la sub-cohorta B alcanza el tamaño mínimo de reclutamiento con uno o dos meses de retraso respecto a los erizos de la cohorte A

probablemente esté relacionada con las bajas temperaturas invernales, que reducen el crecimiento en *P. lividus* (Le Gall, 1990), especialmente en comparación con las temperaturas de verano y otoño en las que crece la sub-cohorte A.

La existencia de un doble pico de asentamiento no es nuevo en *P. lividus* y ha sido observado en el Mediterráneo. Aunque han existido importantes discrepancias entre los autores que apoyaban la hipótesis de un único periodo de puesta en el Mediterráneo (Azzolina y Willsie, 1987; Lozano *et al*, 1995; Sala y Zabala, 1996; Hereu *et al* 2004) y los que apoyaban la existencia de un segundo pico en otoño (Fenaux, 1968; Pedrotti y Fenaux, 1992; Pedrotti; 1993; Fernández y Boudouresque, 1997; Guettaf, 1997). Finalmente, trabajos recientes han demostrado de manera fehaciente la existencia de un segundo pico en otoño, bien mediante el estudio del asentamiento (López *et al*, 1998; Tomas *et al*, 2004) o bien mediante análisis histológico de las gónadas (Barbaglio *et al*, 2007).

No obstante, este doble periodo en el asentamiento de *P. lividus* si es nuevo en el Atlántico, donde la mayor parte de los trabajos sobre el ciclo reproductivo de *P. lividus* (realizados mediante el análisis de las gónadas) describen un corto periodo de puesta, principalmente en los meses de mayo y junio (Byrne, 1990; Haya de la Sierra, 1990; Spirlet *et al*, 1998).

En los trabajos que observaron un periodo de asentamiento en otoño, este fue siempre de menor intensidad al observado en la primavera del mismo año (López *et al*, 1998; Tomas *et al*, 2004). En este trabajo, en general no parece que haya diferencias tan importantes entre ambos periodos, y los meses otoñales, en los que sólo estarían accesibles para el muestreo los erizos de la sub-cohorte A presentan aproximadamente la mitad de erizos de lo observado en los meses de primavera, donde ambas sub-cohortes se encuentran dentro del rango de tallas para los juveniles (Figura 4.4.3.2.1). El año 2006 es la excepción a esta tendencia y muestra unos valores tres veces más bajos en noviembre de los observados más tarde en primavera. En cualquier caso, con los datos de reclutamiento de los que se dispone no es posible determinar si existen o no diferencias en la importancia del asentamiento de los dos periodos principales, puesto que tras unos seis meses de crecimiento, la mortalidad natural puede haber reducido enormemente las diferencias, como ocurre en el trabajo de

Tomas *et al* (2004) con las diferencias interanuales (mucho más importantes en el asentamiento que en el reclutamiento). Además, las dos sub-cohortes aparecen muchas veces solapadas y no siempre son fáciles de separar, por lo que determinar el número exacto de erizos para cada cohorte es complicado y mucho más establecer diferencias entre ellas, teniendo en cuenta además la enorme variabilidad que existe en los datos de densidad. Por último, aunque existen diferencias en los meses en los que aparecen los primeros erizos con diámetros accesibles para el reclutamiento, tampoco es posible determinar si estas diferencias son consecuencia de diferencias en la época de asentamiento o a diferencias en la velocidad de crecimiento.

4.4.4.2.1. Variación espacial del reclutamiento

La distribución espacial de los juveniles en el área de estudio es distinta a la observada en los adultos. El transecto D presenta densidades máximas de juveniles, superiores a las observadas en los otros dos transectos, incluido el transecto C que es el que muestra las mayores densidades en adultos. Además, dentro de los propios transectos la importancia para cada nivel también varía y por ejemplo en el transecto D se advierten importantes diferencias en la distribución de los juveniles, que prácticamente invierten sus tendencias con respecto a los adultos. De esta forma, el nivel 4 (con densidades máximas de adultos) presenta valores mínimos de juveniles, mientras que el nivel 1 (que presentaba los valores mínimos de adultos), presenta densidades muy elevadas de juveniles prácticamente idénticas a las observadas en los niveles 2 y 3 (con valores máximos para el área de estudio).

No obstante, las diferencias entre el transecto C y el transecto D no son significativas y solo el transecto B muestra una densidad media de juveniles significativamente inferior a las observadas en los otros dos transectos. Además, las diferencias entre los distintos niveles tampoco son significativas, con la excepción del transecto C que presenta diferencias significativas entre el nivel 1 (con valores mínimos) y el resto de niveles.

Aunque existe una distribución distinta en los erizos juveniles respecto a la observada en los adultos, ambas distribuciones mantienen algunas cosas en común. El transecto con las densidades más bajas de adultos (transecto B) también tiene las densidades más bajas de reclutas, mientras que los niveles con valores más bajos en la densidad de adultos (nivel 1), también son los que muestran las menores densidades de juveniles en los transectos C y B.

La relación entre la densidad de adultos y la densidad de juveniles fue analizada mediante la creación de una nueva variable (*Grupos de Densidad*, Figura 4.4.3.2.7), así como mediante un análisis de regresión (Tabla 4.4.3.2.14 y Figura 4.4.3.2.9).

La densidad de juveniles presenta una relación directamente proporcional con la densidad de erizos adultos, si bien el porcentaje de varianza explicado es bajo ($R^2 = 0,152$).

Además, si nos fijamos en la Figura 4.4.3.2.7, la densidad media de juveniles en las zonas con densidades medias de adultos de entre 30 y 45 ind/m² es muy similar a la de las zonas con densidades de adulto entre 18 y 24 ind/m² e inferiores a las zonas con densidades entre 24 y 30 ind/m². Además, los grupos por encima de los 18 ind/m² no muestran diferencias significativas entre sí, pero sí con los grupos por debajo de este límite.

Por lo tanto, el reclutamiento de juveniles aumenta en las zonas con densidades elevadas de adultos, si bien lo hace hasta alcanzar un cierto límite, a partir del cual el incremento de los erizos adultos no tiene un efecto claro sobre la densidad de juveniles.

El incremento del reclutamiento en las zonas con elevadas densidades de adultos (entendiendo el reclutamiento como el acceso de los juveniles a las tallas accesibles en el muestreo) puede ser consecuencia de varios factores:

- Las larvas de *P. lividus* pueden seleccionar las zonas con densidades altas de *P. lividus* para realizar su asentamiento.

- Los nuevos reclutas en estas zonas pueden presentar una mayor supervivencia, como consecuencia de la protección que ofrecen las espigas de los adultos y la fuente de alimentación que suponen las algas de arribazón fijadas por los erizos adultos.
- Puede existir una migración de los juveniles hacia las zonas con adultos.

El asentamiento de los equinoideos incluyendo *P. lividus* es inducido por la presencia de algas del Genero *Corallina* (Harrold *et al*, 1991; Grosjean *et al*, 1996), así como por la presencia de otros individuos de la misma especie en la zona (Higsmith, 1982; Cellario y Fenaux, 1990; Gosselin y Jangoux, 1998). Teniendo en cuenta que las algas del genero *Corallina* se benefician de la acción ramoneadora de los erizos y son abundantes en las zonas con densas zonas de erizos es muy posible que ambos factores actúen de manera sinérgica, favoreciendo el asentamiento en las zonas con elevadas densidades de *P. lividus*. No obstante, esta posibilidad no ha podido ser demostrada sobre el terreno y Hereu *et al* (2004) no encontraron relación entre el asentamiento de *P. lividus* y la densidad de los adultos.

Por otro lado, el incremento en la supervivencia de los juveniles de equinoideos como consecuencia de la protección de los adultos ha sido demostrado para varias especies de erizo (Tegner y Levin, 1983; Miller *et al*, 2007). Esta protección ha sido observada también en este estudio en las zonas con densos agregados, donde era muy común encontrar juveniles debajo de los adultos o incluso en ocasiones encima de ellos, entre sus espigas.

Esta protección explicaría la mayor presencia de erizos juveniles en las zonas con densidades elevadas de adultos, tanto porque aumenta la supervivencia de los erizos asentados en esas zonas, como porque explica una migración de los juveniles hacia las zonas con mayores agregados. Además de la protección frente a los depredadores que ofrecen los adultos, permanecer entre densos agregados de erizos ofrece una ventaja adicional a los juveniles y es el aporte extra de alimento que supone la fijación de las algas de arribazón que realizan los erizos adultos mediante el comportamiento de cobertura. Las

zonas con densos agregados fijan grandes cantidades de algas de los géneros: *Gelidium*, *Ulva*, *Saccorhiza*, *Cystoseira*, etc. (Figura 4.4.4.2.1) que pueden representar un importante aporte extra de nutrientes para los juveniles.

No obstante, la densidad de adultos tan sólo explica una pequeña parte de la variabilidad observada en el reclutamiento y la distribución de los juveniles no está determinada exclusivamente por este factor como demuestra el hecho de que existan cuadrículas con densidades bajas de adultos pero densidades elevadas de juveniles.

Además de la densidad de adultos, los juveniles parecen mostrar una predilección por el transecto D. Este transecto albergaba el 54% de los erizos entre 7 y 15 mm, frente al 40% del transecto C y el 6% del transecto B. Esta elevada presencia de juveniles se nota en el diámetro medio del transecto (que es el más bajo de los tres presentando diferencias significativas con los otros dos) y en su distribución de tallas, si bien la mayor presencia de erizos juveniles en este transecto no es suficiente para generar diferencias estadísticamente significativas con la distribución general.

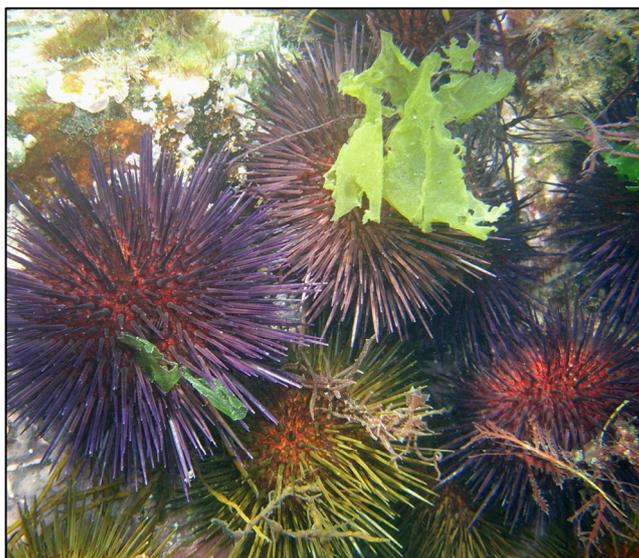


Figura 4.4.4.2.1. Imagen de varios erizos con algas del genero *Ulva* sobre sus caparazones. También se observan filamentos de otras algas, probablemente del género *Gelidium*. El comportamiento de cobertura puede tener una influencia importante en la alimentación de los erizos de mar en el área de estudio y podría ser un aporte extra en la alimentación de los juveniles en las zonas de agregado.

Hereu *et al* (2004) analizó la variación espacial del asentamiento en *P. lividus* encontrando las principales diferencias en relación a la profundidad, la orientación de la costa y la exposición al oleaje.

En el área de estudio, la profundidad en la zona de muestreo no pasa de los dos metros y se mantiene entre 0,5 y 1 metro de profundidad para la mayor parte del área muestreada. Teniendo en cuenta que el trabajo de Hereu *et al* (2004) se desarrolla a profundidades mínimas de 5 metros, no parece que los resultados de este trabajo sean muy aplicables a este estudio.

Respecto a la orientación de la costa o la exposición al oleaje, la pequeña escala a la que se desarrolla el estudio no permite diferencias importantes en estos aspectos, si bien el transecto D probablemente sea el más abrigado de los tres al estar más protegido por los diques del antiguo puerto.

No obstante, hay una característica única de esta zona de estudio que podría estar muy relacionada con la distribución de los juveniles en la zona de estudio. El transecto D, se encuentra en el límite norte de la zona de muestreo y durante la bajamar queda completamente separado del mar por los restos del dique del antiguo puerto de *La soledad* (que se encuentran al Norte del Transecto). En este periodo, el área de muestreo queda aislada del exterior por el Norte y solo permanece unida con el mar a través de unos estrechos canales que se forman entre el transecto B (zona sur del área de muestreo, Figura 4.4.4.1.1) y el exterior. Con la llegada de la pleamar, el agua entra por estos canales y lo hace con gran fuerza (especialmente en los días de coeficientes altos de marea) creando una corriente intensa en dirección transecto B-transecto D. Es posible, que este fenómeno, observado en numerosas ocasiones al terminar los muestreos, sea el responsable del mayor número de juveniles a lo largo del transecto D, al arrastrar a las larvas en su entrada en el área de estudio hacia este transecto y atraparlas contra el dique norte, en la zona del transecto D durante las primeras horas de pleamar, hasta que el agua sube lo suficiente para entrar por otras zonas deteniendo la corriente.

El nivel 1 también muestra un porcentaje de erizos juveniles elevado, que reducen el diámetro medio de este nivel (presenta el diámetro medio más bajo de los cinco niveles con diferencias muy significativas con el resto), formando una distribución de tallas bimodal en la que los juveniles representan más del 30% del total de los erizos medidos. A diferencia

de lo que ocurría en el transecto D, donde el menor diámetro medio de los erizos de este transecto era consecuencia del elevado número de erizos juveniles, en el nivel 1, el número de juveniles es el más bajo de los cinco niveles, con una densidad media de erizos juveniles de $0,45 \text{ ind/m}^2$ (Figura 4.4.3.2.6). Es decir, en el nivel 1 los erizos juveniles no son más abundantes que en otros transectos (de hecho es el nivel con menor número de juveniles) sino que los adultos son mucho menos abundantes en relación a los juveniles.

Esto es importante, ya que significa que el nivel 1 no muestra un mayor reclutamiento que el resto de niveles (más bien lo contrario), simplemente los erizos reclutados desaparecen de este nivel a medida que se desarrollan, bien porque emigran hacia otros niveles o bien porque mueren antes de alcanzar tamaños más grandes.

La situación contraria se observa en la cuadrícula C4 (2,49%) que es precisamente la cuadrícula que muestra las densidades máximas de adultos. De hecho, observando la Figura 4.4.3.2.10, podemos comprobar que las cuadrículas con las densidades más elevadas (C3, C4, C5) son precisamente las que muestran unos porcentajes de erizos juveniles respecto a la población total más bajos. Sin embargo, la Figura 4.4.3.2.6 muestra que las densidades de erizos juveniles en estas cuadrículas son elevadas (aunque no máximas como ocurre con los adultos). Por lo tanto, al contrario que ocurría en el nivel 1 en estas cuadrículas, las densidades de juveniles son altas a pesar de lo cual su porcentaje es bajo como consecuencia de la gran cantidad de erizos adultos presentes. Las cuadrículas C3, C4 y C5 albergan varias zonas completamente recubiertas de erizos, y anémonas. En estas zonas, apenas hay algas, salvo el alga incrustante *Lithophyllum incrustans* y algunos brotes de algas del género *Corallina*. Se trata por lo tanto de zonas estables de blanquiazal, cuyas densidades apenas han variado en los 39 meses que duró el estudio.

El elevado número de erizos adultos que existe en estas zonas puede ser consecuencia de una migración de erizos desde otras zonas más inestables hacia la relativa estabilidad de los eriales de erizos, así como de la elevada supervivencia de los juveniles, protegidos por auténticos muros de espinas formados por la unión de sus congéneres adultos.

En un experimento realizado con el erizo de Lima *Diadema antillarum* se observó que la supervivencia de los juveniles de esta especie se incrementaba en un 27,3% en zonas con elevadas densidades de adultos frente a zonas con densidades bajas (Miller *et al*, 2007).

Además de la protección, es posible que el comportamiento agregativo de los erizos en estas zonas tenga también una función alimenticia. Estos densos agregados alfombran zonas enteras del fondo con sus espinas ejerciendo como un auténtico rastrillo natural en el que se quedan enganchadas numerosas algas de arribazón, cuyos fragmentos más grandes quedan sujetos entre varios ejemplares. Como parte de este proyecto de tesis se ha realizado un estudio del comportamiento de cobertura en *P. lividus*, tratando de cuantificar la importancia de las agrupaciones de erizos en la captura de algas de arribazón. Aunque no se han podido tratar los datos a tiempo para su inclusión en esta tesis doctoral, de confirmarse la mayor captación de algas en las zonas de agregado, se podría explicar en parte el comportamiento de los juveniles en relación a estas zonas. Esta capacidad para retener las algas de arribazón podría estimular el crecimiento de los juveniles, limitando su mortalidad y propiciando la migración desde otras zonas en busca de la seguridad y de este aporte extra de nutrientes. Si el incremento de adultos en estas zonas es consecuencia de la mortalidad o de la migración se discute en los puntos 4.4.4.3 y 4.4.4.4 de esta tesis doctoral.

4.4.4.3. Migraciones

La zona de estudio se encuentra prácticamente aislada del exterior por los diques del antiguo puerto de *La Soledad* (que limitan la zona al norte y al este) y la costa de Laredo (al oeste). Su único contacto directo con el exterior durante las horas de bajamar se produce por el sur, por los canales que se forman entre el transecto B y la zona exterior (Figura 4.4.4.3.1).

La zona inmediatamente al sur del transecto B, se muestreó durante los primeros cinco meses de estudio, en el periodo entre julio de 2004 y enero de 2005 y se llamó transecto A. En este tiempo, en todo el transecto A se encontraron dos únicos erizos aislados, para una superficie total muestreada de 18,75 m². Por esta razón se consideró que este transecto no

albergaba erizos y podía dejar de muestrearse. Análisis visuales posteriores de esta zona han confirmado la ausencia de erizos para todo el periodo de estudio. Por lo tanto, los erizos de la zona de estudio se encuentran aislados por el norte, el este y el oeste y además no se encuentran presentes en el sur, por lo que forman una población prácticamente aislada del exterior.

No obstante, fenómenos puntuales de migración pueden ocurrir desde el exterior hacia el interior o viceversa. Tanto la zona norte como la zona este quedan sumergidas durante la pleamar, momento que los erizos pueden aprovechar para entrar o salir de la zona de estudio. Además, puede ocurrir que erizos del transecto B salgan hacia el transecto A o viceversa.

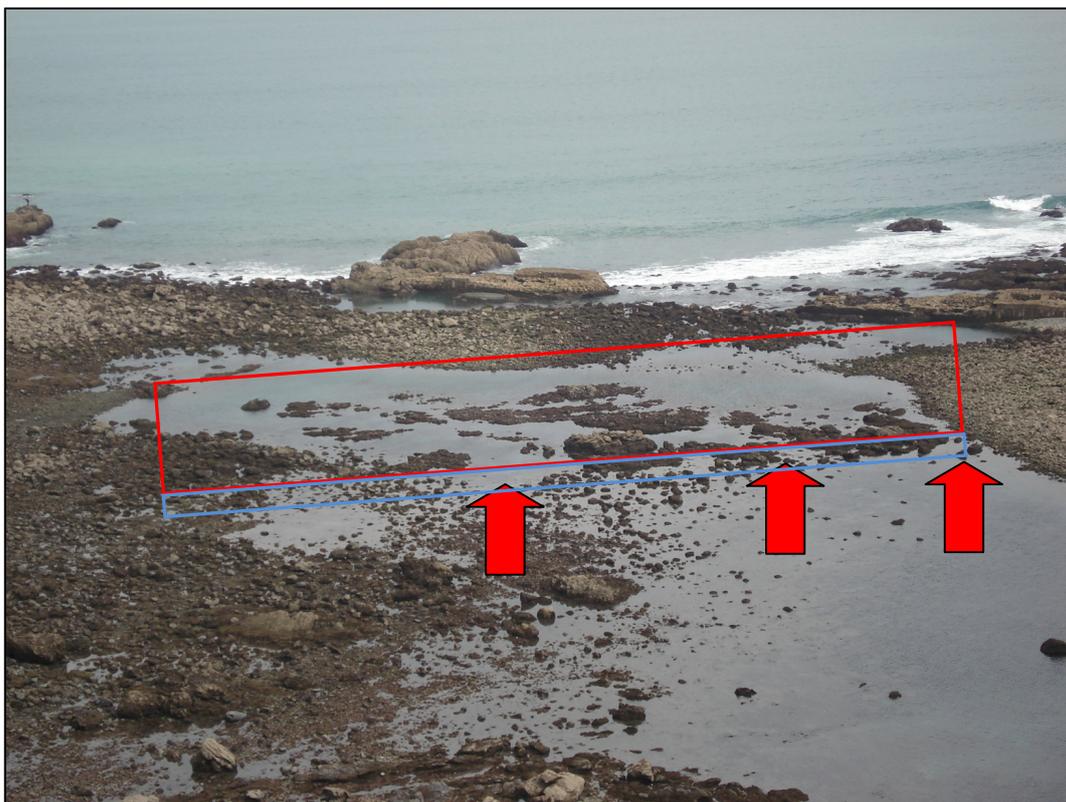


Figura 4.4.4.3.1. Imagen del área de estudio (señalada con un rectángulo rojo) en un momento de máxima bajamar. Las flechas rojas indican los canales naturales que conectan la zona de estudio con el exterior. El rectángulo azul corresponde al transecto A que fue muestreado en los primeros cinco meses de estudio.

Aunque estas migraciones son posibles, son poco probables. El camino más lógico para que se produzcan migraciones entre la zona de estudio y el exterior es desde el transecto B hacia fuera. No obstante, en estas zonas los erizos se encuentran aislados en paredes de roca separadas por zonas de arena que deberían atravesar para entrar o salir en la zona de estudio. Además, en los cinco meses que se muestreo el transecto A así como en los análisis visuales posteriores prácticamente no se observaron erizos en este transecto, por lo que no es probable que por esta zona haya un flujo importante de erizos.

Respecto al transecto D (límite norte) o el nivel 5 (límite este) quedan separados del exterior por playas de rocas que emergen durante la bajamar. La playa de rocas al este del nivel 5 es elevada y muy ancha y constituye un obstáculo prácticamente infranqueable para los erizos. La zona al norte del nivel D, es menos alta y ancha que la playa de rocas del este (especialmente en la parte superior izquierda de la Figura 4.4.4.3.1) y quizás si podría ser atravesada por un erizo durante la pleamar, si bien representan un obstáculo importante, que sin duda limita enormemente los intercambios con el exterior.

La capacidad de desplazamiento de *P. lividus* ha sido analizada tanto en el medio natural (Dance, 1987; Hereu, 2005) como en laboratorio (Domenici *et al*, 2003). Entre ambas aproximaciones se observan diferencias importantes en la estimación de la capacidad de desplazamiento, bastante más elevada en laboratorio (3,7-4,6 cm/min) a la observada en el medio natural (0-0,9 cm/min). Estas diferencias se atribuyen al diferente sustrato y a la diferente topografía, si bien los tiempos de duración de los experimentos también pueden ser claves para explicar estas diferencias (Domenici *et al*, 2003). Además, en el medio natural existen algunas limitaciones al movimiento de *P. lividus* que no se observan en el laboratorio, como la presencia de predadores (que limita el movimiento en *P. lividus*, Hereu, 2005) o el hidrodinamismo.

Además de la velocidad a la que es capaz de desplazarse *P. lividus* también es importante tener en cuenta que no suele realizar desplazamiento rectilíneos, sino que se desplaza de manera circular, de tal forma que aunque pueda recorrer distancias de varios metros en el plazo de un mes, las distancias lineales recorridas rara vez superan el metro y medio. Por

todo esto, parece muy poco probable que sean muchos los erizos adultos capaces de atravesar cualquiera de las barreras naturales que separan la zona de estudio del exterior sin quedar atrapados durante la bajamar o ser arrastrados por el oleaje.

Esto es importante, ya que una vez descartados posibles aportes de individuos externos a la zona de estudio, es posible analizar las migraciones y la mortalidad en el interior de esta zona mediante el análisis de la densidad en el tiempo.

El análisis de la evolución en la densidad total de erizos en los tres transectos y los cinco niveles no mostró ninguna evidencia de la existencia de migraciones y de hecho en general las densidades se mantuvieron estables (dentro de su propia variabilidad) sin que se observasen variaciones entre transectos o niveles relacionadas, que pudiesen ser consecuencia de procesos migratorios generalizados.

No obstante, la ausencia de estas variaciones relacionadas en la densidad solo descarta la existencia de procesos migratorios masivos y no la existencia de pequeñas migraciones o de migraciones realizadas solo por partes de la población.

Los procesos migratorios en *P. lividus* son lentos, especialmente en zonas con abundante disponibilidad de alimento (Palacín *et al*, 1997) y están muy influenciados por factores como la presencia de predadores (Hereu, 2005) o el hidrodinamismo (Boudouresque y Verlaque, 2001), entre otros. Además, estas migraciones suelen estar protagonizadas por erizos de tallas pequeñas o medianas (Azzolina, 1988; Haya de la Sierra, 1990; Fernández 2001; Tomas *et al*, 2004; Fernández *et al*, 2006), mientras que los erizos adultos son más sedentarios y son capaces de permanecer varios meses en espacios reducidos (Dance, 1987; Azzolina, 1987). Las migraciones de los erizos de tallas pequeñas pueden tener un efecto menor en la densidad del conjunto de la población, especialmente en poblaciones con mayoría de erizos adultos (como la de este estudio) y pueden quedar enmascaradas por el reclutamiento (que puede aportar parte de los individuos perdidos por la migración) y por la propia variabilidad de este parámetro en el estudio.

Probablemente esto es lo que ocurre en este trabajo, a juzgar por la distribución de tallas observadas en el transecto D así como en el nivel 1, que apuntan a una migración desde estas zonas hacia el transecto C y los niveles 3,5 y especialmente 4. Las migraciones de los erizos a lo largo de su ciclo de vida se analizan en el siguiente punto.

4.4.4.3.1. Migraciones durante el ciclo de vida

El análisis de la distribución en el espacio de los erizos en función de su diámetro, muestra que los erizos con diámetros inferiores a los 20 mm son mayoritarios en el transecto D, mientras que los erizos con diámetros por encima de los 20 mm (y menores de 70 mm) son mayoritarios en el transecto C. Además, en los niveles ocurre algo similar y sobre todo en el caso del nivel 1, el porcentaje de erizos para cada grupo de tallas desciende claramente a medida que los erizos se desarrollan.

Esta inversión de las densidades en función de la talla está relacionada con procesos migratorios de los erizos juveniles. Las migraciones en *P. lividus* de erizos juveniles han sido descritas por varios autores:

Azzolina (1988) estudio la dinámica poblacional de *P. lividus* en la bahía de Port Cros y observó que el asentamiento en esta población se producía principalmente en la zona más superficial de una pradera de fanerógamas. Las zonas más profundas de esta pradera, así como las zonas rocosas, se mantenían gracias a las migraciones por parte de los nuevos reclutas desde las zonas superficiales hacia las zonas más profundas y hacia el sustrato rocoso.

Fernández *et al* (2001) apuntaban a un posible comportamiento migratorio similar por parte de *P. lividus* en una laguna salobre de Córcega como explicación de la estructura de tallas encontrada en esta población.

En ambos casos, las migraciones que debían realizar los jóvenes individuos de *P. lividus* eran de varios cientos de metros, muy superiores a las observadas en este estudio.

Tomas *et al* (2004) en un estudio sobre el asentamiento de *P. lividus* observó algo similar. Estos autores analizaron el asentamiento y el reclutamiento de *P. lividus* en dos hábitats contrastados, un muro de roca vertical y una zona de praderas de fanerógamas. En este último hábitat, no se observó reclutamiento durante el estudio a pesar de registrarse importantes pulsos de asentamiento. Estos autores sugirieron la migración de individuos jóvenes como una posible explicación a la estructura de tallas observada tras comprobar la ausencia de reclutamiento.

En este mismo sentido, Turón *et al* (1995) tampoco observaron reclutamiento en uno de los hábitats observados y también sugirieron la migración como una posible explicación.

Por lo tanto, en la bibliografía es bastante habitual que *P. lividus* realice su asentamiento en un área distinta a la que posteriormente ocupará en su fase adulta.

La migración de los erizos desde zonas de asentamiento hacia zonas de crecimiento ha sido también observada en otras especies de erizo como *Sphaerechinus granularis*, y puede estar relacionada con un cambio en la alimentación (Guillou y Michel, 1993).

Estos procesos migratorios en erizos juveniles han sido también observados en este estudio, desde el transecto D hacia el transecto C y desde el nivel 1 hacia otros niveles.

No obstante, la migración no ocurre nada más producirse el asentamiento y durante más de un año los juveniles de erizo permanecen en el transecto D, así como en el nivel 1. No es hasta pasado año y medio de edad (con tallas por encima de los 19 mm) cuando los erizos comienzan a realizar la migración, abandonando el nivel 1 y el transecto D. Si observamos las Figuras 4.4.3.3.2 y 4.4.3.3.4, podemos comprobar cómo el porcentaje de erizos para las tallas por encima de los 19 milímetros desciende en ambos casos, tanto en el transecto D como en el nivel 1. En el caso del nivel 1 el descenso se prolonga hasta alcanzar un valor mínimo entre los 25 y los 28 mm, mientras que en el caso de los transectos el descenso se produce en dos fases, la primera entre los 19 y los 26 y la segunda entre los 37 y los 40 mm.

En el caso de los transectos, el descenso en los porcentajes de D coincide con un incremento muy similar en los porcentajes de C, mientras que el transecto B se mantiene estable, confirmando la hipótesis de la migración.

Esta migración es menos evidente en el caso de los niveles. En el nivel 1 los erizos son proporcionalmente menos frecuentes a medida que superan la talla límite de los 19 mm, mientras que en el nivel 4, los porcentajes aumentan bruscamente entre los 28 y los 31 mm. Por lo tanto existe un cierto desfase entre la talla en la cual los erizos abandonan el nivel 1 y la talla en la que llegan al nivel 4.

La explicación se encuentra en los dos niveles intermedios (niveles 2 y 3). Entre los 20 y los 30 milímetros los erizos del nivel 1 atraviesan los niveles 2 y 3, o se quedan en estos niveles sustituyendo a erizos de estos niveles que realizan a su vez la migración hacia el nivel 4. Por lo tanto, probablemente existe una migración en cadena que comienza en el nivel 1 y termina en el nivel 4.

Si analizamos el porcentaje de erizos para el nivel 3 en la Figura 4.4.3.3 podemos observar que este nivel alberga el 18,29% de los erizos entre 10 y 20 mm. Este porcentaje se incrementa hasta el 20,41% coincidiendo con la reducción en los niveles 1 y 2 y posteriormente vuelve a descender hasta el 19,3% para los erizos con diámetros entre los 30 y los 40 mm coincidiendo con el incremento en el nivel 4.

La migración en cadena desde los niveles 1, 2 y 3 hacia el nivel 4 mantendría los porcentajes estables en los niveles 2 (que desciende mínimamente) y 3 (que se mantiene estable), y produciría un descenso en el nivel 1 y un incremento en el nivel 4, explicando también la mayor talla de los erizos al llegar al nivel 4.

La variación en la migración en función de la talla de los erizos ha sido observada en otras especies de equinoideos. Dumont *et al* (2004) analizaron la relación entre el movimiento y la talla en el erizo *Strongylocentrotus droebachiensis*. Estos autores marcaron erizos de tres grupos de tallas (<10 mm, >10 y < 15 mm y finalmente > 15 mm). Nueve días después de

liberarlos el 69% de los erizos menores de 10 mm fueron encontrados en la misma zona frente al 2% de los erizos de más de 15 mm.

Las razones para este comportamiento migratorio diferente en función de la talla pueden ser varias, aunque probablemente esté muy relacionado con el comportamiento críptico observado en los juveniles de erizo. Las tallas más pequeñas de erizo son más susceptibles a la predación por peces que las tallas grandes (Sala y Zabala 1996; Shears y Babcock, 2002). La mortalidad por predación en las primeras fases juveniles es considerada el principal cuello de botella en las poblaciones de equinoideos (Tegner y Dayton, 1981; McClanahan y Muthiga, 1989; Sala, 1997; López *et al*, 1998). La principal estrategia para evitar esta predación es la ocultación y protección en grietas y en la parte inferior de las rocas y de hecho, la disponibilidad de estas grietas y escondites para los erizos juveniles es un factor clave en los ratios de predación (Roberts y Ormond, 1987; Hixon y Beets, 1993; Beck, 1995). Por lo tanto, los erizos menores de 19 mm permanecen en la zona donde realizaron el asentamiento, escondidos y protegidos en grietas, debajo de piedras o entre individuos adultos de la misma especie. Al alcanzar esta talla, los erizos abandonan su escondite y comienzan a migrar hacia otras zonas, en busca de una mejor alimentación, de una mayor presencia de individuos adultos para garantizar su reproducción o simplemente siguiendo un instinto natural que les empuja a migrar.

Las razones por las cuales los erizos deciden migrar son desconocidas, si bien se sabe que las preferencias de alimenticias de *P. lividus* varían con la talla (Boudouresque y Verlaque, 2001).

Además, los erizos juveniles se hacen inaccesibles para la mayor parte de sus predadores a medida que aumentan de talla (especialmente en el caso de los peces), lo que también puede estimular la migración. Es posible que en esta zona los ejemplares de *P. lividus* tengan una talla de escape, es decir una talla a la cual los individuos de *P. lividus* dejan de ser accesibles para la mayor parte de los predadores presentes en la zona, por lo que a partir de este tamaño los jóvenes erizos abandonan sus escondites e inician la migración. La

relación entre *P. lividus* y sus predadores se discute con mayor detalle en el capítulo de Mortalidad.

4.4.4.4. Mortalidad

La población de erizos estudiada muestra una considerable estabilidad en los treinta y nueve meses de estudio. En este tiempo, aunque la abundancia media estimada varía entre los 11.648 y los 23.936 erizos, no muestra una tendencia clara y no presenta una relación significativa con el tiempo.

Las variaciones mensuales registradas en la densidad media de *P. lividus* en el área estudiada, aunque importantes en cuanto a su efecto en la abundancia, no generan diferencias significativas entre los distintos meses y son consecuencia de la variabilidad propia de los datos, muy elevada por otro lado como corresponde a un estudio de densidad de una especie con distribución agregada.

Estas variaciones tampoco muestran una estacionalidad clara, como se observa en la Figura 4.4.3.4.3, en la que se muestran los valores medios de abundancia de los distintos muestreos agrupados en función del mes del año en el que fueron realizados. Con la excepción de los valores extremos en abril (valor máximo de abundancia, 20.587 individuos) y agosto (valores mínimos 11.989 individuos), el resto de meses presentan valores medios muy similares entre sí. Además, en ningún caso se observaron diferencias significativas entre los valores de abundancia de los distintos meses, ni siquiera entre los meses de abril y agosto.

Por último, los valores de abundancia media para los cuatros años en los que se realizaron muestreos (2004, 2005, 2006 y 2007) también fueron comparados. El año 2004 mostró valores ligeramente superiores al resto de años, que presentaba valores muy similares, pero no se observaron diferencias significativas entre ellos.

Por lo tanto, se puede decir que la abundancia media de población analizada se mantuvo estable durante la duración del estudio.

Lógicamente, esto no significa que los erizos de esta población no estuviesen sometidos a procesos de mortalidad, sino que estos se encontraban en equilibrio con los procesos de reclutamiento.

Las migraciones desde la zona de estudio hacia el exterior o viceversa, aunque posibles se consideran muy poco importantes y por lo tanto no han sido tenidas en cuenta a la hora de analizar la evolución de la población.

Aunque existen algunos ejemplos de poblaciones de *P. lividus* que han permanecido estables durante varios años (Sala *et al*, 1998), esto no es común (Boudouresque y Verlaque, 2001) y son múltiples los ejemplos en los que la densidad de una población de *P. lividus* ha cambiado de manera brusca, bien incrementándose (Delmas, 1992; Benedetti-Cecchi y Cinelli, 1995; Boudouresque *et al*, 1989) o bien reduciéndose (Azzolina, 1988; Turón *et al*, 1995; Barnes y Crook, 2001; Fernández *et al*, 2006).

Las razones para esta variabilidad temporal en la densidad de las poblaciones de *P. lividus* ha sido objeto de numerosos estudios. Inicialmente se pensó que la predación por parte de especies clave (principalmente peces) podía ser el principal responsable en el control de las poblaciones de erizos (Sala, 1996; Sala y Zabala, 1996). No obstante, trabajos posteriores han demostrado, que esta predación es solo uno más de los factores que pueden afectar a la estructura de las poblaciones de *P. lividus*, y otros factores como la variabilidad en el reclutamiento o la existencia de refugios para los juveniles en las primeras etapas de vida o la migración pueden ser también factores claves en el desarrollo de estas poblaciones (Sala *et al*, 1998; Hereu *et al*, 2005, Guidetti y Dulcic, 2007).

La importancia relativa de la predación por peces dentro de este conjunto de factores que influyen en el control de las poblaciones de *P. lividus* no está tampoco clara. Hereu *et al* (2005) demostró que la importancia de la predación aumenta dentro de la reserva marina de

las Islas Medas, de manera proporcional a la densidad de peces, lo que contrasta con lo observado por otros autores (Cardona *et al*, 2007; Guidetti y Dulcic, 2007) que no observaron una relación clara entre la densidad de peces y la intensidad en la predación o en la densidad de *P. lividus*.

En este trabajo, la estabilidad observada en las poblaciones de *P. lividus* viene determinada por tres factores clave.

Por un lado, en los cuatro años en los que se ha analizado el reclutamiento, este siempre se ha producido (con mayor o menor intensidad), no observándose periodos de reclutamiento fallido, como si ocurre en otras poblaciones de *P. lividus* (López *et al*, 1998; Hereu *et al*, 2004). Esta estabilidad en la llegada de nuevos individuos a la población es fundamental para garantizar el mantenimiento de la densidad, más aún en esta población, que al estar aislada del exterior depende casi en exclusiva del reclutamiento para mantenerse.

El segundo factor es precisamente este aislamiento, que aunque limita la llegada de nuevos ejemplares, también evita que los erizos reclutados en esta zona la abandonen, favoreciendo la estabilidad de las densidades.

Finalmente, el último factor, clave para el mantenimiento de las densidades es la mortalidad. En esta población, exceptuando lo que pueda estar ocurriendo con los erizos durante los primeros seis meses de vida (que no ha sido estudiado en este trabajo), la mortalidad es más bien baja y además bastante constante, sin que se hayan registrados durante los 39 meses de estudio episodios de mortalidad masiva, muy habituales en equinoideos (Azzolina, 1988; Lessios, 1988; Barnes y Crook, 2001; Fernández *et al*, 2006).

El valor de Z obtenido en este trabajo para el conjunto de cohortes es de 0,021, sensiblemente inferior al obtenido para la cohorte 04 (0,031). Estos valores se han calculado con la edad en meses. Si pasamos la edad en meses a años, los valores de Z pasan a ser: 0,256 y 0,369 respectivamente. Estos valores son muy similares a los observados en la bibliografía tanto en *P. lividus* (Turón *et al*, 1995) como en otras especies de equinoideos

(Ebert y Russel, 1993), aunque sensiblemente inferiores a los observados en los estudios que se han centrado en los primeros meses de vida de *P. lividus* (Sala y Zabala, 1996; López *et al*, 1998).

Turón *et al* (1995) analizaron los valores de mortalidad de *P. lividus* en una población estable situada sobre muros de roca verticales. Esta población presenta un histograma de tallas caracterizado por el elevado número de erizos con diámetros inferiores a los 20 mm, que forman la única moda del histograma. Se trata por lo tanto de una población de características muy diferentes a las observadas en este estudio, donde los juveniles son la clase de edad predominante.

En esta población la mortalidad natural Z para los erizos con diámetros superiores a los 5 mm fue de 0,349. Esta mortalidad es superior a la observada en este estudio, si bien hay que tener en cuenta que los rangos de tallas también son distintos. Mientras que Turón *et al* (1995) analizaron la mortalidad para erizos de más de 5 mm, en este trabajo se ha comenzado a estimar la mortalidad con edades medias mínimas de 8 meses, (con un diámetro medio de 9,35 mm). El rango de tallas analizado tiene gran importancia puesto que estos autores encontraron valores de Z muy superiores en los erizos por debajo de los 20 mm ($Z=0,6$), a las observadas por encima de esta talla ($Z=0,258$).

Las mortalidades en este trabajo también varían con la talla. Si separamos los datos medios de las tres cohortes para erizos por debajo de los 20 mm (unos 18 meses) y erizos por encima de este valor, la mortalidad se incrementa hasta valores de 0,56 para los erizos por debajo de esta edad (con un R^2 de 0,528), mientras que los erizos por encima de este diámetro dejan de mostrar una relación significativa entre la edad y el logaritmo de la abundancia.

Por lo tanto, parece claro que en este trabajo también existe una mortalidad que difiere en relación a la edad y que es intensa entre los 8 y los 18 meses, suavizándose a partir de esta edad.

Aunque puede haber varias causas para las diferencias en la mortalidad observadas en función de la edad, parece claro que la relación entre el tamaño del erizo y su accesibilidad para los predadores es muy importante.

Son varios los trabajos que han analizado la relación entre la talla de *P. lividus* y su accesibilidad para los predadores, principalmente en peces (Sala, 1996; Sala, 1997; Guidetti, 2004, 2006; Hereu *et al*, 2005, Guidetti y Dulcic, 2007).

Las tallas más pequeñas de *P. lividus* son mucho más accesibles para la mayor parte de los peces e incluso existen algunas especies, como *Coris julis* (muy abundante en la zona de muestreo) que se alimenta en exclusiva de erizos juveniles. Esta especie depreda prácticamente en exclusiva sobre erizos con tallas inferiores a 1 cm de diámetro (Sala, 1997; Guidetti, 2004). Hereu *et al* (2005) analizaron la predación para erizos de menos de 10 mm. Los erizos más pequeños (de menos de 5 mm) eran depredados prácticamente en exclusiva por esta especie de pez, mientras que a partir de esta talla aumentaba la importancia de *Diplodus sargus*.

El *Zapatero* (*Diplodus sargus*) es el principal pez depredador de *P. lividus* en el Mediterráneo (Sala, 1997) y el único sobre erizos de tallas grandes (> 35 mm), si bien solo los ejemplares más grandes (> 40 cm) son capaces de hacerlo (Guidetti *et al*, 2004). La relación entre la talla de esta especie y el tamaño de sus presas fue analizada mediante el estudio de sus contenidos estomacales por Guidetti (2006). En este trabajo no se encontró una relación significativa entre el tamaño del pez y el tamaño de los erizos depredados, pero si se observó que a mayor tamaño, mayor era la dispersión de las tallas de los erizos. Es decir, que aunque los peces más grandes son capaces de alimentarse de erizos de gran tamaño, no solo se centran en estos erizos grandes y siguen alimentándose también de erizos pequeños.

Además de *Coris julis* y *Diplodus sargus*, *Thalasoma pavo* y *Diplodus vulgaris* también son capaces de atacar y matar ejemplares de *P. lividus*, mientras que otras varias especies de peces actúan como carroñeros, tras el ataque de uno de estos peces a un erizo (Sala,

1997; Guidetti, 2004). Estas dos especies depredan principalmente sobre erizos de tallas pequeñas (< 10 mm, *Thalassoma pavo*) o pequeñas y medianas (< 35 mm, *Diplodus vulgaris*).

Por todo esto, parece claro que la predación por peces se centra en los erizos de tallas más pequeñas, reduciéndose significativamente a medida que los erizos aumentan de talla. Además, hay que tener en cuenta que incluso las especies de peces que se alimentan de erizos de tamaño grande, lo hacen solo a partir de una talla, que puede estar limitada por la pesca deportiva, muy intensa en la zona (observación personal).

No obstante, no solo los peces depredan sobre *P. lividus* y son varias las especies de invertebrados que tienen al erizo de mar como una de sus presas, como la estrella de mar *Marthasterias glacialis*, varias especies de cangrejos (*Maja crispata*, *Cancer pagurus*, *Necora puber*, *Carcinus maenas*, etc) e incluso los pulpos (muy abundantes en la zona de estudio). Además, a diferencia de lo que ocurre en el Mediterráneo en el Atlántico estos invertebrados (especialmente los crustáceos) pueden jugar un importante papel en el control de las poblaciones de este invertebrado y en general muestran muchas menos limitaciones a la hora de atacar a ejemplares grandes (Boudouresque y Verlaque, 2001).

En la zona de estudio, la estrella de mar *Marthasterias glacialis* es muy abundante. Aunque su densidad no ha sido analizada específicamente durante los muestreos, siempre se observaban varios ejemplares de este animal e incluso en ocasiones se observó ejemplares alimentándose de erizos. Este invertebrado depreda sobre individuos de *P. lividus* de gran variedad de tallas (se han observado individuos alimentándose de erizos de hasta 61 mm de diámetro), aunque no necesita alimentarse más que una vez cada cuatro o cinco días (Boudouresque y Verlaque, 2001). No obstante, trabajos recientes que han analizado la dieta de este equinodermo, han observado que la frecuencia de *P. lividus* entre sus presas es mínima (Barnes y Crook, 2001).

Los crustáceos son también importantes depredadores de erizos, si bien su número puede estar muy limitado por la intensa presión pesquera a la que están sometidos. Durante los

muestreos, solo se observó un ejemplar de nécora (*Necora puber*), pero esto no significa que no hay más ejemplares de esta u otras especies de crustáceos, que son muy esquivos con los buceadores. Estos invertebrados se alimentan de ejemplares de *P. lividus* de gran variedad de tallas, en función de la especie y de su propio tamaño y pueden llegar a alimentarse de dos erizos por día (Bodouresque y Verlaque, 2001), por lo que incluso en pequeño número pueden producir elevadas mortalidades.

Por lo tanto, en la zona de estudio se han observado gran número de potenciales depredadores de *P. lividus* que pueden atacar individuos de gran variedad de tallas. No obstante, la mortalidad se reduce enormemente con la talla y de hecho por encima de los 18 meses no se ha observado una reducción clara de la abundancia para los valores medios de las tres cohortes. Lógicamente, esto no significa que por encima de esta edad no haya mortalidad, sino que esta queda enmascarada por el solapamiento de tallas. En cualquier caso, esta mortalidad debe ser baja, ya que de lo contrario se detectaría y además no se produciría el agrupamiento de tallas observado entre los 50 y los 70 mm de diámetro.

La reducción de la mortalidad con el aumento de la talla ha sido descrita por varios autores que incluso llegan a sugerir una posible talla de escape a partir de los 40 o 50 mm de diámetro. Esta talla de escape también ha sido observada en otras especies de erizos como el erizo de Lima *Diadema antillarum*, que deja de ser depredado a partir de los 40 mm de diámetro (Clemente *et al*, 2007). Esta talla de escape podría reducirse en zonas con una importante presión extractiva (como la zona de estudio) al reducir la acción humana el tamaño medio de los predadores. Tanto el comportamiento migratorio de la especie, como la evolución de la mortalidad con la talla sugieren que en la zona de estudio esta talla de escape podría encontrarse en torno a los 20 mm de diámetro, si bien la existencia de numerosos predadores capaces de alimentarse de erizos de mayor talla contradice esta posibilidad. Son necesarios trabajos más específicos para poder determinar este extremo con seguridad.

Además de los predadores, existen otras causas de mortalidad que pueden afectar a *P. lividus*, independientemente de su talla, como variaciones en la salinidad (Fernández *et al*,

2006), el hidrodinamismo provocado por los temporales (Verling et al, 2005) o la enfermedad de la calvicie (Azzolina, 1988).

De estas tres posibles causas, solo la tercera ha sido observada en este trabajo. La zona no se encuentra muy cerca de ningún río, por lo que la salinidad es estable y está bastante protegida del oleaje por los restos del antiguo puerto, por lo que la mortalidad como consecuencia del oleaje es poco probable y no ha sido observada. Sin embargo, son varios a lo largo de los 39 meses de estudio los erizos que han sido observados con signos de la enfermedad de la calvicie. Aunque no se han llegado a observar mortalidades masivas como las descritas por Azzolina (1988), la enfermedad está presente en la población (Figura 4.4.4.4.1).



Figura 4.4.4.4.1. Fotografía de tres erizos en la playa de *La Soledad*, de los cuales el que porta sobre su caparazón una concha blanca muestra a la izquierda de esta claros signos de la enfermedad de la calvicie (probablemente cicatrizando).

La mortalidad para los primeros meses de vida en *P. lividus* ha sido analizada en dos interesantes trabajos: Sala y Zabala (1996) y López *et al*, (1998). El primero de estos trabajos analizó la mortalidad de los reclutas de *P. lividus* durante los primeros seis meses de vida en tres zonas con diferentes densidades de peces predadores de *P. lividus* (baja, media y alta). El valor de Z para estos primeros seis meses varió entre 0,629 y 0,816 (en función de la zona) si bien estas diferencias no fueron estadísticamente significativas.

López *et al* (1998) por su parte analizaron la mortalidad de los reclutas entre los 0,6 y los 2 mm (con edades de entre 0 y un mes aproximadamente). En este pequeño intervalo de tiempo, la mortalidad en los reclutas era de más del 99,5% del total.

Además, también estimaron el ratio de supervivencia aproximado de los erizos hasta alcanzar los 12 mm de diámetro, estimando que tan solo un 0,04% de los erizos que inicialmente realizaron el asentamiento alcanzó los 12 mm, lo que significa que aproximadamente el 80% de los erizos que pasaron la fase crítica inicial sobrevivirían hasta alcanzar los 12 m de diámetro. No obstante, este último cálculo se hizo con cohortes de años distintos y se supuso que el reclutamiento en estos años fue similar, por lo que el último cálculo debe contemplarse con mucha cautela.

En realidad, a juzgar por lo observado en el trabajo de Sala y Zabala (1996) y lo observado en este estudio, la mortalidad durante los primeros meses estaría bastante por encima de este 80% estimado por López *et al* (1998) y por lo tanto el porcentaje real de erizos que alcanzarían los 12 mm probablemente sea aún menor al 0,04%.

Esta mortalidad no se mantiene constante, sino que varía entre cohortes y probablemente se incrementa en presencia de episodios intensos de reclutamiento y disminuye cuando los reclutamientos son bajos.

De las tres cohortes analizadas, la cohorte 04 es la única que ha mostrado una relación significativa en el análisis de regresión y es la que muestra la reducción más clara de las tres cohortes. La cohorte 06 también muestra una relación relativamente clara, si bien la escasez de meses en los que se pudo seguir ha limitado las posibilidades del análisis. Por último, la cohorte 05 muestra un menor valor inicial (es la cohorte con un menor reclutamiento de las cuatro cohortes en las que se midió) y además muestra una reducción muy tímida en sus valores de abundancia, lo que explica la ausencia de significación en el análisis de regresión.

Por lo tanto, de las tres cohortes que se han analizado en este estudio, la única que mostró una reducción clara de su abundancia fue la que presentaba un mayor reclutamiento inicial. Además, si nos fijamos en la Figura 4.4.3.4.9 podemos observar que tanto la cohorte 04 como la cohorte 05 muestran valores de abundancia muy similares tras los primeros 19 meses de crecimiento a pesar de que inicialmente la cohorte 04 presentaba valores muy

superiores de abundancia a los registrados en la cohorte 05. Por todo esto parece claro que la cohorte 04 presenta unos índices de mortalidad superiores a la cohorte 05, al menos hasta que la abundancia de ambas cohortes se iguala a partir del mes 19.

Es probable, que los episodios importantes de reclutamiento provoquen una elevada competencia por las zonas protegidas (como grietas, parte inferior de las rocas, etc), que haga que muchos jóvenes reclutas queden al descubierto, favoreciendo la actuación de los predadores. La importancia de permanecer a cubierto para escapar de los predadores ha sido demostrada por varios trabajos, tanto en *P. lividus* (Sala y Zabala, 1996; Hereu, 2005) como en otras especies de equinoideos (Clemente *et al* 2007) y es lógico pensar que cuanto mayor sea el número de nuevos reclutas más difícil es para estos encontrar escondites libres.

La mayor mortalidad en los episodios importantes de reclutamiento ha sido también observada en otros estudios que han analizado el asentamiento y el reclutamiento de *P. lividus* de manera separada. Tomas *et al* (2004) analizaron el asentamiento y el reclutamiento de *P. lividus* en el litoral Catalán. En este trabajo el asentamiento observado en el año 2000 fue del orden de cuatro veces superior al observado en el año 2001, mientras que el reclutamiento tan solo fue el doble. Es decir, que en el año 2000, en presencia de un episodio intenso de reclutamiento la mortalidad observada fue bastante más elevada a la observada al año siguiente con un pico de reclutamiento menor. La variabilidad de la mortalidad en función del reclutamiento es además una forma de regular el número de nuevos ejemplares que entran en la población, de tal manera que en años de reclutamientos bajos, los nuevos reclutas podrían mostrar una elevada supervivencia, mientras que en épocas de intenso reclutamiento esta supervivencia sería baja.

Teniendo en cuenta que las mortalidades desde el asentamiento hasta los 20 mm de diámetro pueden superar el 99,9% de mortalidad es muy importante continuar avanzando en el conocimiento de estos procesos si queremos comprender del todo la dinámica poblacional de esta especie.

